

ETUDE DE CERTAINS FACTEURS INTERVENANT LORS DE LA RECHERCHE DE  
L'HOTE, CHEZ LA TIQUE *AMBLYOMMA VARIEGATUM*,  
FABRICIUS 1794 (ACARINA : IXODIDAE).

Partie A : texte

par

Nicole STAMPFLI PAUCHARD

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

ETUDE DE CERTAINS FACTEURS INTERVENANT LORS DE LA RECHERCHE DE  
L'HOTE, CHEZ LA TIQUE *AMBLYOMMA VARIEGATUM*,  
FABRICIUS 1794 (ACARINA : IXODIDAE).

Partie A : texte

par

Nicole STAMPFLI PAUCHARD

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

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude de certains facteurs intervenant lors  
de la recherche de l'hôte, chez la tique  
*Amblyomma variegatum*, Fabricius 1794  
(Acarina: Ixodidae)

de M<sup>me</sup> Nicole Stampfli Pauchard

---

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL  
FACULTÉ DES SCIENCES

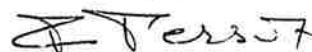
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,  
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs P.A. Diehl, P. Guerin, E. Hess  
(Bâle), J.-F. Graf (Bâle) et F. Gigon  
(Nairobi)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 2 mai 1989

Le doyen:



F. Persoz

## TABLE DES MATIERES

### Partie A : texte

<b>I INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
<b>I.1 La tique <i>Amblyomma variegatum</i></b>	<b>1</b>
I.1.1 Position systématique	1
I.1.2 Distribution géographique	1
I.1.3 Biologie et écologie	1
I.1.4 Importance épidémiologique	2
<b>I.2 Contexte de la recherche et but du travail</b>	<b>3</b>
I.2.1 La recherche de l'hôte et le comportement de nutrition	3
I.2.2 Les stimuli	5
I.2.2.1 Stimuli mécaniques	5
I.2.2.2 Stimuli thermiques	6
I.2.2.3 Stimuli visuels	7
I.2.2.4 Stimuli hydriques	8
I.2.2.5 Stimuli chimiques	8
I.2.3 L'appareil sensoriel	10
I.2.3.1 Récepteurs mécaniques	10
I.2.3.2 Récepteurs visuels	11
I.2.3.3 Récepteurs thermiques	11
I.2.3.4 Récepteurs hydriques	11
I.2.3.5 Récepteurs olfactifs	11
I.2.3.6 Récepteurs gustatifs	11
<b>I.3 Conception de notre expérimentation</b>	<b>12</b>
I.3.1 Choix des stimuli	12
I.3.2 Choix de la méthode d'expérimentation	13
I.3.3 Présentation des résultats	14
<b>II MATERIEL ET METHODE</b>	<b>15</b>
<b>II.1 Les tiques</b>	<b>15</b>
II.1.1 Provenance du matériel vivant	15
II.1.2 Maintenance au laboratoire	15
II.1.3 Préparation des lots	15
<b>II.2 Double chambre d'expérimentation</b>	<b>16</b>
II.2.1 Construction et matériel	16
II.2.2 Environnement de la chambre d'expérimentation	17
<b>II.3 Déroulement des expériences</b>	<b>17</b>

II.4 Les stimuli	18
II.4.1 Stimuli thermiques par courants de convection	18
II.4.2 Stimuli thermiques par rayonnement infrarouge	18
II.4.3 Stimulation par du gaz carbonique	18
II.5 Données comportementales collectées	19
II.6 Test statistique	21
II.7 Les expériences d'orientation en soufflerie	22
II.8 Expériences visant à mettre en évidence le rôle des stimulations mécaniques	23
II.8.1 Matériel de stimulation	23
II.8.2 Fréquences testées et mode de stimulation	23
II.9 Protocoles d'expérimentation	24
A Tests préliminaires	24
A.1 Influence du gaz carbonique contenu dans un jet d'air	24
A.2 Profil d'adaptation au gaz carbonique contenu dans un jet d'air	24
A.3 Différentes concentrations de gaz carbonique	25
A.4 Comparaison de plusieurs stimuli	25
A.5 Essai d'adaptation au gaz carbonique	26
B Température et rayonnement infrarouge	26
B.1 Effet de divers stimuli thermiques	26
B.2 Stimulation thermique et rayonnement infrarouge sans transfert	27
C Le CO <sub>2</sub>	28
C.1 Effet de diverses concentrations de gaz carbonique sur les mâles <i>A. variegatum</i>	28
C.2 Effet de diverses concentrations de gaz carbonique sur les femelles <i>A. variegatum</i>	28
D Synergisme possible entre CO <sub>2</sub> et température	29
E Influence du climat : Le préconditionnement dans un environnement sec	29
E.1 Préconditionnement d'une semaine dans un environnement sec ou humide	29
E.2 Préconditionnement de 2 semaines dans un environnement sec ou humide, puis stimulation pendant 3 jours successifs de tiques utilisées chaque jour et de tiques "naïves"	30
E.3 Contrôle avant le préconditionnement, et mesure du taux d'activité pré- et post-transfert	30

<b>F Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles</b>	<b>31</b>
F.1 Localisation de l'appendice intervenant dans la détection	31
F.2 Localisation des sensilles sensibles au gaz carbonique sur le tarse d' <i>Amblyomma variegatum</i>	34
<b>G Tests d'orientation en soufflerie</b>	<b>33</b>
G.1 Comportement d' <i>Amblyomma variegatum</i> dans un vent dépourvu d'odeurs ou sans vent	33
G.2 Comportement d' <i>Amblyomma variegatum</i> vis-à-vis de diverses concentrations de gaz carbonique dans le vent	33
<b>H Expériences visant à mettre en évidence le rôle des stimulations mécaniques</b>	<b>34</b>
H.1 Fréquences croissantes	34
H.2 Fréquences décroissantes	34
<b>III RESULTATS</b>	<b>35</b>
<b>A Tests préliminaires</b>	<b>35</b>
A.1 Influence du gaz carbonique dans un jet d'air	35
A.2 Profil d'adaptation au gaz carbonique dans un jet d'air	35
A.3 Différentes concentrations de gaz carbonique	36
A.4 Comparaison de l'effet de divers stimuli	36
A.5 Essai d'adaptation au gaz carbonique	37
A.6 Brève conclusion aux essais préliminaires	37
<b>B Température et rayonnement infrarouge</b>	<b>38</b>
B.1 Réaction des mâles <i>A. variegatum</i> à divers sauts de température	38
B.1.1 Influence de la température initiale sur le taux d'activité avant le transfert	38
B.1.2 Relation entre taux d'activité pré-transfert et taux d'activité post-transfert	38
B.1.3 Influence d'un changement de température sur le taux d'activité	39
B.1.4 Différence de taux d'activité et facteur d'activation	39
B.1.5 Effet d'un changement de température sur le niveau d'excitation	40
B.1.6 Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre	41
B.2 Stimulation par un rayonnement infrarouge	42
B.2.1 Analyse du taux d'activité	42
B.2.2 Analyse des niveaux d'excitation	42

<b>C Le CO<sub>2</sub></b>	43
C.1 Réaction des mâles <i>Amblyomma variegatum</i> à divers sauts de concentration de gaz carbonique	43
C.1.1 Influence du taux de CO <sub>2</sub> initial sur le taux d'activité pré-transfert	43
C.1.2 Relation entre le taux d'activité mesuré après le transfert et le taux de CO <sub>2</sub> final	43
C.1.3 Relation entre la différence de taux d'activité apparue au cours du transfert (TA) et un index tenant compte à la fois de la concentration initiale et du saut de concentration en CO <sub>2</sub>	44
C.1.4 Influence du taux de CO <sub>2</sub> initial sur les niveaux d'excitation au départ de l'expérience	44
C.1.5 Etude des changements apparus dans chaque niveau d'excitation en fonction du saut de concentration en CO <sub>2</sub>	44
C.1.6 Evaluation des passages d'un niveau d'excitation à un autre	45
C.2 Réaction des femelles <i>Amblyomma variegatum</i> à divers sauts de concentration de gaz carbonique	46
C.2.1 Influence du taux de CO <sub>2</sub> initial sur le taux d'activité pré- et post-transfert	46
C.2.2 Relation entre le taux d'activité pré-transfert et le taux d'activité post-transfert	46
C.2.3 Relation entre le taux d'activité post-transfert et le taux de CO <sub>2</sub> final	46
C.2.4 Relation entre la différence de taux d'activité et l'index de concentration en CO <sub>2</sub>	47
C.2.5 Distribution des différents niveaux d'excitation avant et après le transfert	47
<b>D Synergisme possible entre CO<sub>2</sub> et température</b>	48
<b>E Influence du climat : Le préconditionnement</b>	49
E.1 Préconditionnement d'une semaine, dans un environnement sec ou humide	49
E.2 Préconditionnement de 2 semaines, dans un environnement sec ou humide, puis stimulation pendant 3 jours successifs de tiques utilisées chaque jour et de tiques "naïves"	49
E.3 Contrôle avant le préconditionnement et mesure du taux d'activité pré- et post transfert	50

<b>F Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles</b>	51
F.1 Localisation de l'organe porteur des sensilles sensibles au gaz carbonique	51
F.2 Localisation des sensilles sensibles au gaz carbonique sur les premiers tarsi	51
<b>G Orientation vers une source de CO<sub>2</sub></b>	53
G.1 Comportement dans un vent dépourvu d'odeurs	53
G.2 Comportement dans un vent contenant diverses concentrations de gaz carbonique	53
<b>H Mise en évidence de l'effet des stimulations mécaniques</b>	54
H.1 Fréquences croissantes	54
H.2 Fréquences décroissantes	54
<b>IV DISCUSSION</b>	55
IV.1 Comportement d' <i>Amblyomma variegatum</i> vis-à-vis de la température	55
IV.2 Comportement d' <i>Amblyomma variegatum</i> vis-à-vis du CO <sub>2</sub>	58
IV.2.1 Tests préliminaires	58
IV.2.2 Comportement des mâles vis-à-vis du gaz carbonique	60
IV.2.3 Comportement des femelles vis-à-vis du gaz carbonique	62
IV.2.4 Comparaison des résultats obtenus dans la double chambre et dans la soufflerie	62
IV.2.5 La trappe à gaz carbonique, un outil de terrain	65
IV.2.6 Schéma comportemental	67
IV.3 Possibilité d'une action synergique entre la température et le CO <sub>2</sub>	68
IV.4 La recherche de l'hôte, un processus modulé par une composante climatique	69
IV.5 Les récepteurs responsables de la perception du CO <sub>2</sub>	72
IV.6 Le rôle des stimulations mécaniques dans la recherche de l'hôte	74
IV.7 La motivation à la quête, un processus physiologique	76
IV.8 Critique de la méthode	79
IV.8.1 La double chambre d'expérimentation	79
IV.8.2 La préparation du matériel vivant	80
IV.9 Considérations générales	81

IV.10 Perspectives	83
V RESUMES ET CONCLUSIONS	84
V.1 Résumé et conclusion	84
V.2 Summary	86
VI REMERCIEMENTS	88
VII BIBLIOGRAPHIE	89

Partie B : figures et tableaux

FIGURES ET TABLEAUX	1
Liste et signification des abréviations qui apparaissent dans les figures et les tableaux	73

## I INTRODUCTION

### I.1 La tique *Amblyomma variegatum*

#### I.1.1 Position systématique

Parmi les nombreuses ramifications de l'embranchement des arthropodes, il en est une qui conduit à la super-famille des Ixodoidea, c'est-à-dire les tiques. Ainsi que le montre la figure 1, page B1 cette super-famille est divisée en deux familles principales : Les Argasides ou tiques "molles", dépourvues de scutum, et les Ixodides ou tiques "dures" qui présentent un scutum ou bouclier dorsal. Cette dernière comprend entre autre le genre *Amblyomma*, riche de 102 espèces (Hoogstraal & Aeschlimann 1982), dont une va nous intéresser plus particulièrement : *Amblyomma variegatum*.

#### I.1.2 Distribution géographique

*Amblyomma variegatum* est répandue dans toute l'Afrique sud-saharienne à l'exception de l'extrême Sud (Hoogstraal 1956, Theiler 1962). Sa présence a également été signalée sur le continent américain, notamment à Porto Rico et aux Antilles (Garris 1984, Garris & Scotland 1985) où des colonies se sont formées à partir de spécimens importés. En Afrique, *Amblyomma variegatum* est complètement absente des régions arides (voir fig. 2, page B2) et c'est seulement dans les régions caractérisées par une pluviosité de plus de 750 à 1000 mm par an qu'une importante infestation des animaux domestiques apparaît (Centurier & Klima 1979). Dans les pays montagneux, on la rencontre jusqu'à 2750 m d'altitude. L'habitat naturel de *A. variegatum* est une savane buissonnante, preuve en sont les herbivores sauvages parasités par cette espèce dans les pays de savane (Kenya, Tanzanie, Mozambique) (Walker 1974). Dans les pays presque complètement boisés comme la Côte d'Ivoire, on la trouve uniquement sur du bétail d'élevage, ce qui indique qu'à l'origine la distribution de cette espèce devait être plus restreinte et qu'elle s'est étendue avec le développement de l'élevage et l'échange du bétail (Aeschlimann 1967).

#### I.1.3 Biologie et écologie

*Amblyomma variegatum* est une tique triphasique télotrope, c'est-à-dire qu'elle doit, trois fois durant son cycle de vie, trouver un hôte pour faire son repas de sang et que l'hôte choisi est généralement différent pour chaque stade (voir fig. 3, page B3). En fait la vie d'*Amblyomma variegatum* est une succession de périodes de quête, de nutrition et de "repos". Le repos est ici une préparation soit à la mue, soit à l'oviposition, ce qui sous-entend un grand travail métabolique. Après l'éclosion, les larves hexapodes doivent trouver un hôte et se nourrir. Le gorgement terminé, elles se laissent

tomber et cherchent un abri pour muer. Les nymphes (octopodes) issues de cette mue recommencent ce scénario. Des modifications à ce schéma interviennent pour les adultes, en relation avec le comportement de reproduction qui a lieu sur l'hôte : Le mâle se nourrit pendant plusieurs jours avant de produire une phéromone d'agrégation-attachement qui le rend attractif pour les deux sexes (Schöni & al. 1984). Femelles et mâles sont ainsi attirés et se fixent à proximité. Les mâles attrapent les femelles au passage (clasping behaviour, Ammah-Attoh 1965, Schöni & al. 1984). L'insémination se fait alors que la femelle n'est que partiellement gorgée, celle-ci ne terminant son repas de sang qu'après avoir été fécondée (Ammah-Attoh 1965). Le poids de gorgement des femelles dépend de l'hôte. D'après Centurier et Klima (1979) la femelle gorgée sur un boeuf pèse en moyenne  $2.05 \pm 0.64$  g. Des valeurs légèrement différentes sont avancées par Iwala & Okpala (1977) pour qui le poids de gorgement serait de 3.5 à 4.0 g et la ponte de plus de 30 000 oeufs .

La spécificité de cette espèce varie selon les stades : Les immatures se nourrissent sur des animaux variés de petite ou grande taille, alors que les adultes marquent une préférence pour les grands herbivores (Hoogstraal 1956). Tous les stades peuvent se nourrir sur les animaux domestiques (poules, chiens, chats, chèvres, moutons, vaches), ainsi que sur l'homme !

L'étude de la phénologie de cette espèce, principalement à travers l'examen du bétail, indique que les adultes apparaissent à la fin de la saison sèche, s'il y en a une, en commençant par les mâles (McLeod & al. 1977, Aeschlimann 1967). Il est intéressant de souligner ici que les mâles, qui se nourrissent pendant plusieurs jours avant de devenir attractifs, sont également présents les premiers sur le bétail. Les femelles se gorgent et pondent pendant la saison des pluies. Les larves se gorgent au début de la saison sèche et les nymphes sont présentes pendant toute celle-ci. La longueur du cycle total dépend de la température : 130 jours à 30 °C et 210 jours à 20 °C (Centurier & Klima 1979). On peut ainsi obtenir près de trois cycles par an en laboratoire. Cependant les auteurs admettent que dans la nature, on a au maximum un cycle par an dans les pays où l'on a une saison de pluies, et deux cycles par an dans les pays bénéficiant de deux saisons de pluies.

#### I.1.4 Importance épidémiologique

La prédilection des adultes d'*Amblyomma variegatum* pour les bovins a des conséquences épidémiologiques donc économiques importantes. Celles-ci sont de plusieurs ordres :

- Lésions de la peau propices aux infections secondaires et rendant le cuir inutilisable.
- Affaiblissement général du bétail, anémie
- Réactions allergiques au contact du parasite.

- Transmission de zoonoses et d'anthropo-zoonoses, notamment :
- La "heart-water" , dont l'agent est une rickettsie, *Cowdria ruminantium*.
- La fièvre Q, provoquée également par une rickettsie, *Coxiella burnetti* (Aeschlimann 1976).

## I.2 Contexte de la recherche et but du travail

### I.2.1 La recherche de l'hôte et le comportement de nutrition

Le but "originel" du présent travail était de comprendre comment la tique entre en contact avec l'hôte pour se nourrir. Ce contact étant indispensable à la perpétuation de l'espèce, des connaissances dans ce domaine devraient aider à l'élaboration d'une technique permettant de rompre le cycle de vie du parasite dans le cadre de la lutte intégrée.

D'après Waladde et Rice (1982), la rencontre de l'hôte fait partie intégrante du comportement de nutrition, lequel, selon ces mêmes auteurs, est découpé en 9 phases successives :

- |                 |  |
|-----------------|--|
| - Appétence     | chasse active ou attente depuis un poste d'observation |
| - Engagement    | contact avec l'hôte                                    |
| - Exploration   | recherche d'un site d'attachement                      |
| - Pénétration   | insertion des pièces buccales dans la peau de l'hôte   |
| - Attachement   | établissement d'un site de nutrition                   |
| - Ingestion     | ingestion de liquide de l'hôte                         |
| - Engorgement   | ingestion d'un repas complet                           |
| - Détachement   | détachement des pièces buccales                        |
| - Désengagement | abandon de l'hôte                                      |

C'est la première phase comportementale, l'appétence qui va nous intéresser plus particulièrement puisqu'elle comprend la recherche de l'hôte. Ainsi que cela a été brièvement décrit ci-dessus, cette phase contient deux modalités possibles selon ces auteurs :

- **La chasse** : La tique se déplace activement vers un hôte possible. C'est le cas du genre *Hyalomma* par exemple et de la plupart des Argasides (Waladde & Rice 1982).

- **L'attente** : La tique choisit un poste d'observation, par exemple une tige dans la végétation, et attend qu'un hôte passe suffisamment près pour s'y accrocher, c'est le cas d' *Ixodes ricinus* (Gigon, 1985)

Comment se fait le choix entre ces 2 modalités ? En effet si ces 2 types de quête correspondent bien aux observations qui ont été faites pour quelques espèces extrêmes, on peut imaginer que des espèces qui manifestent préférentiellement un comportement d'attente passive soient également capables de chasser sur de courtes distances. D'autre part on ne sait rien des facteurs qui sont à l'origine du comportement d'appétence, s'il s'agit uniquement de facteurs internes comme la faim ou de facteurs externes, climatiques ou autres. En d'autres termes, quelles sont les informations qui déterminent la tique à passer en phase de quête ? Cette partie du cycle est assez mal connue chez les tiques, chez *Amblyomma variegatum* en particulier. Les références bibliographiques portant sur la recherche de l'hôte chez cette espèce sont quasi inexistantes, et toutes les données écologiques sont basées sur l'examen d'animaux, sauvages ou domestiques. En fait, il semble que cette espèce n'est pas facilement observable sur le terrain. Cette supposition est corroborée par les chercheurs qui ont fait à cet égard une observation intéressante (Hess, communication personnelle) :

Lorsqu'on arrive sur un lieu d'investigation, *A. variegatum* n'est pas visible, et ce n'est qu'après avoir fouillé le terrain pendant un certain temps que les tiques apparaissent sur la végétation. Cette découverte nous suggère que cette espèce ne se met en appétence que si elle "sait" qu'un hôte possible (l'homme en est un !) se trouve à proximité, contrairement à *Ixodes ricinus* qui peut rester sur un poste d'affût pendant plusieurs jours voire plusieurs semaines (Gigon 1985).

Ainsi la tique (*Amblyomma*) affamée reste à couvert, au sol, dans une zone où vraisemblablement les composantes microclimatiques du milieu telles que le taux d'humidité relative sont favorables à sa survie et elle ne gagne un support de quête, ou ne chasse que si un stimulus lui indique qu'un hôte est dans les parages. On peut donc considérer qu'au départ de cette succession d'événements la tique est "au repos" et que pour passer au premier niveau d'action, c'est-à-dire l'appétence, il est nécessaire qu'au moins deux conditions soient remplies :

- 1° La tique doit avoir faim
- 2° Un stimulus doit l'informer de la présence d'un hôte possible.

Ces 2 conditions sous-entendent que ce parasite agit sous l'influence de 2 gammes de stimuli d'origines différentes :

1. Des stimuli d'origine interne sur lesquels nous n'avons que peu de contrôle, (particulièrement lors d'investigations de terrain). Certains chercheurs affirment que quelques jours déjà après l'éclosion, la quasi totalité des adultes cherchent à se fixer sur l'hôte (Centurier & Klima 1979). Cette observation qui a été faite au laboratoire dans des conditions standard ne suffit cependant pas à affirmer que dans la nature, toute tique à jeun peut être considérée comme

affamée (ou en appétence), car dans ce cas, il y a des paramètres difficilement contrôlables comme l'âge physiologique, l'état hydrique etc... qui peuvent perturber considérablement ce schéma. Ainsi, selon l'état physiologique, un stimulus spécifique d'hôte pourra ou non déclencher un comportement d'appétence (par exemple parce que le seuil de réaction est modifié). La possibilité d'une diapause due à des conditions météorologiques ou physiologiques défavorables ne doit pas non plus être écartée (Garris 1984).

2. Des stimuli d'origine externe qui par leur présence modifient l'environnement informationnel des tiques. Là intervient toute une gamme de stimuli pouvant signaler un hôte. Ces derniers font précisément l'objet de notre recherche, à savoir :

- Quels stimuli spécifiques d'hôtes mettent les tiques en appétence ?
- Quelle est leur importance relative ?
- Dans quelle chronologie doivent-ils apparaître pour déclencher un processus de quête ?
- Par quels récepteurs sont-ils perçus ?

### I.2.2 Les stimuli

Comme nous venons de le signaler, les stimuli originaires de l'hôte ou produits par lui vont avoir pour effet de modifier l'environnement informationnel des tiques, lesquelles sont susceptibles de répondre à ces changements par un comportement. Il convient ici de passer en revue les stimuli possibles ainsi que de commenter brièvement leurs propriétés. Ces stimuli sont utilisés à des degrés divers par les tiques mais aussi par un grand nombre d'arthropodes, hématophages ou autres. Ils peuvent être classés selon 3 critères (Waladde & Rice 1982) :

- La distance de perception (courte ou longue)
- La directionnalité (stimuli directionnels ou non)
- La spécificité (stimuli spécifiques ou non) (voir le tableau 1, page B4)

#### I.2.2.1 Stimuli mécaniques

Pour les tiques, les stimuli mécaniques sont notamment à la base de la récolte au drapeau, une méthode de capture dans laquelle un carré de tissu blanc est traîné dans la végétation. Les tiques s'y accrochent dès le contact, ce qui démontre que des stimuli mécaniques interviennent dans la phase d'engagement, c'est-à-dire lors du contact avec l'hôte (Aeschlimann 1972). C'est évidemment un stimulus de courte portée et ne présentant pas de spécificité. On ne connaît pas

l'effet des vibrations du sol chez les tiques, mais il y a lieu de croire que les tremblements occasionnés par le déplacement d'un troupeau de vaches ou de buffles pourraient être perçus comme des stimuli d'hôte avec une portée plus longue. Parmi les arthropodes les vibrations du substrat sont notamment utilisées par les scorpions des sables pour détecter la présence d'une proie avec une grande précision (Brownell 1977, 1985).

Une spécificité plus grande peut être attribuée aux ondes sonores : Les gammes de fréquences composant les cris d'animaux pouvant être spécifiques. On relate que *Rhipicephalus sanguineus*, la tique du chien, apparaît hors de sa cachette en entendant des aboiements (Waladde & Rice 1982, citant Binnigton). D'autre part, on sait maintenant que les sons émis par les hirondelles des falaises (*Petrochelidon pyrrhonota*) au nid, sont utilisés par *Ornithodoros concanensis* comme moyen d'orientation (Webb & al. 1977).

On trouve d'autres exemples de l'orientation d'un parasite à l'aide des cris de son hôte, chez les insectes, les femelles larvipares d'un diptère, *Euphasiopteryx ochracea* (Tachinidae), utilisent les chants des grillons pour les localiser et déposent leur progéniture sur la cuticule de ces derniers, et dans laquelle les larves ne tardent pas à s'enfoncer (Cade 1975). Un autre diptère, *Colcondamyia auditrix* (Sarcophagidae) est attiré par les chants d'accouplements de la cigale mâle (Soper & al. 1976).

#### I.2.2.2 Stimuli thermiques

Les arthropodes en général possèdent des organes permettant de déterminer des variations de température assez faibles (Loftus 1978), qu'ils utilisent parfois dans leur comportement de recherche de l'hôte. *Amblyomma variegatum* est sensible à des variations de température de l'ordre de 1/2 degré. Ces variations sont déterminées à l'aide de thermorécepteurs portés par la première paire de pattes (Hess & Loftus 1984). Il semble également que les courants de convection soient utilisés comme source d'orientation par des moustiques (Cumming & Wright 1967, Daykin & al. 1965), malgré leur portée assez réduite. La puce du chat : *Ctenocephalides felis* utilise à la fois des stimuli visuels et thermiques. On a démontré que le nombre de sauts vers un leurre en mouvement était augmenté si ce dernier était chauffé (Osbrink & Rust 1985). Chez les tiques, les courants de convection influenceraient le comportement d'engagement et probablement aussi le choix d'un site de fixation (Waladde & Rice 1982).

Le comportement vis-à-vis du rayonnement infrarouge est probablement différent de par sa plus grande portée. Un coléoptère, *Melanophila acuminata* (Buprestidae), est attiré sur de longues distances (plusieurs km.) par les rayonnements infrarouges émanant des feux de forêts (Evans 1964, 1966). On sait d'autre part que les tiques peuvent se diriger vers une source d'infrarouge thermique (Robert 1985). D'après Elizarov & Vasewta (1977), les rayons infrarouges initieraient l'appé-

tence chez *Ixodes persulcatus*. Parmi les acariens, *Laelaps echidnina* un acarien ectoparasite du rat est sensible au rayonnement produit par son hôte (Bruce 1971). Pour notre part, nous avons remarqué que des adultes *A. variegatum* lâchés dans nos laboratoires se dirigent toujours vers la ou les personnes présentes, phénomène que nous pouvons attribuer au rayonnement infrarouge émis par les êtres humains, sans oublier toutefois le rôle probablement important du CO<sub>2</sub> respiratoire dont nous parlerons plus loin (Steullet 1987).

### I.2.2.3 Stimuli visuels

La vision est, avec l'olfaction, un élément important dans la recherche de l'hôte, ceci tout spécialement pour les diptères hématophages comme les *Glossinidae* (Vale 1974, Snow 1980), les *Simuliidae* (Bellec & Hébrard 1984), les *Tabanidae* et les *Muscidae* piqueurs du genre *Stomoxys* (Gatehouse & Lewis 1973). De manière générale, ces insectes sont attirés par des leurres de couleur foncée (noir ou bleu). Malgré le fait que l'orientation de ces insectes se fasse par olfaction, le succès dans la rencontre de la source est nettement renforcé si l'on y place une cible de couleur et de forme adéquate. Les rayons UV sont parfois utilisés en combinaison avec d'autres sources d'attraction (ex: CO<sub>2</sub> dans des pièges à grilles électriques, Schreck & al 1975), mais sont, semble-t-il, inefficaces lorsqu'ils sont utilisés seuls.

Si toutes les espèces de tiques ne possèdent pas d'yeux à proprement parler, toutes les espèces étudiées jusqu'à maintenant ont des photorécepteurs disposés latéralement sur le dos. Les yeux des tiques, si toutefois elles en possèdent, ne sont de loin pas aussi perfectionnés que ceux des insectes. Pourtant, il existe une espèce du genre *Hyalomma*, *H. dromedarii* qui a la réputation de chasser à vue (Hoogstraal 1956). *H. dromedarii* est l'espèce dont les yeux sont les plus développés (yeux bombés). Elle perçoit les longueurs d'ondes allant de 410 (violet) à 520 nanomètres (vert). La meilleure perception étant observée vers 520 nanomètres (Kaltenrieder, communication personnelle).

*Amblyomma variegatum* possède des yeux moins développés (yeux plats) et des photorécepteurs. Cette espèce voit dans les longueurs d'ondes correspondant à la couleur bleue uniquement avec un maximum à 480 nanomètres. L'intensité du stimulus au seuil de réponse est 100x plus élevé pour *Amblyomma variegatum* que pour *Hyalomma dromedarii* (Kaltenrieder, communication personnelle).

Dans toutes les expériences d'orientation, que ce soit vers une source d'infrarouges ou vers une source lumineuse, il s'est avéré nécessaire de stimuler préalablement les tiques (par exemple en soufflant dans le tube), ce qui permet de douter de l'efficacité des stimuli visuels pour la mise en appétence des tiques. Par contre, ces informations permettent d'envisager la possibilité que ces tiques aient un comportement de chasse active.

#### I.2.2.4 Stimuli hydriques

On ne connaît pas de référence littéraire certifiant que les tiques utilisent les stimuli hydriques comme stimuli d'hôte. Cependant, on sait que les tiques sont capables de contrôler et même de compenser leurs pertes en eau (Rudolph & Knülle 1974, 1978, 1979). On sait également qu'une tique desséchée préfère un milieu humide, une tique bien hydratée, au contraire, va choisir un milieu plus sec si on lui en donne le choix (Lees 1948). Ce comportement semble plutôt lié à un problème de teneur hydrique car il ne faut pas oublier que dans la nature les tiques sont constamment soumises à des variations d'humidité relative qui peuvent même être importantes au cours d'une seule journée. La notion d'humidité critique d'équilibre (C.E.H) a été définie par Knülle et Wharton (1964) : "Humidité relative minimale au-dessus de laquelle un animal à jeun peut maintenir sa balance hydrique". Le C.E.H se situe entre 80 et 85 % pour *Amblyomma variegatum* (Rudolph & Knülle 1974). Au-dessous de 80 % la tique perd de l'eau, au-dessus de cette valeur elle peut absorber de l'eau atmosphérique. Dans ce processus interviennent les pièces buccales et plus particulièrement la salive, qui contient une solution hygroscopique.

Parmi ces différentes catégories de stimuli d'ordre physique, nous nous pencherons par la suite plus précisément sur les stimuli mécaniques, jusqu'ici peu exploités, et sur les stimuli thermiques (chaleur, rayonnement infrarouge). Nous avons délibérément laissé de côté les stimuli hydriques, sans toutefois oublier le rôle du degré d'hydratation sur la biologie de l'espèce.

#### I.2.2.5 Stimuli chimiques

Il nous faut encore parler des stimuli olfactifs comme étant probablement la gamme de stimuli la plus importante dans la biologie des arthropodes parasites, que ce soit par leur rôle dans le comportement de nutrition ou par l'importance qu'ils ont dans la rencontre des sexes. Nous avons choisi de diviser les stimuli olfactifs en 2 grands groupes :

##### 1. Les kairomones

D'origines diverses, les différentes substances regroupées dans cette catégorie sont généralement des produits du métabolisme de l'hôte ou des organismes qui lui sont liés. Parmi celles-ci les produits de l'excrétion cutanée notamment ont été traités avec plus ou moins de succès sur des insectes hématophages. Ils regroupent divers acides tels que l'acide butyrique, valérique ainsi que des acides aminés, l'acétone et l'ammoniaque (Bellec & Hébrard 1984, Bernard 1974, Thomas & al. 1985, Smith & al. 1970, Skinner & al. 1965, Acree & al. 1968). Toutes ces substances ne sont pas vraiment spécifiques de l'hôte en elles-mêmes mais constituent un mélange qui lui peut l'être : Le "bouquet". Ces mêmes substances, accompagnées d'autres (urée, etc...), sont également présentes dans les fèces et dans les urines.

La respiration est le moyen d'excrétion de l'anhydride carbonique (CO<sub>2</sub>) qui a été maintes fois considéré comme la source d'attraction par excellence, chez les insectes hématophages notamment. Le CO<sub>2</sub> a beaucoup été utilisé dans le développement de pièges, soit seul, soit en combinaison avec d'autres substances attractives, ceci pour une variété de diptères hématophages tels que les moustiques, les mouches tsétsé, les simulies, les taons, les mouches d'étables du genre *Stomoxys* (Bellec & Hébrard 1984, DeFoliart & Morris 1967, Gillies & Snow 1967, Hoy 1970, Schreck & al. 1970, Schreck & al. 1975, Snoddy & Hays 1966, Vale 1980, Vickery & al. 1966, Wilson & al. 1966). Il est produit en grande quantité donc peut être perçu à grande distance, mais n'est pas spécifique. La concentration émise lors de la respiration chez l'homme atteint environ 5 %, celle de la respiration cutanée environ 1,5 % de la concentration respiratoire soit 0.075 % et celle de l'air ambiant atteint 0.03 % mais peut s'élever dans les forêts tropicales, la nuit, jusqu'à un taux de 0.1 à 0.15 % (Gillies 1980). Le CO<sub>2</sub> constitue également le 65 % du gaz émis lors des éructations des ruminants (Hungate 1956).

Si le CO<sub>2</sub> s'est révélé être une substance attractive d'une grande utilité pour les Diptères hématophages, son utilisation s'est aussi révélée efficace dans la construction de trappes pour la capture des tiques. La plupart des modèles proposés utilisent comme source de CO<sub>2</sub> un morceau de glace sèche, déposé dans une boîte percée de trous, la boîte étant entourée d'un dispositif adhésif (Eads & al. 1982, Garcia 1965, Gray 1985, Grothaus & al. 1976, Guglielmone & al. 1985, Hokama & Howarth 1977, Koch & McNew 1982, Kusov & Axmetbekova 1967, Nevill 1964).

## 2. Les phéromones

Malgré leur origine extérieure à l'hôte, les phéromones ont un rôle qui ne doit pas être négligé. Ainsi que nous l'avons déjà signalé dans le chapitre "biologie et écologie", les mâles *Amblyomma variegatum*, après s'être fixés et nourris pendant quelques jours, produisent une phéromone dite d'"agrégation-attachement" qui est attractive pour les deux sexes (Schöni & al. 1984). Elle est composée d'un mélange de 3 constituants dans les proportions approximatives suivantes : orthonitrophénol 2 µg, méthysalicylate 1 µg, acide pélar-gonique 8 µg par tique. La fonction première de cette phéromone est de favoriser la rencontre des sexes sur l'animal hôte (rappelons que la copulation a lieu sur l'hôte pendant le gorgement des femelles). Cependant, le fait qu'un animal est déjà parasité par des mâles *A. variegatum* fait de lui un hôte "parfumé" à la phéromone ce qui pourrait le rendre d'autant plus attractif dans la mesure où la perception de cette phéromone se fait à assez longue distance. En effet, des tests dans le terrain ont montré que les tiques (*A. variegatum*) peuvent se diriger contre le vent vers une source de phéromone. En moyenne, elles atteignent une source distante de 1 mètre en 3' 20s (Hess & De Castro 1986). Ce phénomène

d'attraction par une phéromone a également été observé chez des moustiques où il a été taxé d'"invitation effect" (Ahmadi & Mc Clelland 1985).

### I.2.3 L'appareil sensoriel

A tous les types de stimuli sont associés des récepteurs. Il existe chez les tiques un grand nombre d'organes sensoriels : Comme nous l'avons déjà indiqué, *A. variegatum* possède des yeux, mais la plupart des récepteurs se présentent sous la forme de poils sensoriels (= soies sensorielles = sensilles), dont un grand nombre sont distribués d'une part, sur les tarsi de la première paire de pattes, qui est fréquemment agitée dans l'air à la manière d'antennes, d'autre part, sur les palpes. Les soies sensorielles d'*A. variegatum* ont été étudiées par Hess & Vlimant (1982, 1983a, 1983b, 1986), qui en ont trouvé 12 types différents, selon un système de classification basé sur la morphologie proposé par Altner (1977). Bien que basée sur des sensilles d'insecte cette classification est également valable pour les tiques. Elle distingue les 4 grandes catégories suivantes :

- Sensilles sans pores (np = no pore sensilla)
- Sensilles à pore ou fente terminale (tp = terminal pore sensilla)
- Sensilles poreuses à paroi simple (wp-sw = wall pore-single walled sensilla)
- Sensilles poreuses à paroi double (wp-dw = wall pore-double walled sensilla)

Il convient ici de signaler que chez les arthropodes la morphologie et la modalité des organes sensoriels sont liées. Ainsi, les sensilles dépourvues de pores sont le plus souvent thermo, hygro ou mécanosensibles. Les sensilles à pore terminal sont gustatives, et les sensilles possédant de nombreux pores sont des sensilles olfactives. Parfois, la partie cuticulaire du poil est parcourue par plusieurs cellules nerveuses, qui peuvent posséder des modalités différentes. Toutefois, les connaissances dans ce domaine restent fragmentaires, dans le sens où on ne connaît que dans quelques cas la spécificité et les propriétés électrophysiologiques de ces récepteurs. Examinons plus en détail ces différentes catégories de récepteurs.

#### I.2.3.1 Récepteurs mécaniques

Les récepteurs mécaniques se caractérisent par des cellules nerveuses à terminaisons dendritiques particulières : Les corps tubulaires. Au nombre de 2 chez les tiques, étroitement associés mais de taille différente, les corps tubulaires constituent l'élargissement en forme de massue de la partie dendritique de la cellule nerveuse. Cette zone est remplie de microtubules arrangés longitudinalement par rapport à l'axe de la cellule. Les corps tubulaires sont présents dans des mécanorécepteurs ressemblant aux organes à fentes des

Arachnides (Hess & Vlimant 1984) mais sont parfois aussi associés à des sensilles possédant une autre modalité (Hess & Vlimant 1983, 1983a, 1986).

#### I.2.3.2 Récepteurs visuels

Nous avons signalé précédemment qu'*Amblyomma variegatum* possède des yeux et des photorécepteurs latéraux. Cette espèce est donc capable de distinguer une source lumineuse. Ce sont des yeux de type rhabdomériques (Hess, communication personnelle).

#### I.2.3.3 Récepteurs thermiques

Deux poils possédant des récepteurs thermiques ont été mis en évidence chez *Amblyomma variegatum*. (Ce ne sont peut-être pas les seuls !). Il s'agit de 2 sensilles sans pores. Ces poils possèdent 2 types de cellules sensorielles qui interviennent dans cette détection : Les cellules "à chaud" qui répondent à une augmentation de température par une augmentation de leur fréquence d'impulsion, et des cellules "à froid" qui répondent à une diminution de température par une augmentation de leur fréquence d'impulsion (Hess & Loftus 1984). Une différence de température de l'ordre de 1/2 °C a été déterminée comme seuil de réponse.

#### I.2.3.4 Récepteurs hydriques

Des récepteurs hydriques bien que probablement existants n'ont pas encore été mis en évidence par des méthodes électrophysiologiques chez cette espèce.

#### I.2.3.5 Récepteurs olfactifs

Toutes les sensilles possédant des pores ont probablement la modalité olfactive. Il en existe 5 types différents chez *Amblyomma variegatum*. Parmi celles-ci, les wp-sw/A sont responsables de la détection de l'orthonitrophénol (Schöni, 1987), un des composant de la phéromone d'agrégation-attachement, et les wp-sw/B qui se trouvent dans la capsule détectent le méthylsalicylate, un autre composant de cette phéromone (Blenderman 1984). Ces organes étant innervés par plusieurs cellules sensorielles rien ne permet d'affirmer qu'elles ne détectent que ces substances. D'autre part, il existe encore 3 types de sensilles à pores (wp-dw/A, B et C) sur les tarsi I de cette espèce.

#### I.2.3.6 Récepteurs gustatifs

Les sensilles gustatives (tp) d'*A. variegatum* n'ont fait l'objet d'aucun rapport électrophysiologique jusqu'ici. Toutefois ces récepteurs ayant la réputation de réagir par

contact, il est peu probable qu'ils interviennent dans la phase initiale de la recherche de l'hôte, mais plutôt lors de la recherche d'un site de fixation.

### I.3 Conception de notre expérimentation

#### I.3.1 Choix des stimuli

A la lumière de toutes ces connaissances, nous avons choisi de tester des stimuli dont nous pensons qu'ils peuvent entrer dans l'initialisation du comportement d'appétence. Nous avons dès lors choisi des stimuli peu spécifiques parce qu'il est vraisemblable que plus les tiques sont engagées dans un comportement donné, plus elles répondent à des stimuli précis donc spécifiques. Au départ de cette chaîne d'actions que constitue le comportement de nutrition, plus la tique est capable de réagir favorablement à des stimuli variés, plus elle a de chances de boucler son cycle. Certains de ces stimuli ont déjà fait l'objet d'études avec les tiques. Cependant, l'appétence en tant que phase initiale du comportement de nutrition est mal connue. Un même type de stimulus peut agir à divers stades du comportement de nutrition. Par exemple, on sait qu'une tique est capable de se diriger vers une source de rayonnement infrarouge. Cela ne signifie pas pour autant que les infrarouges n'entrent que dans la gamme de stimuli qui orientent les tiques vers leur hôte et non dans ceux qui déclenchent le comportement d'appétence.

Parmi les stimuli peu ou pas spécifiques de longue portée, nous avons choisi d'une part la température (IR inclus) et le CO<sub>2</sub>, pour lesquels nous avons créé un système d'expérimentation et qui constitue le gros de notre travail. Les kairomones autres que le CO<sub>2</sub> ont été écartées car elles forment un "bouquet" spécifique à chaque animal, et dont nous ignorons le plus souvent la composition exacte. Ayant basé nos recherches sur des stimuli peu spécifiques, nous avons restreint nos investigations au CO<sub>2</sub> qui est produit par tous les hôtes possibles en relativement grande quantité. Les stimulations mécaniques qui ont fait l'objet de quelques tests avec un appareillage différent. Nous avons également cherché à définir si les conditions météorologiques ont une influence sur le comportement de quête, comme c'est le cas chez *Ixodes ricinus*. Chez cette espèce, les phases de quête ne dépendent pas de la présence d'un hôte possible, mais plutôt des conditions météorologiques passées et du calendrier (Gigon 1985). Comme les mâles *Amblyomma variegatum* apparaissent les premiers sur le bétail au début de la saison des pluies, il nous semblait intéressant de tester des tiques qui ont subi une période de sécheresse.

### I.3.2 Choix de la méthode d'expérimentation

Dans un premier temps, nous avons choisi de travailler uniquement avec des mâles *A. variegatum* pour la raison suivante : Nous avons indiqué précédemment que les mâles de cette espèce apparaissent les premiers sur le bétail et qu'après quelques jours de nutrition, ils sécrètent une phéromone d'agrégation-attachement qui les rend attractifs pour les adultes des 2 sexes. Les femelles ne se gorgent qu'au voisinage des mâles déjà fixés (Ammah-Attoh 1965). Ces observations ne signifient pas que la phéromone fait obligatoirement partie des stimuli qui guident les femelles vers leur hôte. Toutefois, cette phéromone, qui est un stimulus émis par le parasite lui-même, peut être introduit dans la gamme de stimuli qui le guident vers son hôte, et, si nous ne sommes pas sûr que la phéromone intervient dans la recherche de l'hôte pour les femelles, nous sommes sûr par contre que les mâles, eux, n'en ont pas besoin. Ceci est en tout cas valable pour les premiers qui, au début de la saison des pluies, entrent en contact avec le bétail. Vu le grand intérêt des résultats obtenus par une stimulation des mâles avec du gaz carbonique, nous avons jugé utile de faire, par la suite, une série d'expériences complémentaires avec des femelles *A. variegatum*.

L'expérimentation faite avec des arthropodes hématophages n'est pas sans inconvénients. L'observateur étant lui-même un hôte possible pour les tiques, il lui est dès lors indispensable de s'isoler par rapport à ces animaux pendant les tests. D'autre part, il existe une variabilité telle dans les réponses obtenues qu'il est nécessaire de faire un grand nombre d'observations avec un grand nombre de tiques pour avoir des résultats statistiquement analysables. Or, il est difficile d'observer plus de 5 tiques à la fois, cela implique qu'il faudra répéter le test plusieurs fois, en ayant soin de ne rien changer aux conditions d'expérimentation. Là intervient un problème d'ordre pratique : La maintenance ou la reproduction des conditions d'expérimentations dans un laps de temps limité. Un stimulus n'étant rien d'autre qu'un changement intervenu dans les conditions environnantes, à chaque fois que l'on veut répéter une expérience, on doit revenir aux conditions initiales, c'est-à-dire éliminer l'effet du stimulus, ce qui peut prendre un certain temps. C'est suite à ces considérations que nous avons imaginé un système d'expérimentation dans lequel les tiques sont mécaniquement déplacées d'un environnement représentant les conditions initiales vers un environnement modifié par un stimulus. Ce système d'expérimentation que nous avons appelé double chambre de stimulation est décrit en détail dans le chapitre matériel et méthodes de ce travail.

### I.3.3 Présentation des résultats

Les résultats de nos expériences seront présentés de la manière suivante :

- A. Résultats des tests préliminaires portant sur le CO<sub>2</sub> et la température (mâles *A. variegatum*).
- B. Test d'une gamme des stimuli thermiques sur des mâles *A. variegatum*.
- C. Tests dans lesquels nous avons cherché à montrer l'effet de diverses concentrations de CO<sub>2</sub>, pour lesquels nous avons testé des mâles et des femelles *A. variegatum*.
- D. Un petit chapitre sur le synergisme possible entre le CO<sub>2</sub> et la température, phénomène mis en évidence dans les expériences préliminaires (mâles *A. variegatum*).
- E. Le préconditionnement, pour lequel nous avons testé uniquement des mâles : Puisque ceux-ci apparaissent les premiers sur le bétail, à la fin de la saison sèche, le but de ces expériences est de déterminer si des facteurs peuvent avoir une influence sur le comportement d'appétence.
- F. Une série d'expériences visant à localiser les récepteurs responsables de la détection du CO<sub>2</sub>.
- G. Un chapitre comparatif portant sur l'orientation des tiques vers une source de CO<sub>2</sub>. Ces expériences ont été conduites dans nos laboratoires par Pascal Steullet.
- H. Quelques tests portant sur l'effet des stimulations mécaniques.

## II MATERIEL ET METHODE

### II.1 Les tiques

#### II.1.1 Provenance du matériel vivant

Une souche de tiques *Amblyomma variegatum* en provenance de l'ORSTOM (Office de la recherche scientifique et technique d'outre-mer) à Adiopodoumé (Bourkina Fasso) est depuis 1980 en la possession de la maison Ciba-Geigy SA. Nous ne connaissons malheureusement pas l'histoire de cette souche antérieurement à 1980. L'élevage de cette souche a produit au moins 15 générations depuis cette date. Les adultes *A. variegatum* utilisés dans nos expériences ont été obtenus à partir de nymphes nourries sur des bovins dans les locaux de la firme Ciba-Geigy à St Aubin (FR).

#### II.1.2 Maintenance au laboratoire

En dehors des expérimentations, les adultes des deux sexes sont conservés dans des tubes de verre (diam. 21 mm, long. 21.5 cm) fermés au 2 bouts par une gaze, et placés dans des boîtes d'élevage (28 x 9 x 9 cm) qui contiennent un récipient rempli d'une solution saturée de  $\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ . Cette solution devrait permettre de maintenir une humidité relative dans les boîtes de 98 %. Cette humidité relative théorique correspond à celle qui peut être mesurée directement au-dessus du liquide, mais l'humidité effective dans la boîte, mesurée à l'aide d'un hygromètre à cheveu se situe généralement autour de 90 % (entre 88 et 92 %), humidité suffisante pour cette espèce dont le point critique d'équilibre hydrique (C.E.H) se situe entre 80 et 85 % HR (Knülle & Rudolph 1982). Les conditions d'humidité relative au-dessus du C.E.H. sont indispensables à la survie de ces animaux. En effet, au-dessous de 80 % d'humidité, la mortalité due à un déficit hydrique augmente considérablement. Or, dans les conditions précitées, nous avons pu conserver des adultes à jeun pendant plusieurs années. Les boîtes d'élevage sont placées dans une armoire, à l'obscurité, à la température ambiante du laboratoire. L'obscurité favorise un taux d'activité spontanée extrêmement bas : Une économie de mouvements freine le vieillissement. La température du laboratoire avoisine 20 °C de septembre à juillet, pendant les mois d'été elle peut parfois s'élever jusqu'à 26 °C.

#### II.1.3 Préparation des lots

Dès leur arrivée, les tiques sont triées afin d'éliminer les individus qui présentent des malformations. Celles-ci sont assez fréquentes lors de la mue et touchent

plus particulièrement les pattes, donc les organes porteurs de récepteurs sensoriels. En plus des considérations d'ordre morphologique, ce tri permet de déterminer l'aptitude des tiques à la quête. Les tiques sont à ce moment-là très excitées par le contact avec l'expérimentateur, aussi les individus immobiles et inaptes à répondre à toute stimulation sont considérés comme suspects et écartés, de même que ceux qui présentent des malformations. Les tiques ainsi triées sont réparties au hasard dans des tubes préparés et numérotés. Nous n'avons pas de contrôle de leur état physiologique et de leur teneur hydrique, aussi avons-nous supposé que le passé et les conditions de maintien au laboratoire identiques étaient des critères d'homogénéité suffisants. Malgré l'étonnante longévité des adultes à jeun, ceux que nous avons utilisés dans nos expériences étaient âgés de moins d'une année car le vieillissement physiologique peut entraîner des modifications comportementales.

## II.2 Double chambre d'expérimentation

### II.2.1 Construction et matériel

Pour nos tests de comportement, nous avons construit un appareillage tout à fait nouveau dans lequel l'observateur cherche à déranger les tiques le moins possible de manière à cerner au mieux les effets d'un stimulus.

L'appareil en plexiglas (fig. 4, page B5) consiste en 2 chambres (G et D) (40 x 45 x 70 cm), reliées par un tunnel (b). Cette matière a été choisie parce qu'elle est transparente, dépourvue d'odeurs et qu'elle peut être nettoyée facilement. Le passage d'une chambre à l'autre est assuré par un rail (e) qui relie les 2 chambres à travers le tunnel et sur lequel est posé un chariot (f), actionné par un moteur (g) (Distrelec AMY 9, réducteur AMY 9/D, 1 tour/sec). Le moteur fait tourner des poulies (Elna, canettes), autour desquelles s'enroule un câble en nylon qui entraîne le chariot. Les deux extrémités du tunnel sont fermées par des portes basculantes (c), qui sont poussées pour être ouvertes de manière automatique, au passage du chariot, par une armature en plastic disposée sur celui-ci. Les couvercles amovibles (a) des 2 enceintes sont percés d'orifices sur lesquels peuvent être branchés des tuyaux pour les entrées et les sorties de gaz. Sur les faces latérales, des portes (d) permettent des manipulations à l'intérieur des chambres. Chaque compartiment est pourvu d'un dispositif de chauffage (k) et d'humidification (j). Le chauffage est assuré par un radiateur (serpentin métallique dans lequel circule de l'eau) qui est relié à un bain thermostaté (Julabo V). Sur le radiateur est posé un bac de plastic (bac pour le développement des photographies) dans lequel on met de l'eau ou une solution saline saturée afin d'obtenir le degré d'hygrométrie désiré. Une distribution homogène de l'humidité dans les chambres est assurée par des mini-ventilateurs (h) (un par compartiment) qui fonctionnent pendant toute la durée des expériences (Distrelec Typ. 363M, 12V, 100 l/min,

actionnés par des piles 4.5 V). Ces éléments permettent d'établir des conditions environnementales différentes dans chaque chambre. L'humidité relative et la température sont contrôlées par une sonde hygro-thermique (1) (Rotronic, Hygromer HTR) avec une précision de  $\pm 0.5$  % HR et  $\pm 0.1$  °C.

### II.2.2 Environnement de la chambre d'expérimentation

L'éclairage de la chambre est assuré par un tube néon (36 W) placé longitudinalement au-dessus de l'appareillage afin de garantir l'homogénéité de la lumière. Le laboratoire n'étant pas isolé par rapport au bruit et aux vibrations, les chambres d'expérimentations ont été installées sur une table qui repose elle-même sur des amortisseurs en caoutchouc destinés à supprimer les vibrations d'origines externes au système. L'isolement par rapport à l'expérimentateur est assuré par des plaques de pavatex peintes en blanc qui recouvrent l'enceinte, et dans lesquelles sont percées des ouvertures qui permettent les observations. Les tiques ne sont ainsi pas soumises à des stimulations visuelles, thermiques ou olfactives provenant de l'observateur pendant les expériences.

### II.3 Déroutement des expériences

Pour les expériences, les tiques sont placées par 5 dans des petites boîtes (4.3 x 4.3 x 1.6 cm) en plastic transparent, dont le couvercle et le fond ont été remplacés par une gaze en nylon et sont laissées dans une des chambres pendant 2 à 4 heures selon les expériences (voir plus loin). Cette période dite "de retour au calme" est nécessaire car les tiques sont souvent très excitées lorsqu'on les manipule et il est indispensable qu'elles soient redevenues suffisamment calmes pour étudier d'éventuelles augmentations d'activité lors de la mise en appétence.

Puis l'opérateur pose une boîte sur le chariot à l'aide d'un bras mécanique, constitué d'un manche en bois terminé par un crochet qui permet d'attraper les boîtes par une boucle prévue à cet effet et fait passer les tiques d'une chambre à l'autre en actionnant le moteur (vitesse de déplacement : 4 à 4.5 cm/sec). Après la période d'observation la boîte revient dans la chambre de départ et une autre boîte est préparée pour le transfert.

Un protocole résumé, relatif à chaque expérience et contenant diverses informations comme l'âge et le sexe des tiques utilisées, les conditions d'expérimentation ainsi que les préparations spéciales concernant certains tests se trouve dans le chapitre II.9 "Protocoles d'expérimentation" à la fin de ce chapitre. Pour des raisons de disponibilité de matériel vivant, nous n'avons pas pu disposer pour toutes les expériences de tiques du même âge, aussi avons nous dû grouper par lot les tiques disponibles pour un groupe de tests donné.

## II.4 Les stimuli

### II.4.1 Stimuli thermiques par courants de convection

Dans ce cas, le système de chauffage décrit plus haut a été utilisé. Ce système permet de chauffer préférentiellement une des chambres ou les deux à la fois. Dans certains cas, nous avons dû refroidir une des chambres.

Plusieurs moyens ont alors été utilisés :

- Circulation d'eau froide dans le radiateur (effet limité)
- Mise en place sous le plancher de la chambre, et ceci pour la durée de l'expérience, d'accumulateurs de froid (coldpacks).

Ces dispositifs nous ont permis d'établir des différences de températures de l'ordre de 5 °C vers le haut ou vers le bas.

### II.4.2 Stimuli thermiques par rayonnement infrarouge

Le rayonnement infrarouge lorsqu'il a été utilisé était produit par une lampe de chauffage en céramique (Elstein 100 W, 220-230 V) fonctionnant au minimum de sa puissance grâce à un rhéostat et disposée à 20 cm au-dessus des tiges testées (ou de l'endroit où vient se placer le chariot lors du transfert). La température à la surface de la lampe n'a pas été mesurée mais la température obtenue au voisinage des tiges précisément a été mesurée à l'aide d'un thermomètre à mercure. Malheureusement, cette lampe ne dispense pas seulement un rayonnement infrarouge, mais, par son échauffement, provoque également des courants de convection. Dans les expériences sur l'effet du rayonnement infrarouge, le stimulus est donc double : Courants de convection et rayonnement infrarouge.

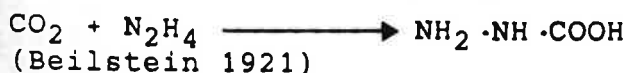
### II.4.3 Stimulation par du gaz carbonique.

La quantité désirée de CO<sub>2</sub> est obtenue en mélangeant de l'air synthétique (mélange : 80 % N<sub>2</sub> et 20 % O<sub>2</sub>) et du CO<sub>2</sub> (100 %) provenant de bouteilles (Carbagaz SA) dans la proportion désirée au moyen de débitmètres (Sho rate, Brooks Instrument). Le mélange est introduit par un orifice du couvercle avec un débit total de 5 l/min. Afin de ne pas provoquer une trop grande baisse de l'humidité relative dans la chambre par l'introduction de ce mélange, l'air synthétique utilisé est humidifié par barbotage dans une bouteille contenant de l'eau distillée. Le CO<sub>2</sub> a été administré de 2 manières différentes :

- CO<sub>2</sub> dans un jet d'air : Le mélange constitué d'air humide et de CO<sub>2</sub> arrive dans la chambre par l'intermédiaire d'un tuyau de polypropylène dont l'orifice se trouve à 20 cm au-dessus de la boîte dans laquelle se trouvent les tiques.

- CO<sub>2</sub> en "concentration" : Dans ce cas, la distribution de CO<sub>2</sub> commence au moins une heure avant le début de l'expérience afin d'être assuré que la concentration réelle s'approche de la quantité désirée dans toute la chambre. Pour certaines expériences où la chambre de départ contenait une certaine quantité de CO<sub>2</sub>, celle-ci a été préalablement remplie avec le mélange désiré de CO<sub>2</sub> pendant 1/2 heure puis la chambre de test a été remplie. Il est clair que notre tunnel n'est pas complètement imperméable au passage de gaz, aussi assiste-t-on à une légère élévation de la teneur en CO<sub>2</sub> dans la chambre de contrôle. Pour maintenir la teneur en CO<sub>2</sub> dans la chambre de départ à un niveau assez bas, dans les expériences avec un stimulus d'amplitude élevée, nous l'avons rincée conjointement avec de l'air synthétique humidifié.

Dans les expériences préliminaires, les concentrations de CO<sub>2</sub> effectivement obtenues n'ont pas été contrôlées. Par la suite, les taux obtenus ont été mesurés au moyen de tubes réactifs (Draeger AG). Comme nous reviendrons plus loin sur ces mesures, il convient ici d'en décrire le principe. Ces tubes contiennent une substance réactive (hydrazine) et un indicateur coloré (violet cristal) qui vire du blanc au violet en présence d'anhydride carbonique. Le principe de la réaction est le suivant :



Ces tubes sont adaptés à une pompe manuelle de 100 ml de capacité, cela signifie qu'un coup de pompe fait passer 100 ml d'air à travers la substance réactive du tube. Ce processus dure 20 à 30 secondes. Pour les mesures de grandes concentrations (> 0.5 %), l'analyse de 100 ml d'air ambiant suffit, mais lorsque l'on veut mesurer des valeurs entre 0.1 et 1.0 %, il est nécessaire de pomper 500 ml d'air.

## II.5 Données comportementales collectées

Dans un premier temps, c'est-à-dire lors des expériences préliminaires, nous avons cherché à définir un taux d'activité. Nos expériences portant sur des stimuli administrés de manière non directionnelle, il s'agit de mesurer une augmentation d'activité et non un succès dans la rencontre d'une cible, ce qui serait infiniment plus simple à expérimenter. De notre point de vue, l'appétence commence de toute façon par une phase active, même si l'espèce considérée présente un type de quête passif, sous la forme d'attente depuis un support d'observation : Il faut bien choisir le support et y grimper !

L'enregistrement du taux d'activité n'est pas une chose forcément aisée. Il existe bien des méthodes automatisées, mais elles sont très sophistiquées, coûteuses et pas forcément bien adaptées à notre type d'expérimentation. Une autre possibilité est de filmer, et d'analyser par la suite, la séquence comportementale ce qui est très fastidieux. Nous avons voulu définir une méthode qui permet de collecter les informations nécessaires directement pendant les tests, ce qui nous a amené à procéder de la manière suivante :

La période d'observation est découpée en tranches de 15 secondes chacune, durant lesquelles le nombre de tiques en mouvement est enregistré. Chaque individu n'est noté qu'une seule fois au cours de la période de 15 secondes, le fait qu'il ait marché constamment ou non n'étant pas pris en considération. Ainsi, par minute d'observation, on a un maximum possible de 20 points, soit 4 tranches de 15 secondes pour 5 tiques. Ce nombre est à multiplier par le nombre de boîtes à 5 tiques utilisées dans l'expérience ainsi que par le nombre de minutes d'observation pour obtenir le taux d'activité maximum possible sur la durée de l'observation. Ainsi, pour une expérience avec 100 tiques (20 boîtes à 5 tiques) le maximum possible pour 1 minute est égal à 400 ( $4 \times 5 \times 20$ ). En divisant le total obtenu par 4 on obtient la moyenne par minute (moyenne de 4 périodes d'observation) qui correspond également au pourcent du maximum possible. C'est ce pourcentage qui a été représenté sur les figures.

Comme il est très difficile d'observer des tiques, de noter des résultats et d'avoir en même temps l'oeil sur un chronomètre, nous avons choisi d'utiliser une bande magnétique sur laquelle sont enregistrés des repères temporels qui indiquent chaque début (ou fin) de période de 15 secondes. L'observateur écoute la bande avec un walkman, et n'a ainsi plus qu'à observer les tiques et noter les valeurs sur une feuille protocolaire préparée à cet effet. Le walkman a été remplacé, pour certaines expériences, par un timer donnant un signal lumineux accompagné d'un léger clic sonore, placé hors de la chambre d'expérimentation, donc visible pour l'observateur et pas pour les tiques. Cette mesure du taux d'activité a été effectuée après le transfert, dès l'instant où les tiques sont arrivées dans la deuxième chambre. La valeur obtenue pour chaque test est comparée à celle obtenue pour un contrôle (transfert des tiques dans des conditions identiques). Par la suite, nous avons jugé bon de compléter ces données par une mesure du taux d'activité avant le transfert défini de la même manière. Après une durée égale de retour au calme, certains lots de tiques manifestent encore une certaine activité, c'est pourquoi cette mesure nous a paru utile dans l'analyse des résultats.

A ce moment-là, l'expérience acquise dans l'observation des tiques nous a permis de définir une hiérarchie de comportements correspondants à des niveaux d'excitation successifs, dont la proportion relative selon les expériences donne des renseignements précieux. Ces 4 niveaux d'excitation possibles (illustrés à la fig. 5, page B6) sont les suivants :

- **Repos** : Tique immobile pattes repliées sous le corps.
- **Eveil** : Tique immobile, la première paire de pattes dressée.
- **Alerte** : Mouvements perceptibles de la première paire de pattes qui est balancée dans l'air ou tique bougeant sur place dans une recherche d'orientation.
- **Quête** : Tique en phase de quête soit généralement une alternance de phases de déplacements et d'orientation.

Pour chaque tique, seul le maximum d'excitation atteint est noté, même si les tiques passent par les différents stades, ainsi on a autant de données que de tiques participant à l'expérience. Nous verrons dans les résultats qu'avec certains stimuli le passage se fait presque instantanément du repos à la quête, les stades intermédiaires étant si peu apparents pour l'observateur, qu'il est justifié de ne tenir compte que de l'état d'excitation maximal observé. Ces informations comportementales (taux d'activité et niveaux d'excitation) ont été relevées dans des fiches protocolaires dont un exemple est donné à la fig. 6, page B7.

## II.6 Test statistique

Nous avons eu à comparer des taux d'activité (obtenu, rappelons-le sous la forme d'une proportion : Taux = activité mesurée/activité maximum possible). Par exemple, le taux mesuré dans une expérience est comparé à celui obtenu dans un contrôle, ou les taux d'activité obtenus dans différentes expériences sont comparés entre eux. Lors de l'étude des niveaux d'excitation ce sont des nombres de tiques que nous avons comparés. Un test parent du Chi-carré permettant de comparer des proportions sous la forme de tableaux de contingence 2 x 2 (Ostle 1963) a été utilisé. Un programme permettant d'utiliser ce test de manière simple a été mis au point au Centre de Calcul de l'Université de Neuchâtel sur l'ordinateur VAX 780. Les droites de régression ont été calculées à l'aide des programmes statistiques d'une calculatrice (HP 11-C). La comparaison des droites a été faite selon une méthode proposée par Hald (1967).

## II.7 Les expériences d'orientation en soufflerie

Ces expériences ont été conduites dans notre laboratoire selon une méthode décrite en détail ailleurs (Steullet 1987). Brièvement, la méthode est la suivante :

Dans un caisson (142 x 45 x 28 cm) de bois aggloméré recouvert de matière synthétique, on fait circuler un vent laminaire à une vitesse de 20 cm/s. Le couvercle amovible du caisson est en plexiglas. Ce courant d'air est produit à une des extrémités du tunnel par un ventilateur de table (Solis type 730, 30 W), puis filtré, homogénéisé et ralenti par un filtre de charbon actif (Therma). Le CO<sub>2</sub> dans les mêmes concentrations physiologiques que celles utilisées pour les tests dans la double chambre de stimulation est introduit par l'intermédiaire d'un tuyau, à un débit total de 4.8 l/min dans la partie amont de la cage. La substance ainsi appliquée diffuse sous l'effet du vent en un panache qui s'élargit légèrement depuis le lieu de l'introduction vers l'autre extrémité du caisson. L'air est ensuite évacué à l'extérieur du bâtiment au moyen d'un second ventilateur. Les tiques, préparées par 5 dans des tubes de verre sont introduites de la manière suivante : Le tube est ouvert et les tiques "renversées" sur le lieu de lâcher à l'extrémité aval, soit à 80 cm de la source d'odeur. Il n'y a pas de période de retour au calme comme dans les tests de la double chambre. L'observateur reste assis au-dessous du niveau du couvercle du caisson et visualise la trajectoire des tiques dans un miroir placé au-dessus du tunnel. Trois niveaux d'excitation possibles sont distingués ici : Repos (tique couchée, immobile), alerte (première paire de pattes dressée ou balancée dans l'air), quête (déplacement au hasard ou vers la source d'odeur). Pour qualifier la réaction des tiques dans ces expériences on utilise un taux de locomotion (en %) donné par la formule suivante :

$$\text{Taux de locomotion} = \frac{\text{nombre de tiques en quête}}{\text{nb. total de tiques utilisées}} \times 100$$

L'orientation vers la source d'odeur est qualifiée de la manière suivante : 3 rayons successifs, R1, R2 et R3, distants de 24 cm séparent le lieu de lâcher des tiques de la source d'odeur, le rayon R3 étant situé à 8 cm de la source (voir schéma fig. 7, page B8). Le nombre de tiques qui parviennent à franchir ces 3 rayons (respectivement R1, R2, R3) est noté, et un taux d'attraction (en %) pour chaque rayon traversé est défini de la manière suivante :

$$\text{Taux d'attraction au rayon } i = \frac{\text{nombre de tiques qui traversent } R_i}{\text{nombre total de tiques}} \times 100$$

## II.8 Expériences visant à mettre en évidence le rôle des stimulations mécaniques

Malgré notre méconnaissance des fréquences et des intensités des vibrations mesurées dans les sols, nous avons voulu construire une expérience permettant de déterminer si les tiques sont capables de répondre à certaines fréquences.

### II.8.1 Matériel de stimulation

Un haut parleur (h) (25-3000 Hz, 40 W, diam. 20 cm) est branché sur un générateur de fréquence (G) (General Radio Company, USA) permettant de produire des fréquences de 10 à 50000 Hz amplifié au moyen d'un ancien poste de radio (A) (Philips 20 W). Le substrat vibrant utilisé est une membrane de silicone (m) du type de celles utilisées pour la nutrition artificielle des mouches tsétsé (Bauer & Wetzel 1975), tendue au-dessus du haut-parleur. Les tiques sont déposées sur la membrane. Un entonnoir de verre (e) retourné et dont le tube est fermé par un bouchon de gaze (b) empêche leur fuite (fig. 8, page B9).

### II.8.2 Fréquences testées et mode de stimulation

Nous avons voulu tester une gamme de fréquences susceptibles d'être transmise par le substrat, c'est pourquoi nous avons utilisé un haut-parleur qui transmet bien les basses fréquences. L'oreille humaine perçoit les fréquences allant de 16 Hz à 20000 Hz environ, mais nous ne connaissons pas les propriétés "auditives" de nos tiques. Notre appareillage nous a permis de tester une gamme de 30 à 3000 Hz, nous n'avons pas testé de fréquences supérieures. Ces fréquences ont été appliquées dans l'ordre croissant ou décroissant, par paliers d'ordre de grandeur, soit 3 stimulations successives (une à 30 Hz, puis une à 300 Hz, puis une à 3000 Hz ou le contraire). Le stimulus est appliqué par intermittence de 5 secondes de stimulation et 5 secondes de pause au moyen d'un timer électronique (Sélectron GZ). Chaque fréquence testée est appliquée pendant 5 minutes auxquelles suivent 5 minutes de pause, puis la fréquence suivante est testée. Les données comportementales ont été collectées 7 fois au cours de chaque expérience comme décrit ci-dessous et indiqué à la figure 9, page B10. Les 7 périodes d'observation sont donc les suivantes :

1. avant la première stimulation
2. immédiatement après le début de la première stimulation
3. pendant la pause suivant la première stimulation
4. immédiatement après le début de la deuxième stimulation
5. pendant la pause suivant la deuxième stimulation
6. immédiatement après le début de la troisième stimulation
7. pendant la pause suivant la troisième stimulation

Ces données ont déjà été définies précédemment soit : Un taux d'activité sur 2 minutes d'observation, et 3 niveaux d'excitation possibles ici : Repos, alerte, quête.

## II.9 Protocoles d'expérimentation

Avertissement au lecteur : Il arrive que les conditions moyennes pour un groupe d'expériences soient indiquées dans les protocoles. La valeur indiquée est alors accompagnée de la déviation standard par rapport à cette moyenne, précédée du signe †.

### A Tests préliminaires

#### A.1 Influence du gaz carbonique contenu dans un jet d'air.

- tiques : 25 mâles *Amblyomma variegatum* âgés de 1 mois et demi.
- conditions d'expérimentation : 25 à 26 °C et 75 à 80 % d'humidité relative dans les deux chambres.
- retour au calme : 2 heures.
- stimulus : Un jet d'air synthétique est administré par l'intermédiaire d'un tuyau en matière synthétique dont l'orifice est situé à 20 cm au-dessus de l'endroit où viennent se placer les tiques. Le flux est continu pendant toute la durée de l'expérience. Il est constitué d'air synthétique pour les contrôles, ou d'air synthétique auquel on a ajouté la quantité nécessaire de CO<sub>2</sub> afin d'obtenir les concentrations finales suivantes : 0.5, 2.0, 3.5, 5.0 et 8.0 % de CO<sub>2</sub>. Dans tous les cas, le débit total est 5 l/min.
- mise en place et test : Pour chaque expérience, 5 boîtes contenant 5 tiques sont préparées. La première boîte est utilisée pour le contrôle : Le taux d'activité des tiques est noté dès que celles-ci sont arrivées dans le jet d'air. Ensuite seulement, on ajoute la proportion désirée de CO<sub>2</sub> dans le flux d'air et on effectue les transferts avec les 4 autres boîtes. Ainsi 25 tiques (5 x 5) ont été testées comme témoins (sans adjonction de CO<sub>2</sub>) et 20 tiques (4 x 5) pour chacune des autres concentrations.
- durée de l'observation : 5 minutes.
- données comportementales collectées : Taux d'activité sur les 5 minutes d'observation (l'observation commence dès que les tiques arrivent dans le jet d'air).

#### A.2 Profil d'adaptation au gaz carbonique contenu dans un jet d'air.

- tiques : Pour chaque test, 10 mâles *A. variegatum* sont prélevés au hasard dans un lot d'individus âgés de 2 mois.
- conditions d'expérimentation : 27 à 28 °C et 75 à 80 % d'humidité relative dans les 2 chambres.
- retour au calme : 2 heures
- stimulus : Le stimulus est administré de la même manière que dans l'expérience A.1, la concentration désirée de CO<sub>2</sub> est également maintenue dans le jet d'air pendant toute l'expérience.

- durée de l'observation : Dès l'arrivée des tiques dans le jet d'air, 6 périodes d'observation de 5 minutes en alternance avec des pauses de 5 minutes sont réalisées. On a donc des mesures du taux d'activité sur une période globale de 55 minutes.
- données comportementales collectées : Un taux d'activité sur chaque période d'observation post-transfert.

### A.3 Différentes concentrations de gaz carbonique.

- tiques : 50 mâles *A. variegatum* dont 25 sont âgés de 3 mois et 25 âgés de 2 mois.
- conditions d'expérimentation : 25 °C et 90 % HR
- retour au calme : 2 heures
- stimulus : Dans ces tests, on ne transfère pas les tiques dans un jet d'air contenant du CO<sub>2</sub>, mais ici, la chambre est préalablement remplie avec le mélange désiré. Le remplissage se fait par rinçage continu de la chambre avec le mélange d'air synthétique et de CO<sub>2</sub> voulu, pendant une heure déjà avant le début des transferts. Les concentrations de CO<sub>2</sub> testées sont les mêmes que dans les expériences précédentes, soit 0.5, 2.0, 3.5, 5.0 et 8.0 %. Les tests concernant les concentrations 3.5, 5.0 et 8.0 % ont été répétés.
- mise en place et test : Après les 2 heures de retour au calme, un test de contrôle est fait avec 10 tiques (2 x 5), puis on procède au remplissage de la chambre avec le mélange de CO<sub>2</sub> désiré, ceci pendant une heure. Ensuite, les autres tiques sont testées pour les diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Il faut souligner ici que les tiques soumises aux expériences témoins ont une heure de retour au calme de moins que les tiques testées pour le CO<sub>2</sub>.
- durée de l'observation : 5 minutes
- données comportementales collectées : Taux d'activité comme précédemment.

### A.4 Comparaison de plusieurs stimuli.

- tiques : Cette série d'expériences a été effectuée 2x, avec 2 lots de 100 mâles *A. variegatum* dont 25 de 5 mois, 25 de 4 mois, 25 de 3 mois et 25 de 2 mois.
- conditions d'expérimentation : 20 °C (sauf dans les cas où un stimulus thermique a été testé) et 85 % HR.
- retour au calme : 3 heures
- stimulus : Dans ces expériences, nous avons tenté de comparer l'effet de divers stimuli différents :
  1. contrôle : transfert dans des conditions identiques.
  2. infra-rouge : une lampe de chauffage à infra-rouges (Elstein 100 W) est placée au-dessus des tiques, et produit une augmentation de température de 2 °C ainsi qu'un rayonnement infra-thermique.
  3. stimulus thermique : le chauffage disposé dans le fond de la chambre engendre des courants de convection et une augmentation de température moyenne de 4.5 °C.
  4. 3.5 % CO<sub>2</sub> sont obtenus par remplissage de la chambre

(voir exp. A.3).

5. combinaison du stimulus produit par la lampe de chauffage (voir sous 2.) et de 3.5 % de CO<sub>2</sub>.
6. combinaison du stimulus thermique par courants de convection (voir sous 3.) et de 3.5 % de CO<sub>2</sub>.

- durée de l'observation : 1 minute
- données comportementales collectées : Taux d'activité sur une minute.

#### A.5 Essai d'adaptation au gaz carbonique.

Dans cette expérience, on cherche à savoir si les tiques réagissent à une augmentation de la concentration de CO<sub>2</sub> ou à la présence de CO<sub>2</sub> tout simplement. Le principe consiste à tester la réaction des tiques pour un saut donné de [CO<sub>2</sub>] (de l'ordre de 1 % ici) puis de les laisser s'adapter à cette concentration pendant une heure et enfin de les tester à nouveau avec un saut de même amplitude. Dans le cas où les tiques réagissent au saut de concentration, on devrait obtenir une différence d'activité à peu près identique dans les 2 cas.

- tiques : Le test a été effectué avec 3 lots de tiques différents :
  - 1° 75 mâles *A. variegatum* dont 25 de 4 mois et 50 de 7 mois.
  - 2° 80 mâles *A. variegatum* dont 40 de 1 mois et 40 de 2 mois.
  - 3° 70 femelles *A. variegatum* dont 30 de 3 mois et 40 de 1 mois.
- conditions d'expérimentation : 20-22 °C et 75 % HR.
- durée de l'observation : 2' après chaque transfert
- retour au calme : 3 h sans adjonction de CO<sub>2</sub>
- test de la réaction des tiques à 1 % CO<sub>2</sub>
- adaptation 2 h à 1 % CO<sub>2</sub>
- test de la réaction des tiques à 2 % CO<sub>2</sub>
- données collectées : Taux d'activité post-transfert.

## B Température et rayonnement infrarouge

### B.1 Effet de divers stimuli thermiques.

On cherche ici à répondre aux questions suivantes :

- Un rapide changement de température peut-il mettre les tiques en état d'appétence ?
- Est-ce que la température peut être considérée comme un stimulus important dans le comportement d'appétence chez *Amblyomma variegatum* ?

- tiques : 6 lots de 100 mâles *A. variegatum* utilisés en alternance. Chaque lot étant composé de 85 tiques âgées de 3 mois et de 15 tiques de 7 mois.
- retour au calme : 3 h 30
- stimuli : Différents sauts de température vers le haut et vers le bas, à partir de températures initiales variant entre 21.5 et 30 °C.
- conditions d'expérimentation : Température variable (voir stimuli), HR  $44.3 \pm 5.2$  % (voir également le tableau 2, page B11). Ce taux d'humidité relative a été choisi ici pour des raisons techniques. En effet, l'établissement d'un taux d'humidité relative proche de la saturation et constant, dans une gamme de températures de 20 °C à 30 °C n'a pas été possible dans notre appareillage et c'est pour uniformiser les conditions d'expérimentations que nous avons eu recours à un taux d'humidité relative plus bas que dans les autres expériences.
- durée de l'observation : 1 minute avant le transfert, 2 minutes post-transfert.
- données comportementales collectées :

Avant le transfert :

- Taux d'activité sur 1 minute
- Niveaux d'excitation sur la période d'observation

Après le transfert :

- Taux d'activité sur 2 minutes
- Niveaux d'excitation sur la période d'observation

#### B.2 Stimulation thermique et rayonnement infrarouge, sans transfert.

Ces tests ont été effectués dans le but de stimuler des tiques avec une source de chaleur diffusant également un rayonnement infrarouge, mais en supprimant les vibrations dues au transport sur le chariot.

- tiques : Les tiques ont été prélevées dans les lots utilisés précédemment pour le spectre température. 4 lots différents ont été utilisés pour les 4 expériences décrites.
- retour au calme : 4h.
- mise en place : Les tiques sont préparées par 5 comme précédemment et sont mises dans la chambre derrière un écran de styropore recouvert de papier d'aluminium afin de les protéger des radiations thermiques. Après le retour au calme, une boîte est délicatement placée sur le chariot où elle est laissée encore 10 minutes. Sur un statif placé dans la chambre, sont fixés la lampe de stimulation (Elstein 100 W) et un écran de même nature que celui décrit précédemment et qui lui, protège les tiques qui sont placées sur le chariot. Après ces 10 minutes, on allume la lampe à infra-rouges (les tiques sont alors protégées du rayonnement). Après 2 minutes, on relève l'activité des tiques pendant une minute puis on retire l'écran et on note l'activité des tiques pendant 2 minutes.

- conditions d'expérimentation : Les conditions moyennes pour chaque expérience sont indiquées dans le tableau 3, page B11. Il est à noter que l'intensité du rayonnement est donné par une mesure de la température (thermomètre placé à la hauteur des tiques). Cette mesure n'est pas précise dans le sens où elle prend en compte à la fois l'échauffement dû au rayonnement infrarouge émis par la lampe et celui qui est attribuable aux courants de convection provoqués par cette même lampe. Le stimulus correspond à la différence de température qui apparaît entre le moment où on enlève l'écran et la fin des observations. D'autre part, on assiste à une élévation graduelle de la température moyenne dans la chambre au cours des tests successifs, cependant, les différences de températures auxquelles les tiques ont été soumises, étaient les mêmes pour chaque groupe de tests.
- données comportementales collectées : Les mêmes que pour les expériences portant sur la température.

## C Le CO<sub>2</sub>

### C.1 Effet de diverses concentrations de gaz carbonique sur les mâles *A. variegatum*

- tiques : 4 lots de 100 mâles *A. variegatum*, âgés de 4 mois et 4 lots composés d'environ 50 tiques de 4 mois et 50 tiques de 10 mois ont été utilisés en alternance.
- conditions d'expérimentation : Avant le transfert : T =  $22.9 \pm 0.9$  °C, HR =  $64.5 \pm 2.7$  %, après le transfert : T =  $22.9 \pm 0.9$  °C, HR =  $66 \pm 3.4$  %. Les valeurs exactes pour chaque expérience sont indiquées dans le tableau 4, page B12.
- retour au calme : 4h à 4h 30
- stimuli : Les sauts de [CO<sub>2</sub>] effectués ont toujours été faits dans le sens d'une augmentation, à partir d'une concentration initiale variant entre 0.0 et 3.9 %. (voir tableau 4)
- durée de l'observation : 1 minute avant le transfert et 2 minutes après le transfert.
- données comportementales collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation pré- et post-transfert.

### C.2 Effet de diverses concentrations de gaz carbonique sur les femelles *Amblyomma variegatum*

- tiques : 1 lot de 100 femelles *A. variegatum*, âgées de 4 à 5 mois
- conditions d'expérimentation : Avant le transfert : T =  $22.1 \pm 0.7$  °C, HR =  $81.8 \pm 4.2$  %, après le transfert : T =  $22.1 \pm 0.7$  °C, HR =  $79.0 \pm 5.9$  %. Les valeurs exactes pour chaque expérience sont indiquées dans le tableau 5, page B13.
- retour au calme : 4h à 4h 30

- stimuli : En raison de la quantité limitée de matériel vivant disponible nous avons restreint notre gamme d'expériences à celle qui s'est avérée la plus intéressante pour les mâles. C'est pourquoi des sauts de concentration de CO<sub>2</sub> ont été faits vers le haut et généralement à partir d'une concentration initiale variant entre 0.1 et 1.7 % (voir également le tableau 5)
- durée de l'observation : 1 minute avant le transfert et 2 minutes après le transfert.
- données comportementales collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation pré- et post-transfert.

#### D Synergisme possible entre CO<sub>2</sub> et température

- tiques : 3 lots de 100 mâles ont été utilisés. Au cours de ces expériences un certain nombre de tiques sont mortes et n'ont pas été remplacées.
- conditions d'expérimentation : Température, humidité et teneur en CO<sub>2</sub> sont indiquées dans le tableau 6, page B13, ainsi que le nombre de tiques qui ont participé à chacune des expériences.
- retour au calme : 4 heures
- stimuli : Sauts de température (vers le haut) de 1.5 à 2.5 °C, sauts de [CO<sub>2</sub>] de 0.8 à 5.5 %
- durée de l'observation : 1' pré-transfert, 2' post-transfert
- données comportementales collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation pré- et post-transfert.

#### E Influence du climat : Le préconditionnement dans un environnement sec.

Dans ces expériences, on cherche à savoir si une période de sécheresse aura une influence sur le comportement des mâles *Amblyomma variegatum* face à des stimuli originaires de l'hôte. Un degré d'humidité de 60 % a été installé en remplaçant la solution saturée de Na<sub>2</sub>HCO<sub>3</sub> des boîtes d'élevage par une solution de KOH à 40 g/100 g H<sub>2</sub>O en solution (Solomon 1951). Dans les expériences avec 4 types de préconditionnement, le milieu chaud était un laboratoire chauffé spécialement dont la température variait de 23 à 25 °C, et le milieu froid était un rebord de fenêtre (intérieur au bâtiment), où la température variait entre 15 et 17 °C. Dans les deux cas, les tiques ont été laissées dans l'obscurité.

##### E.1 Préconditionnement d'une semaine dans un environnement sec ou humide.

- tiques : 2 lots de 50 mâles, chacun étant constitué de 15 individus âgés de 6 mois, 15 de 5 mois et 20 de 3 mois.

- conditions de préconditionnement :
  - Lot 1. 20 °C, 60 % HR
  - Lot 2. 20 °C, 95 % HR.
- mise en place et test : Après une semaine de préconditionnement la même expérience est effectuée pendant 4 jours successifs. Les tiques sont alors gardées à la température du laboratoire qui variait de 20 à 21 °C la nuit à 23-25 °C l'après-midi, l'humidité relative oscillant entre 95 et 98 %..
- retour au calme : 3h
- stimulus : 3.5 % CO<sub>2</sub> + un saut de température vers le haut (en moyenne 2.5 °C (lampe IR))
- durée de l'observation : 1 minute.
- données collectées : Taux d'activité post-transfert.

E.2 Préconditionnement de 2 semaines dans un environnement sec ou humide, puis stimulation pendant 3 jours successifs de tiques utilisées chaque jour et des tiques "naïves".

Les expériences précédentes ont montré que les tiques desséchées réagissent plus fortement le 2ème jour de stimulation. Ces expériences sont répétées, mais cette fois avec d'une part des tiques testées les 4 jours successifs comme en E.1 et d'autre part des tiques naïves, c'est-à-dire des tiques qui n'ont encore participé à aucune expérience. Les tiques naïves sont donc remplacées tous les jours. On cherche ainsi à contrôler si l'augmentation de réponse observée le deuxième jour pour les tiques desséchées n'est pas due au hasard.

- tiques : 2 lots de mâles de même composition que dans l'expérience précédente.
- stimulus : 0.5 % CO<sub>2</sub> + un saut de température de 3 °C vers le haut (lampe IR).
- durée de l'observation : 1 minute
- données collectées : Taux d'activité post-transfert.

E.3 Contrôle avant le préconditionnement, et mesure du taux d'activité pré- et post-transfert.

- tiques : 200 mâles A. var. âgés de 5 mois. 100 tiques (2 x 50) ont été préconditionnées au froid (16 °C), sec ou humide (55 % ou 90 % HR). Les 100 autres (2 x 50) ont été préconditionnées au chaud (25 °C), sec ou humide (60 % ou 90 % hr)
- test de contrôle : Un test est fait avec chaque lot de 100 avant les 15 jours de préconditionnement.
- retour au calme : 4 heures
- stimulus : 1 % CO<sub>2</sub> pour tous les tests (contrôles compris).
- déroulement de l'expérience : Après la période de préconditionnement la même expérience est répétée 3 jours successifs. Entre les tests, les tiques sont gardées à la température du laboratoire soit 20 °C.

- durée de l'observation : 1 minute avant le transfert et 2 minutes après le transfert, nous ne tiendrons compte que de la première minute dans nos résultats.
- données collectées : Taux d'activité pré- et post-transfert.

## F Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles

### F.1 Localisation de l'appendice intervenant dans la détection.

La plupart des récepteurs sensoriels d' *Amblyomma variegatum* sont localisés sur les tarses de la première paire de pattes (Hess et Vlimant 1982, 1983), et sur les palpes. Dans une première expérience d'ablation, nous avons voulu démontrer la présence des dits récepteurs sur les tarses ou sur les palpes. L'ablation d'appendices tels que les tarses ou les palpes ne pose aucun problème technique, il suffit de disposer d'un scalpel suffisamment pointu. Il est à noter cependant que des pertes d'hémolymphe sont consécutives à ces ablations, ce qui diminue les chances de survie des tiques. Quantitativement, ces pertes sont environ 2 fois plus importantes lors de l'ablation des palpes que lors de l'ablation des tarses I ou IV. C'est pourquoi le nombre de tiques testées dans ce cas était plus faible. Un temps de "récupération" post-opératoire de 10 jours leur a été accordé avant les tests.

- tiques : 3 lots de 50 mâles *A. variegatum* choisis dans les lots utilisés précédemment pour le spectre CO<sub>2</sub>. On a procédé ensuite aux ablations suivantes :
  - Lot 1 : ablation des tarses I
  - Lot 2 : " des tarses IV (contrôle)
  - Lot 3 : " des palpes
- temps de récupération : Les tiques ainsi opérées ont été placées à 23 degrés et 95 % HR pendant 10 jours avant d'effectuer les tests, afin de permettre aux tiques de récupérer après le traumatisme de l'ablation. Après cette période, un certain nombre de tiques étaient mortes, probablement à cause de la perte d'hémolymphe consécutive à l'opération. Les expériences ont été faites avec les tiques restantes soit :
  - Lot 1 : 40 tiques
  - Lot 2 : 40 tiques
  - Lot 3 : 25 tiques
- conditions d'expérimentation : 22.5 °C, 68 % HR
- retour au calme : 4h 30
- stimulus : Un saut de concentration de CO<sub>2</sub> de 0.8 %
- durée de l'observation : 1 minute avant le transfert et 2 minutes après le transfert.
- données collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation avant et après transfert.

## F.2 Localisation des sensilles sensibles au gaz carbonique sur le tarse d'*Amblyomma variegatum*

5 types différents de sensilles olfactives ont été distingués chez *Amblyomma variegatum* (Hess & Vlimant 1980, 82, 83a & b). Ces différents types varient, tant par la configuration de leur paroi que par des caractéristiques cytologiques (ex. nombre de cellules sensibles). Cependant, on ne connaît que dans quelques cas les substances auxquelles ces récepteurs réagissent. Il convient ici de rappeler quelles sont les sensilles olfactives présentes sur les tarsi I d'*A. variegatum* et comment elles sont distribuées :

Chaque groupe de sensilles porte une appellation qui représente sa position sur le tarse. Les lettres D, LA, LP, V désignent respectivement les positions dorsales, latérales antérieures, latérales postérieures et ventrales. Une numérotation en chiffres romains est faite dans le sens distal-proximal, ainsi le groupe portant l'appellation D I, désigne le groupe de sensilles dorsales les plus distales du tarse. Enfin, un numéro en chiffres arabe caractérise chaque poil. La figure 10, page B14 représente le tarse I d'*Amblyomma variegatum* ainsi que la disposition des différents groupes de sensilles et le tableau 7, page B15 résume la position et le type des sensilles olfactives présentes sur le tarse I d'*Amblyomma variegatum*, le nombre de cellules qui les innervent et, le cas échéant, les substances auxquelles elles répondent.

### Stratégie d'expérimentation

Nous avons choisi de tester chaque type de sensille en procédant soit à leur ablation, soit à leur occlusion. Si l'ablation est possible pour les poils qui ont une certaine longueur comme les D I, D II, D III, D IV, l'occlusion est nécessaire pour la capsule de l'organe de Haller et accessoirement pour les petites sensilles du groupe D II (D II 5-6) :

- L'ablation de sensilles avec un microscalpel de fabrication "maison" : Epingle dont la pointe est aplatie à l'extrémité et aiguisée sur une coquille d'oeuf ou sur une pierre à aiguiser, ou aiguille de seringue affûtée de la même manière. Cette méthode est valable pour les grands poils sensoriels.

- L'occlusion par une peinture pour bois (Migros, peinture artistique) diluable à l'eau. Ceci est une méthode valable pour les petites sensilles ainsi que pour la capsule de l'organe de Haller, dans laquelle on ne peut rien couper. La couche de revêtement utilisée doit avoir les propriétés suivantes : Faible toxicité, bonne adhérence à la cuticule, séchage pas trop rapide. Ces opérations ont été faites sous une loupe (Wild M5A, grossissement 50x). En vue des inter-

ventions, les tiques ont été fixées sur un manche de scalpel avec une bande de parafilm. Les tiques non-opérées ont été conjointement maintenues dans les mêmes conditions. Un temps de "récupération" de 4 jours leur a été accordé avant les tests.

- tiques : Pour ces expériences 100 mâles *A. variegatum* ont été préparés en différents groupes. On a cherché à éliminer systématiquement les sensilles non par leur localisation mais par le type auquel elles appartiennent. Selon le nombre de tiques préparées pour chaque type de sensilles, nous avons testé 2 ou 3 groupes par expérience, ainsi que nous l'avons résumé dans le tableau 8, page B15.
- conditions d'expérimentation : Les conditions pour chaque expérience sont indiquées dans le tableau 9, page B16.
- retour au calme : 4h 30
- stimulus : Un saut de concentration en CO<sub>2</sub> de l'ordre de 1% en moyenne.
- durée de l'observation : 1 minute avant et 2 minutes après le transfert.
- données collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation avant et après le transfert.

#### G Tests d'orientation en soufflerie

Rappelons ici que ces tests ont été exécutés par Pascal Steullet dans nos laboratoires.

##### G.1 Comportement d'*Amblyomma variegatum* dans un vent dépourvu d'odeurs ou sans vent.

- tiques : 50 mâles et 50 femelles âgées de 7 mois et 3 semaines.
- conditions d'expérimentation : 20 à 25 °C et 35 à 40 % HR.
- stimulus : Présence ou absence de vent (vent de 20 cm/sec.).

##### G.2 Comportement d'*Amblyomma variegatum* vis à vis de diverses concentrations de gaz carbonique dans le vent.

- tiques : 50 mâles et 50 femelles âgés de 6 à 7 mois et 50 mâles et 50 femelles âgés de 7 à 8 mois.
- conditions d'expérimentation : 20 à 25 °C et 35 à 40 % HR.
- stimulus : 0.0, 2.0, 3.5, 5.0 et 8.0 % de CO<sub>2</sub> introduit dans le flux d'air.

## H Expériences visant à mettre en évidence le rôle des stimulations mécaniques

### H.1 Fréquences croissantes

- tiques : 10 mâles *A. variegatum* choisis au hasard dans un lot de 4 mois et 10 mâles *A. variegatum* d'un lot de 10 mois sont utilisés en alternance. Le test est répété 5 fois.
- conditions d'expérimentation :  $22.5 \pm 1.25$  °C et  $71.6 \pm 4.2$  % HR.
- retour au calme : Variable. Nous n'avons pas pu empêcher que certaines tiques montent à l'intérieur de l'entonnoir avant l'expérience. Comme elles ont alors perdu le contact avec le substrat nous ne les avons pas prises en considération. De 50 tiques au départ il nous en reste 35 ici.
- stimulus : 30 Hz 5', pause 5', 300 Hz 5', pause 5', 3000 Hz 5'.
- mode d'observation : 7 fois 2 minute selon le schéma de la fig. 8 (voir aussi texte page 23).
- données collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation au cours de chaque séquence d'observation.

### H.2 Fréquences décroissantes

- tiques : 10 mâles *A. variegatum* choisis au hasard dans un lot de 4 mois et 10 mâles *A. variegatum* d'un lot de 10 mois sont utilisée en alternance. Le tests est répété 5 fois.
- conditions d'expérimentation :  $22.4 \pm 1.08$  °C et  $70.2 \pm 2.5$  % HR.
- retour au calme : Variable. Comme précédemment, nous n'avons pas pu empêcher que certaines tiques montent à l'intérieur de l'entonnoir avant l'expérience. De 50 tiques au départ il nous en reste 36 ici.
- stimulus : 3000 Hz 5', pause 5', 300 Hz 5', pause 5', 30 Hz 5'.
- mode d'observation : 7 fois 2 minute selon le schéma de la fig. 8 (voir aussi texte page 23).
- données collectées : Taux d'activité et niveaux d'excitation au cours de chaque séquence d'observation.

### III RESULTATS

#### A Tests préliminaires

##### A.1 Influence du gaz carbonique dans un jet d'air.

Ainsi que le montrent les résultats de ces tests (voir tableau 10, page B16) le taux d'activité obtenu par le transfert des tiques dans un jet d'air pur ou contenant du CO<sub>2</sub> est significativement différent. Le taux d'activité obtenu pour chaque concentration de CO<sub>2</sub> est comparé à celui obtenu pour le témoin. Avec une concentration en CO<sub>2</sub> de 0.5 à 2.0 % le taux d'activité pendant les 2 premières minutes, est significativement différent du contrôle. Avec une [CO<sub>2</sub>] de 3.5 à 8.0 % le taux d'activité est encore plus haut, mais diminue rapidement au cours des 5 minutes d'observation (fig. 11, page B17). On remarque que le taux d'activité maximum est souvent atteint pendant la première minute post-transfert, et qu'il diminue ensuite graduellement, plus rapidement pour les grandes concentrations que pour les petites. A 5.0 %, dès la 3ème minute, le taux d'activité a suffisamment diminué à tel point qu'il atteint le niveau du témoin. Au cours des 2 premières minutes, on peut séparer de manière significative les 3 groupes de tests suivants :

- le contrôle
- 0.5 et 2.0 % CO<sub>2</sub>
- 3.5, 5.0 et 8.0 % CO<sub>2</sub>

Nous pouvons tenter de définir une relation entre le taux d'activité moyen observé lors de la première minute et la concentration de CO<sub>2</sub>. Dans ce but, moyennes et déviations standard ont été calculées à partir des valeurs obtenues pour la première minute et pour chaque boîte de 5 tiques (tableau 11, page B18). On remarque une tendance à ce que le taux d'activité augmente avec l'augmentation de la concentration de CO<sub>2</sub> dans le jet d'air, jusqu'à une concentration de 3.5 % et tend à rester stationnaire par la suite (fig. 12, page B19). Toutefois, le calcul d'une régression donne un coefficient de corrélation insuffisant.

##### A.2 Profil d'adaptation au gaz carbonique dans un jet d'air.

Les réactions aux différentes concentrations de CO<sub>2</sub>, dans cette expérience de longue durée, sont comparables à celles obtenues précédemment : Les maxima d'activité sont généralement atteints pendant la première minute d'observation et l'on observe ensuite une régression de l'activité au cours des 55 minutes d'expérience. Pourtant, il existe une grande différence avec les résultats précédents par le

fait que les taux d'activité obtenus atteignent ici le maximum possible alors que dans les expériences précédentes on atteignait même pas le 50 % du maximum possible, ce qui montre que selon le moment de l'utilisation les tiques peuvent avoir un taux d'activité différent ! On peut ainsi comparer l'allure générale de la réponse, c'est-à-dire son amplitude relative en relation avec la concentration de  $\text{CO}_2$  testée, mais il n'est pas possible de comparer les valeurs de taux d'activité observées dans des groupes d'expériences différents (tableau 12, page B20).

### A.3 Différentes concentrations de gaz carbonique.

Les taux d'activité obtenus dans ces expériences sont indiqués dans le tableau 13 (page B20). Les maxima de réaction sont observés pour une  $[\text{CO}_2]$  de 0.5 et 3.5 %. Les plus fortes concentrations ne provoquent pas un taux d'activité plus élevé, au contraire (fig. 13, page B21)). On ne retrouve donc pas la progression du taux d'activité en fonction de la teneur en  $\text{CO}_2$  qui a été mise en évidence dans les expériences précédentes. Et même, si l'on fait abstraction de l'expérience témoin (rappelons que les témoins ont bénéficié ici d'une heure de moins de retour au calme et sont caractérisés par un niveau d'activité spontanée encore trop élevé pour en faire des témoins valables), on observe une tendance à la diminution du taux d'activité lorsqu'on augmente la teneur en  $\text{CO}_2$ . Ici, le petit nombre d'expériences ne permet pas de définir une régression avec un coefficient de corrélation suffisant (tableau 14, page B22).

### A.4 Comparaison de l'effet de divers stimuli.

Ainsi que nous l'avons décrit dans le protocole, nous avons utilisé dans ces tests des tiques de 4 âges différents, 2, 3, 4 et 5 mois. Dans nos résultats, il n'apparaît pas de différence très importante dans les réponses de ces différents lots par rapport au stimulus testé. Leurs profils de réaction apparaissent à la figure 14 (page B23) où l'on voit que quel que soit l'âge des tiques, le type de réaction est le même. Par contre des différences peuvent apparaître dans les taux d'activité obtenus qui sont ici nettement plus faibles chez les individus âgés de 3 mois. La similitude de la réaction observée entre les 4 lots d'âges différents nous permet de grouper les résultats. Le tableau 15 (page B24) indique le taux d'activité obtenu pour chaque test, pour la totalité des tiques. Le taux d'activité obtenu pour le contrôle et pour les 2 stimuli thermiques ne sont pas significativement différents ( $p = 0.05$ ). Par contre, il existe une différence significative entre le contrôle et la stimulation avec du  $\text{CO}_2$ , même si le taux d'activité obtenu ici reste relativement bas par rapport à celui que l'on a pu observer lors des tests précédents. L'importance du taux d'activité provoqué par la combinaison d'un stimulus ther-

mique et du CO<sub>2</sub>, quel que soit le stimulus ou les stimuli thermiques utilisés, est surprenant et nous fait suspecter un synergisme entre la température et le CO<sub>2</sub>.

#### A.5 Essai d'adaptation au gaz carbonique.

Les résultats de ces expériences sont présentés dans le tableau 16 (page B24) où l'on peut voir que chez les mâles, le taux d'activité après le premier passage est bien plus important qu'après le deuxième passage, indiquant que les mâles réagissent lors des deux stimulations, mais plus fortement lors de la première. La diminution de la réponse au deuxième passage sera encore évoquée plus loin (voir point C). Chez les femelles, l'augmentation est du même ordre lors des 2 passages, mais elle est en moyenne plus basse que celle observée chez les mâles.

#### A.6 Brève conclusion aux essais préliminaires

Ces tests préliminaires nous ont permis de mettre en évidence 4 éléments principaux qui constituent le point de départ des investigations décrites plus loin. Ces éléments sont les suivants :

1. Les mâles *A. variegatum* répondent à une stimulation par du CO<sub>2</sub>, administré en concentrations physiologiques, soit dans un jet d'air, soit en concentration dans toute la chambre.
2. Selon la méthode d'application du CO<sub>2</sub>, la réponse est différente.
3. Les mâles *A. variegatum* ne répondent pas à des stimulations thermiques (courant de convection et rayonnement infrarouge) administrées seules. Cependant la petite gamme de stimuli testés ne permet pas de conclure.
4. Une des expériences a révélé une action synergique entre le CO<sub>2</sub> et les stimuli thermiques.

## B Température et rayonnement infrarouge

### B.1 Réaction des mâles *A. variegatum* à divers sauts de température.

#### B.1.1 Influence de la température initiale sur le taux d'activité avant le transfert.

Nous n'avons pas observé de relation évidente entre la température initiale et le taux d'activité de départ (fig. 15, page B25). On remarque toutefois un pic d'activité pour une température initiale de 25 à 26 °C environ, qui est vraisemblablement dû au fait que ces expériences ont été les premières réalisées, avec des tiques encore très fraîches donc très actives et n'a probablement rien à voir avec la température ambiante au début des expériences. Nous avons constaté, en effet, un affaiblissement du taux d'activité au cours des utilisations successives d'un même lot de tiques, phénomène que nous exposerons en détail plus loin (voir discussion, point IV.7).

#### B.1.2 Relation entre taux d'activité pré-transfert et taux d'activité post-transfert.

Si l'on considère, en plus du taux d'activité pré-transfert, le taux d'activité post-transfert correspondant pour chaque expérience, on remarque que celui-ci est pratiquement toujours plus haut (fig. 16, page B26). Sur la figure 17 (page B27), on exprime le taux d'activité mesuré après le transfert en fonction du taux d'activité mesuré avant. Les 4 groupes suivants ont été formés en fonction de l'amplitude du stimulus appliqué :

Groupe 1 :  $\Delta T$  négatif (ou saut de température vers le bas.

Groupe 2 :  $\Delta T = 0.0$  (contrôles).

Groupe 3 :  $\Delta T$  positif, sauts de faible amplitude (+ 1.5 à + 2.0 °C).

Groupe 4 :  $\Delta T$  positif, sauts de forte amplitude (+ 3.0 à + 4.5 °C).

Les 4 droites ( $Y_1$ ,  $Y_2$ ,  $Y_3$ ,  $Y_4$ ) ainsi définies sont caractérisées par un bon coefficient de corrélation. Cependant, une analyse plus poussée (voir matériel et méthodes) permet seulement de détacher  $Y_4$  des 3 autres. Le risque choisi (0.05 %) et le petit nombre de données pour chaque droite permet d'affirmer que  $Y_4$  se distingue non par sa pente (bien que celle-ci soit supérieure) mais par sa position. Ainsi, le taux d'activité post-transfert dépend pour une grande part du taux d'activité pré-transfert. Que l'on ait un stimulus négatif, ou positif de faible amplitude, cette relation n'est pas statistiquement différente,

ni par la pente de la droite, ni par sa position par rapport à l'origine. Par contre, avec un stimulus de forte amplitude ( $> 3 \text{ }^\circ\text{C}$ ) cette relation est différente par sa position. Le fait que cette droite ne se distingue pas par sa pente ne permet pas d'affirmer que les mâles *A. variegatum* réagissent à un stimulus thermique pour autant que son amplitude soit suffisamment grande. Cependant, les valeurs obtenues dans le groupe 4 montrent une tendance à une augmentation de la pente, qui correspondrait dans ce groupe à une réaction au stimulus. Cette remarque est corroborée par l'étude comparative des taux d'activité pré- et post-transfert faite au point B.1.3.

#### B.1.3 Influence d'un changement de température sur le taux d'activité.

La comparaison 2 à 2, des taux d'activité pré- et post-transfert, à l'aide d'un test statistique (voir description dans le chapitre "Matériel et méthode"), indique que le taux d'activité a augmenté de manière significative pour les expériences 1, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 17, 18, 19, et 20 (tableau 17, page B28). Les valeurs sont classées selon l'amplitude du saut de température effectué et les 4 groupes décrits au point B.1.2 ont été reconstitués. Sur ce tableau nous pouvons voir que des différences significatives entre les taux d'activité pré- et post-transfert apparaissent sporadiquement dans les 3 premiers groupes. Le quatrième est caractérisé par le fait que le taux d'activité post-transfert est toujours statistiquement différent du taux d'activité pré-transfert. Cette observation confirme la tendance décrite au point B.1.2.

#### B.1.4 Différence de taux d'activité et facteur d'activation.

Afin d'analyser plus à fond ces réactions, nous allons définir 2 paramètres :

1.  $\Delta \text{ TA}$  qui est la différence entre les taux d'activité moyens pré- et post-transfert.
2. FA, qui est le facteur d'activation, défini par le rapport  $\Delta \text{ TA} / \text{TA}$  pré-transfert.

Les valeurs calculées de  $\Delta \text{ TA}$  et de FA sont également inscrites dans le tableau 17. D'après les observations faites précédemment (B.1.2, B.1.3), on pourrait s'attendre à ce que la différence de taux d'activité évolue en fonction du saut de température effectué. Ce n'est pas le cas et la figure 18 (page B29) montre une répartition complètement aléatoire des points.

Lorsqu'on exprime le facteur d'activation en fonction de  $\Delta \text{ T } ^\circ\text{C}$ , les points se présentent de manière plus groupée, sauf 3 d'entre eux qui discordent totalement (fig. 19, page B30). Ici, la distribution se traduit par un étalement

ment presque horizontal des valeurs, qui se relève légèrement à son extrémité. La tendance à l'horizontalité de cette distribution tend à confirmer la non-validité du stimulus thermique, en tout cas pour des stimuli négatifs ou positifs de faible amplitude, et permet de mettre en évidence le "bruit de fond" de l'expérience, c'est-à-dire une augmentation constante du taux d'activité lors du transfert, qui doit être imputée aux vibrations du chariot plutôt qu'à tout autre stimulus. Le fait que cette courbe se redresse pour des sauts de température plus élevés indique tout de même une augmentation du taux d'activité pour des stimuli d'amplitude suffisante ( $Y = 0.45 x + 0.18$ ,  $r = 0.80$ ,  $p = 0.01$ ), confirmant ainsi les observations indiquées plus haut. Malgré tout, il est à souligner que l'activation obtenue avec un stimulus thermique est faible à en croire la pente de la droite.

#### B.1.5 Effet d'un changement de température sur le niveau d'excitation.

Les niveaux d'excitation pré- et post-transfert pour chaque expérience ont été comparés 2 à 2 (voir tab. 18, page B31). Le nombre de tiques au repos diminue de manière significative dans toutes les expériences sauf dans un des contrôles (exp. 17). Par contre, le nombre de tiques en état d'éveil augmente dans presque toutes les expériences. L'état d'alerte ne subit généralement pas de modifications et la quête d'un nombre significatif de tiques n'est induite que dans les tests 8, 9 et 17. Ces observations méritent un commentaire.

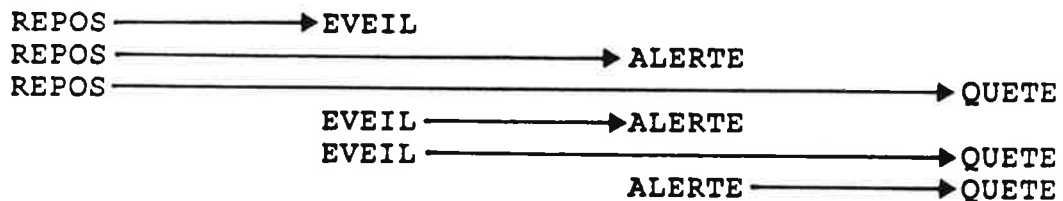
Tout d'abord, la diminution du nombre de tiques en repos même dans les contrôles est intéressante. Cela signifie que quel que soit le stimulus appliqué un nombre significatif de tiques quittent l'état de repos. En majorité, ces tiques sont retrouvées en éveil à la fin de l'expérience. Ce phénomène ne peut pas être mis en rapport avec le stimulus thermique dont il ne dépend apparemment pas, mais plutôt avec les vibrations et autres chocs mécaniques qui surviennent lors du transfert d'une chambre à l'autre (bruit de fond du système).

Ensuite nous constatons que dans seulement 3 expériences un nombre significatif de tiques sont induites à la quête. De plus, ce ne sont pas les cas où l'on a testé un stimulus de forte amplitude. A première vue, ce résultat entre en contradiction avec les considérations émises plus haut à propos du taux d'activité et du facteur d'activation. Nous avons bien vu le taux d'activité augmenter dans le groupe 4, mais le nombre de tiques caractérisées par un niveau d'excitation "mobile" (alerte ou quête) n'augmente pas de manière significative ! On peut en déduire que ce sont des tiques déjà actives qui réagissent par une augmentation d'activité à des sauts de température, mais que les stimuli thermiques ne sont pas suffisants pour induire la quête.

Ainsi, il n'est pas évident de définir une relation entre les changements de niveaux d'activité et le saut de température effectué. Lorsqu'on reproduit sous la forme d'un histogramme les changements apparus dans chaque catégorie de niveau d'excitation, en fonction de l'amplitude du saut de température (fig. 20, page B32), il apparaît que ces changements ne sont pas différents, quel que soit le stimulus.

#### B.1.6 Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre.

A partir des bilans des niveaux d'activité obtenus précédemment, il est intéressant d'évaluer (il s'agit d'une approximation) comment se font les passages d'un niveau d'excitation à un autre. A partir des différences apparues dans chaque niveau d'excitation au cours du transfert, nous avons estimé ces passages en tenant compte du fait qu'ils se produisent de manière générale des états les moins excités vers les états les plus excités. Il en existe 6 catégories possibles, certaines n'ont jamais pu être observées (voir tableau 19, page B33).



Comme ces calculs reposent sur un bilan, certains changements peuvent s'annuler et n'apparaissent donc pas dans les résultats. D'autre part, les tiques passent par tous les différents stades, mais il arrive que le passage soit trop rapide pour apparaître dans les bilans puisqu'à chaque fois le niveau maximum d'excitation seul est noté.

On peut déduire de ces approximations que sur le nombre de changements observés au cours du transfert, 79 % concernaient le passage de l'état de repos à l'état d'éveil, 12 % de l'état de repos, directement à la quête. Comme il n'a pas été possible de définir une relation entre les changements de niveaux d'excitation et le saut de température, ces changements sont représentés globalement pour toute les expériences à la figure 21 (page B34). Cette figure pourra être comparée à d'autres de même type, obtenues pour d'autres stimuli.

## B.2 Stimulation par un rayonnement infrarouge.

### B.2.1 Analyse du taux d'activité.

L'étude du taux d'activité indique que les radiations infrarouges provoquant une hausse de la température de 1.2 à 3.3 °C environ ne fait pas augmenter le taux d'activité de manière significative (tableau 20, page B35).

### B.2.2 Analyse des niveaux d'excitation.

L'analyse des niveaux d'excitation indique cependant que le nombre de tiques en état d'éveil est plus important dans l'expérience 4, soit avec un stimulus supérieur à 3 °C. Dans tous les autres cas on ne peut pas mettre en évidence l'effet des radiations sur les niveaux d'excitation (tableau 21, page B35).

## C Le CO<sub>2</sub>

### C.1 Réaction des mâles *Amblyomma variegatum* à divers sauts de concentration de gaz carbonique.

#### C.1.1 Influence du taux de CO<sub>2</sub> initial sur le taux d'activité pré-transfert.

Le taux de CO<sub>2</sub> initial a une nette influence sur le taux d'activité au départ de l'expérience. Plus la concentration initiale de CO<sub>2</sub> est élevée, plus le taux d'activité est bas (fig. 22, page B36). On peut définir une relation avec un coefficient de corrélation significatif ( $p = 0.01$ ). A partir de cette observation, nous avons choisi de définir 3 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiale dont on tiendra compte par la suite, puisque si le CO<sub>2</sub> influence le taux d'activité de départ il n'est pas exclu qu'il influence également la réponse au stimulus. Ces 3 catégories sont les suivantes :

1. [CO<sub>2</sub>] initiale de 0.0 à 0.5 %
2. [CO<sub>2</sub>] initiale de 0.6 à 2.2 %
3. [CO<sub>2</sub>] initiale de 2.3 à 3.9 %

On remarque également sur la figure 22 que le taux d'activité post-transfert est toujours d'autant plus grand que le taux d'activité pré-transfert l'est déjà. Le taux d'activité mesuré après le transfert atteint des valeurs très élevées lorsque la concentration initiale en CO<sub>2</sub> est faible et décroît à mesure que cette dernière augmente. La régression obtenue pour le taux d'activité post-transfert est significative ( $p = 0.01$ ), avec une pente nettement supérieure à la précédente (fig.22). Il existe une relation entre les valeurs de taux d'activité avant et après la stimulation qui paraît linéaire vers le bas et s'aplatit vers le haut (au voisinage du maximum possible) comme une courbe de saturation (fig. 23, page B37). Lorsqu'on indique les 3 catégories de CO<sub>2</sub> initial sur cette courbe, on remarque que les points ont tendance à se répartir en 3 nuages d'altitudes différentes. Les valeurs obtenues pour le taux d'activité sont indiquées dans le tableau 22, page B38.

#### C.1.2 Relation entre le taux d'activité mesuré après le transfert et le taux de CO<sub>2</sub> final.

Le taux de CO<sub>2</sub> final est défini ici comme la somme des valeurs de la concentration initiale et du saut de concentration effectué dans l'expérience ( $[CO_2]$  initiale +  $\Delta [CO_2]$ ). Si l'on distingue dans la distribution présentée à la figure 24 (page B39), les 3 catégories de concentration de CO<sub>2</sub> initiale, on obtient à nouveau 3 populations de points qui se répartissent de manière "altitudinale". Dans le premier groupe, soit pour un faible taux

de  $\text{CO}_2$  initial, la taux d'activité obtenu est déjà très élevé pour un faible taux de  $\text{CO}_2$  final (environ 2 %), c'est-à-dire aussi pour un stimulus de faible amplitude. Dans le 2ème groupe, le taux d'activité maximum apparaît pour une concentration finale élevée, donc également pour un stimulus d'amplitude élevée. Dans ce groupe, un stimulus de faible amplitude donne un résultat significatif (voir tableau 22) mais atténué. Lorsque la concentration initiale en  $\text{CO}_2$  augmente encore (3ème groupe), le taux d'activité observé est en moyenne nettement plus bas. Nous n'avons pas observé de réponse significative dans ce groupe.

#### C.1.3 Relation entre la différence de taux d'activité apparue au cours du transfert ( $\Delta$ TA) et un index tenant compte à la fois de la concentration initiale et du saut de concentration en $\text{CO}_2$ .

L'index en question est construit de la manière suivante :  $\text{index} = \log(\Delta[\text{CO}_2] / [\text{CO}_2] \text{ initiale})$ . Sur la figure 25 (page B40), on a reporté la différence de taux d'activité ( $\Delta$  TA) en fonction de cet index. Il apparaît clairement sur cette figure qu'il existe une valeur minimale de l'index ( $\text{index} [\text{CO}_2] = 0.1$  environ) au-dessous de laquelle la réponse au stimulus est soit nulle, soit à la limite du seuil de signification. Au-dessus de cette valeur, une réponse significative au stimulus est toujours observée, sauf pour une des expériences du groupe 3 c'est-à-dire caractérisée par une  $[\text{CO}_2]$  initiale élevée.

#### C.1.4 Influence du taux de $\text{CO}_2$ initial sur les niveaux d'excitation au départ de l'expérience.

Comme le montre la fig. 26, page B41, ce qui a été observé pour le taux d'activité est également très bien illustré par les niveaux d'excitation des tiques. Ainsi, lorsque le taux de  $\text{CO}_2$  de départ augmente, on observe une tendance à l'augmentation du nombre de tiques au repos, due principalement à la diminution du nombre de tiques en phase d'alerte ou de quête. Les nombres variant considérablement d'une expérience à l'autre, il n'est pas possible de faire des corrélations valables. Toutefois, la tendance se manifeste assez nettement. Les valeurs observées sont collectées dans le tableau 23 (page B42).

#### C.1.5 Etude des changements apparus dans chaque niveau d'excitation en fonction du saut de concentration en $\text{CO}_2$ .

Pour cette analyse, les 3 groupes de  $[\text{CO}_2]$  initiale sont présentés séparément à la figure 27 (page B43). De plus, nous avons défini 4 catégories de différences de  $[\text{CO}_2]$  afin de présenter les résultats sous la forme d'histogrammes. Les sauts de concentration en  $\text{CO}_2$  possibles sont :

- 0.0 % (contrôles)
- 0.1 - 1.0 %
- 1.1 - 2.0 %
- > 2.0 %

Les résultats sont particulièrement évidents dans le groupe 1 ([CO<sub>2</sub>] initiale = 0.1 - 0.5 %) où l'on remarque que le nombre de tiques en phase de quête augmente faiblement pour le contrôle, mais considérablement pour un petit delta [CO<sub>2</sub>], différence qui tend à s'atténuer par la suite si l'on augmente l'amplitude du saut de CO<sub>2</sub>. Le nombre de tiques en état d'éveil augmente chez les témoins mais diminue lorsque on stimule avec un saut de CO<sub>2</sub>. Dans le deuxième groupe ([CO<sub>2</sub>] initiale = 0.6 - 2.2 %), la réponse donnée par le témoin est identique à la précédente, mais également identique à celle obtenue par un petit delta [CO<sub>2</sub>]. Il faut amplifier considérablement le stimulus pour obtenir une augmentation significative du nombre de tiques en phase de quête. Dans le troisième groupe ([CO<sub>2</sub>] initiale = 2.3 - 3.9 %), tous les stimuli testés donnent des résultats similaires à ceux obtenus dans les contrôles, la réponse au CO<sub>2</sub> est inhibée.

#### C.1.6 Evaluation des passages d'un niveau d'excitation à un autre.

Il est possible d'évaluer les passages d'un niveau d'excitation à un autre en examinant les changements apparus dans les différents niveaux. De manière générale, les passages se font de l'état le moins "excité" à l'état le plus "excité". Des passages en sens contraire ayant été observés de manière tout à fait exceptionnelle, ils n'apparaissent pas dans ces bilans car ils sont de toute façon compensés. Les résultats de cette analyse ont été classés en 4 groupes dont les moyennes et écarts-types sont indiqués dans le tableau 24 (page B44). Ces groupes sont les suivants :

- A : contrôles :  $\Delta$  [CO<sub>2</sub>] = 0.0
- B : [CO<sub>2</sub>] initial = 0.0 - 0.5 %
- C : [CO<sub>2</sub>] initial = 0.6 - 2.2 %
- D : [CO<sub>2</sub>] initial = 2.3 - 3.9 %

Ainsi, dans les contrôles (fig. 28 A, page B45), la majorité (69 %) des passages se fait entre l'état de repos et l'éveil. Un nombre également important se fait de l'éveil à la quête. Dans le premier groupe de [CO<sub>2</sub>] initiale (fig. 28 B), 60 % des passages se font du repos à la quête (ces passages se font si rapidement que les stades intermédiaires n'apparaissent pas dans les bilans) et 21 % de l'éveil à la quête. Dans le deuxième groupe de [CO<sub>2</sub>] initiale (fig. 28 C), les passages repos-éveil réapparaissent mais les passages repos-quête restent importants (57 %) quoique très fluctuants. Dans le troisième groupe (fig. 28 D), on revient à des passages tels que ceux obtenus dans les contrôles.

## C.2 Réaction des femelles *Amblyomma variegatum* à divers sauts de concentration de gaz carbonique.

Les résultats obtenus pour les femelles sont beaucoup plus difficile à analyser que ceux des mâles. De manière générale, les taux d'activités observés sont moins élevés et les réponses aux stimuli sont moins nettes. Il n'est pas aisé d'en dégager les tendances. Il faut souligner que malheureusement, seul un lot de 100 femelles a participé aux expériences. Les taux d'activité mesurés avant et après le transfert sont indiqués sur le tableau 25 (page B46) et les niveaux d'excitation observés figurent dans le tableau 26 (page 46).

### C.2.1 Influence du taux de CO<sub>2</sub> initial sur le taux d'activité pré- et post-transfert.

Sur la figure 29 (page B47) nous avons collecté les taux d'activité pré- et post-transfert en fonction de la [CO<sub>2</sub>] initiale. On remarque qu'il est impossible de définir une relation très nette entre les taux d'activité et la concentration de CO<sub>2</sub>. Nous avons beaucoup de données pour une très faible concentration de départ, car nous avons délibérément favorisé les tests dans cette catégorie suite aux résultats obtenus pour les mâles, mais ces points sont très dispersés. Notons que le maximum d'activité atteint ici (moins de 30 % du maximum possible) est considérablement plus bas que celui observé pour les mâles (près de 80 %). Cette relation peu distincte ne permet pas de définir des catégories de [CO<sub>2</sub>] initiales, aussi toutes les données seront traitées ensembles, dans une même catégorie.

### C.2.2 Relation entre le taux d'activité pré-transfert et le taux d'activité post-transfert.

Sur la fig.30 (page B48), on remarque que les taux d'activité pré- et post-transfert sont liés par une relation linéaire avec un bon coefficient de corrélation ( $Y = 1.02x + 5.47$ ,  $r = 0.90$ ,  $p = 0.01$ ). On n'assiste pas à l'aplatissement de la droite observé chez les mâles (voir fig. 23, page B37) mais il faut souligner que les taux d'activités observés ici sont beaucoup plus faibles. D'autre part, la pente de la droite, proche de 1 (= 45%) nous incite à mettre en doute l'efficacité du stimulus dans ces expériences.

### C.2.3 Relation entre le taux d'activité post-transfert et le taux de CO<sub>2</sub> final.

Cette relation montre une distribution complètement aléatoire des valeurs (fig. 31, page B49). Rappelons que chez les mâles nous avons une répartition des données en 3 nuages correspondant aux 3 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiales (voir fig. 24).

#### C.2.4 Relation entre la différence de taux d'activité et l'index de concentration en CO<sub>2</sub>.

Sur le figure 32 (page B50), la différence de taux d'activité apparue au cours du transfert a été collectée en fonction de l'index de CO<sub>2</sub> décrit précédemment (voir point C.1.3). Remarquons sur cette figure que la différence de taux d'activité est généralement très faible et qu'elle n'est significative que dans 3 cas dont un contrôle ! Avec une telle distribution il n'est pas possible de définir un seuil de signification ainsi qu'une valeur minimale de l'index alors que cela a été possible pour les mâles.

#### C.2.5 Distribution des différents niveaux d'excitation avant et après le transfert.

Avant le transfert, on a en moyenne 70 % de tiques en état de repos, 22 % en éveil, 4 % en alerte et 4 % en quête (fig.33, page B51). La figure 34 (page B52) exprime la différence entre le nombre de tiques observées dans chaque niveau d'excitation avant le transfert et ce nombre après le transfert. Par son allure générale, cette figure reproduit celle obtenue pour les mâles lors des contrôles (voir fig. 27). L'état d'éveil est nettement privilégié lors du transfert par rapport aux états plus "mobiles" tels l'alerte ou la quête. Pourtant ici, l'augmentation du nombre de tiques en phase de quête, si faible qu'elle soit, est néanmoins significative dans la plupart des cas. Comme elle est également significative dans l'un des deux tests de contrôle, il n'est pas possible de déterminer si les femelles *A. variegatum* se sont montrées plus sensibles aux vibrations du chariot lors du transfert ou si elles réagissent toujours quoique plus faiblement que les mâles à une stimulation par du CO<sub>2</sub>.

Comme dans les cas précédents, nous avons évalué les passages d'un niveau d'excitation à un autre. La figure 35 (page B53) montre que l'état d'éveil est nettement favorisé. 74 % des passages en moyenne se font entre l'état de repos et l'état d'éveil, alors que seulement 16 % des passages se produisent du repos à la quête, nombre faible mais significatif dans ces tests. Les valeurs calculées pour cette figure sont présentées dans le tableau 27, à la page B54.

### D Synergisme possible entre CO<sub>2</sub> et température

Nous avons voulu tester l'action combinée d'un stimulus thermique et du CO<sub>2</sub> afin de vérifier le synergisme suspecté dans les tests préliminaires. Deux contrôles ont été effectués, l'un dans lequel le stimulus thermique est nul, l'autre où le saut de concentration en CO<sub>2</sub> est égal à zéro. Dans ces expériences, la température initiale moyenne était de  $24 \pm 0.9$  °C et le stimulus thermique utilisé un saut de 2.0 à 2.5 °C vers le haut (dans un cas 1.5 °C), (voir le tableau 28, page B55). Ce stimulus sera considéré comme une constante pour l'interprétation des résultats.

Lorsqu'on exprime les taux d'activité mesuré avant et après le transfert (tab.28) en fonction de la concentration initiale en CO<sub>2</sub> (fig. 36, page B56), on remarque que comme cela a été observé pour les mâles, la réponse au stimulus s'affaiblit lorsque [CO<sub>2</sub>] initiale dépasse certaines valeurs (ici 1.4 %). A partir de nos données, nous avons donc groupé les expériences en 2 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiale (de 0.1 à 0.7 % et de 1.4 à 3.1 %), afin de poursuivre l'étude des résultats. La figure 37 (page B57) représente la différence de taux d'activité observée en fonction du saut de concentration effectué dans l'expérience et permet de comparer les résultats obtenus pour les 2 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiale. Cette figure permet de faire plusieurs constatations intéressantes :

Avec une faible [CO<sub>2</sub>] au départ (triangles pleins) on remarque que l'augmentation du taux d'activité observée est plus élevée lorsque le stimulus chimique est accompagné d'un stimulus thermique (voir contrôle 1 où  $\Delta T = 0.0$  °C). Il y a donc synergisme dans ces tests. D'autre part, la différence de taux d'activité s'affaiblit alors que le saut d'amplitude ( $\Delta [CO_2]$ ) augmente, comme dans les résultats précédents avec du CO<sub>2</sub> seul.

Lorsque la concentration initiale en gaz carbonique dépasse 1.4 % (triangles vides) la différence de taux d'activité mesurée reste très basse (de l'ordre de 10 %), quel que soit le saut de concentration de CO<sub>2</sub>. Dans cette catégorie, la réponse obtenue par une stimulation combinée ( $\Delta [CO_2] + \Delta T$ ) n'est pas différente de celle obtenue avec un stimulus thermique seul. Il est vrai que nous avons montré précédemment qu'une forte concentration initiale en CO<sub>2</sub> a pour effet de maintenir le taux d'activité à un niveau très bas et d'inhiber la réponse aux stimuli. C'est le cas pour les tests de ce groupe.

Ainsi, l'effet de synergie constaté lors des expériences préliminaires entre la température et le CO<sub>2</sub> se vérifie ici mais uniquement pour les cas où la concentration initiale en CO<sub>2</sub> est basse.

## E Influence du climat : Le préconditionnement

### E.1 Préconditionnement d'une semaine, dans un environnement sec ou humide.

La figure 38 (page B58) représente le taux d'activité mesuré après le transfert en fonction des stimulations successives avec un même stimulus (ici  $\Delta$  3.5 % [CO<sub>2</sub>] +  $\Delta$  T (2.5 °C) par la lampe de chauffage en céramique. Pour chaque préconditionnement 50 mâles *A. variegatum* ont été testés. Entre les stimulations, les conditions étaient identiques pour les deux groupes, soit la température du laboratoire (voir les protocoles, point E.1) et 95 à 98 % d'humidité relative.

On remarque tout d'abord que la réponse au stimulus décroît au cours des stimulations successives, avec un excellent coefficient de corrélation ( $r_1 = -0.98$ ) pour les tiques maintenues à l'humidité. Ce coefficient est moins bon pour les tiques maintenues au sec ( $r_2 = -0.79$ ), c'est pourquoi la droite  $d_2$  correspondante n'a pas été représentée sur la figure. La baisse de réactivité observée est cependant parallèle dans les 2 groupes ce qui justifie le calcul d'une droite de régression globale qui a pour équation :  $Y = -8.15x + 45$  ( $r = -0.80$ ,  $p = 0.02$ ).

On observe également que le deuxième jour de stimulation les tiques desséchées réagissent de manière significativement plus forte que les tiques maintenues à l'humidité. Cet écart explique le moins bon coefficient de corrélation calculé pour les tiques desséchées. Il est à noter que ces dernières paraissaient plus excitables lors des manipulations. Cette différence d'excitabilité n'a pas été quantifiée.

### E.2 Préconditionnement de 2 semaines, dans un environnement sec ou humide, puis stimulation pendant 3 jours successifs de tiques utilisées chaque jour et de tiques "naïves".

Les résultats sont présentés dans le tableau 29 (page B59) où il apparaît que cette expérience reproduit exactement les résultats précédents. L'augmentation relative du taux d'activité pour les tiques desséchées le 2ème jour de stimulation n'est significative que pour les tiques déjà stimulées une fois et non pour les tiques naïves. Un fait surprenant est observé ici : La régression du taux d'activité observée au cours du temps pour les tiques utilisées chaque jour, apparaît également chez les tiques naïves (fig. 39, page B60) ! Une hypothèse quant à l'explication de ce phénomène exposée plus loin.

E.3 Contrôle avant le préconditionnement, et mesure du taux d'activité pré- et post-transfert.

Les valeurs mesurées pour le taux d'activité dans ces expériences sont indiquées dans le tableau 30, page B61. On y remarque que, à l'instar de ce qui a été vu dans les autres tests de même type (voir E.1, E.2), le taux d'activité tend à diminuer au cours des stimulations successives. Ici, cette diminution se manifeste de manière désordonnée avant le transfert mais devient plus évidente après le transfert.

En relation avec les effets du préconditionnement, nous pouvons constater que, pour les tiques maintenues au froid et contrairement aux résultats obtenus précédemment (E.1 et E.2), ici ce sont les tiques gardées à l'humidité qui réagissent le mieux.

Pour les tiques maintenues au chaud ce sont de nouveau les tiques desséchées qui répondent plus fortement que les autres. Toutefois la différence observée n'est pas significative dans ce test et l'augmentation de réponse au deuxième jour de stimulation n'apparaît pas non plus.

## F Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles

### F1. Localisation de l'organe porteur des sensilles sensibles au gaz carbonique.

Les résultats de ces expériences sont présentés sur le tableau 31 et la figure 40 (pages B61 et B62 respectivement).

On remarque d'après ces résultats que les taux d'activités obtenus pour le contrôle ne sont pas significativement différents de ceux obtenus dans le lot de tiques dont les palpes ont été coupés (tableau 31). Par contre, ils sont significativement différents de ceux obtenus dans le lot de tiques dont les tarsi I ont été coupés et cette différence se manifeste déjà avant le transfert. Ces observations sont en corrélation avec le nombre de tiques observées dans les différents niveaux d'excitation : En effet l'ablation des tarsi IV ou des palpes n'empêchent pas les tiques de se mettre en état de quête, alors que l'ablation des tarsi I a pour effet de limiter toute activité (fig. 40). On peut donc conclure de ces expériences que les sensilles sensibles au CO<sub>2</sub> se trouvent sur les tarsi de la première paire de pattes chez *Amblyomma variegatum*.

### F2. Localisation des sensilles sensibles au gaz carbonique sur les premiers tarsi.

Dans le tableau 32 (page B63) nous avons collecté les valeurs du taux d'activité obtenues dans ces expériences. Ces résultats sont pour le moins difficiles à analyser. En effet, il n'est pas évident par exemple de faire une comparaison entre le taux d'activité d'un lot de tiques opérées et celui d'un lot de tiques intactes car le traumatisme dû à l'ablation des sensilles peut avoir une influence sur le taux d'activité. D'autre part, les expériences ayant été faites en plusieurs temps, il existe une grande variabilité dans les réponses.

Dans le tableau 33, nous avons regroupé les résultats des tests par type de sensilles supprimées. Malgré ces regroupements, le groupe de sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles n'apparaît pas de manière très claire. Toutefois, en examinant les taux d'activité obtenus comparés en pourcent, il ressort que l'un des groupes est caractérisé par un taux d'activité nettement plus bas que les autres. Ce groupe comprend les tiques dont les sensilles D I (wp-sw/A), D II (wp-sw/A + wp-dw/C), et la capsule (wp-sw/B) ont été supprimées ou obstruées.

Les 2 sensilles du type wp-sw/A, c'est-à-dire le D II et le D III sont assez grandes et faciles à supprimer. Elles ont été testées dans une expérience préliminaire où nous avons pu exclure leur rôle dans la perception du CO<sub>2</sub>. C'est donc parmi les petites sensilles du groupe D II ou de la capsule que nous aurons la possibilité de découvrir des

récepteurs pour le CO<sub>2</sub>. Leur importance relative n'a pas pu être déterminée avec précision car ces sensilles sont très petites et très proches les unes des autres. Seule une investigation en électrophysiologie pourra donner des résultats plus précis.

Dans l'étude des niveaux d'excitation (tableau 34), il apparaît que les groupes contenant les tiques dont les sensilles D I, D II et la capsule ont été rendues hors d'usage ont une capacité de se mettre en état de quête nettement diminuée, ce qui confirme les observations faites précédemment. L'évaluation des passages d'un niveau d'excitation à l'autre également souligne cette observation. La proportion des passages du repos à la quête est nettement inférieure chez les tiques privées de l'usage des sensilles D II et de la capsule (tableau 35, page B64).

## G Orientation vers une source de CO<sub>2</sub>

### G.1 Comportement dans un vent dépourvu d'odeurs.

En l'absence d'odeurs, les tiques soumises au vent ne sont pas activées en comparaison avec un contrôle sans vent. Dans les cas où elles se mettent en mouvement, elles ne remontent pas le vent. Mâles et femelles *Amblyomma variegatum* dans le caisson avec ou sans vent présentent donc un taux de locomotion faible et un taux d'attraction voisin de zéro (tableau 36, page B65).

### G.2 Comportement dans un vent contenant diverses concentrations de gaz carbonique.

Des expériences préliminaires ayant montré que les tiques se dirigeaient plus facilement vers une source humide que vers une source sèche, la source d'odeur a été humidifiée par barbotage dans une bouteille contenant de l'eau distillée. Le CO<sub>2</sub> ajouté au vent dans toutes les concentrations testées (sauf le contrôle) soit 2.0, 3.5, 5.0 et 8.0 % a pour effet d'activer significativement les mâles *A. variegatum*. Cet effet n'est manifeste pour les femelles qu'avec une concentration de 3.5 %, concentration pour laquelle l'activation obtenue est également la plus marquée pour les mâles (tableau 37). Ainsi, les mâles réagissent plus fortement que les femelles. Toutes les concentrations de CO<sub>2</sub> testées déclenchent un anémotactisme positif chez les 2 sexes avec un pic d'attraction vers 3.5 à 5 %. Cependant, pour les concentrations supérieures à 5 %, le taux d'attraction diminue, les tiques ne retrouvent plus la source d'odeurs.

## H Mise en évidence de l'effet des stimulations mécaniques

### H.1 Fréquences croissantes.

Au cours des stimulations successives avec 30, 300 et 3000 Hz, le taux d'activité augmente significativement, dès la première stimulation, puis graduellement au cours de l'expérience, avec un assez bon coefficient de corrélation ( $r = 0.89$ ) (tableau 38A, page B66). Ainsi, les tiques sont capables de percevoir des vibrations d'une fréquence de 30 Hz déjà (nos appareils ne nous ont pas permis de tester des fréquences plus basses). Ce phénomène se manifeste de manière moins évidente au niveau des états d'excitation (fig. 41A, page B67). On remarque cependant que le nombre de tiques au repos tend à diminuer graduellement alors que le nombre de tiques en alerte ou en quête augmente légèrement.

### H.1 Fréquences décroissantes.

Cette expérience donne des résultats plus intéressants dans le sens qu'on ne remarque pas de réaction significative à une stimulation avec 3000 Hz, ni au niveau du taux d'activité, ni dans les états d'excitation. Les tiques seraient donc insensibles à cette fréquence (tableau 38B et fig. 41B). Par contre *Amblyomma variegatum* réagit immédiatement à l'application d'une fréquence de 300 Hz. Cette réaction se manifeste par une augmentation significative du taux d'activité et ainsi qu'une augmentation du nombre de tiques en état d'alerte. L'utilisation de fréquences croissantes puis décroissantes a permis de définir que des fréquences de 30 à 300 Hz en tout cas ont un effet activateur sur *A. variegatum*.

## IV DISCUSSION

IV.1 Comportement d'*Amblyomma variegatum* vis-à-vis de la température.

Les expériences préliminaires portant sur les stimuli thermiques (A.4) n'ont pas été concluantes. Toutefois, le petit nombre d'expériences effectuées ne nous permet pas d'exclure la température des stimuli possibles, d'où la mise sur pied d'un grand nombre de tests avec un grand nombre de tiques. Là encore, dans nos conditions d'expérimentation, nous n'avons pas pu affirmer que les stimuli thermiques ont une action majeure dans la mise en appétence chez *Amblyomma variegatum*. Le seul élément frappant est que le taux d'activité initial est plus important à 25 °C. Ce phénomène est probablement dû au fait que les tiques ont été utilisées pour la première fois à cette température. D'autre part, il faut tenir compte du fait que les tiques ont été maintenues en laboratoire à cette température parce que celle-ci représente un optimum dans la biologie de l'espèce. Nous ne pouvons donc exclure le fait que cette température optimale ait pu favoriser un taux d'activité plus élevé. Toutefois, nous avons remarqué qu'au cours des utilisations successives d'un même lot de tiques, les taux d'activité observés ont tendance à diminuer. Cette observation sera exposée plus en détail plus loin car nous nous proposons de discuter les problèmes liés à l'âge physiologique des tiques (IV.7). Par ailleurs, il nous a été impossible de mettre en évidence une relation entre les stimuli thermiques et les taux d'activité observés. D'une part, l'augmentation du facteur d'activation pour des différences de températures positives est très faible (fig. 19), d'autre part, l'analyse des niveaux d'excitation nous a montré que le nombre de tiques en quête n'augmente pas de manière significative avec un stimulus thermique. Ces deux observations nous interdisent donc d'affirmer que la température agit en tant qu'"appéteur".

Ces résultats décevants ne nous surprennent toutefois pas tellement dans le sens que des conditions de température stables n'existent pratiquement pas dans la nature. Au niveau du sol, de grosses variations de température peuvent en effet se produire en l'espace de quelques secondes, s'il y a du vent ou si le ciel est nuageux. Notamment l'apparition et la disparition des nuages peuvent provoquer des sauts de température de plusieurs degrés que la tique ne doit pas confondre avec la présence d'un hôte. A ce titre-là, on peut également imaginer que la présence d'un hôte peut induire une diminution locale de la température, si celui-ci passe devant le soleil et que son ombre est projetée sur le sol par exemple. Dans d'autres cas, il provoquera une augmentation de température parce qu'il coupera momentanément le vent ou que la tique pourra percevoir sa température corporelle plus élevée que celle de l'environne-

ment. Suite à ce genre de considérations, nous avons jugé bon de tester des sauts de températures vers le haut et vers le bas. Lorsqu'un zébu masque le soleil, il ne faut pas négliger la composante visuelle du phénomène : Que perçoit la tique ? - La diminution ou l'augmentation de température, - la diminution de lumière, - d'autres stimuli encore ? Ceci est très difficile à déterminer. Nous pouvons néanmoins spéculer sur la distance à laquelle les émanations de l'hôte sont actives. Il est probable que le gradient thermique se fait sur une distance assez faible et que les courants de convection ne sont réellement perceptibles qu'à quelques centimètres de l'hôte. Cette supposition est appuyée par la publication de Cumming & Wright 1967 qui ont mis au point un dispositif permettant de photographier les courants de convection autour de la tête d'un humain. Ces courants, à partir de quelques centimètres, guideraient les moustiques quant à l'endroit où ils vont se poser. Il est dès lors plus probable que les tiques utilisent les courants de convection lors de l'engagement, c'est-à-dire lors du contact avec l'hôte, et qu'elles les utilisent également pour se guider sur l'hôte afin de choisir un site de fixation idéal.

Un certain nombre d'auteurs ont décrit le comportement des tiques vis-à-vis de la chaleur. Dans la plupart des cas, les expériences ont été conduites dans des boîtes de pétri ou des enceintes d'expérimentation de tailles limitées (15 cm maximum), et surtout avec des tiques déjà en état d'appétence. De manière générale, ces expériences ont montré que les tiques ne perçoivent un objet chaud qu'à une très faible distance ou qu'elles ne restent en contact avec ledit objet qu'après l'avoir rencontré par hasard. Webb (1979) indique que des *Ornithodoros concanensis* ont des contacts répétés avec un objet chaud. D'après lui, l'orientation vers une source de chaleur se fait sur une très faible distance, vraisemblablement pas plus de 2 à 4 centimètres. La méthode des boîtes de pétri permet de déterminer le *preferendum* thermique, c'est-à-dire l'aptitude qu'ont les tiques à choisir et à rester dans la région qui leur convient le mieux. C'est ainsi qu'*Ornithodoros erraticus* se tient dans la région la plus froide d'un gradient thermique, vers 48-54 °F (27-30 °C) (El-Ziady 1958). D'après Lees (1948), et à propos d'*Ixodes ricinus*, la perception même à faible distance est nettement renforcée si le stimulus thermique est complété d'une composante olfactive. Un stimulus olfactif n'étant vraiment valable que s'il est accompagné d'un stimulus thermique.

On peut se demander si une réaction possible à la température n'a pas été masquée par celle produite par les vibrations du chariot au cours du transfert. L'augmentation d'activité produite par ces vibrations, quoique faible, est néanmoins toujours présente dans nos expériences et toutes nos tentatives pour éliminer ces vibrations ont échoué. Il est dès lors indispensable de comparer les résultats obtenus pour divers stimuli à un témoin (des contrôles ont été effectués pour chaque série d'expériences) obtenu par un transfert dans des conditions identiques. Le masquage possible d'une réaction à la température par lesdites vibra-

tions nous a incité à tester un stimulus thermique sous une forme différente, en supprimant le transfert et en utilisant une source de chaleur qui produit une augmentation de température plus rapidement que le chauffage de la chambre : Une lampe de chauffage infrarouge. Les résultats de ces expériences-là se sont montrés aussi peu concluants que ceux obtenus par les changements de température effectués précédemment, à savoir que l'ensemble des stimuli thermiques engendrés par ce dispositif (rayonnement infrarouge + augmentation de la température par courants de convection) n'est probablement pas une composante majeure de la mise en appétence chez *A. variegatum*. Le rôle du rayonnement IR est beaucoup plus important dans l'orientation puisque ces ondes portent plus loin que les courants de convection et possèdent une meilleure directionnalité. A ce propos, il a été montré que les tiques sont capables de se diriger vers une source d'infrarouge thermique représentée par une cible sphérique de  $1.77 \text{ dm}^3$ , chauffée à  $33 \text{ }^\circ\text{C}$  à partir d'une distance de  $1 \text{ m}$  en tout cas (Poffet, communication personnelle). Dans ce cas, la température de la cible est suffisamment basse pour qu'on ne puisse mettre en évidence un gradient thermique sur la table de travail. Les tiques se sont donc orientées uniquement à l'aide du rayonnement IR.

La gamme de sauts de température effectuée dans nos tests a été restreinte par les possibilités de l'appareillage. Nous avons néanmoins pu faire des sauts de  $4.5 \text{ }^\circ\text{C}$  dans les deux sens, amplitude qui devrait être perceptible pour la tique puisqu'elle possède des récepteurs dont le seuil de réponse est voisin de  $0.5 \text{ }^\circ\text{C}$  vers le haut et vers le bas (Hess & Loftus 1984). Cependant, les étapes de l'intégration restent une grande inconnue, ainsi, entre la perception d'un stimulus, l'intégration et le déclenchement ou non d'un comportement donné, il se produit des phénomènes sur lesquels nous n'avons pour le moment aucun contrôle.

## IV.2 Comportement d'*Amblyomma variegatum* vis-à-vis du CO<sub>2</sub>.

### IV.2.1 Tests préliminaires

Les résultats obtenus dans nos expériences préliminaires indiquent que les tiques sont capables de réagir au CO<sub>2</sub> administré à des concentrations physiologiques. La réaction observée ici est une cinèse, c'est-à-dire une augmentation de la quantité de mouvement. Notre type d'expérimentation ne permet pas à la tique de s'orienter, le stimulus étant délivré de manière non directionnelle. Seule une faible proportion de tiques refusent de réagir. Un autre phénomène qui a été mis en évidence dans les expériences préliminaires est le fait que les tiques réagissent différemment selon qu'elles ont affaire à un jet d'air contenant du CO<sub>2</sub> ou à un environnement complètement rempli par une concentration donnée de cette substance. Dans les expériences avec jet d'air, la concentration obtenue est moins régulière car un brassage se fait dans la chambre. La tique perçoit donc du CO<sub>2</sub> par intermittence et à des concentrations variables. Dans le cas où la chambre est préalablement remplie, la concentration est normalement homogène, les effets d'intermittence et de fluctuation ne doivent pas se faire sentir. Pour une même concentration choisie au départ, celle qui est perçue par les tiques est probablement plus basse dans les expériences avec jet d'air, à cause de l'effet de dilution. Cette supposition permet d'expliquer les résultats obtenus dans ces tests : Dans les expériences avec jet d'air le maximum de réaction est observé pour les fortes concentrations, alors que dans les tests de remplissage, le maximum est observé pour les faibles concentrations. Il est possible qu'à cause de l'effet de dilution les faibles concentrations utilisées dans le jet d'air n'aient pas été suffisantes pour mettre les tiques en appétence.

Durant ces tests, nous avons observé les tiques pendant 5 minutes. Nous avons constaté que le maximum d'activation est généralement atteint pendant la première minute, et qu'il a tendance à décroître par la suite. Une décroissance rapide est souvent observée pour les tiques très excitées pendant la première minute, alors que les tiques moyennement ou faiblement excitées ont un taux d'activité plus ou moins stationnaire. Cette décroissance du taux d'activité pourrait correspondre à une adaptation rapide des récepteurs. Du point de vue du contexte qui nous intéresse, c'est-à-dire la recherche de l'hôte, un maximum d'activation qui apparaît dans la première minute suivant le contact avec le stimulus est très favorable. La tique a intérêt à ne pas perdre de temps pour avoir le maximum de chances de rencontrer son hôte. Cette vitesse de réaction nous a incité par la suite à observer les tiques pendant les 2 premières minutes suivant le transfert, en supposant que la validité d'un stimulus se manifeste non seulement par la vigueur mais aussi par le délai de la réaction.

Nous avons néanmoins voulu savoir comment le taux d'activité évolue lorsque la stimulation est prolongée, comment se fait l'adaptation. Nous avons constaté que sur une heure d'observation, on obtient un profil très ressemblant à celui obtenu sur 5 minutes, en plus étalé : Une forte décroissance du taux d'activité se produit au cours de la période d'observation. Ceci est vrai pour les 3 concentrations les plus élevées et pour le contrôle. Par contre, elle marque une légère tendance à l'augmentation pour les faibles concentrations. Ceci doit probablement être attribué à la fluctuation de la concentration de  $\text{CO}_2$  et à l'accumulation progressive de cette substance dans la chambre. Malheureusement lors de ces tests nous n'étions pas en mesure de contrôler la concentration de  $\text{CO}_2$  effectivement atteinte dans la chambre, et, quand bien même aurions-nous pu le faire, nous n'aurions pu mesurer qu'une moyenne, non représentative des fluctuations. C'est pourquoi nous avons définitivement opté pour la méthode de remplissage qui permet d'installer une concentration moyenne dans la chambre, relativement homogène (probablement aussi avec des légères fluctuations), mais surtout mesurable assez facilement avec les tubes réactifs. Ces mesures nous ont permis de vérifier qu'une heure de remplissage avec une concentration donnée suffit pour atteindre ladite concentration dans la chambre avec une assez bonne précision. D'autre part, sans dispositif de mesure il nous était impossible d'évaluer si le  $\text{CO}_2$  passait dans la chambre de départ et dans quelle mesure, le tunnel ne garantissant pas une totale étanchéité. Cette méthode nous est apparue indispensable pour mesurer des concentrations exactes de  $\text{CO}_2$ , tout en prenant conscience du fait que dans la nature le  $\text{CO}_2$  se dissémine de façon hétérogène.

Du point de vue de la perception et de l'intégration on peut se demander comment la tique mesure la concentration de  $\text{CO}_2$ . L'expérience d'adaptation décrite au point A.5 est à ce titre intéressante : Des tiques stimulées avec 1 % de  $\text{CO}_2$  (ajoutée à la concentration habituelle du laboratoire, qui est de 0.1 % environ) puis adaptées à la concentration obtenue pendant 2 heures et stimulées à nouveau avec un saut de même amplitude (c'est à dire une nouvelle différence de concentration de 1 %) réagissent aux deux stimulations successives, montrant ainsi qu'elles détectent les sauts de concentration. Cependant, elles répondent significativement plus faiblement la seconde fois que la première sauf pour les femelles qui répondent plus faiblement que les mâles dans les deux cas, mais de manière égale d'une fois à l'autre. La diminution de l'activité à certaines concentrations correspond-elle au fait que les récepteurs étant saturés par une concentration initiale déjà trop importante, la tique n'est plus capable de répondre à une nouvelle stimulation ? Comme nous allons le voir, les résultats obtenus par la suite en testant une gamme de concentration de  $\text{CO}_2$  ont donné les mêmes tendances, et permettent de mieux cerner le phénomène.

#### IV.2.2 Comportement des mâles vis-à-vis du gaz carbonique.

Les réactions des mâles *A. variegatum* en présence de diverses concentrations de CO<sub>2</sub> nous a apporté un grand nombre d'informations intéressantes. La première est que la teneur en CO<sub>2</sub> de l'air ambiant a une influence considérable sur le comportement : Une forte teneur en dioxyde de carbone a pour effet de réduire l'activité spontanée des tiques. D'autre part, celles-ci ne réagissent bien à des stimuli que si la concentration initiale en CO<sub>2</sub> est faible (au-dessous de 0.5 % environ). A partir de ce seuil, les réponses sont considérablement perturbées : Soit l'intensité du stimulus doit être augmentée pour obtenir le même type de réponse, soit la tique ne réagit presque plus. La figure (fig. 25, page B40) dans laquelle on exprime l'amplitude de la réponse au stimulus ( $\Delta TA$ ) en fonction de l'index de concentration (index [CO<sub>2</sub>], décrit au point C.1.3) illustre assez bien ces observations. Pour qu'une réponse significative à une augmentation de [CO<sub>2</sub>] soit enregistrée, l'index de concentration doit dépasser 0.1, ce qui est le cas pour les tests du groupe 1 (faible [CO<sub>2</sub>] initiale, cercles pleins sur la figure). Dans le groupe 2 (carrés), l'amplitude du stimulus doit être augmentée pour que la limite de l'index soit atteinte, et dans le troisième groupe les réponses ne sont pas significatives, la concentration de CO<sub>2</sub> initiale étant trop élevée. Ainsi, pour une teneur ambiante en gaz carbonique de 0.5 % déjà, on assiste à des modifications du comportement des mâles *A. variegatum*. On peut envisager 2 possibilités à ce phénomène :

1. Au-dessus de 0.5 % de CO<sub>2</sub>, le seuil de toxicité est atteint, les tiques sont "anesthésiées".
2. La concentration de CO<sub>2</sub> est telle que les récepteurs en sont saturés et la réponse à un saut de concentration en est perturbée.

Nous devons être prudents quant à la possibilité d'une anesthésie car les tiques sont encore capables de mouvements. Néanmoins, ce comportement ressemble fort à un réflexe de défense dans un milieu où la teneur en CO<sub>2</sub> est défavorable. L'autre hypothèse peut être vraie dans le sens que la tique ne réagit plus normalement à des sauts de concentration. Toutefois, le taux d'activité avant le transfert, nettement diminué par rapport aux expériences en milieu libre de CO<sub>2</sub>, prouve qu'un effet toxique se fait déjà sentir à ces concentrations. Cette toxicité pourrait se manifester au niveau de l'intégration en inhibant la réponse à un saut de concentration, et réduisant ainsi la quantité de mouvement.

L'effet d'anesthésie se manifeste d'après Sauer & al. (1974) à partir de 8 %. Sauer ne donne cependant pas de preuves expérimentales de son affirmation. Miller (1966) et Hoyle (1960) indiquent que le CO<sub>2</sub> agit sur l'ouverture des spiracles. Ce dernier auteur affirme que lorsqu'un jet d'air contenant de 1 à 5 % de CO<sub>2</sub> est dirigé sur l'ouverture

spiraculaire de *Schistocerca gregaria* rien ne se passe tant que le spiracle ne s'est pas ouvert au rythme naturel, mais lorsqu'il s'ouvre il ne se referme plus ou incomplètement. D'autre part nous savons que les pertes hydriques par les spiracles peuvent être importantes surtout lorsque les tiques sont très actives (Knülle & Rudolph, 1982). On peut dès lors interpréter cette baisse d'activité comme une forme de défense. Une teneur en CO<sub>2</sub> élevée de l'air ambiant est manifestement défavorable à la survie de la tique. Dans la nature, la concentration en CO<sub>2</sub> de l'air est très basse (de l'ordre de 0.03 %) (Gillies 1980). Elle peut s'élever, la nuit, dans les forêts tropicales (jusqu'à 0.15 %), parce que ces forêts constituent un milieu "tamponné" du point de vue de la circulation d'air. *Amblyomma variegatum* qui vit dans un milieu ouvert ou semi-ouvert ne doit rencontrer des concentrations élevées que lorsqu'elle se trouve à proximité de l'hôte, donc dans des conditions très précises. D'autre part, la concentration exhalée par l'animal hôte, soit au maximum 5 % est rapidement diluée, surtout en cas de vent, et parvient aux tiques sous la forme de bouffées de concentrations probablement plus réduites. Il est peut être très osé de l'imaginer, mais du CO<sub>2</sub> en concentration voisine de 5 % peut représenter, pour la tique, un danger réel : La proximité de la bouche de l'hôte, donc le risque de se faire manger ! Citons ici l'exemple anecdotique d'*Amblyomma cohaerens* une espèce proche et d'écologie semblable à celle d'*Amblyomma variegatum*, qui contrairement à cette dernière présente des phases de quête passive sur la végétation. Lorsqu'un observateur souffle sur un individu perché, celui-ci se laisse immédiatement tomber au sol (Hess, communication personnelle), comportement auquel on peut donner 2 explications possibles :

1. Il s'agit d'un comportement de fuite.
2. La tique est alors tellement excitée par l'hôte qu'elle lâche prise.

Notre méconnaissance de la biologie de cette espèce nous empêche de trancher ici pour l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Les propriétés des récepteurs au CO<sub>2</sub> chez les tiques n'ont pas encore été explorées dans une large mesure. Holscher et al. (1980) font état de récepteurs chez *Amblyomma americanum*, *A. maculatum* et *Dermacentor andersoni*. Cependant les récepteurs responsables de cette détection ne sont pas précisés. Chez les insectes, la réponse au CO<sub>2</sub> a été l'objet d'investigations chez la mouche d'étable, *Stomoxys calcitrans* (Warnes & Finlayson 1986). Par électroantennogramme, ces auteurs ont déterminé une réponse de type logarithmique entre 0.023 % et 2 %, avec un niveau de saturation vers 2 % de CO<sub>2</sub>. Chez *Aedes aegypti* (Kellog 1970) on a également une réponse logarithmique avec un niveau de saturation étonnamment bas : entre 0.05 et 0.5 %. Dans ce cas les sensilles se trouvaient sur les palpes du moustique. Ces valeurs tendent à montrer que ces animaux réagissent probablement à des différences de concentration

très faibles. Il est évident que la saturation des récepteurs peut constituer un moyen de contrôle physiologique qui entre dans le cadre des moyens de défense que possède l'animal envers des conditions manifestement défavorables à sa survie.

#### IV.2.3 Comportement des femelles vis-à-vis du gaz carbonique.

Les femelles *A. variegatum* n'ont pratiquement pas réagi au CO<sub>2</sub> dans nos expériences. L'augmentation de taux d'activité observée n'était significative que dans deux des 10 tests effectués. Ce manque d'excitabilité n'est pas vraiment surprenant, car dans les expériences préliminaires, le test d'adaptation avec les femelles (A.5) a confirmé que celles-ci sont moins sensibles à cette substance. D'autre part, les expériences d'orientation ont montré que les femelles *A. variegatum* sont capables, malgré leur excitabilité plus faible, de se diriger vers une source de CO<sub>2</sub>. D'autres expériences effectuées dans la soufflerie avec les composants de la phéromone d'agrégation-attachement, ont montré que ce manque d'attraction des femelles pour le CO<sub>2</sub> est largement compensé par l'adjonction de l'un des composants de cette phéromone, non attractif en lui-même : L'orthonitrophénol (Steullet 1987). Ces résultats rejoignent en tout point notre hypothèse selon laquelle les mâles, qui sont les premiers à parasiter un hôte, peuvent ne pas utiliser les mêmes informations que les femelles, qui elles, se fixent alors que des mâles produisent déjà la phéromone spécifique.

#### IV.2.4 Comparaison des résultats obtenus dans la double chambre et dans la soufflerie.

Il est intéressant de faire une comparaison entre les résultats obtenus dans les expériences d'activation de la double chambre de stimulation et les tests d'orientation en soufflerie. La première observation intéressante est que l'activation optimale avec du CO<sub>2</sub> dans un jet d'air se fait pour une concentration de 3.5 %, la meilleure orientation dans la soufflerie apparaît pour une concentration de la source de 3.5 à 5 % de CO<sub>2</sub>. Ce phénomène est extrêmement réjouissant pour 2 raisons :

1. 3.5 à 5 % constitue la "concentration source" au sens physiologique du terme (CO<sub>2</sub> exhalé).

2. Cette concentration initiale, dans un courant d'air, se fractionne et se dilue de telle manière que les bouffées perçues par les tiques lui permettent de s'activer et de s'orienter convenablement en direction de la source.

Il convient tout d'abord de séparer activation et orientation car ce sont-là deux phases comportementales différentes, qui peuvent se traduire par l'utilisation de stimuli différents ou par une sensibilité différente à un même stimulus. L'activation par le CO<sub>2</sub> a été expérimentée en laboratoire pour quelques espèces de tiques. *Ornithodoros savignyi*, le "sand tampan", s'enfouit dans le sable contenu dans une bouteille et émerge lorsqu'on fait passer dans la bouteille un courant d'air chargé de CO<sub>2</sub> ou de l'air qui a traversé une cage contenant un rat, alors que de l'air propre ne provoque aucune émergence (Nevill 1964). Garcia (1969) signale que des *Dermacentor albipictus* placés dans une bouteille s'activent lorsqu'on y injecte du CO<sub>2</sub> ou de l'expiration humaine. Comme précédemment, ce n'est pas le cas avec de l'air propre. Une expérience portant sur les larves d'*Haemaphysalis longicornis* (Yoshida 1980), partant de l'observation que les larves présentent des phases de quête sur la végétation qui coïncident avec les phases d'activité de l'hôte dans le terrain a montré que le CO<sub>2</sub> pouvait à tout instant déclencher un pic d'activité. L'auteur a ainsi montré que l'augmentation de la concentration de CO<sub>2</sub> dans le milieu, due à l'activité de l'hôte, pouvait être à l'origine des phases d'activité des tiques sur la végétation.

Parmi les insectes, le cas de la mouche d'étable, *Stomoxys calcitrans*, étudié par Warnes & Finlayson (1985a & 1985b), nous a paru particulièrement intéressant puisque ces auteurs ont étudié par des expériences différentes l'activation et l'orientation de cet insecte. L'activation est alors mesurée en comptant le nombre de vols par unité de temps, de mouches placées dans une cage qui est traversée par un flux du mélange testé. Le stimulus est appliqué de telle façon que la concentration est homogène dans toute la cage. Dans ces conditions, la meilleure activation est obtenue pour une concentration de 0.4 à 1.0 % de CO<sub>2</sub>, des concentrations plus élevées déclenchant une réponse réduite. L'orientation a été testée dans une soufflerie avec un vent de 20 cm/s et la meilleure orientation a été déterminée pour une concentration de 0.1 %, soit environ 10 fois plus faible que l'optimum d'activation. Nos résultats reproduisent ceux de Warnes & Finlayson dans le sens qu'une activation maximale se fait pour 0.5 à 1.5 % de CO<sub>2</sub> mais que l'orientation est optimale dans la soufflerie pour une concentration moyenne mesurée de 0.15 à 0.20 %, soit environ 10 fois moins. (Rappelons ici que le jet d'air contenant la concentration désirée de CO<sub>2</sub> est ajouté au "vent" qui traverse l'enceinte d'expérimentation. Cette concentration est diluée dans le flux total, c'est pourquoi la concen-

tration mesurée est plus faible.) Il est nécessaire cependant de rester extrêmement prudent lors de telles comparaisons, les expériences n'étant pas réalisées de la même manière, et, surtout avec un matériel vivant différent.

Dans le terrain, l'activation par du CO<sub>2</sub> a également été observée, spécialement lors de la pose de pièges à CO<sub>2</sub>. Garcia (1969), à propos de *Dermacentor albipictus* et Wilson & al. (1972), à propos d'*Amblyomma americanum*, citent une grande activité des tiques sur la végétation au voisinage de la trappe alors que toutes les tiques ne sont pas forcément attirées.

Norval et al. (1987 et 1988), travaillant sur *Amblyomma hebraeum*, ont testé plusieurs stimuli destinés à activer les tiques cachées dans la litière. Au nombre des stimuli efficaces figurent la présence d'animaux dans ou à proximité immédiate de l'aire testée et le CO<sub>2</sub> délivré par 5 kg de glace sèche. Un procédé chimique (100 g de bicarbonate de sodium + acide acétique 5 %), produisant du CO<sub>2</sub> en faible concentration s'est avéré inefficace. Ces auteurs indiquent que ces méthodes ont pour effet d'activer les parasites mais que les déplacements se font au hasard : En effet, ils n'ont pas observé de tique prendre la direction de la source de stimulation. Ce comportement a également été observé pour *A. variegatum* dans la nature (Gigon, communication personnelle).

Nous avons déjà abondamment parlé de la dilution de la source de CO<sub>2</sub>, or, nous ne possédons que peu d'informations sur la manière dont elle se produit. La concentration mesurée dans la soufflerie à l'endroit de l'introduction des tiques, soit à 80 cm de la source d'odeur, est de l'ordre de 4 % de la concentration initiale (Steullet, communication personnelle). Cette moyenne a été établie sur l'analyse d'au-moins 500 ml d'air. La tique, elle, reçoit par intermittence des bouffées de concentrations plus élevées suivies d'autres libres de CO<sub>2</sub> ou presque, phénomène qui n'a pas pu être mis en évidence par nos mesures. Il va sans dire qu'une source de stimulation intermittente nous paraît une meilleure approche des conditions naturelles, d'une part parce que l'hôte produit du CO<sub>2</sub> au rythme de sa respiration, d'autre part parce que le moindre souffle d'air fractionne le gaz en bouffées. L'effet favorable d'une stimulation en bouffées a d'ailleurs été expérimenté sur un insecte parasitoïde : *Diadromus pulchellus* (Hyménoptère, Ichneumonide) (Lecomte & Thibout 1986). Ces auteurs ont montré que certaines substances sont plus attractives dans un olfactomètre à jet d'air alternativement pur ou chargé d'odeurs que dans un olfactomètre tubulaire simple. On peut également imaginer une incidence de ce phénomène sur la physiologie : Comme les tiques réagissent à un saut de concentration, il faut qu'elles puissent désaturer leurs récepteurs entre chaque stimulation, ce qui ne peut se produire dans une atmosphère homogène. Ainsi, une alternance de bouffées riches en CO<sub>2</sub> et de bouffées exemptes de CO<sub>2</sub> serait favorable à un comportement d'orientation vers une source, ou au maintien de l'activation nécessaire à l'orien-

tation. On peut aussi imaginer que l'activation est augmentée par une sommation temporelle des stimulations qui, elle aussi, nécessite une désaturation des récepteurs.

Dans la double chambre, nous avons montré que les tiques réagissent mieux à des petits sauts de concentration qu'à des grands. Dans la soufflerie, les concentrations mesurées indiquent qu'*A. variegatum* est capable de s'orienter à l'aide de très petits sauts de concentration. Ces observations sont révélatrices de la sensibilité de l'espèce pour les stimuli spécifiques de son hôte.

#### IV.2.5 La trappe à gaz carbonique, un outil de terrain.

Un grand nombre de méthodes de piégeage au CO<sub>2</sub> ont été développées dans le terrain. Ces techniques ont donné des résultats plus ou moins intéressants selon les cas. Cependant, les résultats communiqués par les auteurs sont difficilement comparables avec les nôtres dans la mesure où la source de CO<sub>2</sub> utilisée était le plus souvent de la glace sèche dont la vitesse de sublimation n'a que rarement été mesurée. La distance d'attraction est probablement augmentée avec une source pure de CO<sub>2</sub>, cependant on peut se demander pourquoi on n'a pas de phénomène d'anesthésie au voisinage de la source. Il faut dès lors imaginer que le dispositif de libération de la glace sèche est assez lent et qu'une forte dilution intervient tout près de la source déjà.

La vitesse de sublimation de la glace sèche a été mesurée par Koch et McNew (1982) en plaçant sur le terrain un morceau de glace de poids connu et en le pesant à nouveau une heure plus tard. Ces auteurs ont fait l'expérience avec des morceaux de poids divers et ont remarqué que pour une heure de piégeage un morceau de 113 g est aussi efficace qu'un morceau de 340 g malgré le fait que la quantité de glace sublimée était double. La vitesse de sublimation dépend de la température : 70 g/h à 24 °C et 93 g/h à 34 °C pour un bloc de 113 g au départ. Dans ces expériences le bloc n'était pas emballé mais simplement posé sur un carré d'étoffe. Dans d'autres dispositifs décrits, la glace carbonique est déposée dans des récipients isolants ou emballée dans du drap ce qui a pour effet d'en freiner la sublimation. Dans certains systèmes, on s'est ingénié à empêcher les tiques d'entrer en contact avec la glace sèche ce qui causerait leur mort (Grothaus & al. 1976). Le plus souvent, la technique de piégeage ne tient aucun compte de la quantité de CO<sub>2</sub> physiologique émise par un ou des hôtes potentiels, seule l'efficacité compte. C'est ainsi que les données littéraires sont exprimées tantôt en kg de glace carbonique, tantôt en litres/minute de CO<sub>2</sub> pur. Nevill (1964), est le seul à avoir comparé l'effet du CO<sub>2</sub> appliqué pur ou dans un mélange à 5 %, qui d'après lui, constitue une source d'attraction déjà suffisante pour les tiques dans le terrain. Nous voudrions ici essayer de faire un lien entre ces différentes valeurs :

D'après Reeves (1953) un homme produit 250 ml de CO<sub>2</sub> par minute, une vache en produit 10 x plus soit 2500 ml/min. Ainsi, en 1 heure l'homme a expiré 15 l de CO<sub>2</sub>, la vache 150 l. Nous pouvons faire une approximation du nombre de molécules en utilisant la loi des gaz parfaits (une mole de gaz à pression et température standard occupe un volume de 22.4 l). L'homme et la vache produisent alors respectivement 0.67 et 6.7 moles de CO<sub>2</sub> en 1 heure. Lorsque 70 g de glace sèche (PM CO<sub>2</sub> = 44 g) sublime en une heure à partir d'un bloc de 113 g, 1.6 mol. de CO<sub>2</sub> a été produit, soit 2.4 hommes et 0.24 vache !! Koch & Mc New (1982) ont ainsi démontré que la quantité de CO<sub>2</sub> émise par 2.4 hommes en une heure s'est avérée suffisante pour la capture des tiques dans le terrain. Comme le vent pousse en général cette substance dans une direction donnée, la surface de capture est limitée à un étroit panache, mais si l'on envisage la présence d'un troupeau de bovins dans un terrain, on peut imaginer que la surface d'attraction est beaucoup plus grande!

On est surpris de voir que les tiques ont tendance à cesser toute activité lorsqu'elles sont soumises à une concentration de plus de 1.5 % et que des piégeages dans le terrain effectués avec une source pure de CO<sub>2</sub> ont prouvé leur efficacité : Comment se fait-il que les tiques ne soient pas anesthésiées au voisinage de la source ? On peut émettre ici l'idée qu'à nouveau, une brise, si faible qu'elle soit, en fractionnant le panache de CO<sub>2</sub> permet aux tiques de s'orienter. Même près de la source, les légers changements de direction du vent ont pour effet que la tique va se trouver alternativement dans et hors du flux de CO<sub>2</sub>. Ce phénomène bien qu'hypothétique et invisible peut être illustré par ce qui se produit autour d'un feu : Même par un vent faible, la trajectoire de la fumée oscille autour d'une direction préférentielle et lorsqu'on se trouve assis à proximité du feu, on reçoit de la fumée par intermittence, en étant rarement enfumé pendant de longues périodes.

La distance d'attraction dans le terrain, vers une trappe à CO<sub>2</sub> semble varier considérablement selon les espèces considérées. Certains auteurs ont procédé à des marquages et des recaptures qui ont permis de se faire une idée de cette distance d'attraction. A nouveau, il est difficile de comparer leurs résultats, les méthodes utilisées différant notamment par la quantité de glace sèche utilisée et son mode d'application, la durée du piégeage, la ou les espèces capturées et les milieux dans lesquels les trappes ont été posées. La distance moyenne d'efficacité semble ne pas dépasser quelques mètres (3 à 6 m selon les auteurs), malgré l'exceptionnelle capture d'un *Amblyomma americanum* éloignée de plus de 20 mètres de la source d'attraction (Wilson & al. 1972).

#### IV.2.6 Schéma comportemental.

Il ressort des éléments cités ci-dessus que les tiques sont probablement capables de s'orienter dans un flux dont la concentration moyenne optimale est plus basse que l'optimum d'activation. Nous avons tenté de modéliser ce phénomène de la manière suivante :

Imaginons une tique cachée dans la végétation, près du sol, en état de repos. Un hôte à proximité dégage du  $\text{CO}_2$ , qui, plus lourd que l'air, va s'étendre sur le sol. Si le vent est faible (un vent trop rapide, de plus de 4 km/h empêche les tiques de s'orienter convenablement (Koch & McNew 1982)), son effet au niveau du sol sera pratiquement nul (on sait que la vitesse du vent diminue exponentiellement au niveau du sol). Les bouffées odorantes vont alors "tomber" et, dans la mesure où elles ne sont pas déplacées par les courants de convection qui eux y sont nombreux, peuvent rester prisonnières un certain temps de la strate herbacée proche du sol. La tique va alors être abordée par un nuage odorant qui va provoquer une activation et déclencher un comportement de quête. Que peut faire alors l'animal ? Il grimpe sur la végétation et commence à s'orienter anémotactiquement. S'étant élevé par rapport au sol, l'effet du vent devient plus conséquent et la tique reçoit tour à tour des bouffées odorantes et des bouffées libres de  $\text{CO}_2$  qui lui permettent de s'orienter vers la source, orientation qui pourra être parfaite au moyen d'autres indices émanant de l'hôte comme le rayonnement infrarouge. Si cette hypothèse paraît plausible, l'observation directe dans le terrain ne permet pas de confirmer ce modèle. L'activation est réellement observée, mais elle est suivie d'une phase d'errance non dirigée c'est-à-dire sans ascension typique ni orientation effective (Gigon, communication personnelle).

#### IV.3 Possibilité d'une action synergique entre la température et le CO<sub>2</sub>.

Dans nos expériences préliminaires, au point A.4, nous avons décrit un magnifique cas de synergisme entre température et CO<sub>2</sub>. Nous avons en effet constaté qu'une augmentation de température accompagnée ou non d'un rayonnement infrarouge ne provoquait pas une élévation significative du taux d'activité, mais qu'un même stimulus accompagné de CO<sub>2</sub> était responsable d'un taux d'activité nettement plus haut que celui obtenu avec du CO<sub>2</sub> seul. Une plus large gamme d'expériences dans le domaine de la température a confirmé que ces stimuli n'ont pas un rôle d'importance dans la mise en appétence d'*A. variegatum*. L'effet du gaz carbonique a été largement discuté ci-dessus et les résultats des tests effectués à propos du synergisme (point D), à l'instar des résultats de l'expérience A.4 bien que de manière moins spectaculaire, indiquent qu'une stimulation combinée CO<sub>2</sub> + température déclenche une réponse d'amplitude plus élevée que celle obtenue avec du CO<sub>2</sub> seul. L'effet synergique observé ici se manifeste uniquement lorsque la concentration initiale en CO<sub>2</sub> est faible.

Ces observations sont révélatrices de certains aspects de la biologie d'*A. variegatum* :

- L'appétence de ces tiques est probablement déclenchée non pas par un seul mais par plusieurs stimuli caractéristiques de l'hôte. Tous n'ont pas la même importance car nous observons déjà une bonne réponse avec du CO<sub>2</sub> utilisé seul, mais l'effet renforcé d'une stimulation combinée indique que les conditions optimales sont probablement réalisées avec un bouquet de stimuli.

- Lorsque les conditions environnementales nuisent à sa survie, comme ici dans les cas où la concentration initiale en CO<sub>2</sub> dépassait 1.4 %, la tique refuse de réagir même si le stimulus est bien représentatif de l'hôte.

#### IV.4 La recherche de l'hôte, un processus modulé par une composante climatique.

L'hypothèse selon laquelle l'apparition des mâles *A. variegatum* sur le bétail au début de la saison des pluies, serait modulée non seulement par la proprioception (faim, motivation) et l'extéroception de stimuli d'hôtes, mais également par des informations d'ordre météorologiques, nous a semblé intéressante à étudier. En effet, le climat est apparu déterminant dans le comportement de quête chez *Ixodes ricinus* (Gigon 1985). Le retour périodique à des conditions plus favorables, que ce soit la saison des pluies dans les pays chauds ou un réchauffement progressif accompagné d'une élongation de la période d'ensoleillement dans les climats tempérés, a une action sur la physiologie d'un grand nombre d'êtres vivants : Floraison et croissance des plantes, comportement de nidification chez les oiseaux, mue, migrations etc...

Dans le monde des arthropodes, ces variations saisonnières sont également influentes et peuvent notamment déterminer des diapauses. Or, la diapause d'*Amblyomma variegatum*, dans la nature, si elle est suspectée par Garris (1984) et Hoogstraal (1956), n'a jamais été mise en évidence. Nous savons seulement que les individus adultes n'apparaissent pratiquement pas sur le bétail pendant la période sèche. Les tiques sont alors réfugiées dans les strates les plus basses de la végétation, là où des variations de l'hygrométrie se font le moins sentir. Des mesures effectuées au Kenya, au mois de novembre ont montré qu'à 10 cm du sol, l'humidité relative atteint environ 90 % pendant la nuit (de 19 à 7 h), et qu'elle tombe ensuite très rapidement aux alentours de 35 %. D'autres mesures, effectuées dans la litière, indiquent une humidité relative de 100 % environ, la nuit et de 40 à 50 % la journée. La température oscille entre 15 et 45 °C dans ce même laps de temps (Gigon, communication personnelle).

Ainsi, les tiques subissent des conditions hygrométriques qui périodiquement descendent au-dessous de leur C.E.H. Elles ont normalement la possibilité de réabsorber pendant la nuit, l'eau perdue par évapo-transpiration pendant la journée. Toutefois, on peut imaginer que si la période au-dessous du C.E.H augmente ou que le taux d'humidité relative descend trop bas, la tique peut en arriver à un équilibre hydrique déficitaire. Sachant que le point critique d'équilibre hydrique de cette espèce se situe autour de 85 % (Knülle & Rudolph 1982), mais qu'elle est capable d'absorber de l'eau atmosphérique, on peut supposer qu'elle peut se permettre une période de déficit hydrique. Durant de longues périodes de sécheresse, il est probable que le taux d'humidité relative descende au-dessous du C.E.H, même dans les strates les plus basses de la végétation.

Ce point de vue est à l'origine de la mise sur pied d'expériences dans lesquelles on a créé artificiellement un déficit hydrique, en gardant les tiques pendant une à deux semaines à un taux d'humidité relative nettement au-dessous du C.E.H. Ces tiques sont ensuite testées, comparativement à d'autres maintenues dans des conditions optimales. Dans un premier temps, les résultats ont été conformes à notre attente dans le sens que des tiques qui ont subi un déficit hydrique sont plus excitables lors des manipulations. Les mêmes tiques sont alors testées 4 jours successifs avec le même stimulus. Au cours de ces stimulations, on observe une décroissance du taux d'activité, sauf dans le cas des tiques desséchées qui réagissent plus fortement le deuxième jour. Comment expliquer ce phénomène ? Les tiques ayant subi un déficit hydrique voient-elles leur excitabilité augmenter lorsqu'elles ont la possibilité de réabsorber de l'eau, phénomène qui se produirait dans un certain délai et qui expliquerait le retard de la réaction ? Ajoutons que ce phénomène s'est produit au cours de 2 séries d'expériences, avec une durée de préconditionnement différente, la durée de préconditionnement n'aurait donc pas influencé ce phénomène.

Une autre observation mérite notre attention : C'est le fait qu'une décroissance de l'activité au cours des stimulations successives s'est aussi manifestée chez les tiques naïves, c'est-à-dire chez des tiques qui n'ont pas été stimulées auparavant. Si l'on interprète par une "fatigue" le phénomène observé chez les tiques utilisées chaque jour, cette même observation chez les tiques "neuves" ne peut s'expliquer de la même manière. On peut supposer que les tiques "naïves", ayant été prélevées tous les jours dans le même tube d'élevage, l'excitation produite lors de l'ouverture du tube et le prélèvement des individus a eu le même effet qu'une expérience complète. Dans l'expérience E.3 où nous avons comparé le taux d'activité obtenu avant et après le transfert, nous avons également observé cette affaiblissement de la réponse, par contre, l'effet renforcé de la réponse pour des tiques déshydratées au deuxième jour de stimulation ne s'est pas manifesté. Pour ce lot de tiques un préconditionnement froid et sec semble plutôt défavorable si l'on en croit la réponse obtenue qui est la plus faible. Par contre, les tiques sont très actives après une période de froid humide. Le préconditionnement chaud a livré des résultats comparables à ceux des tests précédents, sauf l'amplification de la réponse au deuxième jour.

Les résultats de toutes ces expériences ne permettent toutefois pas d'affirmer que la période de sécheresse précédant la saison des pluies a une action déterminante sur le comportement des adultes *A. variegatum*. Il serait intéressant de faire des investigations plus poussées, avec des données méso et microclimatiques plus complètes. La plus grande excitabilité des tiques dans un environnement "sec" se manifeste en quelques heures déjà (Steullet 1987), et peut également être en relation avec le rythme circadien (environnement plus sec le jour que la nuit). L'excitabilité

augmentée d'*A. variegatum* à une faible humidité relative pourrait donc également être en relation avec le rythme circadien, montrant que l'espèce est remarquablement adaptée à son environnement par certains aspects de sa biologie. La nuit, *A. variegatum* se réfugie dans la litière, où elle a la possibilité de reconstituer sa réserve hydrique. Le jour, le taux d'humidité relative diminue, la tique va s'activer et se mettre en quête (au sens défini au point II.5) dès qu'elle sera stimulée par la présence de l'hôte. Le rythme circadien est décrit ici en relation avec l'humidité, mais il est évident que d'autres composantes, telles que la lumière, la température et l'activité de l'hôte s'inscrivent également dans cet ensemble.

#### IV.5 Les récepteurs responsables de la perception du CO<sub>2</sub>.

La localisation des récepteurs par une méthode comportementale est une étape préliminaire aux études électrophysiologiques. Le tarse I des adultes *Amblyomma variegatum* porte 74 poils sensoriels dont 19 sont probablement olfactifs (Hess & Vlimant 1983). Aucun dimorphisme sexuel, concernant l'appareil sensoriel n'a été observé chez cette espèce. Le premier essai de localisation par ablation des tarsi s'est montré concluant. Ce sont bien les premiers tarsi qui portent les sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Pourtant, il est nécessaire d'émettre certaines réserves quant à l'interprétation de tels résultats. Il est clair que les tiques opérées du tarse I n'ont pas du tout réagi à une stimulation par du CO<sub>2</sub>. Cependant, leur taux d'activité avant le transfert était significativement plus bas que dans les 2 autres groupes et leur comportement au moment de la mise en place de l'expérience indiquait clairement qu'elles ne possédaient plus la motivation nécessaire à un comportement de quête. La présence des tarsi intacts apparaît donc indispensable à un comportement normal de ces tiques. L'ablation d'extrémités bifonctionnelles (locomotrices et sensorielles) est probablement perçue comme un gros stress, c'est pourquoi notre contrôle était composé de tiques amputées du tarse IV, ce qui, selon notre hypothèse, devait leur procurer un stress semblable à celui dû à l'ablation du tarse I, mais une privation moins importante d'organes sensoriels. Il semble ici que la suppression d'organes sensoriels importants, vitaux, même s'ils ne sont pas concernés par la perception de notre stimulus, peut constituer un événement extrêmement perturbant pour les tiques, suffisamment en tout cas pour les empêcher d'avoir un comportement normal.

L'ablation de sensilles est un moyen d'investigation plus fin, qui a cependant le désavantage de poser des problèmes techniques (il faut chercher la méthode applicable à chaque type de sensille), et d'interprétation. Les 19 sensilles olfactives présentes sur le tarse I d'*Amblyomma variegatum* sont réparties en 5 groupes que nous avons détruits successivement, en supposant que les récepteurs du CO<sub>2</sub> appartiennent probablement à l'un ou à l'autre de ces groupes (et non à l'un et à l'autre). Or, la suppression d'un groupe de sensilles responsables d'une fonction n'interdit pas à d'autres récepteurs de prendre le relais. Nous aurions alors affaire à des récepteurs généralistes. Cette hypothèse permet en tout cas d'expliquer la réponse diffuse obtenue dans ces expériences d'ablation de sensilles. Toutefois, si l'on admet que les deux poils de type wp-sw/A n'interviennent pas, ou du moins, ne sont pas les seuls à intervenir dans cette réception (ce qui a été mis en évidence dans une expérience préliminaire), on peut admettre que les groupes formés par les petits wp-dw/C et les wp-sw/B qui se trouvent à l'intérieur de la capsule sont les plus

susceptibles d'être les récepteurs tant recherchés. Les sensilles wp-dw/C sont si petites qu'il est difficile de les enlever complètement avec un micro-scalpel. Par ailleurs, elles sont placées si près de l'ouverture de la capsule, que l'occlusion de cette dernière a toujours été accompagnée par l'occlusion partielle ou totale des petites sensilles à double paroi du groupe DII. C'est donc dans cette région que devraient porter les premiers tests électrophysiologiques.

#### IV.6 Le rôle des stimulations mécaniques dans la recherche de l'hôte.

Les adultes mâles d'*Amblyomma variegatum* sont sensibles aux stimulations mécaniques. Notre système d'expérimentation ne nous a pas permis de déterminer avec précision, ni la gamme de fréquence perçue, ni l'intensité, qui n'a pas été mesurée. Nous pouvons toutefois avancer que ces tiques répondent aux fréquences entre 30 et 300 Hz, en tout cas, par une augmentation de leur taux d'activité. Les réactions observées ici, sont légèrement différentes de celles obtenues avec du CO<sub>2</sub>.

Dans le cas du CO<sub>2</sub>, le taux d'activité augmente brusquement, ce qui se traduit par une augmentation rapide du nombre de tiques en phase de quête. Les tiques sont alors très actives au début, et courent de manière désordonnée. Puis elles ralentissent leur course, s'arrêtent par moment, comme si elles cherchaient à s'orienter. Avec des stimulations mécaniques, le taux d'activité augmente dès que l'on entre dans la gamme de fréquence perçue, mais les tiques n'entreprennent pas de course désordonnée. Elles ont plutôt tendance à rester sur place en tournant sur elles-mêmes. Le nombre d'individus en phase de quête n'augmente que faiblement et graduellement. Le CO<sub>2</sub> apparaît donc comme un stimulus de quête beaucoup plus puissant que les stimulations mécaniques, du moins, dans les tests que nous avons effectués.

Nous ne connaissons pas les fréquences et les intensités des vibrations transmises par le substrat. D'autre part il n'est pas exclu que les tiques soient également sensibles à des ondes transmises dans l'air, comme c'est le cas pour *Ornithodoros concanensis* (Webb & al. 1977). Dans un test non-exposé ici, nous avons voulu déterminer si les tiques sont sensibles aux fréquences transmises par l'air. Pour cela nous avons comparé la réaction de tiques posées sur la membrane vibrante et de tiques suspendues à un fil au sommet du dispositif (un fil est fixé au scutum de l'individu au moyen de scotch double-face et fixé dans le bouchon de gaze qui ferme l'entonnoir (fig. 7)). Nous avons alors observé que les tiques déposées sur la membrane réagissent significativement mieux que les tiques suspendues. Toutefois, ces dernières sont alors placées dans une posture si peu naturelle que leur comportement est peut-être aberrant, c'est pourquoi nous n'avons pas exposé ces résultats en détail. Notre système de membrane n'exclut pas la possibilité que les tiques soient stimulées par les fréquences transmises par l'air, seulement, on ne peut pas en dissocier l'effet des vibrations du substrat. D'après Waladde & Rice (1982), *Boophilus microplus* est sensible aux vibrations de l'air dans des fréquences de 80 à 800 Hz, qui sont prédominantes dans les sons produits par les vaches qui broutent.

Or, sont-ce vraiment les sons qui agissent ou, est-ce que le broutement, par le fait que des touffes d'herbe sont arrachées, transmet des vibrations dans le sol ou dans la litière, vibrations qui seraient perçues par les tiques ? Il est intéressant de constater que notre "gamme d'efficacité" concorde assez bien avec celle qui, selon Waladde et Rice (1982), est celle produite par les bovins, hôtes préférés des adultes *A. variegatum*.

Dans la littérature, peu d'auteurs font état du rôle des stimulations mécaniques. *Aponomma hydrosauri*, une tique de reptiles, doit être physiquement dérangée pour entrer en activité (Downes 1984). Elle n'est pas attirée par les odeurs de son hôte si elle n'a pas été préalablement dérangée. Malheureusement, l'auteur ne fait pas part du type de perturbation physique utilisé. Nous avons également exposé le cas d'*Ornithodoros concanensis* (Webb & al. 1977), qui se dirige vers les nids de l'hirondelle des falaises grâce aux cris des oisillons. Ces références mises à part, ce domaine est encore pratiquement inexploré alors qu'un grand nombre de récepteurs intracuticulaires (récepteurs mécaniques) récemment découverts (Hess & Vlimant 1986) prouve que les stimulations mécaniques jouent un rôle important dans la biologie de cette espèce. Ces récepteurs ont été rencontrés sur les tarsi I, mais aussi sur les autres articles de la première paire de pattes et sur les autres pattes. La plupart d'entre eux sont probablement des récepteurs de tension cuticulaire destinés à renseigner la tique sur sa position (propriocepteurs). Certains de ces récepteurs, par leur morphologie, constituent des intermédiaires entre les organes à fentes des arachnides et les sensilles campaniformes des insectes. L'un d'eux, le DTSSO (distal tarsal slit sense organ), a fait l'objet d'une étude morphologique détaillée (Hess & Vlimant 1984). Robert (1985), en procédant à des expériences portant sur la gravité, a constaté que le récepteur décrit ci-dessus intervient indirectement dans le comportement d'*Amblyomma variegatum* vis-à-vis de la gravité. Une tique privée de ses DTSSO n'est plus capable de corriger sa trajectoire vers une source de stimulation si sa position dans le champ de gravité a été modifiée.

#### IV.7 La motivation à la quête, un processus physiologique.

Au cours de toutes ces séries d'expériences, nous avons toujours constaté une grande variabilité de la réponse. Les mêmes tiques soumises à un même stimulus à divers moments ne réagissent pas de manière égale. Il n'est pas toujours aisé de comparer les résultats d'expériences effectuées avec des lots de tiques différents. A défaut de pouvoir qualifier de manière précise les différences comportementales observées, nous avons parlé de motivation. Cependant, nous savons qu'un certain nombre de facteurs peuvent déterminer la motivation des tiques à la quête :

- Le stade : Il existe des variations comportementales liées au stade. Par exemple des réponses à des stimuli d'hôtes différents, une mobilité différente etc... Ici, nous n'avons utilisé que des adultes, pour leur spécificité par rapport à l'hôte, et pour leur taille relativement importante qui facilite les observations.

- Le sexe : Il arrive que les adultes des deux sexes ait un comportement différent. Nous avons décrit le rôle de la phéromone d'aggrégation-attachement (voir page 10) qui a motivé notre choix de travailler principalement avec des mâles *A. variegatum*.

- Les réserves nutritives et hydriques : Nous n'avons utilisé que des tiques à jeun, mais présentant une variabilité de réserves encore disponibles (abdomen plus ou moins gonflé) qui n'ont pas été quantifiées. Quant aux réserves hydriques, nous n'avons pas cherché à les mesurer, supposant que la standardisation des conditions d'élevage et d'expérimentation était un critère d'homogénéité suffisant. Et pourtant l'observation des tiques maintenues en élevage indique que la mortalité s'échelonne sur une longue période. Certaines tiques manifestent des signes de déshydratation (ou d'inanition) par un abdomen "creux" et dur peu avant de mourir. Il serait judicieux de tenter de classer les individus selon leur teneur hydrique et de tester leur réaction vis-à-vis d'un stimulus, afin d'examiner le rôle éventuel de leurs réserves d'eau sur la réponse comportementale. Nous savons que le maintien de la balance hydrique est sous l'influence de divers facteurs, tels que la température, l'activité, le taux de CO<sub>2</sub> ambiant, etc... (Vannier 1976).

- L'âge : Pour des raisons de disponibilité d'élevage, nous n'avons pas toujours pu tester des tiques de même âge. De manière générale, les tests à grande échelle sur un grand nombre de tiques ont été effectués avec un mélange d'individus d'âges différents, ce qui est probablement plus représentatif d'une population, mais qui ne facilite pas l'interprétation. Nous n'avons alors pas procédé à des études comparatives des tiques en fonction des différents âges. Comme cela a été fait dans une expérience préliminaire (A.4) où nous avons constaté que qualitativement la réponse obtenue pour des tiques âgées de 2,3,4 et 5 mois pouvait être comparée, mais que quantitativement les taux d'activité

obtenus pour des tiques de 3 mois étaient sensiblement plus bas. A moins de chercher à définir une relation entre l'âge et la capacité de réponse, l'expérimentation basée sur un échantillonnage dans une population mixte est probablement plus représentative de la biologie de l'espèce. Il serait intéressant d'étudier si *A. variegatum* passe véritablement par des phases durant lesquelles sa motivation est optimale. On sait, par exemple, que les différents stades présentent une période de pré-nutrition (prefeeding period : Garris 1984). Cette période a été définie en stimulant les tiques chaque jour après éclosion avec de l'haleine humaine. Les adultes *A. variegatum* commencent à réagir à ce stimulus 1 à 7 jours après avoir éclos.

- L'activité antérieure : Celle-ci est probablement déterminante. Nous avons eu l'occasion de constater que des tiques utilisées plusieurs jours successifs pour un même stimulus ont une tendance à la décroissance de la réponse (E.1, E.2, A.3). Nous avons jugé alors intéressant d'essayer de déterminer s'il est vraiment possible d'utiliser les mêmes individus pour un certain nombre d'expériences, sans porter préjudice à l'exploitation des résultats. Afin de faire une approche de ce phénomène, nous avons repris les résultats de notre série d'expériences sur la température. Dans ces tests, 4 lots de tiques étaient utilisés en alternance, avec un battement d'au moins une semaine entre chaque stimulation. Les résultats obtenus ont alors été repris et étudiés en fonction des utilisations successives de chaque lot. Notons que les tiques utilisées pour la première fois sont généralement légèrement plus excitées que par la suite. Dans ces expériences, les 4 lots ont été utilisés 3, 4 ou 5 fois. Comparons les taux d'activités pré- et post-transfert, la différence de taux d'activité et le facteur d'activation de ces 4 lots au cours des stimulations successives (tableaux 39 à 42, pages B68 et 69).

Cette analyse permet de constater plusieurs choses :

- le taux d'activité initial décroît au cours des utilisations successives, avec un bon coefficient de corrélation pour chaque lot (tableau 39), sauf le quatrième.

- le taux d'activité post-transfert décroît également au cours des utilisations successives. Pour chaque lot individuellement on a un bon coefficient de corrélation, sauf pour le quatrième, mais la pente de la droite dépend du lot (tableau 40).

- la différence de taux d'activité décroît faiblement ou croît dans un des cas, ce qui indique que si le taux d'activité est influencé par les utilisations successives, la réponse au stimulus l'est dans une moindre mesure. Ici, les facteurs de corrélation sont nettement moins bons que précédemment (tableau 41).

- On ne peut définir aucune relation entre le facteur d'activation et les utilisations successives (tableau 42), car on obtient des régressions à coefficients de corrélation trop petits.

On peut conclure que l'activité mesurée chez cette tique dépend étroitement de son âge physiologique, lui-même lié à son activité antérieure. Pour augmenter ses chances de boucler son cycle, une tique doit fonctionner à l'économie. Toute mise en activité constitue une dépense de ses réserves nutritives. Si l'appétence conduit à un échec (pas de rencontre de l'hôte), la tique doit continuer à vivre avec des réserves réduites. Elle économise donc ses mouvements, c'est pourquoi la décroissance d'activité observée touche les taux d'activité pré- et post-transfert. Heureusement, la différence de taux d'activité et le facteur d'activation ne sont affectés que dans une moindre mesure, prouvant que si la tique réduit ses mouvements, elle n'en conserve pas moins la même potentialité de réponse !

## IV.8 Critique de la méthode.

### IV.8.1 La double chambre d'expérimentation.

La double chambre de stimulation, telle qu'elle a été décrite ici, présente l'avantage de permettre divers types d'expérimentations qui nécessiteraient un grand volume avec des conditions climatiques définies (ex : mise en place de supports de quète si nécessaire). Cependant, elle est surdimensionnée pour les tests que nous y avons effectués. Le volume disponible est long à chauffer ou à refroidir, lorsqu'on désire un grand écart de température par rapport à la température ambiante du laboratoire. Le laboratoire constituant l'environnement de la chambre ne possède pas non plus des caractéristiques idéales, dans le sens que lui-même subit des fluctuations (température, humidité, bruit etc...) qui rendent difficiles le maintien de conditions constantes dans les chambres de stimulation. L'idéal serait de placer un tel dispositif dans une chambre d'environnement.

Une autre remarque est en rapport avec le transfert des tiques testées d'une chambre à l'autre, transfert que nous n'avons pas pu réaliser sans de légers chocs mécaniques. Nous avons constaté que les vibrations du chariot provoquent l'éveil d'une certaine proportion de tiques et le transfert est généralement accompagné d'une légère augmentation du taux d'activité (de l'ordre de 6 %) ainsi que l'on peut le voir sur le tableau de synthèse présenté à la page B70, tableau qui sera encore discuté dans la conclusion. De plus, nous avons montré comment certaines fréquences, particulièrement, agissent sur l'activation des tiques. Ceci nous amène à poser la question suivante : Dans quelle mesure le CO<sub>2</sub> n'agit-il pas en synergie avec les stimulations mécaniques ? Nous pouvons certifier ici que le CO<sub>2</sub> appliqué seul a un effet activateur sur les tiques, même lorsqu'il n'est pas accompagné de chocs mécaniques. Nous avons observé ce phénomène à chaque fois que nous avons introduit du CO<sub>2</sub> dans la chambre de préconditionnement où les tiques avaient été placées pour le retour au calme : Une augmentation d'activité est immédiatement consécutive à l'introduction du CO<sub>2</sub> dans la chambre. Cette augmentation n'a pas été quantifiée. Dans la soufflerie, on peut difficilement imaginer que l'introduction du CO<sub>2</sub> ait pu provoquer des mouvements de l'air perceptibles pour les tique. En effet, la quantité de gaz carbonique représentait au maximum 8 % du flux de la source d'odeur, elle-même ajoutée au vent laminaire qui traverse le caisson.

Ainsi, les vibrations et dans une plus large mesure, le CO<sub>2</sub> ont un effet activateur. Nous avons pu, grâce à cette méthode, mettre en évidence certains aspects du comportement d'*Amblyomma variegatum* vis-à-vis de cette substance. Dans quelle mesure les stimulations mécaniques constituent-elles un soutien aux stimulations olfactives ? Nous ne sommes hélas pas en mesure de répondre. Il faudrait pour cela envi-

sager un autre type d'expérimentation. Il est utile de comparer ici notre situation expérimentale à celle qui est créée par l'hôte dans le terrain. Dans des conditions naturelles, la présence d'un hôte est obligatoirement accompagnée de ces 2 sources de stimulation ( $\text{CO}_2$  + ondes mécaniques). Toutes deux peuvent être perçues à longue distance mais si la dissémination des odeurs dépend de la direction du vent, les vibrations du sol et les cris n'en sont affectés que dans une moindre mesure.

#### IV.8.2 La préparation du matériel vivant.

L'analyse du taux d'activité et de ses éventuelles augmentations ne peut se faire que si les tiques sont suffisamment calmes avant l'application du stimulus. Après avoir été manipulées, elles doivent retrouver un niveau d'activité spontanée suffisamment bas pour que d'éventuelles augmentations puissent être observées. Dans les tests préliminaires, nous avons simplement attendu que les tiques soient complètement immobiles pour effectuer les expériences et nous avons alors remarqué que le calme était retrouvé 3 à 4 heures après la mise en place. Cependant, cette durée varie d'un lot d'individus à l'autre et, parfois, 6 heures après la mise en place, quelques tiques manifestent encore une certaine activité. C'est pourquoi nous avons finalement opté pour une période de retour au calme de durée constante, sauf pour les tests sur les stimulations mécaniques. Pour compléter nos observations, nous avons fait une mesure du taux d'activité et des niveaux d'excitation avant et après la stimulation.

Nous avons déjà exposé la variabilité qualitative de notre matériel vivant. Malgré le soin que nous avons apporté à la préparation de lots "homogènes", et au maintien de ces lots dans des conditions de laboratoire idéales pour la survie des individus, nous avons pu constater une hétérogénéité de nos tiques du point de vue de l'âge physiologique. Il serait dès lors très utile, à l'avenir, de tenir compte de l'état physiologique des individus, notamment par une estimation des réserves nutritives et hydriques (pré-test étalon, pesée etc..).

#### IV.9 Considérations générales.

Les résultats obtenus dans nos expériences confirment la justesse de notre hypothèse de départ, dans laquelle on suppose que les phases initiales de la recherche de l'hôte chez *Amblyomma variegatum* sont modulées par des stimuli peu spécifiques de longue portée : Le CO<sub>2</sub> et les vibrations. Or, il apparaît que les stimuli utilisés par les ectoparasites sont étroitement liés au mode de vie de ces derniers. Camin (1963), dans une revue considérant l'ensemble des ectoparasites, en distingue 3 groupes principaux :

1. Les ectoparasites qui passent leur vie entière sur l'hôte, la contamination d'un autre individu se faisant lors d'un contact étroit entre ce dernier et un individu parasité. Dans cette catégorie les organes locomoteurs et sensoriels sont peu développés. Pour exemple, *Sarcoptes scabiei* ne répond qu'à la température en choisissant toujours l'endroit le plus chaud (Camin 1963).

2. Les parasites habitant les nids ou les terriers. Ceux-ci se nourrissent moins fréquemment que les premiers mais leurs repas sont plus importants. Après la prise de nourriture, les parasites se tiennent à proximité de l'hôte, dans le nid ou le terrier. Ils ont plus de chances de parasiter plusieurs individus. Dans cette catégorie les organes locomoteurs et sensoriels sont plus développés et l'on observe une plus grande variété de comportements de recherche de l'hôte, exemple : Les *Dermanyssidae* et *Laelaptinae*. On peut ajouter à cette catégorie certains *Argasidae* : *Ornithodoros parkeri* vit dans des terriers de rongeurs (Miles 1968), *Ornithodoros moubata* s'enfonce le jour dans le sable qui constitue le sol des cases et s'en extrait durant la nuit pour se nourrir sur les gens endormis. *Argas cooleyi* ne s'éloigne pas beaucoup des nids de l'Hirondelle des falaises (Howell 1975).

3. Le troisième groupe, dans lequel Camin inclut les *Ixodidae*, est composé d'ectoparasites qui passent la majeure partie de leur vie hors de l'hôte, qui ont une moins grande spécificité quant à l'hôte, et se laissent généralement tomber n'importe où à la fin de leur repas (bien que des observateurs indiquent que la distribution des tiques gorgées n'est pas toujours aléatoire), ce qui diminue leur probabilité de rencontrer un hôte à nouveau. A leur avancement, ils possèdent une très grande capacité de survie à jeun, ils prennent un repas important et pondent un grand nombre d'oeufs à la fois. Leur appareil sensoriel est plus complexe et leur comportement plus compliqué car influencé par un grand nombre de facteurs (stade, âge, activité antérieure, état hydrique, réserves nutritives).

Notre *Amblyomma variegatum* fait indiscutablement partie de ce troisième groupe comme la plupart des *Ixodidae*. Son comportement de quête est principalement modulé par des stimuli peu spécifiques de longue portée, mais il est également

sous la dépendance des nombreux facteurs internes cités ci-dessus. Nous allons tenter de placer *Amblyomma variegatum* dans le contexte de son environnement par un schéma (fig. 42, page B71).

Au centre de ce complexe se trouve le système nerveux central qui constitue l'organe d'intégration et de commande à la base de toute action. Le "cerveau" reçoit ses informations par l'intermédiaire de 2 types de récepteurs, les propriocepteurs (1) et les extérocepteurs (2). Les mécanismes de la proprioception chez les tiques ne sont encore que peu ou pas connus. On sait par exemple qu'un grand nombre de récepteurs de type mécanique (Hess & Vlimant 1986) sont destinés à renseigner l'animal sur sa posture. D'autres doivent transmettre des données sur l'état physiologique (3). L'état physiologique est lui-même conditionné par les composantes climatiques de l'environnement (6), qui influencent également la vie de l'hôte (7).

Les extérocepteurs sont mieux connus. On sait qu'ils sont capables de transmettre des données qui concernent l'environnement (4) (température, humidité), aussi bien que des informations émanant de l'hôte ou d'autres individus de la même espèce (5), notamment des informations olfactives (Schöni, en préparation, Waladde 1982, Thonney 1986, Haggart & Davis 1980, 1981).

L'intégration de ces deux types de réception (proprio- et extéroception) peut avoir une influence sur le comportement. Chez les mouches tsétsé, par exemple, il existe une relation évidente entre la durée du jeûne et le comportement de quête : L'activité spontanée et la réponse visuelle de mouches à jeun augmentent de manière exponentielle pendant les 5 jours qui suivent un repas sanguin (Brady 1957). Elles chutent ensuite à cause de l'épuisement des réserves nutritives. Ce genre de phénomène résulte de l'intégration de 2 composantes, la proprioception représentée ici par l'état physiologique et l'extéroception représentée par les stimuli d'hôte. Chez les tiques, ce genre de relation est moins évident. Pourtant, Holscher & al. (1980) ont constaté un pic de réponse chez des tiques âgées de 8 à 10 semaines.

Les réponses du système nerveux central se traduisent par le déclenchement d'actions en rapport avec le bouclage du cycle (8) (nutrition, reproduction, etc...), mais aussi en relation avec le contrôle de l'état physiologique (9) (géotaxie, rythme circadien, etc...). Les réponses du système nerveux central peuvent également affecter le comportement par une action sur les récepteurs (10 et 11), par exemple en modifiant leur seuil de sensibilité. Davis (1984) a observé que des femelles de moustique sont moins sensibles à un stimulus lorsqu'elles sont gorgées que lorsqu'elles sont à jeun. D'après cet auteur, un facteur hémolympatique (mis en évidence par transfusion) est responsable de ce phénomène.

## IV.10 Perspectives.

Notre approche comportementale nous a permis, principalement, de mettre en évidence le rôle de certains stimuli, notamment le CO<sub>2</sub> et les vibrations, dans la recherche de l'hôte. Cependant, de nombreuses questions restent ouvertes et méritent, à notre avis, l'attention des chercheurs lors de futures investigations.

1. Les stimuli possibles n'ont pas tous fait l'objet d'investigations dans ce travail. De toutes les substances qui constituent le "bouquet" si typique de chaque animal, certaines ont probablement un rôle important dans le comportement de nutrition. Dans quelle phase de ce comportement interviennent-elles ? Avant le contact avec l'hôte, lors de ce contact, dans la recherche d'un site de fixation ?

2. La motivation des tiques, qui est liée à l'âge physiologique de ces dernières. Il apparaît important de caractériser et de mesurer certaines composantes physiologiques. Existe-t-il une diapause ? L'appétit des individus à entrer en phases de quête est-elle liée aux réserves disponibles ? Ce genre d'étude ne peut se réaliser que dans un environnement dont les composantes sont strictement contrôlées (chambre d'environnement), et avec du matériel vivant disponible selon les besoins, sans restriction d'âge ou de quantité.

3. Les caractéristiques des récepteurs pourraient être l'objet d'études par des méthodes électrophysiologiques, afin de déterminer le seuil de réaction et le niveau de saturation des récepteurs CO<sub>2</sub>-sensibles, par exemple. Quant aux récepteurs mécaniques des Ixodidae, ils n'ont fait, pour le moment, l'objet d'aucune recherche électrophysiologique.

4. L'expérimentation dans le terrain devrait compléter notre représentation schématique de la recherche de l'hôte. Nous ne connaissons que de manière fragmentaire l'influence du climat sur la biologie de cette espèce. D'autre part, il serait intéressant de mettre sur pied des tests de piègeages, et de déterminer la distance d'attraction dans des trappes.

## V RESUMES ET CONCLUSIONS

### V.I Résumé et conclusion

Une approche, en laboratoire, des facteurs liés au comportement de nutrition chez *Amblyomma variegatum*, nous a permis de montrer que les phases initiales de la recherche de l'hôte chez cette espèce, sont modulées par des stimuli peu spécifiques de longue portée. Dans notre double chambre d'expérimentation, nous avons pu mettre en évidence les rôles de la température et du CO<sub>2</sub>, et surtout un synergisme apparent entre ces 2 classes de stimuli. Dans un tableau synthétique (tableau 43, page B70), nous avons groupé les résultats de ces expériences. Nous nous bornerons ici à en résumer les principaux :

Température : Une activation significative des tiques a quelques fois été constatée alors que le nombre de tiques en quête n'augmente jamais de manière significative. Ce sont donc des tiques déjà en mouvement au départ de l'expérience qui ont été responsables de cette activation par ailleurs très faible (elle n'apparaît que dans certains tests, donc pas dans le tableau synthétique). Nous devons donc écarter la température des stimuli déclencheurs de l'appétence chez *A. variegatum*.

Gaz carbonique : - Dans des conditions optimales (faible [CO<sub>2</sub>] initiale et saut d'amplitude modérée, voir groupe 1), l'activation des tiques est excellente. Dans ce groupe nous observons de très grosses différences de taux d'activité. De plus, les meilleures réactions observées se font pour des sauts de concentration de faible amplitude, indiquant que ces tiques sont sensibles à des petites différences de concentration. Dans ces cas, la tendance de la majorité des tiques est de passer directement du repos à la quête. Les stades intermédiaires n'apparaissent pas dans les bilans parce que manifestés de manière trop brève.

- Dans des conditions non-optimales (saut de forte amplitude ou [CO<sub>2</sub>] initiale trop élevée, voir groupe 2), la quête se manifeste également mais de manière plus réduite, les tiques se maintiennent de préférence dans les états d'éveil ou d'alerte caractérisés par un taux d'activité moins élevé.

- Dans des conditions défavorables ([CO<sub>2</sub>] initial > 2.2 %, voir groupe 3) l'activation est faible. Le nombre de tiques en état de quête n'augmente pas plus que dans les contrôles, l'état d'éveil est néanmoins favorisé par des stimulations mécaniques dues au déplacement du chariot.

- Les femelles se sont montrées beaucoup moins sensibles que les mâles à une stimulation par du CO<sub>2</sub>, comme en témoigne leur taux d'activité resté très bas. Dans quelques cas cependant, on observe un nombre significatif de tiques qui passent en état de quête.

Synergisme : Dans des concentrations de [CO<sub>2</sub>] initiales favorables, on observe un synergisme entre un stimulus thermique et le CO<sub>2</sub>, phénomène qui n'a plus été constaté lorsque la concentration de CO<sub>2</sub> initiale dépassait 1.4 %.

Orientation : Des expériences dans une soufflerie visant à tester l'orientation ont montré que les adultes des 2 sexes sont capables de se diriger vers une source de CO<sub>2</sub> administré dans des concentrations physiologiques depuis une distance de 80 cm en tout cas. Là aussi, les femelles se sont montrées moins actives et moins performantes dans la rencontre de la source que les mâles.

Vibrations : Des tests préliminaires portant sur les vibrations ont montré que les tiques sont sensibles à des fréquences assez basses, de 30 à 300 Hz en tout cas. Or, des fréquences de 80 à 800 Hz sont semble-t-il prédominantes dans celles produites par le bétail en train de brouter. Il est dès lors possible que les tiques soient informées de la présence d'un hôte par le bruit que crée ce dernier.

La succession des actions dans le comportement peut être schématisée par le jeu des questions-réponses : A partir d'un état ou d'un niveau comportemental, une réponse positive à un stimulus permet de passer au niveau d'action supérieur. Un tel schéma a été utilisé par Egan (1976) pour expliquer le comportement de quête d'un acarien parasite. Nous avons repris ici ce genre de schéma, pour les phases initiales du comportement de recherche de l'hôte (fig. 43, page B72). Les phases comportementales indiquées ici sont celles qui ont été proposées par Waladde & Rice (1982).

Pour conclure, nous constatons à travers cette étude qu'*Amblyomma variegatum* est un animal remarquablement adapté à son environnement. Cette tique est capable de supporter de longues périodes de jeûne, en économisant ses réserves nutritives (donc en limitant également sa quantité de mouvements) d'une part, en se dissimulant dans un milieu favorable à sa survie, la litière, d'autre part. Elle peut détecter la présence d'un hôte par des très petits sauts de concentration en CO<sub>2</sub>, auxquels elle réagit extrêmement rapidement par un comportement de quête, tel que nous l'avons défini au point II.5.

## V.2 Summary

In this laboratory investigation of the arousal behaviour of *Amblyomma variegatum*, we have shown that long-distance- non-specific host-stimuli are responsible for the initial steps of this behaviour. Experiments in a double chamber apparatus (fig. 4, page B5) revealed a role for physiologically relevant concentrations of carbon dioxide. Combined stimulation with CO<sub>2</sub> and temperature show a synergetic effect.

The main results of this study are summarized below :

Temperature : Thermal stimuli did not appear to be effective for the ticks activation. Sometimes a slight increase in activity level was observed, but the number of questing ticks never increased significantly (questing has been considered here as an active state of behaviour; see II.5 and figure 5, page B6).

Carbon dioxide : CO<sub>2</sub> has been shown to be an important host-associated activating factor for *Amblyomma variegatum* males . Nevertheless, the ambient concentration of this substance influences the behaviour of the ticks :

- In optimal conditions (initial CO<sub>2</sub> concentration < 0.5 %) a good activation was observed, even when ticks were stimulated with a weak increase of CO<sub>2</sub> concentration (< 0.5 %). The ticks react to the stimulus with an immediate questing behaviour (see II.5 and fig. 27, page B43).
- An ambient CO<sub>2</sub> concentration of 0.6 to 2.2 % maintains a lower activity level. Significant activation was observed only when the amplitude of the stimulus was important ( $\Delta[\text{CO}_2] > 2 \%$ ) (see fig. 27, page B43).
- When the initial CO<sub>2</sub> concentration exceeds 2.2 % ticks did not respond significantly to any stimulation and maintained a very low activity level.
- In our experiments, females have been much less sensitive to carbon dioxide. In most cases, the recorded increase of activity level and the number of questing ticks was not significant.

CO<sub>2</sub> and temperature : A synergetic effect was observed with a combined stimulus ( $\Delta[\text{CO}_2] + \Delta T$  of 2°C), but this effect did not appear when the initial CO<sub>2</sub> concentration was not favorable (see above) (fig. 37, page B57).

Orientation : Experiments were conducted in a "wind-tunnel", in order to test the orientation aptitude of *A. variegatum* males and females. These experiments showed that ticks are able to reach a 80 cm distant stimulation source producing physiologically relevant concentrations of CO<sub>2</sub>. In this case also, females were found less sensitive than males (table 37, page B65).

Vibrations : Tests were conducted with mechanical stimulations, showing that *A. variegatum* adults are sensitive to frequencies of 30 to 300 Hz (air borne and substrate transmitted). These frequencies are important in the noise produced by grazing cattle. So it seems possible that ticks can be informed about host presence by noise (table 38, page B66).

As a conclusion, *A. variegatum* appears to be remarkably adapted to its environment. Hidden in the litter (which is a favorable zone for its hygrometry), and keeping a low activity level (resting behaviour), this parasite is able to survive for long fasting periods. When a host is detected, it can promptly react with a questing behavior to combined effects of CO<sub>2</sub>, temperature changes and vibrations.

## VI REMERCIEMENTS

J'aimerais adresser ici mes remerciements aux différentes personnes qui, par leur collaboration ou par leur soutien, m'ont permis de réaliser ce travail.

Prof. A. Aeschlimann, directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, qui m'a communiqué sa passion pour la biologie et qui m'a donné la possibilité de travailler dans son Institut.

Prof. P.A Diehl, directeur de thèse, qui a dirigé ce travail avec beaucoup de compétence et de disponibilité.

Dr. E.Hess et Dr. P. Guerin, pour les nombreux conseils qu'ils m'ont prodigués tout au long de cette recherche.

Monsieur A. Collaud pour son immense travail lors de la construction de l'appareillage.

La firme Ciba-Geigy, et tout particulièrement Monsieur Hans Bouvard, qui nous a fourni le matériel vivant.

Michèle Vlimant, pour son aide technique aussi précieuse qu'efficace.

Dr. G.A. Racine, physicien, qui m'a gentiment prêté des appareils et donné d'importants conseils.

Madame J. Moret, mathématicienne, qui m'a guidée lors de l'exploitation statistique de mes résultats.

Pierre-Alain Fürst, pour l'initiation au traitement de texte.

Lise Gern, pour la lecture critique et attentive du manuscrit.

François Gigon et Jean-François Graf qui ont bien voulu constituer les membres externes du jury.

Toutes les personnes faisant ou ayant fait partie de notre groupe de travail, qui m'ont apporté beaucoup par leurs discussions et leurs suggestions : François Gigon, Martin Kaltenrieder, Jean-Michel Poffet, Daniel Robert, Pascal Steullet, Anne-Gabrielle Wust.

Une pensée pour Claude qui a bravement supporté le caractère difficile d'un chercheur pendant 5 ans et pour mes parents qui m'ont beaucoup encouragée à entreprendre des études.

## VII BIBLIOGRAPHIE

## A

- ACREE F., TURNER R.B, GOUCK H.G. (1969), L-lactic acid : A mosquito attractant isolated from humans., *Science* 161 : 1346-1347
- AESCHLIMANN A. (1967), Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte d'Ivoire., *Acta tropica* 24(4) : 281-405
- (1972), *Ixodes ricinus* L., essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse., *Acta tropica* 29 : 321-340
- (1976), Les tiques, leur biologie et les maladies qu'elles transmettent., *Ann. Université de Neuchâtel* 1975-1976 : 1-27
- AHMADI A. & MC CLELLAND G.A.H. (1985), Mosquito-mediated attraction of female mosquitoes to a host., *Physiological Entomology* 10 : 251-255
- ALTNER H., SASS H., ALTNER I. (1977), Relationship between structure and function of antennal chemo, hygro, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta americana*., *Cell and Tissue Research* 176 : 389-405
- AMMAH-ATTOH V. (1965), The mating behaviour and the mode of insemination in the genus *Amblyomma* with special reference to *Amblyomma variegatum* (Fabricius 1794)., *Ghana J. Sci.* 5(3/4) : 243-248

## B

- BAUER B. & WETZEL H. (1976), A new membrane for feeding *Glossina morsitans* Westw. (Diptera, Glossinidae)., *Bull. ent. Res.* 65 : 563-565
- BEILSTEIN (1921), *Beilsteins Handbuch der organischen Chemie.*, 4e édition, tome 3 : 98, Julius-Springer-Verlag, Berlin
- BELLE C. & HEBRARD G. (1984), Le comportement de recherche de l'hôte par les femelles du complexe *Simulium damnosum*., *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Ent. méd. et Parasit. 22(4) : 261-270
- BERNARD J. (1974), Etude électrophysiologique de récepteurs impliqués dans l'orientation vers l'hôte et dans l'acte hématophage chez un Hémiptère : *Triatoma infestans*., Thèse de doctorat Sci. Nat. Rennes pp. 1-285

- BLENDERMAN K. (1984), Un récepteur pour le méthylsalicylate dans la capsule de l'organe de Haller chez la tique *Amblyomma variegatum* (Fabricius) ., Université de Neuchâtel, travail de licence.
- BRADY J. (1975), "Hunger" in tsetse fly : the nutritional correlates of behaviour., *J. Insect Physiol.* 21 : 807-829
- BROWNELL PH. (1977), Compressional and waves in sand used by desert scorpions to locate prey., *Science* 197 : 479-482
- (1985), Comment le scorpion des sables détecte ses proies., *Pour la Science*, février 1985 : 30-38
- BRUCE W.A. (1971), Perception of infrared radiation by the spiny rat mite *Laelaps echidnina* (Acari : Laelapidae)., *Ann. Ent. Soc. Amer.* 64 : 925-931

## C

- CADE W. (1975), Acoustically Orienting Parasitoids : Fly Phonotaxis to Cricket Song., *Science* 190 : 1312-1313
- CAMIN J.H. (1963), Relation between host-finding behaviour and life histories in ectoparasitic Acarina., *Adv. Acarol.* 1 : 411-424
- CENTURIER C. & KLIMA R. (1979), Ein Beitrag zur Kenntnis der Biologie von *Amblyomma variegatum* (Fabricius 1794)., *Zeitschrift für angewandte Entomologie* Bd. 87 : 131-142
- CUMMING J.E. & WRIGHT R.H. (1967), Convection currents that guide mosquitoes., *Canad. Ent.* 99(5) : 556-558

## D

- DAVIS E.E. (1984), Regulation of sensitivity in the peripheral chemoreceptor systems for host-seeking behaviour by haemolymph-borne factor in *Aedes aegypti*., *J. Insect Physiol.* 30(2) : 179-183
- DAYKIN P.N., KELLOG F.E., WRIGHT R.H. (1965), Host-finding and repulsion of *Aedes aegypti*., *Can. Ent.* 97(3) : 239-263
- DEFOLIART G.R. & MORRIS C.C. (1967), A dry ice-baited trap for the collection and field storage of hematophagous Diptera., *J. Med. Ent.* 4 : 360-362
- DOWNES B.J. (1984), Host-location by the reptile tick *Aponomma hydrosauri* : The roles of physical disturbance and odor., *J. Parasitology* 70(1) : 164-166

## E

- EADS R.B., Smith G.C., Maupin G.O. (1982), A CO<sub>2</sub> platform trap for taking adult *Dermacentor andersoni* (Acari : Ixodidae)., Proc. Entomol. Soc. Wash. 84 : 342-348
- EGAN M.E. (1976), Chemosensory Bases of Host Discrimination in a parasitic Mite., J. Comp. Physiol. 109 : 69-89
- ELIZAROV YU.A. & VASEWTA A.A. (1977), A distant orientation of blood-sucking ixodid ticks to the host's attractant factors., Parazitologiya 10 : 136-141
- EL-ZIADY S. (1958), The behaviour of *Ornithodoros erraticus* (Lucas 1849), small form (Ixodoidea, Argasidae), towards certain environmental factors., Ann. Entomol. Soc. Am. 51(4) : 317-329
- EVANS W.G. (1964), Infrared receptors in *Melanophila acuminata* De Geer., Nature 202 : 211
- (1966), Perception of infrared radiation from forest fires by *Melanophila acuminata* De Geer (Buprestidae, Coleoptera)., Ecology 47 : 1061-1065

## G

- GARCIA R. (1965), Collection of *Dermacentor andersoni* (Stiles) with carbon dioxide and its application in studies of Colorado ticks virus., Amer. J. Trop. Med. Hyg. 14 : 1090-1093
- (1969), Reaction of the winter tick, *Dermacentor albipictus* (Packard), to CO<sub>2</sub>., J. Med. Entomol. 6 : 286
- GARRIS G.I. (1984), Colonization and life cycle of *Amblyomma variegatum* (Acari : Ixodidae) in the laboratory in Puerto Rico., J. Med. Entomol. 21(1) : 86-90
- GARRIS G.I. & SCOTLAND K. (1985), Ticks on livestock in St. Lucia., Vet. Parasit. 18(4) : 367-373
- GATEHOUSE A.G. & LEWIS C.T. (1973), Host location behaviour of *Stomoxys calcitrans*., Ent. exp. & appl. 16 : 275-290
- GIGON F. (1985), Biologie d'*Ixodes ricinus* sur le plateau suisse - Une contribution à l'écologie de ce vecteur., Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel
- GILLIES M.T. (1980), The role of carbon dioxide in host-finding by mosquitoes (Diptera, Culicidae) : a review., Bull. ent. Res. 70(4) : 525-532
- GILLIES M.T. & SNOW W.F. (1967), A CO<sub>2</sub>-baited sticky trap for mosquitoes., Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 61(1) : 20

- GRAY J.S. (1985), A carbon dioxide baited trap for prolonged sampling of *Ixodes ricinus* L. populations., Exp. & Appl. Acarology 1 : 35-44
- GROTHAUS R.H., HASKINS J.R., REED J.T. (1976), A simplified carbon dioxide collection technique for the recovery of live ticks (Acarina)., J. Med. Ent. 12 : 702
- GUGLIELMONE A.A., MOORHOUSE D.E, WOLF G. (1985), Attraction to carbon dioxide of unfed stages of *Amblyomma triguttatum triguttatum*, Koch, under field conditions., Acarologia 26(2) : 123-129

## H

- HAGGART D.A & DAVIS E.E (1980), Ammonia-sensitive neurons on the first tarsi of the tick *Rhipicephalus sanguineus*., J. Insect Physiol. 26 : 517-525
- (1981), Neurons sensitive to 2,6-dichlorophenol on the tarsi of the tick *Amblyomma americanum* (Acari, Ixodidae)., J. Med. Entomol. 18 : 187-194
- HALD A. (1967), Statistical Theory with Engineering Applications., J. Wiley & Sons Inc., New York
- HESS E. & DE CASTRO J.J. (1986), Field tests of the response of female *Amblyomma variegatum* (Acari : Ixodidae) to the synthetic aggregation-attachment pheromone and its components., Exp. & appl. Acarology 2 : 249-255
- HESS E. & LOFTUS R. (1984), Warm and cold receptors of two sensilla on the foreleg tarsi of the tropical bont tick *Amblyomma variegatum*., J. Comp. Physiol. A 155 : 187-195
- HESS E. & VLIMANT M. (1980), Morphology and fine structure of tarsal chemosensory hairs of the tick *Amblyomma variegatum* (Acarina, Ixodidae, Metastrata), including preliminary electrophysiological results., Olfaction and Taste VII : 190
- (1982), The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum*, Fabricius (Ixodidae, Metastrata) I. Wall pore and terminal pore sensilla., Revue suisse de Zoologie 89(3) : 713-729
- (1983a), The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum*, Fabricius (Ixodidae, Metastrata) II. No pore sensilla., Revue suisse de Zoologie 90(1) : 157-167
- (1983b), The tarsal sensory system of *Amblyomma variegatum*, Fabricius (Ixodidae, Metastrata) III. Mapping of sensory hairs., Revue suisse de Zoologie 90(4) : 887-897

- (1984), The distal tarsal slit sense organ (dtsso) a new type of mechanoreceptor on the walking legs of the ixodid tick *Amblyomma variegatum* Fabricius 1794 (Ixodidae : Metastriata., Acarology VI(1) : 253-260
  - (1986), Leg sense organs of ticks. In : Morphology, Physiology, and behavioral Biology of Ticks., Sauer J.R & Hair J.A. Eds., Ellis Horwood
- HOKAMA Y. & HOWARTH J.A. (1977), Dry ice (CO<sub>2</sub>) trap for efficient field collection of *Ornithodoros coriaceus* (Acarina : Argasidae)., J. Med. Ent. 13 : 627-628
- HOLSCHER K.H., GEARHART H.L., BARKER R.W. (1980), Electrophysiological responses of three tick species to carbon dioxide in the laboratory and fields., Ann. Ent. Soc. Am. 73(3) :288-292
- HOOGSTRAAL H. (1956), African Ixodoidea. Ticks of the Sudan., U.S. Naval Medical Research Unit No. 3, Cairo, Egypt. Research Report : NM 005 050 29 07
- HOOGSTRAAL H. & AESCHLIMANN A., (1982) Tick Host Specificity., Bulletin de la société entomologique suisse 55 : 5-32
- HOWELL F.G. (1975), The role of host-related stimuli in the behavior of *Argas cooleyi* (Acarina : Argasidae)., J. Med. Entomol. 11 : 715-723
- HOY J.B. (1970), Trapping the stable fly by using CO<sub>2</sub> or CO as attractants., J. econ. Ent. 63(3) : 792-795
- HOYLE G. (1960), The action of carbon dioxide gas on an insect spiracular muscle., J. Insect Physiol. 4 : 63-79
- HUNGATE R.E. (1956), "The Ruman and its Microbes"., Academic Press, New York, London

## I

- IWUALA M.O.E. & OKPALA I. (1977), Studies on oviposition and egg-hatching in *Amblyomma variegatum* (Fabricius) and *Boophilus annulatus* (Say) (Ixodoidea, Ixodidae)., Folia Parasitologica 24(3) : 269-275

## K

- KELLOG F.E. (1970), Water vapour and carbon dioxide receptors in *Aedes aegypti*., J. Insect Physiol. 16 : 99-108
- KNUELLE W. & RUDOLPH D. (1982), Humidity relationships and water balance of ticks., In : Physiology of ticks, pp.43-70 Obenchain & Galun (eds.), Pergamon Press

- KNUELLE W. & WHARTON G.W. (1964), Equilibrium humidities in arthropods and their ecological significances., *Acarologia* VI, fasc. hors série :299-306
- KOCH H.G. & MCNEW R.W. (1982), Sampling of lone star ticks (Acari : Ixodidae) : dry ice quantity and capture success., *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 75 : 579-582
- KUSOV V.N. & AXMETBEKOVA R.T. (1967), CO<sub>2</sub> as an attractive substance for *Ornithodoros papillipes* (= *Ornithodoros tholozani*)., T. Alma ata : 204-205

## L

- LECOMTE C. & THIBOUT E. (1986), Analyse dans deux types d'olfactomètres, du comportement de quête des femelles de *Diadromus pulchellus* en présence d'odeurs du phytophage-hôte et du végétal attaqué ou non., *Entomophaga* 31(1) : 69-78
- LEES A.D. (1948), The sensory physiology of the sheep tick *Ixodes ricinus*., *J. Exp. Biol.* 25 : 145-183
- LOFTUS R. (1978), Peripheral thermal receptors., In : *Sensory Ecology. Review and Perspectives.* pp. 439-466 M.A. Ali (ed.)

## M

- MC LEOD J., COLBO M.H., MADBOULY M.H., MWANAUMO B. (1977), Ecological studies of ixodid ticks (Acari, Ixodidae) in Zambia. III : Seasonal activity and attachment sites on cattle, with notes on other hosts., *Bull. ent. Res.* 67 : 161-173
- MILES V.I. (1968), A carbon dioxide bait trap for collecting ticks and fleas from animal burrows., *J. Med. Entomol.* 5(4) : 491-495
- MILLER P.L. (1966), The regulation of breathing in insects., *Advances in insects physiology* 3 : 279-344

## N

- NEVILL E.M. (1964), The role of carbon dioxide as a stimulant and attractant to the sand tampan *Ornithodoros savignii* (Audouin)., *Onderstepoort J. Vet. Res.* 31 : 59-68
- NORVAL R.A.I., YUNKER C.E., BUTLER J.F. (1987), Field sampling of unfed adults of *Amblyomma hebraeum* Koch., *Exp. & appl. Acarology* 3 : 213-217
- NORVAL R.A.I., YUNKER C.E., GIBSON J.D., DEEM S.L.D. (1988), Field sampling of unfed nymphs of *Amblyomma hebraeum*., *Exp. & appl. Acarology* 4(2) : 173-177

## O

OSBRINK W.L.A. & RUST M.K. (1985), Cat flea (Siphonaptera : Pulicidae) : Factors influencing host-finding behaviour in the laboratory., *Ann. Ent. Soc. Amer.* 78(1) : 29-34

OSTLE B. (1963), *Statistics in Research.*, Iowa State University Press, Ames, IA, 2nd Edn

## R

REEVES W.C: (1953), Quantitative field studies on a carbon dioxide chemotropism of mosquitoes., *Amer. J. Trop. Med. Hyg.* 2 : 325-331

ROBERT D. (1985), Perception de la gravité et rôle de l'organe à fente distal (DTSSO) chez *Amblyomma variegatum* (Fabricius 1794)., Université de Neuchâtel, travail de licence.

RUDOLPH D. & KNUELLE W. (1974), Site and mechanism of water vapour uptake from the atmosphere in Ixodid ticks., *Nature* 249 : (5452) 84-85

- (1978), Uptake of water vapour from the air : process, site and mechanism in ticks., In : *Comparative Physiology - Water, Ions and Fluids Mechanics.* Schmidt-Nielsen K. Bolis L. & Maddrell S.H.P. (eds.) Cambridge University Press pp. 97-113

- (1979), Mechanisms contributing to water balance in non-feeding ticks and their ecological implications., In : *Recent Advances in Acarology* vol. I, pp. 375-383 Rodriguez J.G. (ed.) Academic Press, New York

## S

SAUER J.R., HAIR J.A, HOUTS M.S. (1974), Chemoattraction in the lone star tick (Acarina : Ixodidae). II : responses to various concentrations of CO<sub>2</sub>., *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67 : 150-152

SCHOENI R. (1987), Das wirtsgebundene aggregationspheromon der tropischen buntzecke *Amblyomma variegatum* Fabricius (Acari : Ixodidae)., Thèse, Université de Neuchâtel, Suisse.

SCHOENI R., HESS E., BLUM W., RAMSTEIN K. (1984), The aggregation-attachment pheromone of the tropical bont tick *Amblyomma variegatum* Fabricius (Acari, Ixodidae) :- isolation, identification and action of its components., *J. Insect. Physiol.* 30(8) : 613-618

SCHRECK C.E., GOUCK H.K., POSEY K.H. (1970), An experimental plexiglas mosquito trap utilizing carbon dioxide., *Mosquito News* 30(4) : 641-645

- SCHRECK C.E., POSEY K., GOUCK H.K. (1975), Evaluation of the electrocutor grid trap baited with carbon dioxide against the stable fly *Stomoxys calcitrans* (L.) (Diptera : Muscidae)., J. Med. Ent. 12(3) : 338-340
- SKINNER W.A., TONG H., PEARSON T., STRAUSS W., MAIBACH H. (1965), Human sweat components attractive to mosquitoes., Nature 207 : 661-662
- SMITH C.N., SMITH N., GOUCK H.K., WEIDHAAS D.E., GILBERT I.H., MAYER M.S., SMITTLE B.J., HOFBAUER A. (1970), L-lactic acid as a factor in the attraction of *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae) to human hosts., Ann. Ent. Soc. Amer. 63 : 760-770
- SNODDY E.L. & HAYES K.L. (1966), A carbon dioxide trap for Simuliidae., J. econ. Ent. 59(1) : 242-243
- SNOW W.F. (1980), Host location and feeding patterns in Tsetse., Insect Sci. & Appl. 1(1) : 23-30
- SOLOMON S.E. (1951), Control of humidity with potassium hydroxyde, sulphuric acid, or other solutions., Bull. ent. Res. 42 : 543-554
- SOPER R.S., SHEWELL G.E., TYRRELL D. (1976), *Colcondamyia auditrix* Nov. Sp. (Diptera : Sarcophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera : Cicadidae)., Can. Ent. 108 : 61-68
- STEULLET P. (1987), Importance des stimuli olfactifs lors de la recherche de l'hôte par les adultes d'*Amblyomma variegatum* (Acarina : Ixodidae). Approche éthologique à l'aide d'un wind-tunnel., Université de Neuchâtel, Travail de licence

## T

- THEILER G. (1962), The Ixodoidea parasites of vertebrates in Africa South of the Sahara (Ethiopian region)., Report to the Director of Veterinary Services. Onderstepoort. No. S 9958
- THOMAS G. & al. (1985), Host-finding and feeding in *Hydrotaea irritans* (Diptera, Muscidae) : The role of chemical senses., Vet. Parasitology 18 : 209-221
- THONNEY F. (1986), Etude morphologique, structurale et physiologique des récepteurs sensoriels du tarse I de la tique *Ixodes ricinus* L., Thèse de doctorat es sciences, Université de Neuchâtel, Suisse

## V

- VALE G.A. (1974), The response of tsetse flies (Diptera : Glossinidae) to mobile and stationary baits., Bull. ent. Res. 64 : 545-588

- (1980), Field studies of the responses of tsetse flies (Glossinidae) and other Diptera to carbon dioxide, acetone and other chemicals., Bull. ent. Res. 70 : 563-570

VANNIER G. (1976), Principaux modes d'étude de la balance hydrique chez les acariens., Acarologia 18 : 3-19

VICKERY C.A. & al. (1966), Synergism of carbon dioxide and chick as baits for *Culex nigripalpus*., Mosquito News 26(4) : 507-508

#### W

WALADDE S.M (1982), Tip-recording from ixodid tick olfactory sensilla : Responses to tick related odours., J. Comp. Physiology 148A(4) : 411-418

WALADDE S.M. & RICE M.J (1982), The sensory basis of tick feeding behaviour., In : Physiology of Ticks pp. 71-118 Obenchain & Galun (eds.), Pergamon Press

WALKER J.B (1974), The Ixodid Ticks of Kenya. A review of present knowledge of their hosts and distribution., Commonwealth Institute of Entomology.

WARNES M.L. & FINLAYSON L.H (1985a), Responses of the stable fly, *Stomoxys calcitrans* (L.) (Diptera : Muscidae), to carbon dioxide and host odours. I. Activation., Bull. ent. Res. 75 : 519-527

- (1985b), Responses of the stable fly, *Stomoxys calcitrans* (L.) (Diptera : Muscidae), to carbon dioxide and host odours. II. Orientation., Bull. ent. Res. 75 : 717-727

- (1986), Electroantennogram responses of the stable fly, *Stomoxys calcitrans*, to carbon dioxide and other odours., Physiol. Ent. 11 : 469-473

WEBB J.P jr. (1979), Host-locating behaviour of nymphal *Ornithodoros concanensis* (Acari : Argasidae)., J. Med. Entomol. 16 : 437-447

WEBB J.P., GEORGE J.E., COOK B. (1977), Sound as host-detection cue for the soft tick *Ornithodoros concanensis*., Nature 265 : 443-444

WILSON B.H., TUGWELL N.P., BURNS E.C. (1966), Attraction of tabanida to traps baited with dry ice under field conditions in Louisiana., J. Med. Ent. 3 : 148-149

WILSON J.G., KINZER D.R., SAUER J.R., HAIR J.A. (1972), Chemoattraction in the lone star tick (Acarina Ixodidae) I : Response of different developmental stages to carbon dioxide administered via traps., J. Med. Entomol. 9 : 245-252

## Y

YOSHIDA T. (1980), An experimental study of the diurnal activity and behavior in relation to CO<sub>2</sub>, of the larvae of ticks, *Haemaphysalis longicornis*., Appl. Ent. Zool. 15(3) : 198-206

ETUDE DE CERTAINS FACTEURS INTERVENANT LORS DE LA RECHERCHE DE  
L'HOTE, CHEZ LA TIQUE *AMBLYOMMA VARIEGATUM*,  
FABRICIUS 1794 (ACARINA : IXODIDAE).

Partie B : figures et tableaux

par

Nicole STAMPFLI PAUCHARD

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

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude de certains facteurs intervenant lors  
de la recherche de l'hôte, chez la tique  
*Amblyomma variegatum*, Fabricius 1794  
(Acarina: Ixodidae)  
de M<sup>me</sup> Nicole Stampfli Pauchard

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL  
FACULTÉ DES SCIENCES

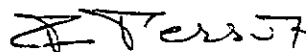
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,  
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs P.A. Diehl, P. Guerin, E. Hess  
(Bâle), J.-F. Graf (Bâle) et F. Gigon  
(Nairobi)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 2 mai 1989

Le doyen:



F. Persoz

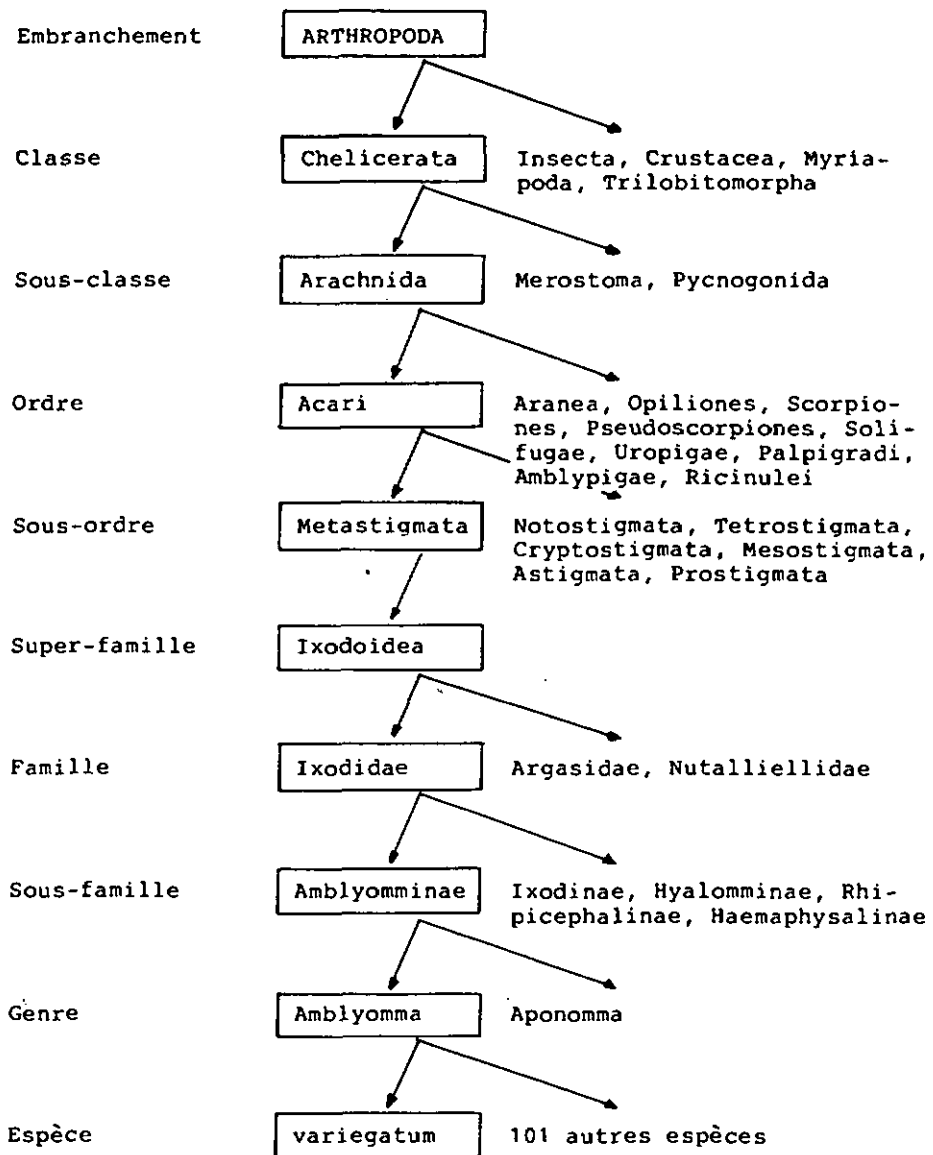


fig. 1 Position systématique d'*Amblyomma variegatum* au sein des arthropodes.



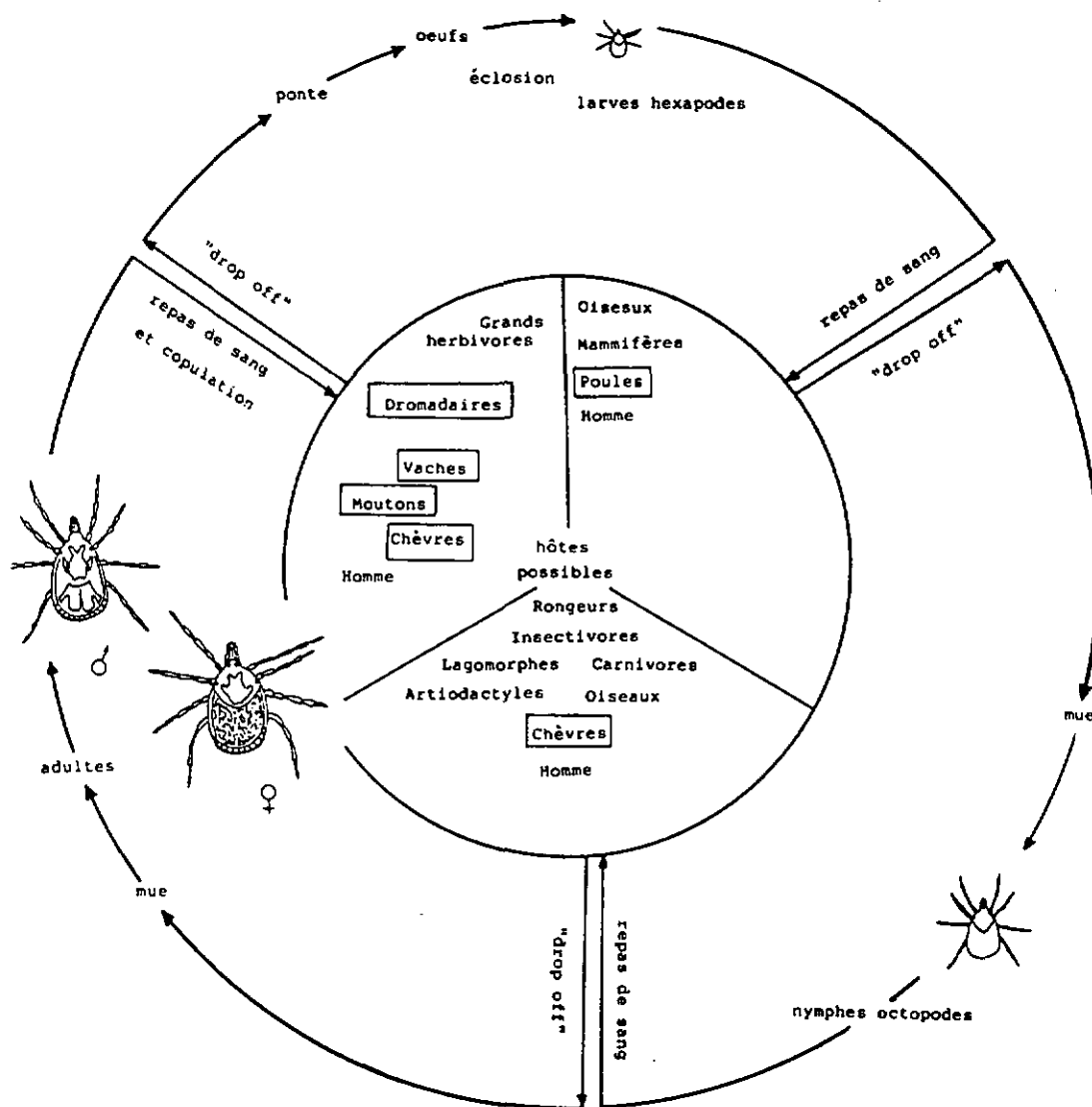


fig. 3 Cycle d'*Amblyomma variegatum*. Dans le cercle central sont représentés les hôtes possibles pour chaque stade, en encadré, les animaux domestiques spécialement touchés par cette espèce. Sur le cercle extérieur sont figurés les stades évolutifs.

Type de stimulus	distance	direction	spécificité	exemple
-----				
MECANIQUE	vibration du substrat	+	+	scorpions
	contact	-	-	tiques
	bruit, chant	+	+	tiques, diptères
-----				
THERMIQUE	courants de convection	-	-	moustiques
	infra-rouge thermique	+	+	coléoptères, tiques
-----				
VISUEL		+	+	diptères hématophages
-----				
HYDRIQUE		-	-	
-----				
CHIMIQUE	produits d'excrétion	+	+	diptères hématophages
	CO <sub>2</sub> respiratoire	+	-	tiques, diptères hém.
	phéromones	+	+	tiques, moustiques

Les références des exemples cités sont indiquées dans le texte.

Tableau 1 Les différents types de stimuli utilisés par les arthropodes pour reconnaître un hôte, éventuellement une proie.

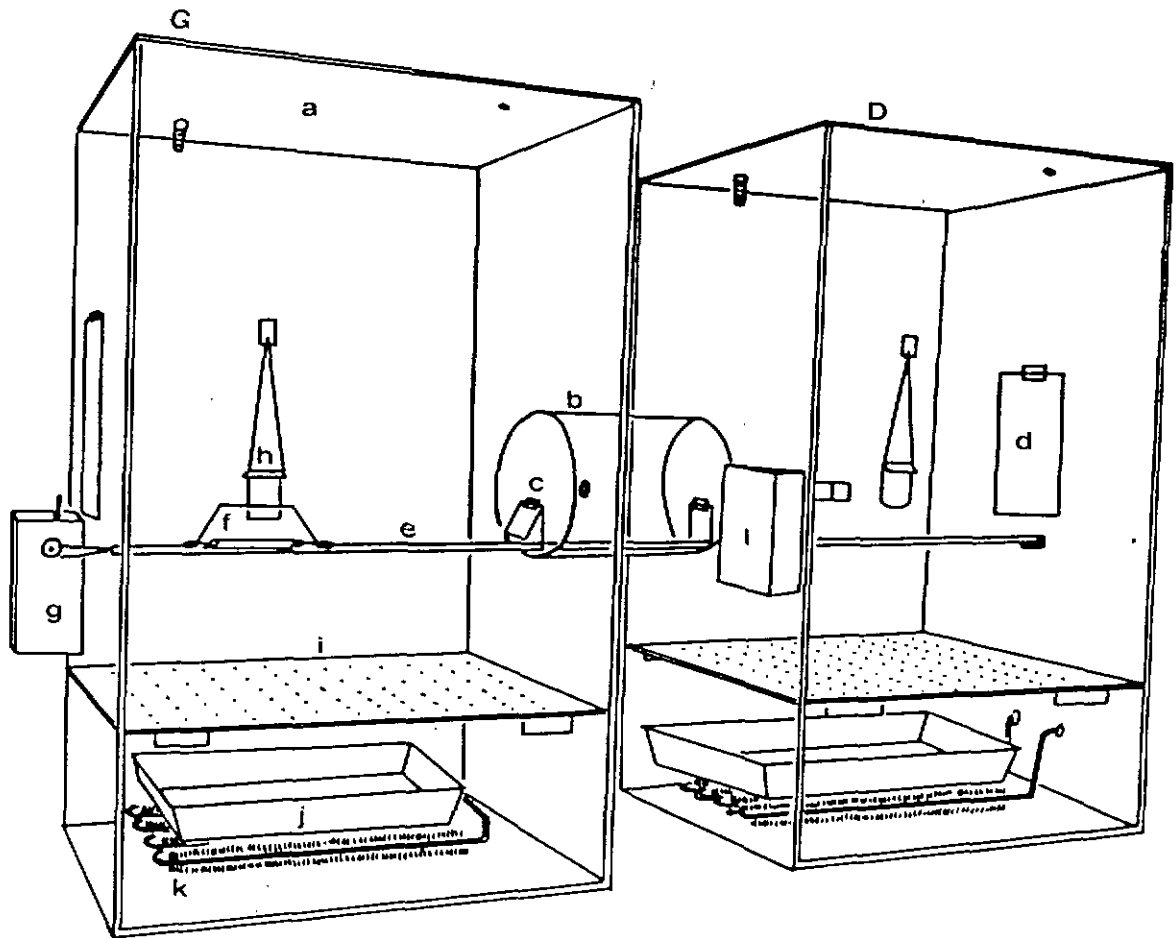
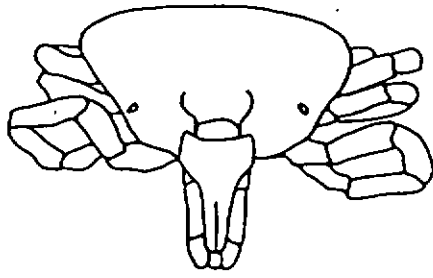
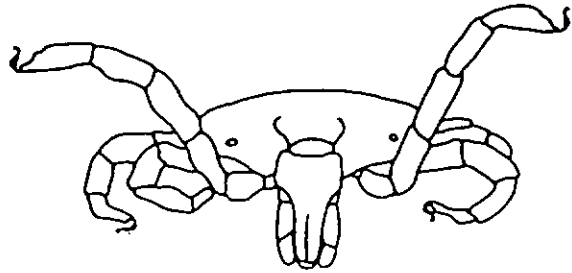


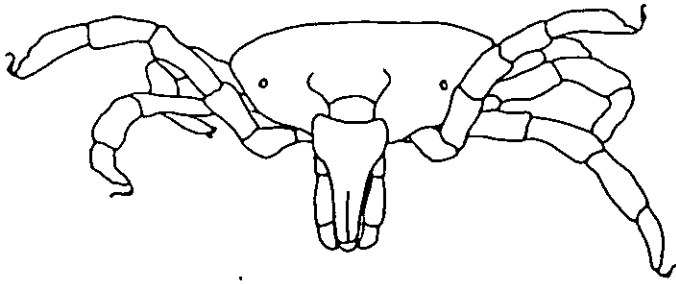
fig. 4 Double chambre d'expérimentation en plexiglas. G et D sont respectivement les chambres gauche et droite du système. a. couvercle portant les orifices d'entrée et sortie de gaz. b. tunnel qui relie les 2 chambres. c. portes basculantes qui ferment les extrémités du tunnel. d. portes latérales permettant les manipulations à l'intérieur de l'appareillage. e. rail. f. chariot sur lequel sont posées les tiges dans des petites boîtes grillagées. g. moteur actionnant le chariot. h. ventilateurs assurant une répartition homogène de l'humidité et autres substances dans la chambre. i. plancher en matière synthétique, percé de trous. j. récipient d'humidification contenant de l'eau. k. radiateurs. l. hygromètre servant au contrôle des conditions d'expérimentation (voir description du fonctionnement p. 16 ).



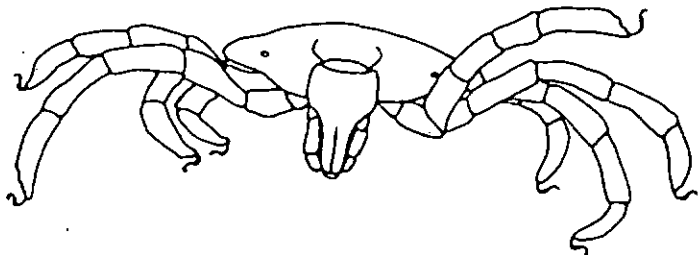
REPOS



EVEIL



ALERTE



QUETE

fig. 5 Les 4 niveaux d'excitation possibles observés chez *A. variegatum* (voir texte p. 21 ).

Date : 3. 12. 85

Tiques : Lot 4 (100 mâles)

Stimulus : 0.5 % CO<sub>2</sub>

Conditions :	T°	HR	[CO <sub>2</sub> ]	T°	HR	[CO <sub>2</sub> ]	heure
	20	69	-	-	-	-	12 h
	21.5	70	-	-	-	-	13 h 45
	-	-	-	22	66	-	14 h 15
	22	67	0.15	-	-	0.5	14 h 45*
	-	-	-	22	67	-	15 h
	22	65	-	-	-	-	15 h 15
	-	-	-	22	65	-	15 h 30
	22	64	-	-	-	-	15 h 45
	-	-	0.2	22.5	65	0.5	16 h

\* correspond au début des transferts

R E A Q				1'				1'				2' R E A Q							
4	1	0	0	-	-	-	-	4	4	5	4	4	4	3	4	0	0	1	4
5	0	0	0	-	-	-	-	4	4	2	3	2	3	2	2	0	0	2	3
4	1	0	0	-	-	-	-	5	5	5	5	5	5	5	5	0	0	0	5
0	3	0	2	2	2	2	2	5	4	4	4	2	3	2	2	0	0	1	4
1	2	0	2	2	2	2	2	5	5	5	5	4	3	5	3	0	0	0	5
4	1	0	0	-	-	-	-	2	2	-	-	1	-	-	-	0	3	0	2
4	0	0	1	-	-	1	1	4	3	4	4	4	2	2	2	0	1	0	4
1	0	0	4	4	4	3	4	4	5	5	5	5	5	5	4	0	0	0	5
0	3	1	1	1	2	1	1	5	4	4	4	3	4	4	5	0	0	0	5
4	1	0	0	-	-	-	-	5	4	3	3	3	3	3	3	0	0	0	5
1	2	0	2	2	2	2	2	4	3	2	2	3	3	2	3	1	0	1	3
1	1	1	2	3	3	2	3	5	4	3	3	4	3	3	3	0	0	1	4
2	1	0	2	2	2	2	2	2	3	2	3	2	2	2	2	1	1	0	3
5	0	0	0	-	-	-	-	3	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2
2	1	0	2	2	2	2	2	5	5	5	5	5	5	5	5	0	0	0	5
4	1	0	0	-	-	-	-	4	4	4	4	3	3	3	4	0	1	0	4
2	2	0	1	1	1	1	1	3	3	3	3	2	3	3	3	0	1	0	4
2	2	0	1	1	1	1	1	3	3	2	2	2	2	2	2	0	2	1	2
2	1	0	2	1	1	2	1	3	2	2	3	2	2	1	1	1	1	0	3
4	1	0	0	-	-	-	-	4	4	4	4	4	4	4	4	0	1	0	4

avant transfert

après transfert

fig. 6 Exemple de feuille protocolaire. R, E, A, Q désignent les 4 niveaux d'excitation observés (repos, éveil, alerte, quête). Chaque ligne du tableau contient les données obtenues pour un groupe de 5 tiques.

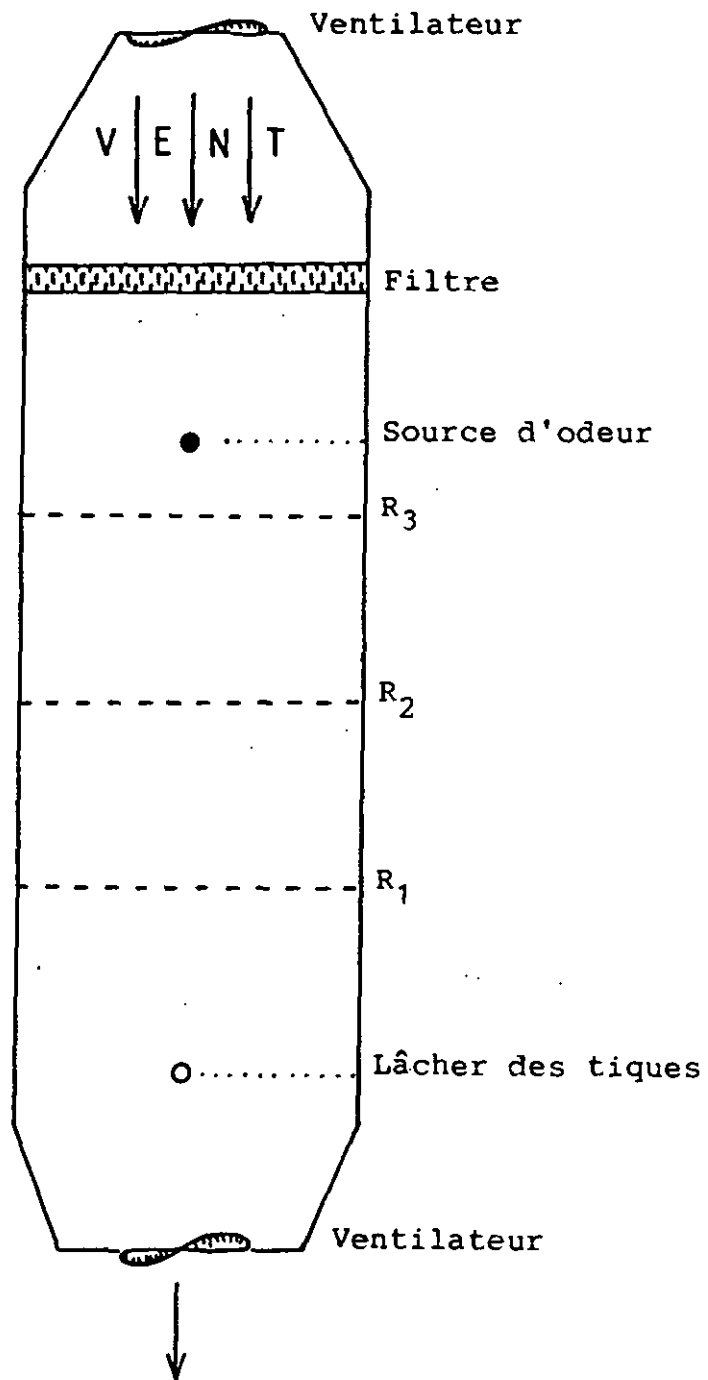


fig. 7 Vue aérienne schématique de la soufflerie, indiquant notamment le lieu de lâcher des tiques, les 3 rayons successifs,  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$  et la source d'odeur (voir description p. 22 ).

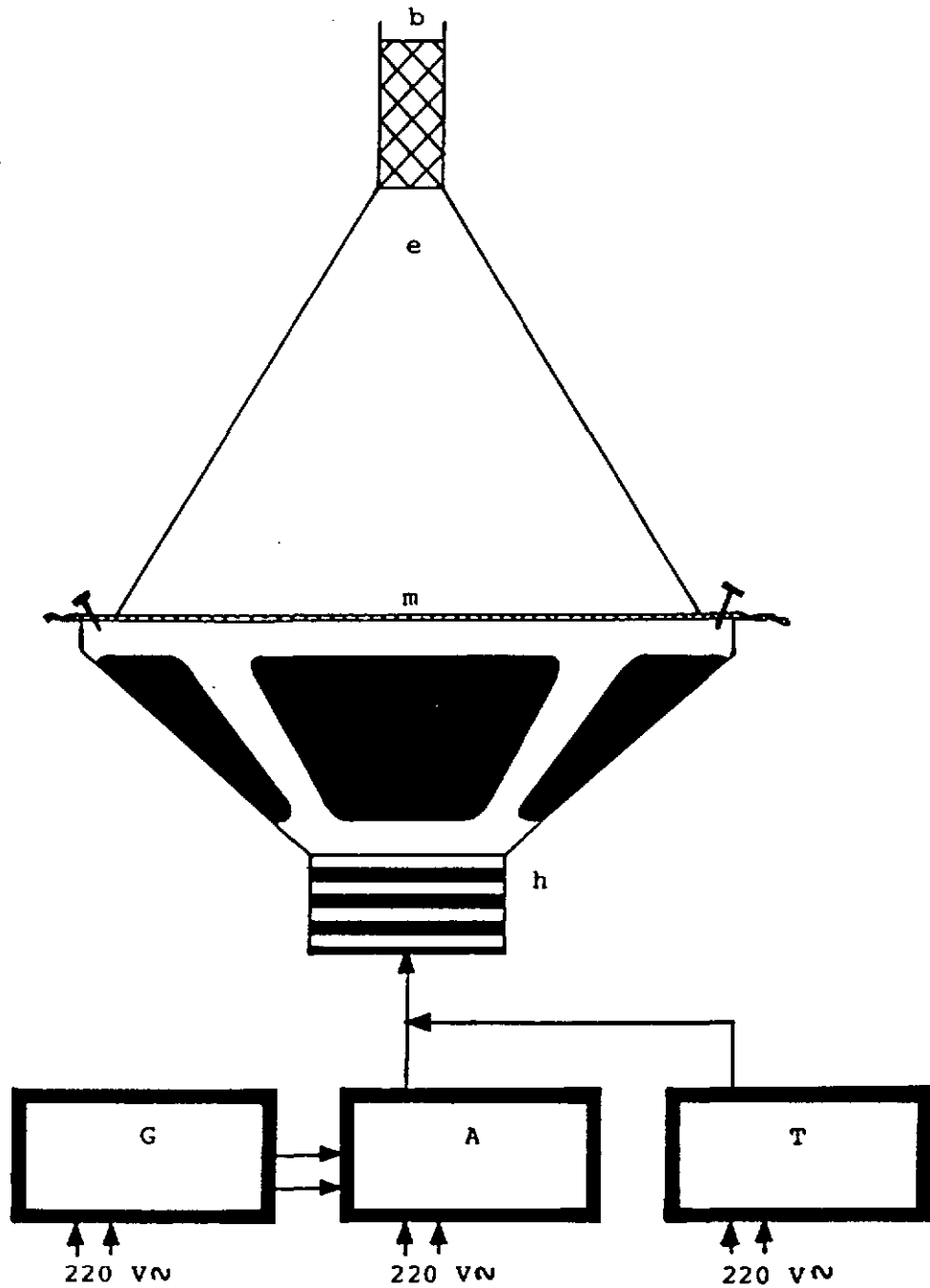


fig. 8 Dispositif de stimulation servant à la mise en évidence de l'effet des stimulations mécaniques. G. générateur de fréquence. A. amplificateur. T. timer. h. haut-parleur. m. membrane de silicone. E. entonnoir. B. bouchon de gaze.

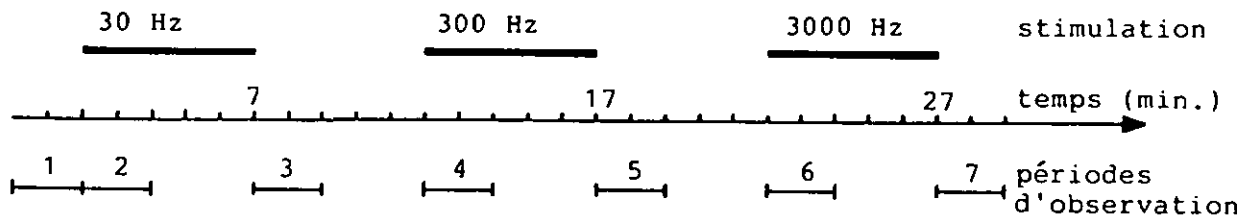


fig. 9 Mode de stimulation en fonction du temps et périodes d'observations pour la durée de l'expérience. L'exemple est donné pour une stimulation avec des fréquences croissantes.

No.exp	avant transfert		après transfert		$\Delta T (^{\circ}C)$
	T ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	T ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	
3	25.5	40	21.0	39	- 4.5
9	29.0	44	25.0	46	- 4.0
2	25.0	41	22.5	43	- 2.5
16	28.0	40	25.5	48	- 2.5
10	29.0	47	27.0	48	- 2.0
8	21.5	43	20.0	38	- 1.5
7	23.0	48	23.0	47	0.0
11	30.0	41	30.0	40	0.0
14	28.0	47	28.0	47	0.0
17	25.5	49	25.5	49	0.0
12	29.0	45	30.5	43	+ 1.5
13	28.5	46	30.0	46	+ 1.5
15	26.5	45	28.5	43	+ 2.0
18	25.0	50	27.0	50	+ 2.0
19	23.0	40	25.0	40	+ 2.0
1	27.0	53	30.0	65	+ 3.0
6	23.0	41	26.0	40	+ 3.0
20	23.0	42	26.5	40	+ 3.5
4	25.0	41	29.0	38	+ 4.0
5	23.0	41	27.5	41	+ 4.5

Tableau 2 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement thermique différent. Conditions d'expérimentation.

No.exp	T initiale ( $^{\circ}C$ )	T finale ( $^{\circ}C$ )	$\Delta T (^{\circ}C)$	HR (%)	Nb.tiques
1	27.10 $\pm$ 0.97	28.30 $\pm$ 0.82	1.20	45	50
2	26.50 $\pm$ 1.12	28.00 $\pm$ 1.12	1.50	47	25
3	27.60 $\pm$ 1.26	29.75 $\pm$ 1.21	2.15	49	50
4	26.67 $\pm$ 1.94	29.95 $\pm$ 1.07	3.28	41	50

Tableau 3 Action du rayonnement infrarouge sur les mâles *A. variegatum*. Conditions d'expérimentation. Les températures initiales et finales ont été mesurées pour chaque transfert. C'est donc la moyenne qui figure dans le tableau, accompagnée de la déviation standard.

No. exp.	avant transfert			après transfert			$\Delta$ [CO <sub>2</sub> ]
	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ] (%)	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ] (%)	
1	23.0	63	0.1	23.0	62	0.1	0.0
14	22.5	67	0.1	22.5	66	0.1	0.0
17	22.5	68	0.1	22.5	70	1.8	1.7
16	23.0	67	0.1	23.0	63	4.0	3.9
15	23.0	66	0.1	23.0	68	6.0	5.9
8	22.0	65	0.2	22.0	66	0.5	0.3
9	22.0	67	0.2	22.0	72	1.0	0.8
3	23.5	60	0.3	23.5	70	1.0	0.7
2	23.0	59	0.3	23.0	70	1.3	1.0
10	22.5	68	0.4	22.5	71	1.5	1.1
4	24.5	58	0.5	24.5	68	1.8	1.3
5	24.0	62	0.5	24.0	70	3.2	2.7
21	23.0	64	1.0	23.0	62	1.5	0.5
18	23.5	64	1.0	23.5	65	9.4	8.4
22	23.5	64	1.2	23.5	61	4.8	3.6
11	22.5	67	1.3	22.5	68	4.0	2.7
6	24.0	62	1.3	24.0	68	4.6	3.3
12	22.5	66	1.5	22.5	68	5.0	3.5
19	24.0	67	1.6	24.0	66	2.5	0.9
20	19.5	63	1.6	19.5	65	4.9	3.3
26	23.0	66	2.1	23.0	68	2.1	0.0
25	23.0	68	2.2	23.0	67	2.8	0.6
23	23.0	62	3.1	23.0	60	4.3	1.2
7	22.0	66	3.1	22.0	68	8.6	5.5
13	22.5	65	3.6	22.5	65	8.5	4.9
29	23.5	63	3.7	23.5	61	4.1	0.4
28	22.5	65	3.8	22.5	62	4.4	0.6
27	23.0	66	3.9	23.0	64	3.9	0.0
24	23.5	64	3.9	23.5	61	5.7	1.8

Tableau 4 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Conditions d'expérimentation.

No.exp	avant transfert			après transfert			$\Delta[\text{CO}_2]$
	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ]	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ]	
1	23.5	90	0.1	23.5	92	0.1	0.0
10	22.0	81	0.1	22.0	83	0.1	0.0
7	21.5	81	0.1	21.5	75	0.6	0.5
2	23.0	76	0.1	23.0	76	0.7	0.6
8	21.5	81	0.1	21.5	78	1.1	1.0
12	22.0	82	0.5	22.0	80	1.8	1.3
3	21.5	85	0.6	21.5	88	1.3	0.7
5	21.5	75	0.7	21.5	75	2.4	1.7
11	22.5	80	0.7	22.5	78	4.5	3.8
4	22.5	82	0.8	22.5	74	1.9	1.1
9	22.5	82	0.8	22.5	72	2.6	1.8
6	21.0	87	1.7	21.0	77	4.4	2.7

Tableau 5 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Conditions d'expérimentation.

No.exp	avant transfert			après transfert			Nb.tiques	$\Delta T(^{\circ}\text{C})$	$\Delta[\text{CO}_2]$
	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ]	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ]			
1	23.0	71	0.3	23.0	74	3.2	90	0.0	2.9
2	23.5	72	0.7	25.0	71	5.5	95	1.5	4.8
3	24.0	69	0.3	26.0	69	2.6	95	2.0	2.3
4	24.0	67	0.1	26.5	75	2.1	85	2.5	2.0
5	24.0	64	0.1	26.5	73	0.9	90	2.5	0.8
6	24.5	58	2.4	27.0	68	4.9	90	2.5	2.5
7	25.0	65	2.2	27.5	66	2.5	85	2.5	0.0
8	24.5	59	1.7	26.5	66	3.0	90	2.0	1.3
9	25.0	57	3.1	27.5	61	6.5	90	2.5	3.4
10	25.0	62	2.4	27.0	64	7.9	85	2.0	5.5
11	22.5	50	1.4	24.5	72	3.4	80	2.0	2.0

Tableau 6 Action synergique possible du CO<sub>2</sub> et de la température. Conditions d'expérimentation.

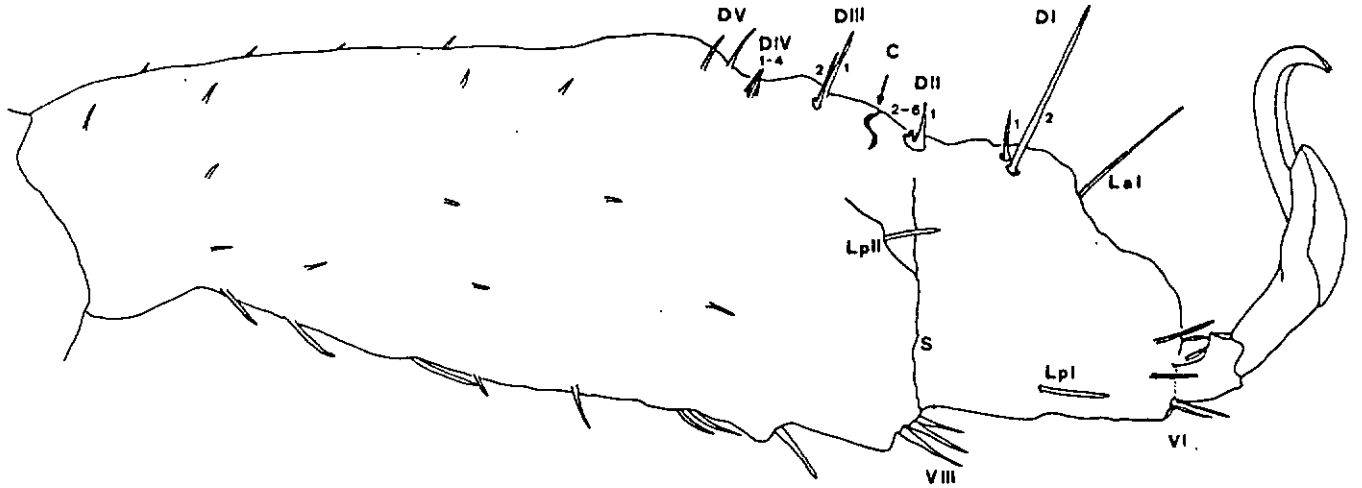


fig. 10 Vue latérale postérieure du tarse I (droit) d'*Amblyomma variegatum*. C. capsule de l'organe de Haller. DI à DV. groupes de sensilles dorsales. La. sensilles latérales antérieures. Lp. sensilles latérales postérieures. S. scissure tarsale. V. sensilles ventrales. La flèche indique l'ouverture de la capsule.

Localisation	Type	Nombre de cellules	Substances reconnues comportement électrophysiologie	
D I 1	wp-sw/A	5	ONP *	ONP *, 2,6 DCP ***
D II 1	wp-sw/A	5 + 5 + 4	ONP *	ONP *, 2,6 DCP ***
D II 5,6	wp-dw/C	3		
C 1-7	wp-sw/B	3-5		MS **
D III 2	wp-dw/B	4-7		
D IV 1-4	wp-dw/A	1-2		
V III 4,1	wp-dw/B	4-7		
LA II 1	wp-dw/B	4-7		

\* Schöni, en préparation

\*\* Blanderemann, 1986

\*\*\* Waladde, 1982

Tableau 7 Localisation des sensilles olfactives sur le tarse I d'*Amblyomma variegatum*. Type de sensilles, nombre de cellules sensorielles et substances reconnues.

No.exp	sensilles coupées ou obstruées	Nombre de tiques
1	a : - contrôle - b : wp-sw/A, wp-dw/C	50 45
2	a : wp-sw/A, wp-dw/C b : wp-dw/A	40 50
3	a : wp-sw/A, wp-dw/C, wp-sw/B b : wp-sw/A, wp-dw/C	20 15
4	a : wp-sw/A, wp-dw/C, wp-sw/B b : wp-sw/A, wp-dw/C c : wp-dw/A	15 10 20
5	a : wp-dw/A, wp-dw/B b : wp-sw/A, wp-dw/C, wp-sw/B c : wp-sw/A, wp-dw/C	35 15 10
6	a : wp-dw/C b : - contrôle -	45 45

Tableau 8 Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Nombre de tiques utilisées et ablation (ou obstruction) effectuée pour chaque expérience.

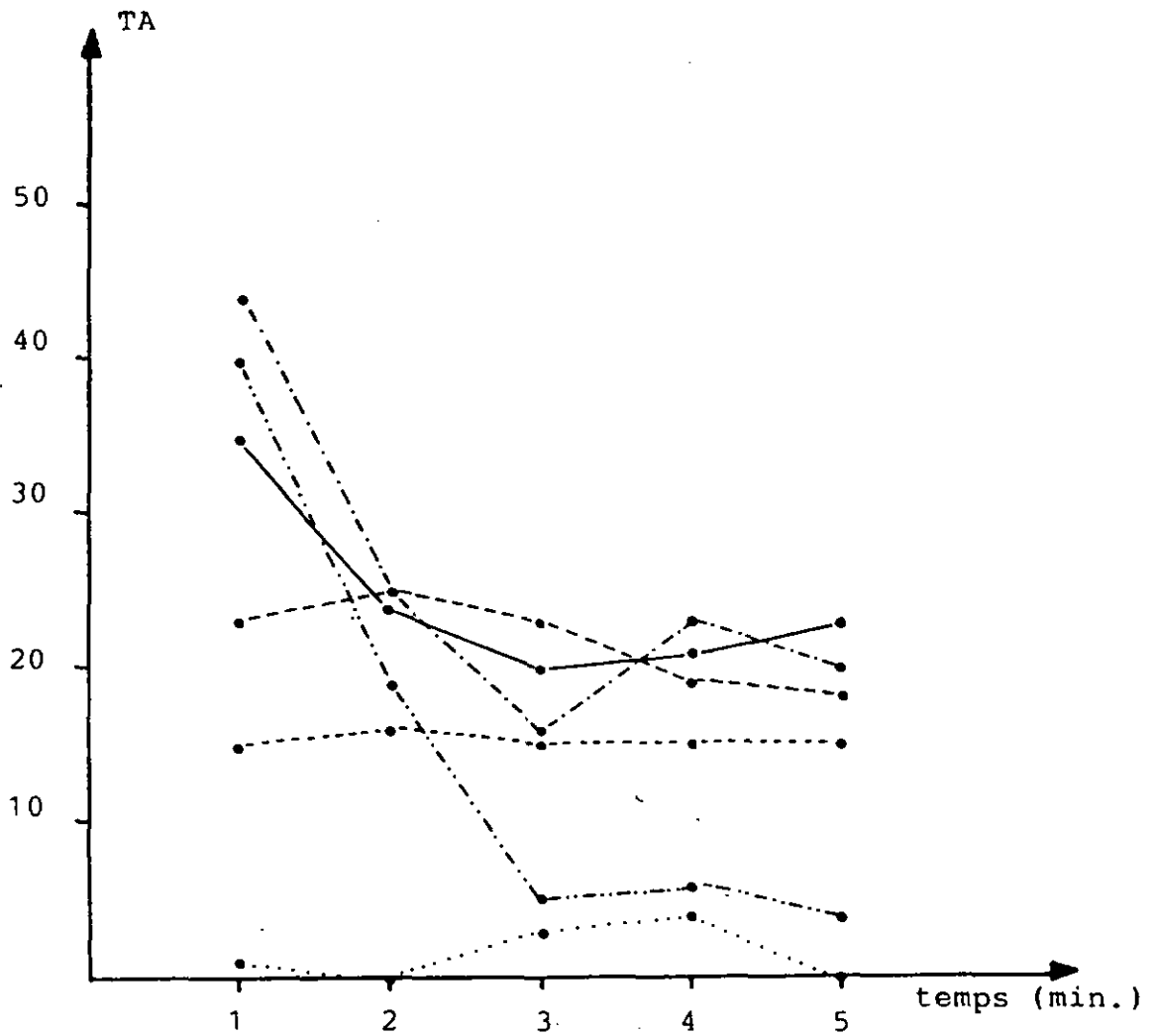
no.exp	avant transfert			après transfert		
	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ]	T (°C)	HR (%)	[CO <sub>2</sub> ]
1	24.0	70	0.4	24.0	70	1.3
2	24.0	64	0.1	24.0	67	1.5
3	25.5	72	0.3	25.5	65	1.0
4	25.0	69	0.3	25.0	61	0.8
5	21.0	73	0.4	21.0	64	1.2
6	25.5	71	0.5	22.5	61	1.0

Tableau 9 Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Conditions d'expérimentations.

[CO <sub>2</sub> ]	Taux d'activité au cours de l'observation				
	1'	2'	3'	4'	5'
0.0 %	1	0	3	4	0
0.5 %	15 *	16 *	15 *	15 *	15 *
2.0 %	23 *	25 *	23 *	19 *	18 *
3.5 %	44 *	25 *	16 *	23 *	20 *
5.0 %	40 *	19 *	5	6	4
8.0 %	36 *	24 *	20 *	21 *	23 *

\* indique un taux d'activité significativement différent du contrôle (p = 0.05).

Tableau 10 Taux d'activité de mâles *A. variegatum* soumis à un jet d'air contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub> pendant 5'. Le nombre indiqué est le taux d'activité moyen par minute.



Concentration de CO<sub>2</sub> dans le jet d'air

- .....• 0.0 %
- .....• 0.5 %
- .....• 2.0 %
- .....• 3.5 %
- .....• 5.0 %
- .....• 8.0 %

fig. 11 Comparaison du taux d'activité de tiques (mâles *A. variegatum*) soumises à un jet d'air contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub> pendant 5'. Le CO<sub>2</sub>, dans toutes les concentrations utilisées, provoque une activation qui se manifeste surtout au cours de la première minute. Il y a adaptation ensuite.

[CO <sub>2</sub> ]	taux d'activité moyen	N
0.0 %	1.00 ± 2.24 (sd)	5
0.5 %	* 15.00 ± 17.32 (sd)	4
2.0 %	22.50 ± 15.55 (sd)	4
3.5 %	* 43.75 ± 39.24 (sd)	4
5.0 %	40.00 ± 12.25 (sd)	4
8.0 %	36.25 ± 29.83 (sd)	4

\* indique un taux d'activité significativement différent du précédent (p = 0.05)  
N correspond au nombre de transfert de 5 tiques.

Tableau 11 Taux d'activité moyen, mesuré pendant la première minute de stimulation, de mâles *A. variegatum* soumis à un jet d'air contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub> pendant 5', en relation avec la concentration de CO<sub>2</sub> dans le jet d'air.

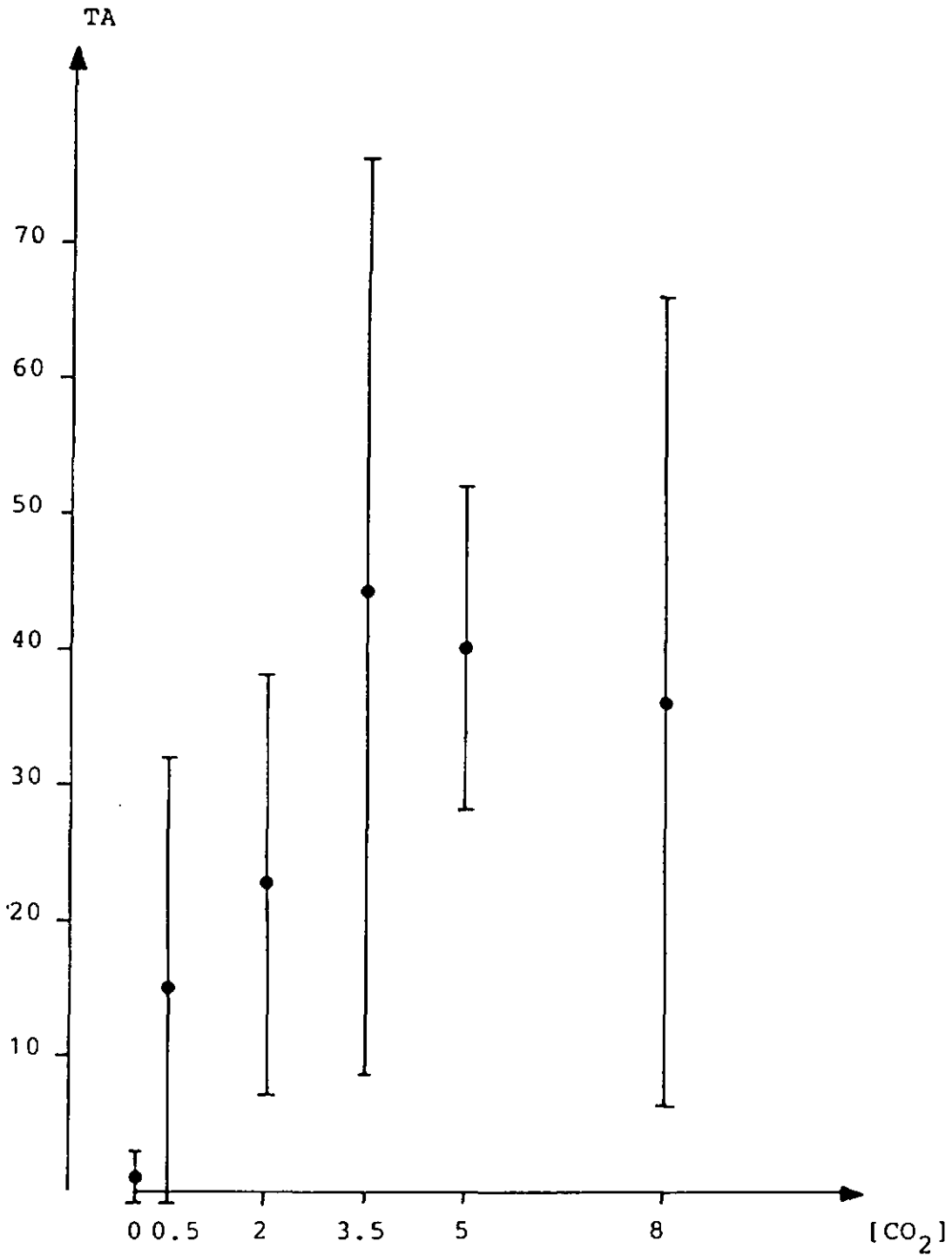


fig. 12 Comparaison du taux d'activité moyen, mesuré au cours de la première minute d'observation, des mâles *A. variegatum* soumis à un jet d'air contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Le taux d'activité tend à augmenter pour les 3 premières concentrations utilisées puis se stabilise.

TA moyen sur chaque période d'observation						
[CO <sub>2</sub> ]	0-5'	10-15'	20-25'	30-35'	40-45'	50-55'
0.0 %	10	13	7	2	0	0
0.5 %	14	27	40	40	20	20
2.0 %	17	10	15	19	21	29
3.5 %	67	50	50	42	41	36
5.0 %	38	1	1	10	4	1
8.0 %	85	61	33	22	25	16

Tableau 12 Adaptation de mâles *A. variegatum*, soumis à diverses concentrations de CO<sub>2</sub> dans un jet d'air pendant 55'. Taux d'activité moyen mesuré lors de chaque période d'observation.

[CO <sub>2</sub> ]	taux d'activité au cours de l'observation				
	1'	2'	3'	4'	5'
0.0 %	20	20	20	15	17
0.5 %	42 *	34 *	27	24	26
2.0 %	20	11	9	7	7
3.5 %	30	27	23	18	17
5.0 %	20	16	12	9	6
8.0 %	15	8	6	6	6

\* indique un taux d'activité statistiquement différent ( $p = 0.05$ )

Tableau 13 Taux d'activité de mâles *A. variegatum* soumis à un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub> pendant 5'. Le nombre indiqué correspond au taux d'activité moyen par minute

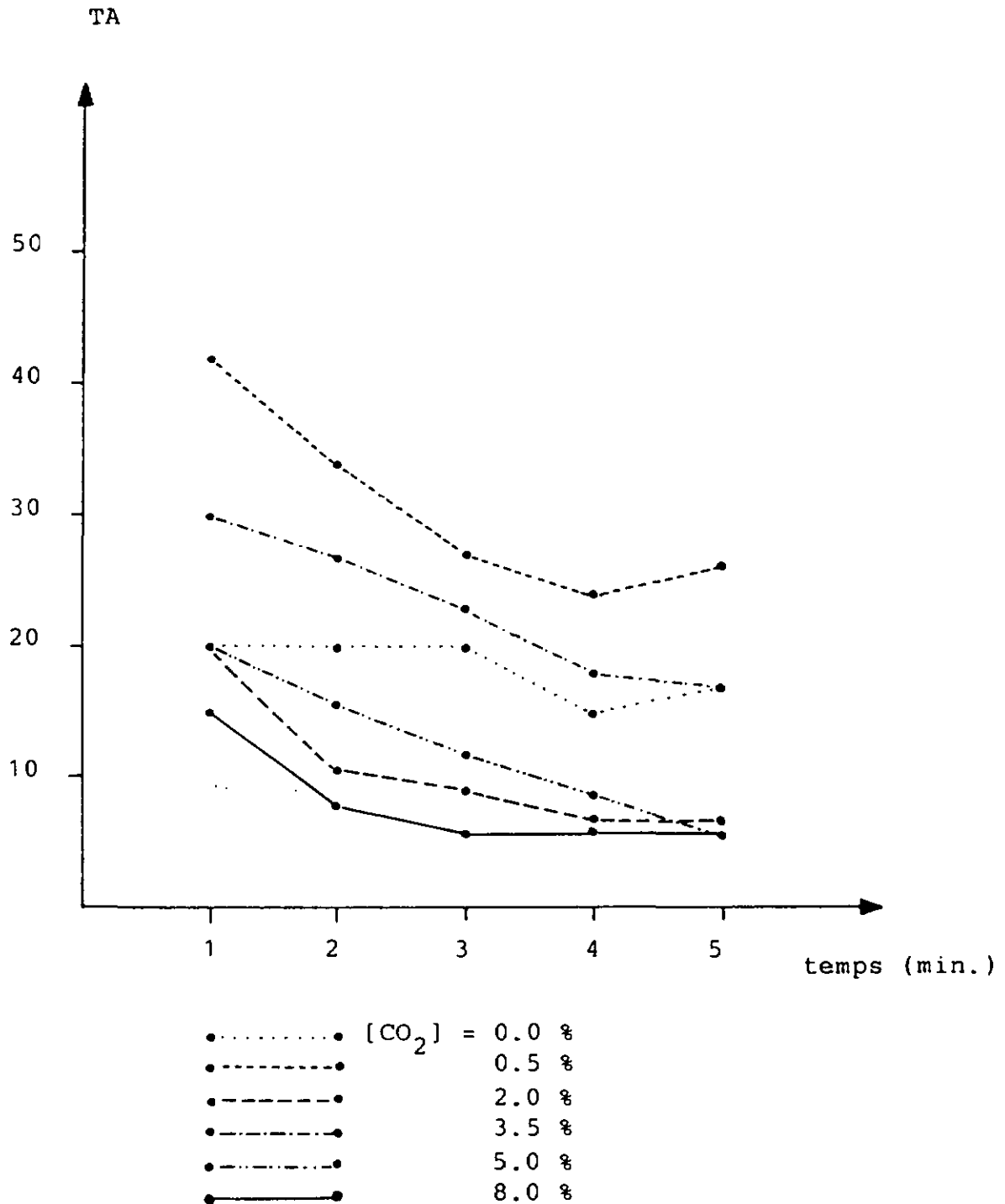


fig. 13 Comparaison du taux d'activité de tiques (mâles *A. variegatum*) soumises à diverses concentrations de CO<sub>2</sub> dans la chambre pendant 5'. Une activation est obtenue pour les concentrations 0.5 et 3.5 %. Le taux d'activité décroît au cours de la période d'observation indiquant une adaptation des tiques au stimulus.

[CO <sub>2</sub> ]	taux d'activité moyen	N
0.0 %	20 ± 24 (sd)	16
0.5 %	42 ± 22 (sd)	8
2.0 %	20 ± 28 (sd)	8
3.5 %	30 ± 23 (sd)	16
5.0 %	20 ± 19 (sd)	16
8.0 %	15 ± 20 (sd)	16

N correspond au nombre de transferts de 5 tiques.

Tableau 14 Taux d'activité moyen, mesuré pendant la première minute de stimulation, de mâles *A. variegatum* soumis à un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub> pendant 5', en relation avec la concentration de CO<sub>2</sub> dans la chambre.

Taux d'activité (%) pour les 4 lots de tiques d'âges différents

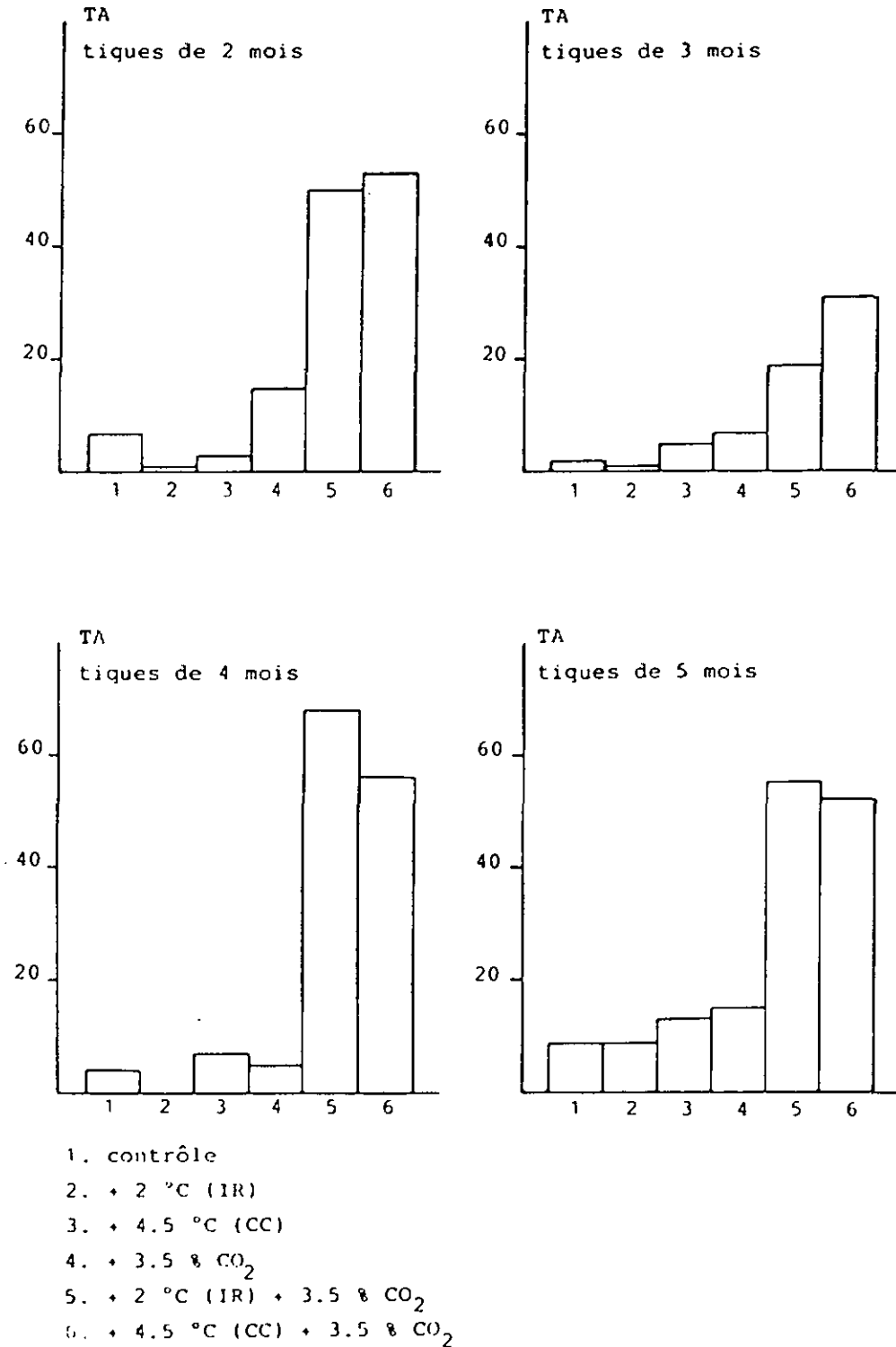


fig. 14 Comparaison de l'effet de divers stimuli sur le taux d'activité de 4 lots de tiques (mâles *A. variegatum*) d'âges différents. Les 4 lots utilisés réagissent plus fortement aux stimuli 5 et 6. Les tiques âgées de 3 mois sont en moyenne moins actives que les autres.

Taux d'activité mesuré au cours de l'observation lors des 6 tests					
exp.	15''	30''	45''	60''	moyenne
1.	5	6	5	6	5
2.	3	2	2	3	2
3.	6	8	7	8	7
4.	12	11	10	9	10 *
5.	47	49	49	50	49 **
6.	42	47	49	49	47 **

Taux d'activité significativement différents du contrôle :

\* signifie que  $p = 0.05$

\*\* " " "  $p = 0.01$

Tableau 15 Taux d'activité de mâles *A. variegatum* obtenu lors d'une minute de stimulation avec différents stimuli, en fonction du temps et des stimuli testés.

1. contrôle
2. + 2 °C (CC + IR)
3. + 4.5 °C (CC)
4. + 3.5 % CO<sub>2</sub>
5. + 2 °C (CC + IR) + 3.5 % CO<sub>2</sub>
6. + 4.5 °C (CC) + 3.5 % CO<sub>2</sub>

Taux d'activité mesuré au cours des 2 min. d'observation			
[CO <sub>2</sub> ]	1'	2'	tiques
0.0-1.0 %	34	31	75 mâles
1.0-2.0 %	16	16	"
0.0-1.0 %	59	50	80 mâles
1.0-2.0 %	27	17	"
0.0-1.0 %	31	28	70 femelles
1.0-2.0 %	24	22	"

Tableau 16 2 tests successifs avec un stimulus de même amplitude (essai d'adaptation au CO<sub>2</sub>). Taux d'activité obtenus pour les 2 minutes d'observation au cours de chaque stimulation (mâles et femelles *A. variegatum*).

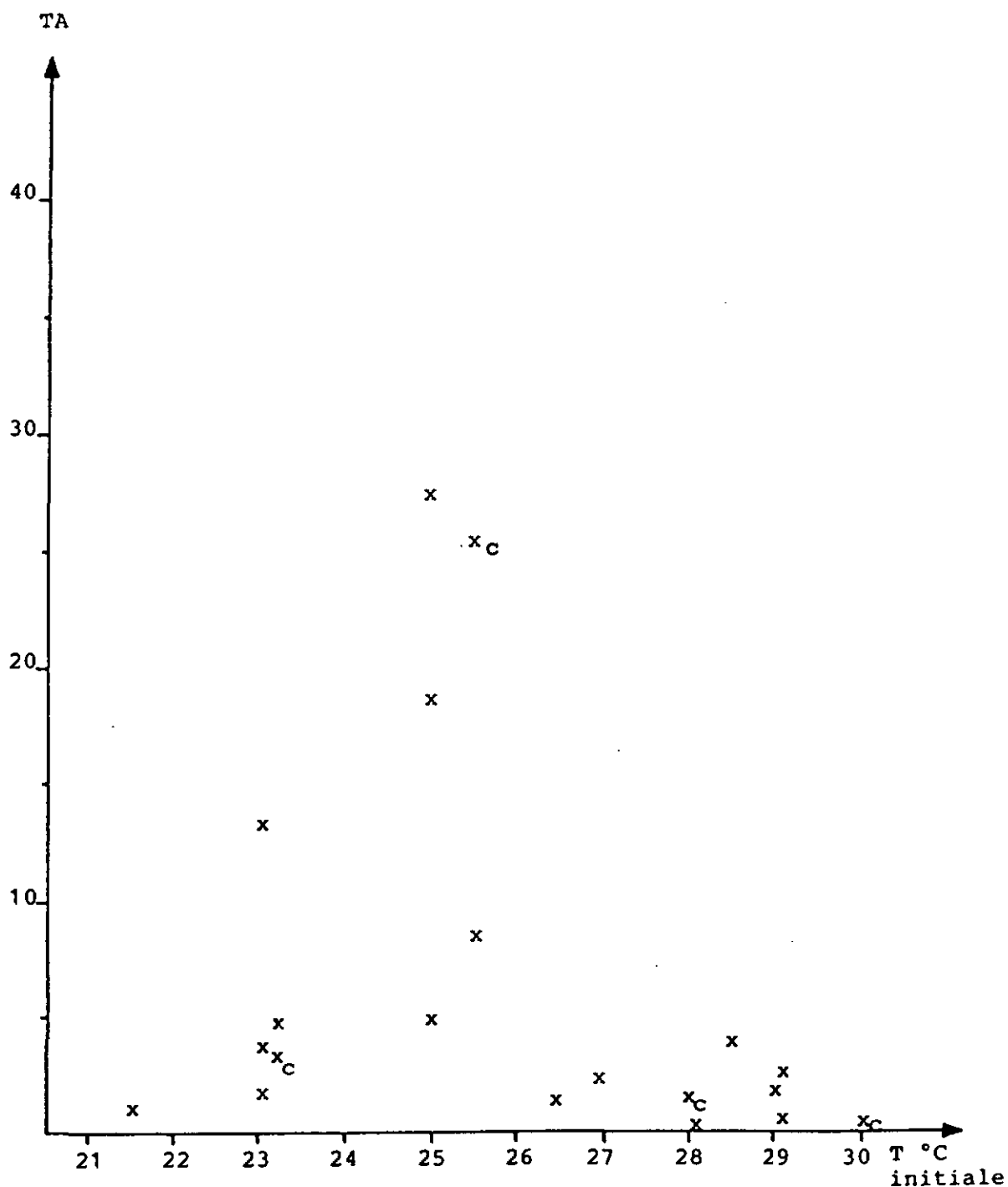


fig. 15 Tests dans la double chambre d'expérimentation. Influence de la température initiale sur le taux d'activité des mâles *A. variegatum* avant leur transfert vers un environnement thermique différent. c = test de contrôle ( $\Delta T^{\circ}\text{C} = 0$ ). On n'observe pas de relation entre la température initiale et le taux d'activité avant le transfert.

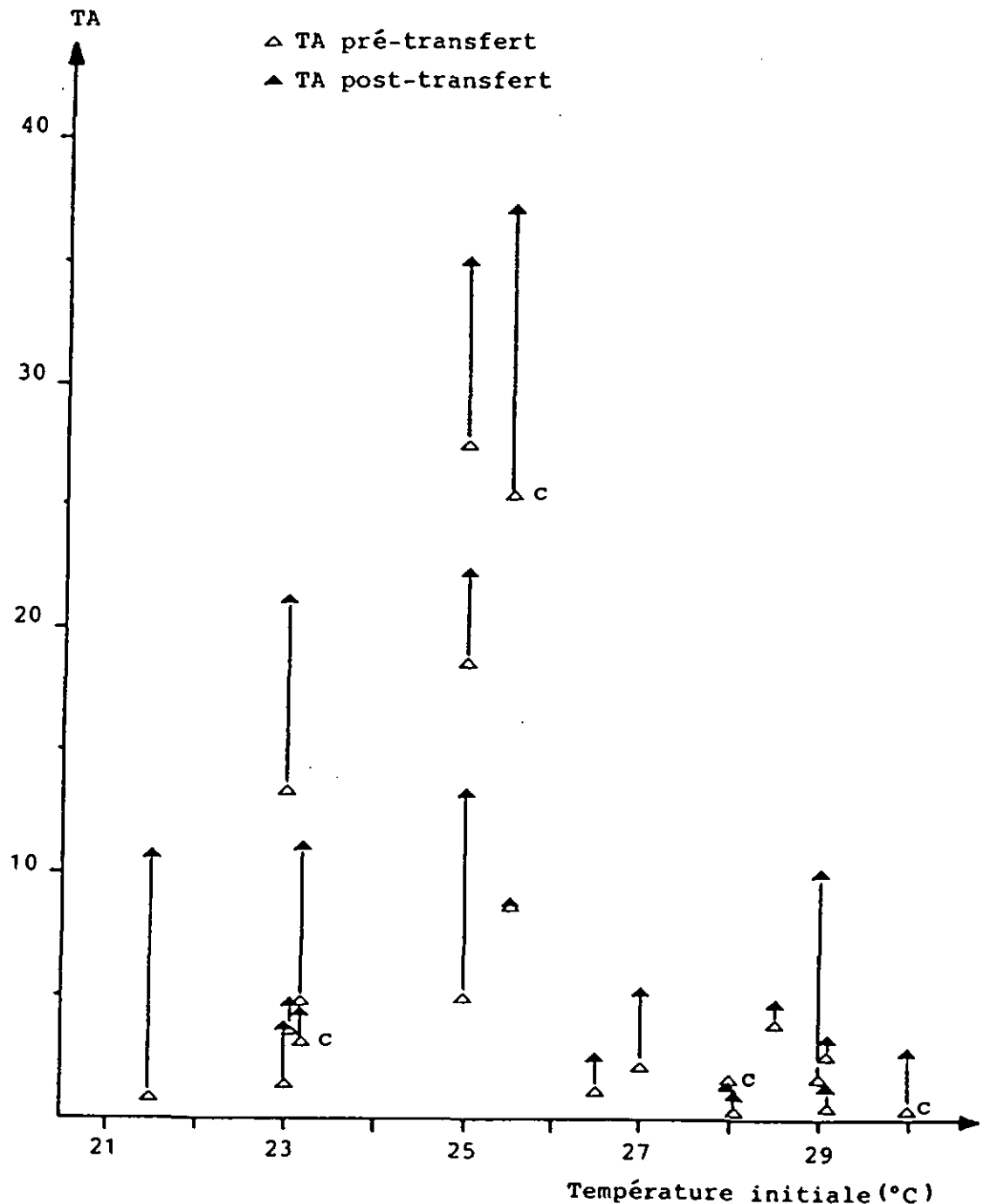


fig. 16 Taux d'activité des mâles *A. variegatum*, avant et après leur transfert vers un environnement thermique différent. Les taux d'activité sont exprimés en fonction de la température initiale. Le taux d'activité post-transfert marque une évolution parallèle à celle du taux d'activité pré-transfert et n'est donc pas influencé par la température initiale. Les signes accompagnés d'un c correspondent aux tests de contrôle (où  $\Delta T = 0.0$  °C)

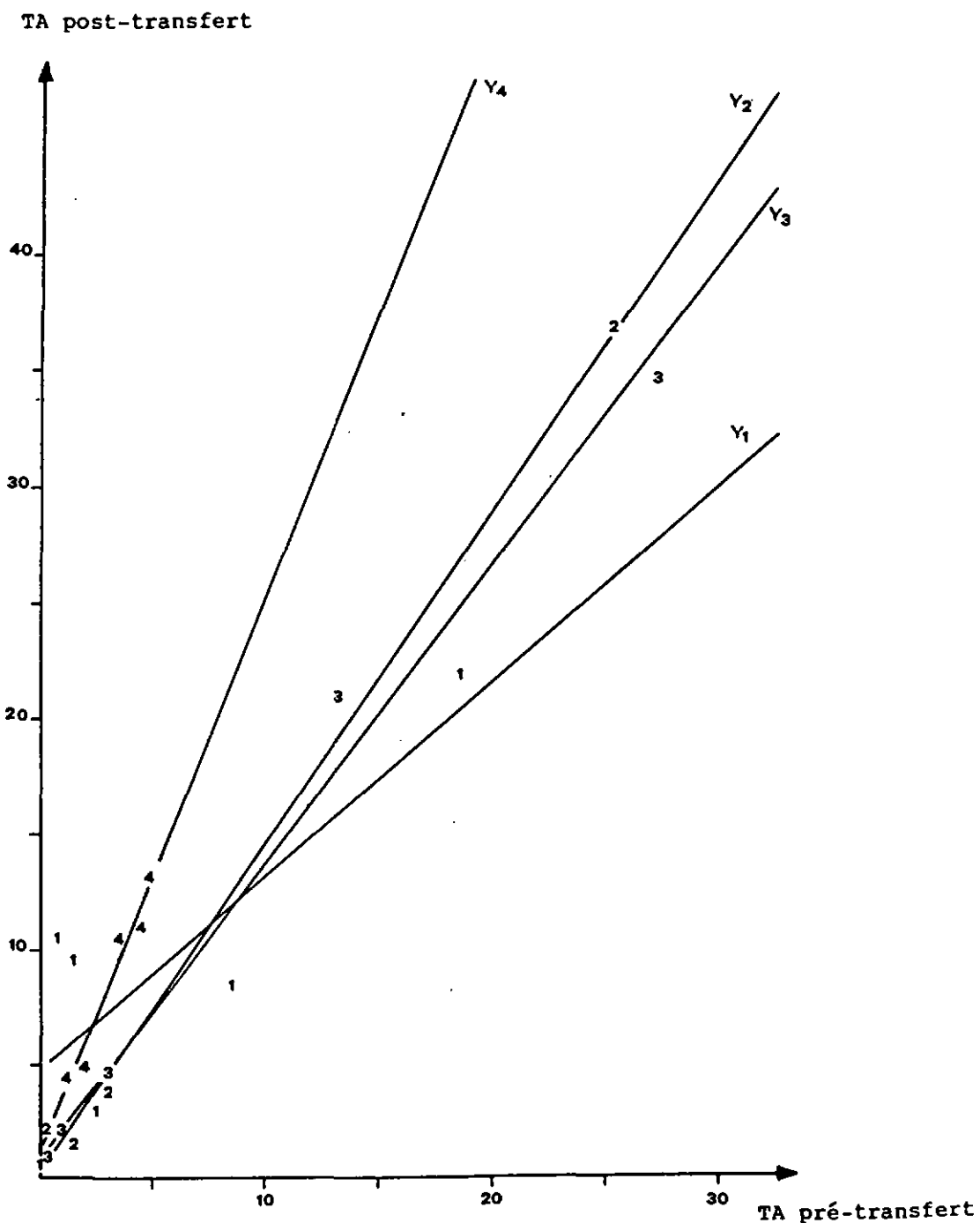


fig. 17 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement présentant des conditions thermiques différentes. Relation entre le taux d'activité avant le transfert et le taux d'activité après le transfert. 4 groupes ont été formés selon l'amplitude du saut de température (voir B.1.2). Les 4 droites ainsi définies ont les équations suivantes :

$$Y_1 = 0.86x + 4.46, r = 0.91, n = 6$$

$$Y_2 = 1.43x + 0.23, r = 0.99, n = 4$$

$$Y_3 = 1.29x + 0.98, r = 0.99, n = 5$$

$$Y_4 = 2.42x + 1.12, r = 0.97, n = 5.$$

$\Delta T$ ( $^{\circ}C$ )	Taux d'activité avant tr. après tr.		$\Delta TA$	FA	No. exp
Groupe 1 : $\Delta T = - 4.5$ à $- 1.5$ $^{\circ}C$					
- 4.5	8.50	8.500	0.00	0.00	3
- 4.0	1.50 *	9.750	8.25	5.50	9
- 2.5	18.50	21.875	3.38	0.18	2
- 2.5	0.00	0.625	0.63	-	16
- 2.0	2.50	3.000	0.50	0.20	10
- 1.5	0.75 *	10.375	9.63	12.84	8
Groupe 2 : $\Delta T = 0.0$ $^{\circ}C$ (contrôles)					
0.0	3.00	3.875	0.88	0.29	7
0.0	25.25 *	36.875	11.63	0.46	17
0.0	1.50	1.375	-0.13	-0.09	14
0.0	0.25 *	2.125	1.88	7.50	11
Groupe 3 : $\Delta T = + 1.5$ à $+ 2.0$ $^{\circ}C$					
+ 1.5	3.75	4.625	1.88	0.50	13
+ 1.5	0.25	0.750	0.50	2.00	12
+ 2.0	13.25 *	21.000	7.75	0.59	19
+ 2.0	27.25 *	34.875	7.63	0.28	18
+ 2.0	1.00	2.125	1.13	1.13	15
Groupe 4 : $\Delta T = + 3.0$ à $+ 4.5$ $^{\circ}C$					
+ 3.0	3.50 *	10.500	7.00	2.00	6
+ 3.0	2.00 *	5.000	3.00	1.50	1
+ 3.5	4.50 *	11.000	6.50	1.40	20
+ 4.0	4.75 *	13.125	8.38	1.70	4
+ 4.5	1.25 *	4.625	3.38	2.70	5
* indique les taux d'activité différents ( $p = 0.05$ )					

**Tableau 17** Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement thermique différent. Taux d'activité mesuré avant et après le transfert, différence de taux d'activité et facteur d'activation. Les valeurs sont classées en fonction de l'amplitude du stimulus thermique et groupées en 4 catégories (voir résultats point B.1.2). Toutes les expériences ont été effectuées avec 100 mâles, soit 20 transferts de 5 tiques.

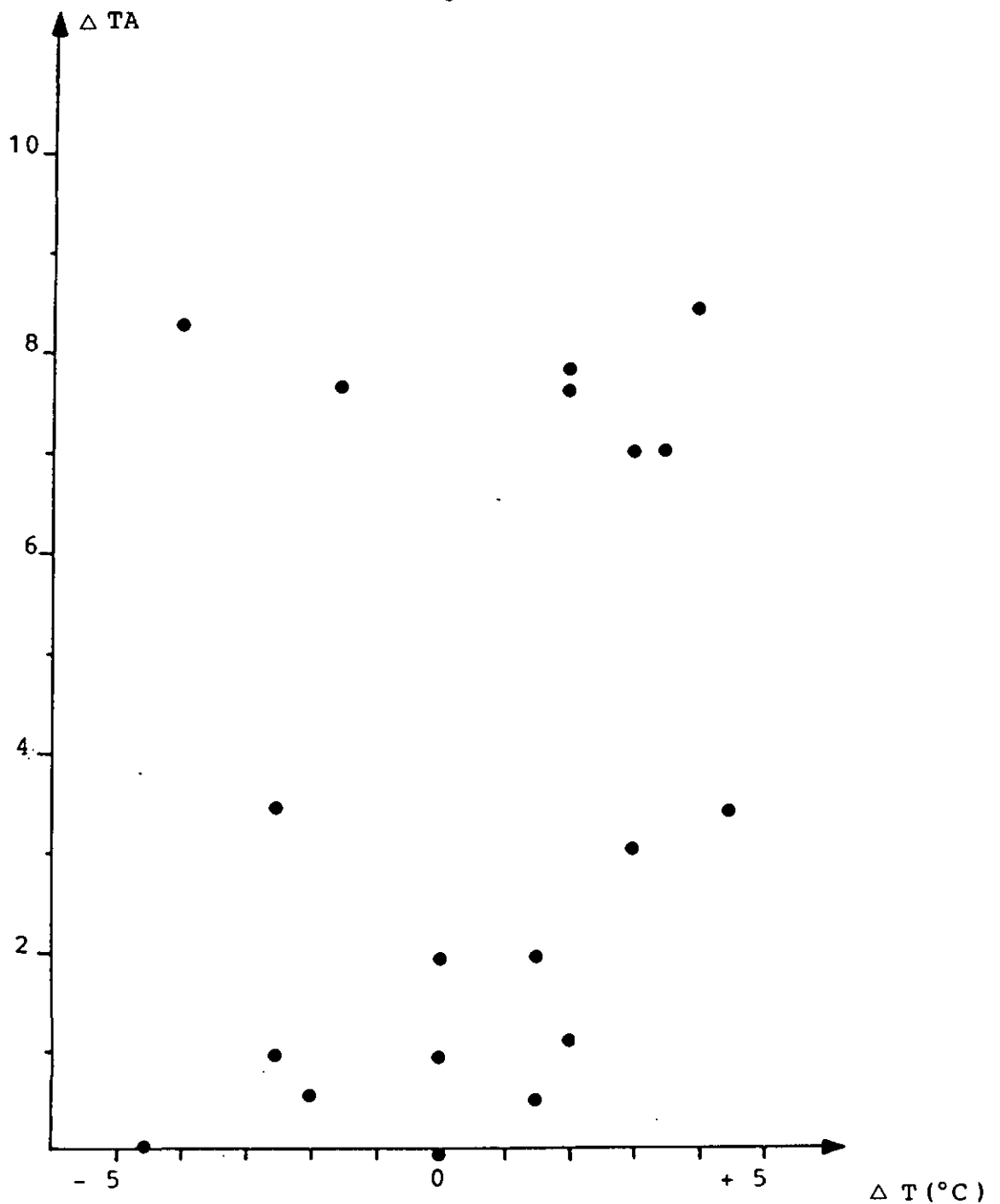


fig. 18 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement présentant des conditions thermiques différentes. Différence de taux d'activité mesurée au cours du transfert en fonction du saut de température effectué. Il n'est pas possible d'établir une relation évidente entre la différence de taux d'activité et le stimulus thermique.

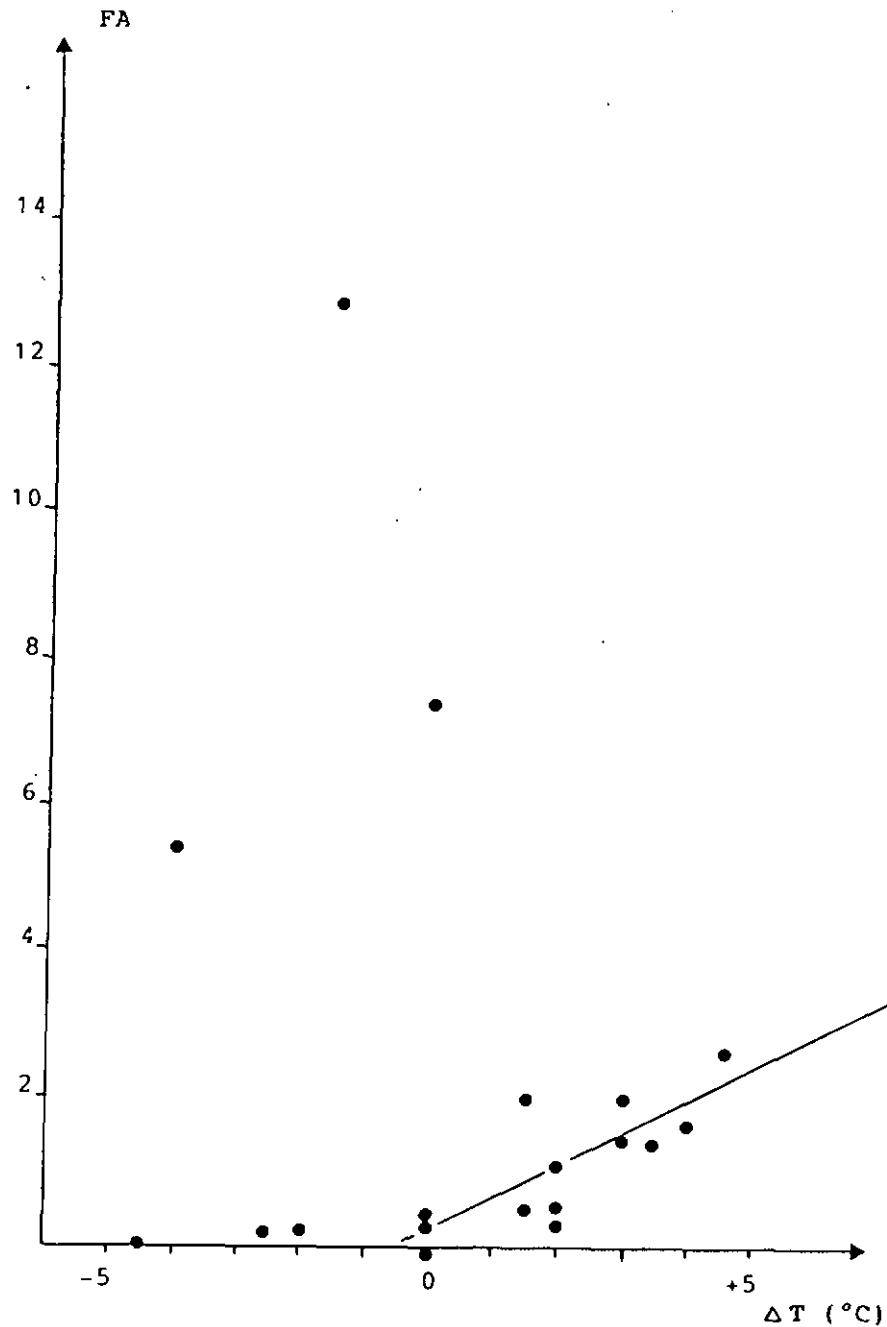


fig. 19 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement présentant des conditions thermiques différentes. Valeur du facteur d'activation, FA, en fonction du saut de température effectué au cours du transfert. La droite dessinée ( $Y = 0.45 x + 0.18$ ,  $r = 0.80$ ,  $p = 0.01$ ) indique que le facteur d'activation a tendance à augmenter pour des  $\Delta T$  positifs.

$\Delta T$ (°C)	repos		éveil		alerte		quête		No.exp
	pré	post	pré	post	pré	post	pré	post	
- 4.5	62 *	42	28 *	47	4	4	6	7	3
- 4.0	87 *	11	12 *	65	0 *	13	1 *	11	9
- 2.5	40 *	12	41 *	59	4	5	15	24	2
- 2.5	98 *	17	2 *	80	0	3	0	0	16
- 2.0	89 *	23	7 *	73	2	1	2	3	10
- 1.5	85 *	15	14 *	69	1	7	0 *	9	8
0.0	83 *	31	13 *	63	1	0	3	6	7
0.0	50	38	19	18	20	10	11 *	34	17
0.0	89 *	62	10 *	37	1	0	0	1	14
0.0	89 *	39	10 *	59	1	0	0	2	11
+ 1.5	87 *	59	10 *	34	1	4	2	3	13
+ 1.5	91 *	72	8 *	27	1	1	0	0	12
+ 2.0	52 *	30	33	40	2 *	10	13	20	19
+ 2.0	42 *	17	26 *	42	11	9	21	32	18
+ 2.0	93 *	47	6 *	47	1	6	0	0	15
+ 3.0	81 *	35	16 *	55	1	1	2	9	6
+ 3.0	84 *	37	13 *	56	1	3	2	4	1
+ 3.5	74 *	31	19 *	52	4	7	3	10	20
+ 4.0	75 *	34	14 *	48	6	4	5	14	4
+ 4.5	88 *	49	10 *	48	1	1	1	2	5

\* désigne des nombres significativement différents (p = 0.05)

Tableau 18 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement thermique différent. Nombre de tiques observées dans les différents niveaux d'excitation, avant et après le transfert, en relation avec le saut de température effectué dans l'expérience.

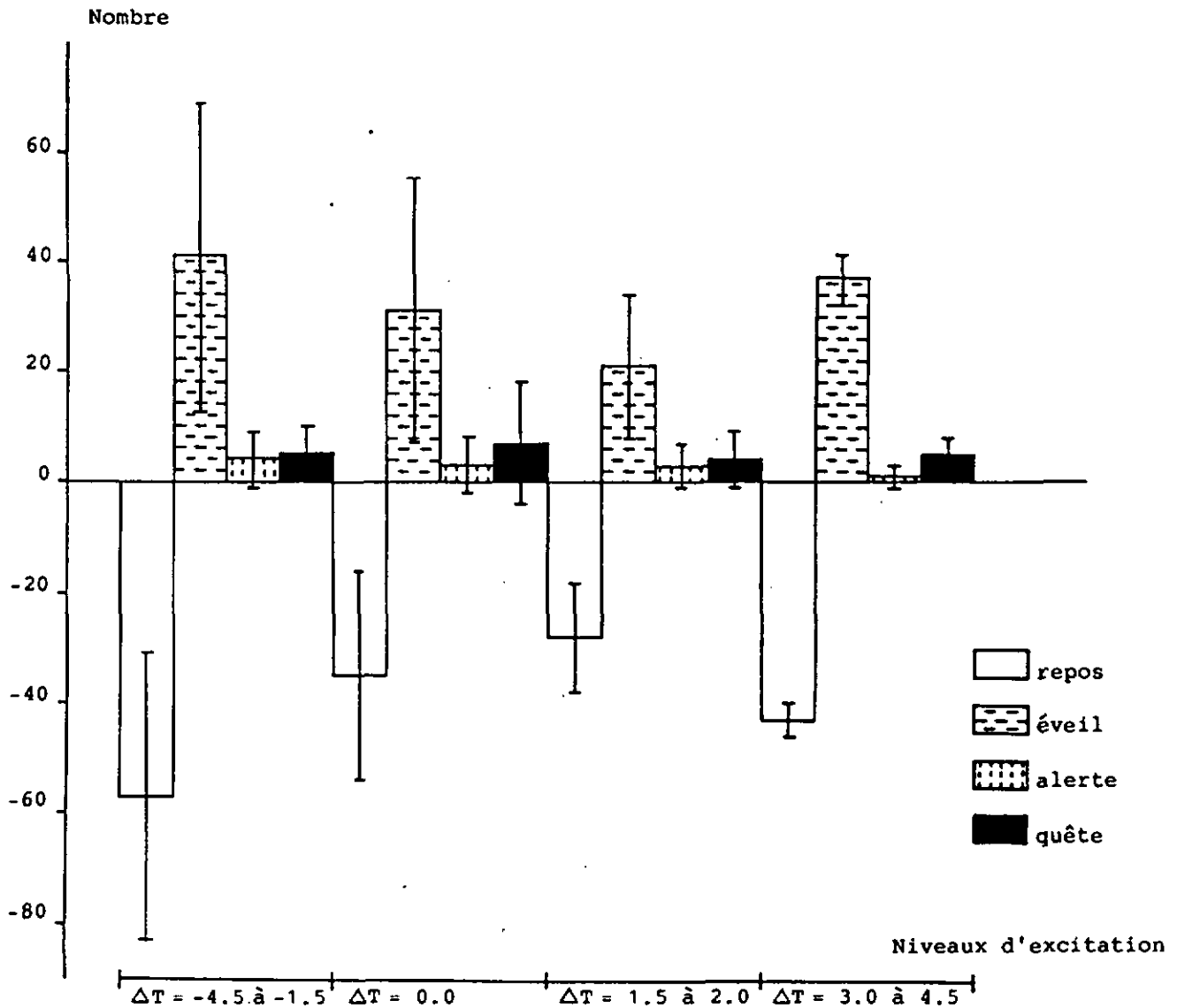


fig. 20 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement présentant des conditions thermiques différentes. Différence entre le nombre de tiques observées dans chaque niveau d'excitation avant le transfert et ce nombre après le transfert, en fonction du saut de température effectué. Cette figure montre que quelle que soit l'amplitude du stimulus les différences observées tendent à rester constantes.

total	RàE	$\frac{RàE}{tot}$	RÀA	$\frac{RÀA}{tot}$	RàQ	$\frac{RàQ}{tot}$	EàA	$\frac{EàA}{tot}$	EàQ	$\frac{EàQ}{tot}$	AàQ	$\frac{AàQ}{tot}$
Groupe 1 : $\Delta T = -4.5$ à $-1.5$ °C												
20	19	0.95	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-
76	53	0.70	13	0.17	10	0.13	-	-	-	-	-	-
28	18	0.64	1	0.04	9	0.32	-	-	-	-	-	-
81	78	0.96	3	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-
67	66	0.99	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.01
70	55	0.78	6	0.09	9	0.13	-	-	-	-	-	-
Groupe 2 : $\Delta T = 0.0$ °C												
53	50	0.94	-	-	2	0.04	-	-	-	-	1	0.02
23	-	-	-	-	12	0.52	-	-	1	0.04	10	0.43
28	27	0.96	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.04
51	49	0.96	-	-	1	0.02	-	-	-	-	1	0.02
Groupe 3 : $\Delta T = 1.5$ à $2.0$ °C												
28	24	0.86	3	0.11	1	0.04	-	-	-	-	-	-
19	19	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	7	0.32	8	0.36	7	0.32	-	-	-	-	-	-
27	16	0.59	-	-	9	0.33	-	-	-	-	2	0.07
46	41	0.89	5	0.12	-	-	-	-	-	-	-	-
Groupe 4 : $\Delta T = 3.0$ à $4.5$ °C												
46	39	0.85	-	-	7	0.15	-	-	-	-	-	-
47	43	0.91	2	0.04	2	0.04	-	-	-	-	-	-
43	33	0.77	3	0.07	7	0.16	-	-	-	-	-	-
43	34	0.79	-	-	7	0.16	-	-	-	-	2	0.05
39	38	0.97	-	-	1	0.03	-	-	-	-	-	-
		0.79 ± 0.25	0.05 ± 0.09		0.12 ± 0.15		0.00		0.00 ± 0.01		0.03 ± 0.10	

Tableau 19 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement thermique différent. Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre, lors de stimulations avec des sauts de température. Au bas du tableau figure la proportion moyenne pour les 20 expériences, accompagnée de la déviation standard.

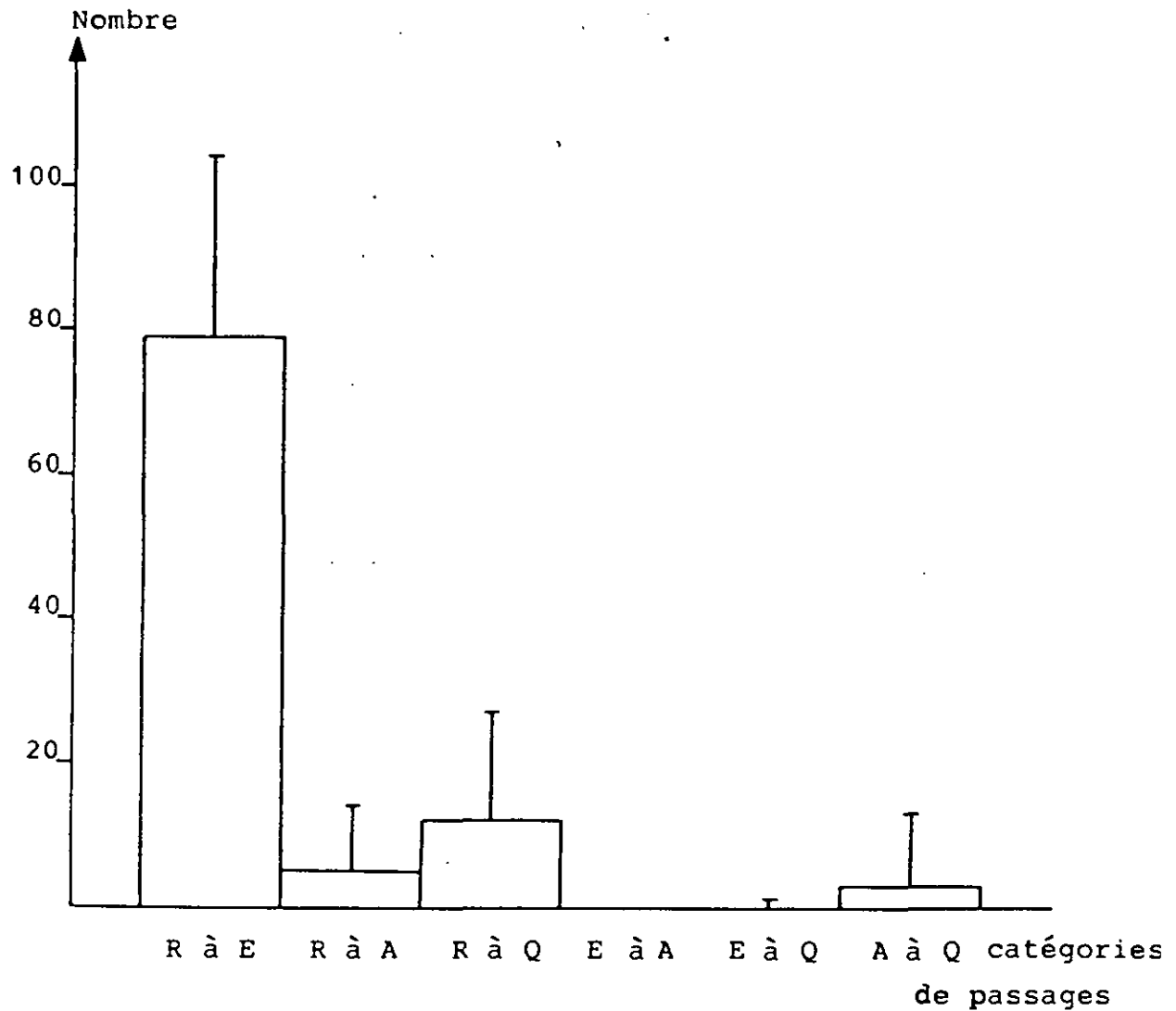


fig. 21 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement présentant des conditions thermiques différentes. Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre au cours du transfert. Chaque colonne représente la proportion moyenne de ces passages (pour les 20 expériences) exprimée en % et le crochet représente la déviation standard. Le passage repos-éveil est ici nettement favorisé par rapport aux autres possibilités existantes.

No.exp	Taux d'activité			Nb. de tiques testées
	avant stimulation	ns	après stimulation	
1	2	ns	7	50
2	3	ns	9	25
3	3	ns	4	50
4	3	ns	3	50

ns indique que la différence de taux d'activité n'est pas significative ( $p = 0.05$ ).

Tableau 20 Action du rayonnement infrarouge sur les mâles *A. variegatum*. Comparaison des taux d'activité mesurés avant et après stimulation par un rayonnement infrarouge.

No.exp	repos		éveil		alerte		quête	
	pré stimulation	post stimulation	pré stimulation	post stimulation	pré stimulation	post stimulation	pré stimulation	post stimulation
1	44	39	5	10	0	0	1	1
2	17	14	7	9	0	0	1	2
3	37	36	11	12	1	0	1	2
4	36 *	25	13 *	24	0	0	1	1

\* désigne des nombres significativement différents pour  $p = 0.05$

Tableau 21 Action du rayonnement infrarouge sur les mâles *A. variegatum*. Nombre de tiques observées dans les différents niveaux d'excitation avant et après une stimulation avec un rayonnement infrarouge.

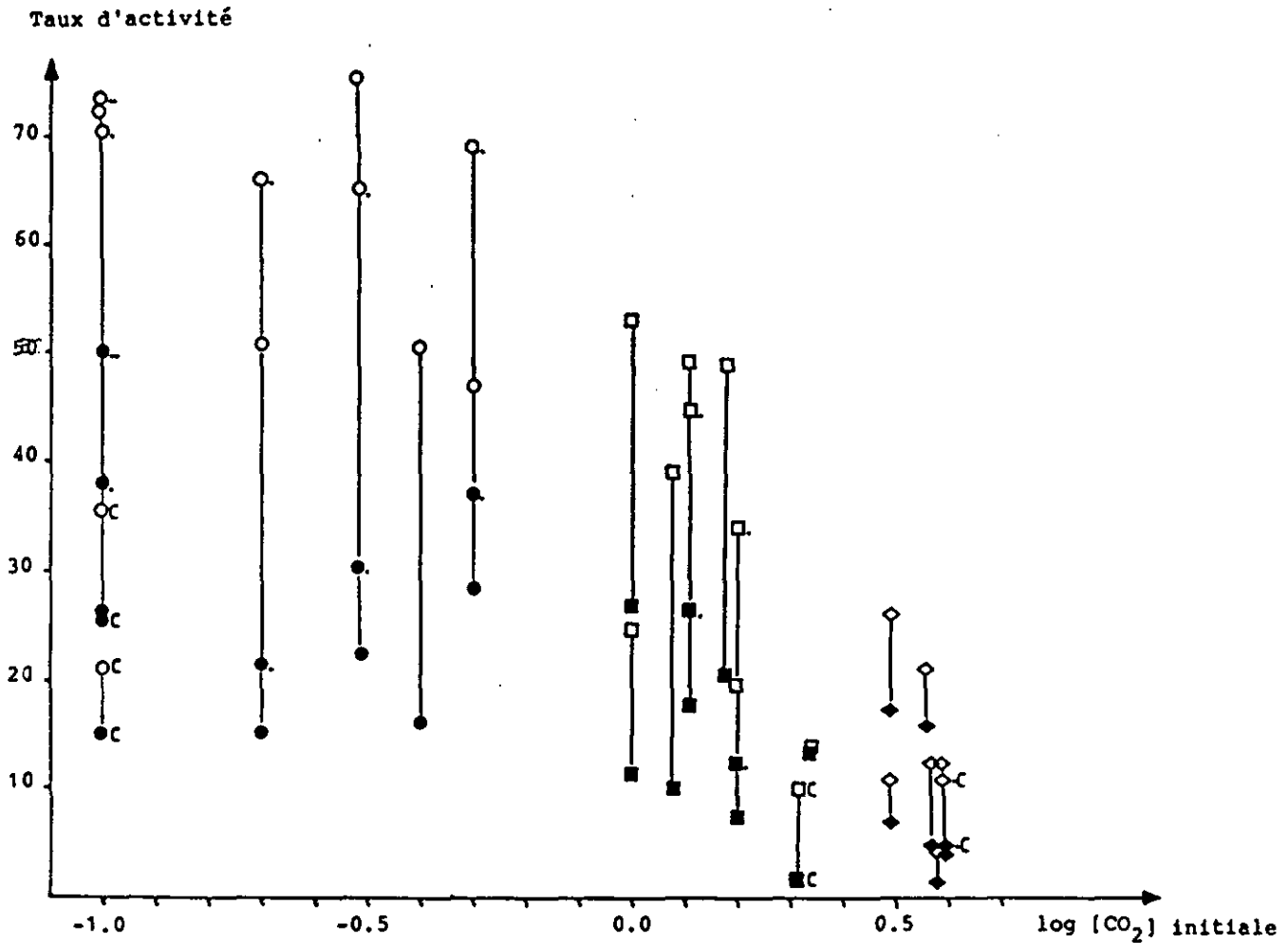


fig. 22 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Les taux d'activité pré- et post-transfert sont représentés en fonction de la concentration initiale de CO<sub>2</sub> (log [CO<sub>2</sub>] initiale). On remarquera que les taux d'activité pré-transfert (signes pleins,  $Y_1 = -14.78x + 36.63$ ,  $r = -0.69$ ,  $p = 0.01$ ) et post-transfert (signes vides,  $Y_2 = -33.05x + 36.63$ ,  $r = -0.78$ ,  $p = 0.01$ ) faiblissent à mesure que la concentration en CO<sub>2</sub> augmente, ce qui nous a incité à définir 3 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiales.

- [CO<sub>2</sub>] init. = 0.1 à 0.5 %
- [CO<sub>2</sub>] init. = 0.6 à 2.2 %
- ◆ [CO<sub>2</sub>] init. = 2.3 à 3.9 %

Les signes accompagnés d'un c correspondent aux tests de contrôles (transfert dans un environnement contenant la même concentration de CO<sub>2</sub>).

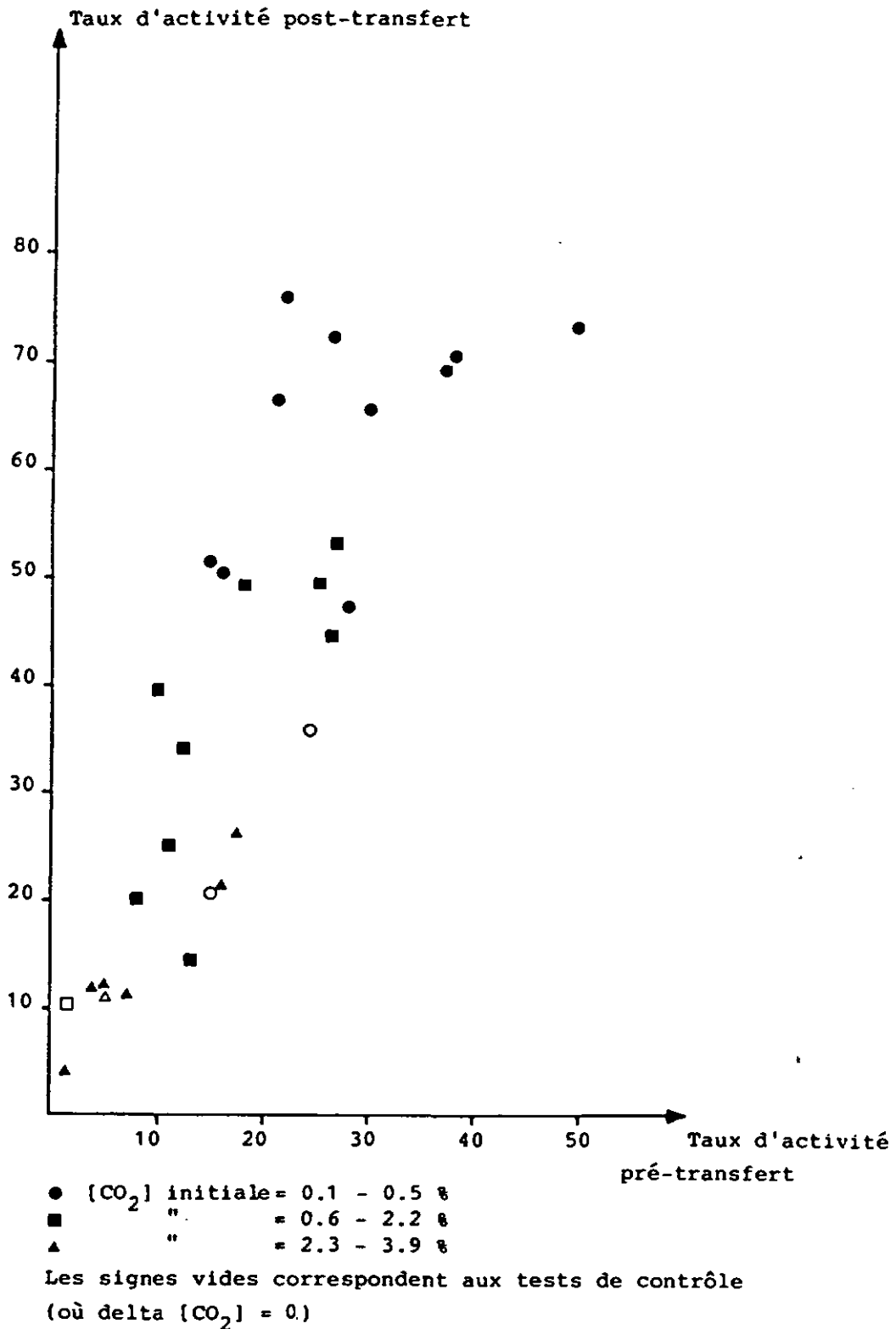


fig. 23 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Relation entre les taux d'activité pré- et post-transfert. Les 3 catégories de concentrations de CO<sub>2</sub> initiales se répartissent de manière "altitudinale".

log [CO <sub>2</sub> ] initiale	index [CO <sub>2</sub> ]	log [CO <sub>2</sub> ] finale	taux d'activité (% du max.)		No.exp
			pré-transfert	post-transfert	
-	-	-	24.50	35.625	1
-1.00	-	-1.00	15.00	20.750	14
-1.00	1.23	0.26	26.50	* 72.125	17
-1.00	1.59	0.60	37.75	* 70.125	16
-1.00	1.77	0.78	49.75	* 72.750	15
-0.70	0.18	-0.30	21.50	* 65.875	8
-0.70	0.60	0.00	14.75	* 50.625	9
-0.52	0.37	0.00	30.25	* 64.875	3
-0.52	0.52	0.11	22.25	* 75.500	2
-0.40	0.44	0.18	15.75	* 50.125	10
-0.30	0.41	0.26	37.00	* 69.000	4
-0.30	0.73	0.51	28.25	* 46.750	5
0.00	0.00	0.18	11.25	* 24.625	21
0.00	0.92	0.97	26.75	* 52.750	18
0.08	0.48	0.68	10.00	* 39.125	22
0.11	0.45	0.60	18.00	* 49.250	11
0.11	0.40	0.66	26.50	* 44.250	6
0.18	0.37	0.70	25.50	* 49.125	12
0.20	-0.25	0.40	7.50	* 19.625	19
0.20	0.31	0.69	12.25	* 33.750	20
0.32	-	0.32	1.50	* 10.000	26
0.34	-0.57	0.45	12.75	13.625	25
0.49	-0.41	0.63	6.75	10.750	23
0.49	0.25	0.93	17.50	26.375	7
0.56	0.13	0.93	16.00	21.125	13
0.57	-0.96	0.61	5.00	12.375	29
0.58	-0.80	0.64	1.25	4.125	28
0.59	-	0.59	5.00	11.000	27
0.59	-0.34	0.76	4.75	12.250	24

\* indique des taux d'activité différents ( $p = 0.05$ ).

**Tableau 22** Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Taux d'activité mesuré avant et après le transfert en fonction de la concentration de CO<sub>2</sub> initiale et de  $\Delta [CO_2]$ . L'index de concentration de CO<sub>2</sub> est décrit au point C.1.3 (index =  $\log(\Delta [CO_2] / [CO_2]_{\text{initiale}})$ ). \* indique des taux d'activité significativement différents ( $p = 0.05$ ).

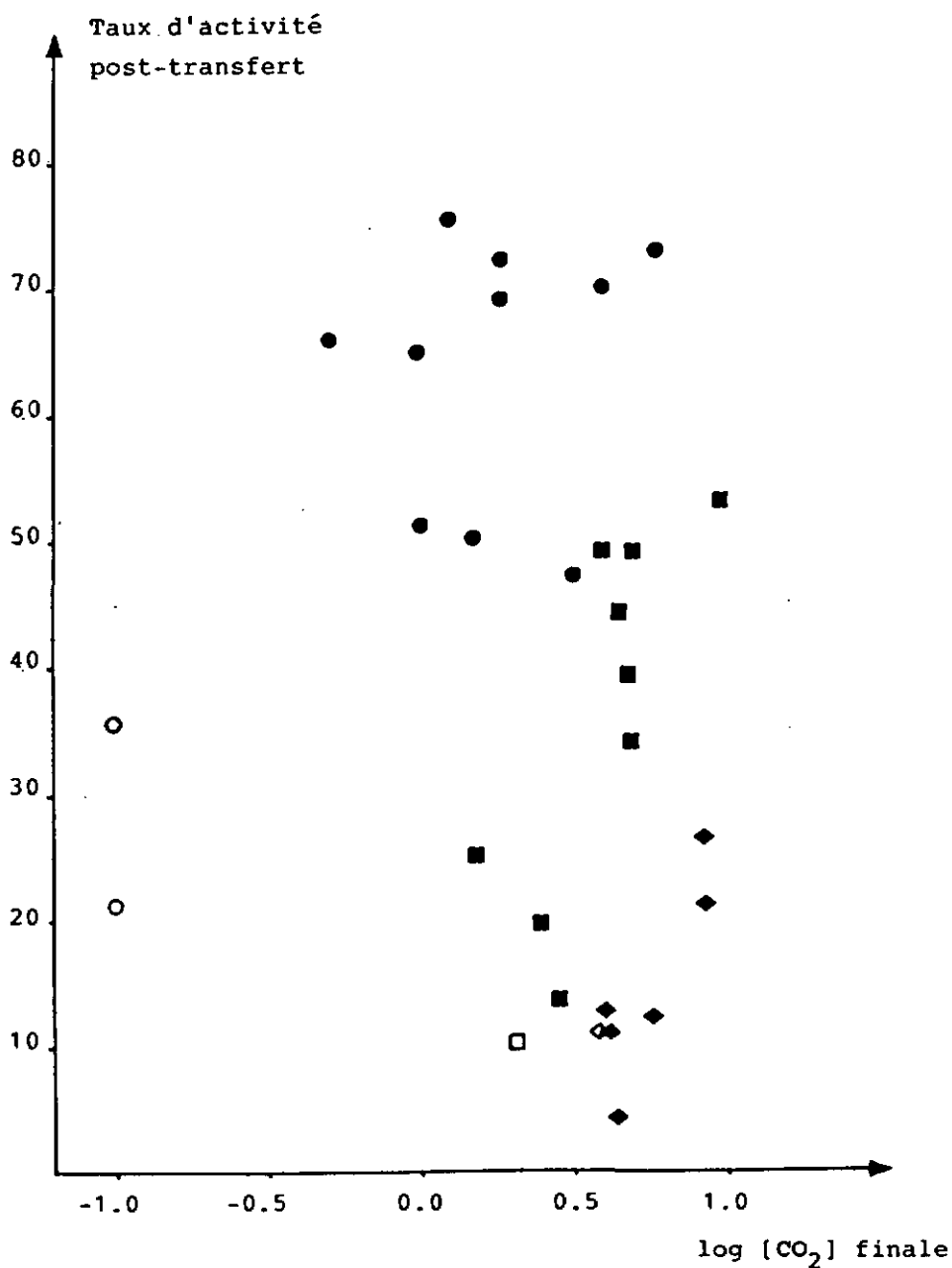


fig. 24 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Relation entre le taux d'activité post-transfert et la [CO<sub>2</sub>] finale. Les 3 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiales sont représentées par des signes différents et forment des "nuages" d'altitudes différentes. Les signes vides correspondent aux tests de contrôles.

- [CO<sub>2</sub>] initiale = 0.1 à 0.5 %
- [CO<sub>2</sub>] initiale = 0.6 à 2.2 %
- ◆ [CO<sub>2</sub>] initiale = 2.3 à 3.9 %

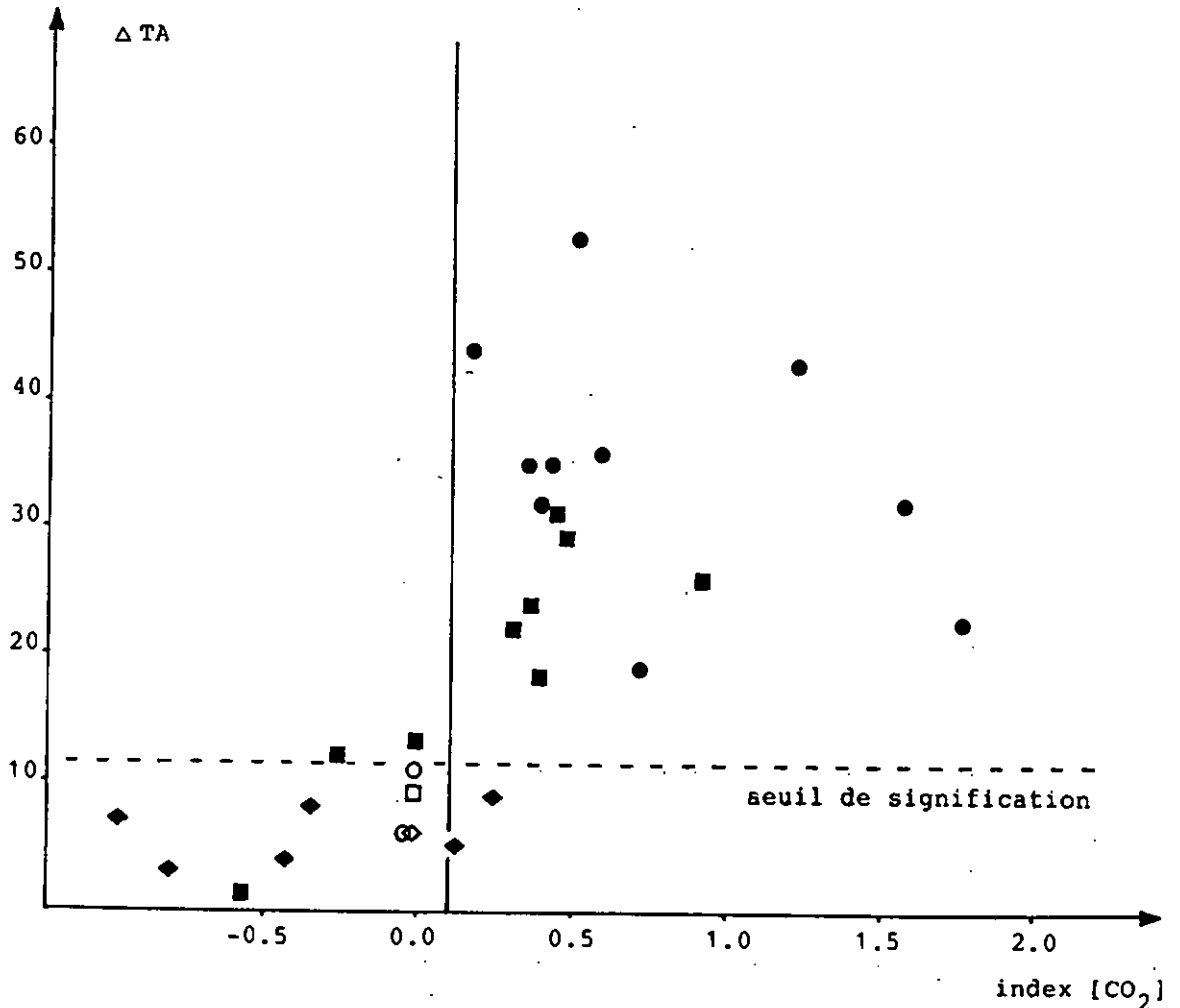


fig. 25 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de  $\text{CO}_2$  différente. Relation entre la différence de taux d'activité pré- et post-transfert et un index tenant compte de la concentration de  $\text{CO}_2$  initiale et du saut de concentration (le calcul de l'index est décrit sous C.1.3). Les 3 catégories de  $[\text{CO}_2]$  initiales sont indiquées par des signes différents :

- $[\text{CO}_2]$  initiale = 0.1 à 0.5 %
- $[\text{CO}_2]$  initiale = 0.6 à 2.2 %
- ◆  $[\text{CO}_2]$  initiale = 2.3 à 3.9 %

Le seuil de signification a été établi sur la base du test de comparaison dont les résultats figurent dans le tableau 22. Les signes vides correspondent aux tests de contrôle. On remarque sur cette figure qu'il existe une valeur limite de l'index (index = 0.1 environ) au-dessous de laquelle la différence de taux d'activité obtenue n'est pas significative.

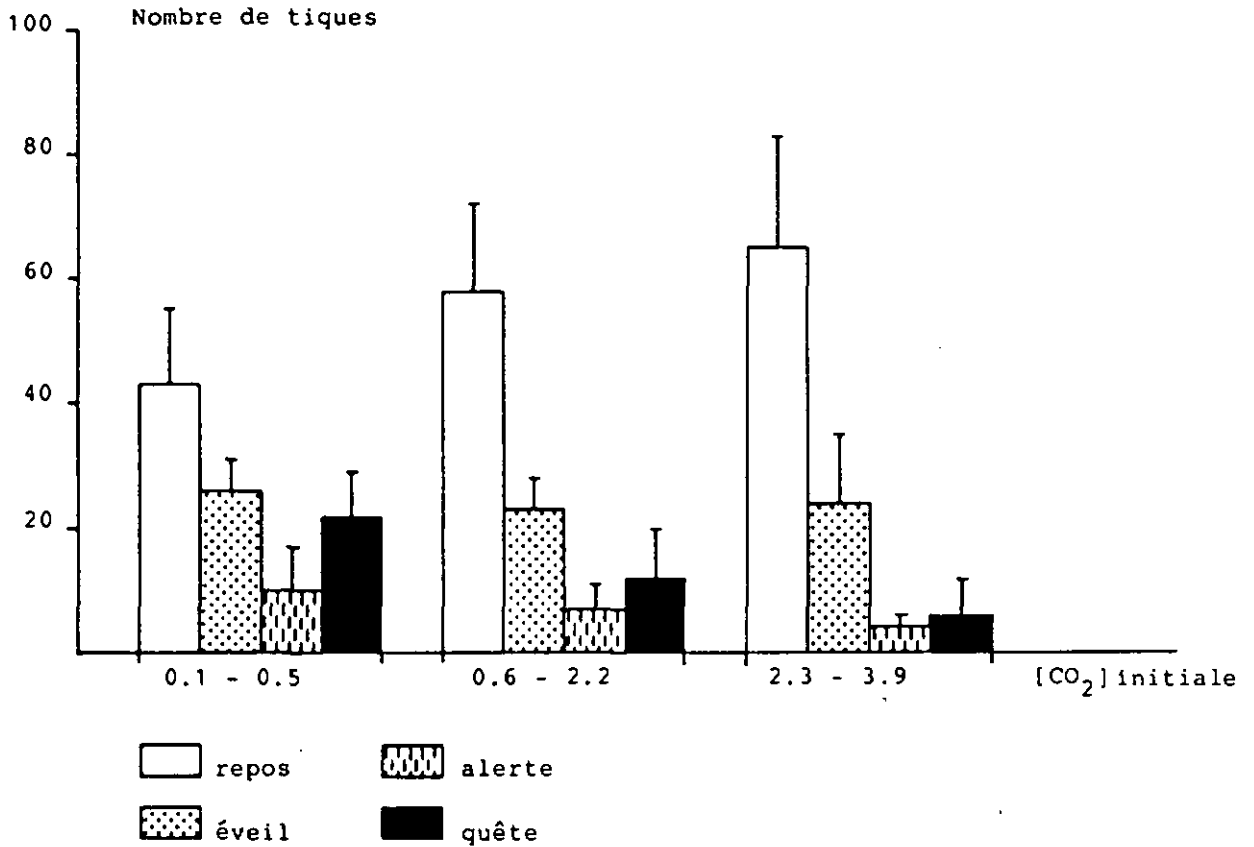


fig. 26 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Nombre de tiques observées dans les différents niveaux d'excitation, avant le transfert, pour les 3 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiales. Le nombre de tiques en état d'alerte ou de quête marque une diminution à mesure que la [CO<sub>2</sub>] augmente.

[CO <sub>2</sub> ] initiale	Δ [CO <sub>2</sub> ]	repos pré post transfert	éveil pré post transfert	alerte pré post transfert	quête pré post transfert	No.exp
0.1-0.5 %	0.0	49 * 20	22 * 42	14 14	15 24	1
"	0.0	67 * 37	16 * 37	5 3	12 23	14
"	0.3	52 * 5	24 * 11	2 8	22 * 76	8
"	0.7	39 * 5	28 21	6 5	27 * 69	3
"	0.8	56 * 6	26 20	2 * 17	16 * 57	9
"	1.0	40 * 4	32 * 11	14 11	14 * 74	2
"	1.1	49 * 6	32 25	3 * 15	16 * 54	10
"	1.3	35 * 2	24 14	10 15	31 * 69	4
"	1.7	44 * 6	24 * 12	13 7	19 * 75	17
"	2.7	36 * 6	34 28	4 * 16	26 * 50	5
"	3.9	28 * 6	28 * 13	16 11	28 * 70	16
"	5.9	22 * 5	19 10	25 * 10	34 * 75	15
0.6-2.2 %	0.0	84 * 50	14 * 37	2 6	0 * 7	26
"	0.5	63 * 21	23 * 41	3 * 15	11 * 23	21
"	0.6	55 * 14	29 * 67	10 3	6 * 16	25
"	0.9	64 * 33	25 37	5 10	6 * 20	19
"	2.7	52 * 15	24 25	13 11	11 * 49	11
"	3.3	40 * 8	28 32	7 9	25 * 51	6
"	3.3	65 * 18	20 * 36	6 13	9 * 33	20
"	3.5	41 * 16	30 20	9 16	20 * 48	12
"	3.6	70 * 12	18 * 35	3 * 16	9 * 37	22
"	8.4	46 * 14	21 20	12 12	21 * 54	18
2.3-3.9 %	0.0	79 * 49	14 * 36	3 5	4 10	27
"	0.4	76 * 49	17 * 35	5 4	2 * 12	29
"	0.6	84 * 39	13 * 53	1 3	2 5	28
"	1.2	71 * 33	20 * 46	1 * 9	8 12	23
"	1.8	62 * 27	29 * 52	4 7	5 14	24
"	4.9	36 * 9	43 56	6 11	15 24	13
"	5.5	48 * 16	30 42	7 12	15 * 30	7

\* indique que le nombre observé est différent (p = 0.05)

Tableau 23 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Nombre de tiques observées dans chaque niveau d'excitation, avant et après le transfert, pour les 3 catégories de [CO<sub>2</sub>] initiales.

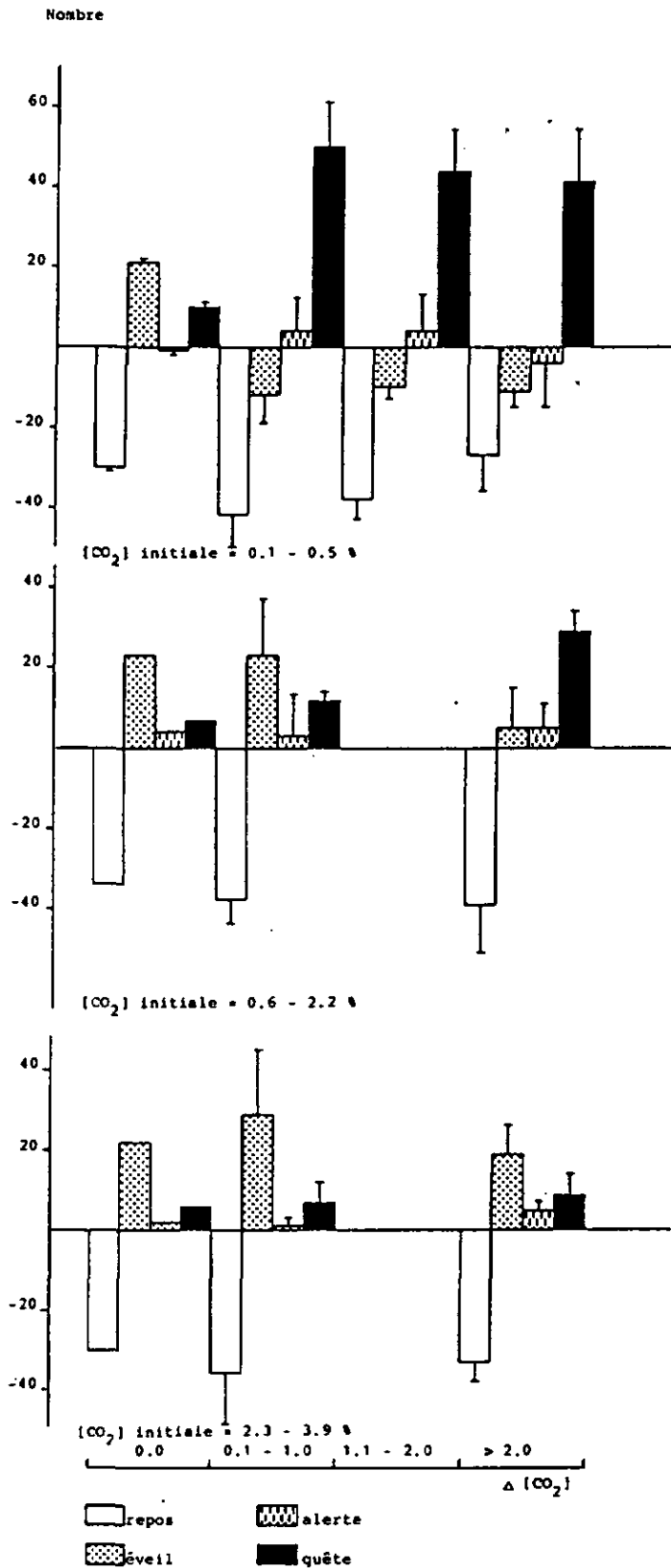


fig. 27 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Différence entre le nombre de tiques observées dans chaque niveau d'excitation avant le transfert et ce nombre après le transfert, en relation avec les sauts de concentration effectués. Les 3 catégories de concentration de CO<sub>2</sub> initiale sont représentées séparément.

total	RâE	$\frac{RâE}{tot}$	RâA	$\frac{RâA}{tot}$	RâQ	$\frac{RâQ}{tot}$	EâA	$\frac{EâA}{tot}$	EâQ	$\frac{EâQ}{tot}$	AâQ	$\frac{AâQ}{tot}$	No. exp
29	20	0.69	0	0.00	9	0.31	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1
32	21	0.66	0	0.00	9	0.28	0	0.00	0	0.00	2	0.06	14
34	23	0.68	4	0.12	7	0.21	0	0.00	0	0.00	0	0.00	26
30	22	0.73	2	0.07	6	0.20	0	0.00	0	0.00	0	0.00	27
A		0.69 ± 0.03		0.05 ± 0.06		0.25 ± 0.05		0.00		0.00		0.02 ± 0.03	
68	0	0.00	6	0.09	41	0.60	0	0.00	13	0.19	0	0.00	8
45	0	0.00	0	0.00	34	0.76	0	0.00	7	0.16	1	0.02	3
56	0	0.00	15	0.27	35	0.63	0	0.00	6	0.09	0	0.00	9
60	0	0.00	0	0.00	36	0.60	0	0.00	21	0.35	3	0.05	2
50	0	0.00	12	0.24	31	0.62	0	0.00	7	0.14	0	0.00	10
43	0	0.00	5	0.12	28	0.65	0	0.00	10	0.23	0	0.00	4
56	0	0.00	0	0.00	38	0.68	0	0.00	2	0.21	6	0.11	17
36	0	0.00	12	0.33	18	0.50	0	0.00	6	0.17	0	0.00	5
42	0	0.00	0	0.00	22	0.52	0	0.00	5	0.36	5	0.12	16
41	0	0.00	0	0.00	17	0.41	0	0.00	9	0.22	15	0.37	15
B		0.00		0.11 ± 0.13		0.60 ± 0.10		0.00		0.21 ± 0.09		0.07 ± 0.12	
42	18	0.43	12	0.29	12	0.29	0	0.00	0	0.00	0	0.00	21
48	38	0.79	0	0.00	3	0.06	0	0.00	0	0.00	7	0.15	25
43	0	0.00	5	0.12	26	0.60	0	0.00	12	0.28	0	0.00	19
39	1	0.03	0	0.00	36	0.92	0	0.00	0	0.00	2	0.05	11
32	4	0.13	2	0.06	26	0.81	0	0.00	0	0.00	0	0.00	6
47	16	0.34	7	0.15	24	0.51	0	0.00	0	0.00	0	0.00	20
35	0	0.00	7	0.20	18	0.51	0	0.00	10	0.29	0	0.00	12
58	17	0.29	13	0.22	28	0.48	0	0.00	0	0.00	0	0.00	22
33	0	0.00	0	0.00	32	0.97	0	0.00	1	0.03	0	0.00	18
C		0.22 ± 0.27		0.12 ± 0.11		0.57 ± 0.29		0.00		0.07 ± 0.12		0.02 ± 0.05	
28	18	0.64	0	0.00	9	0.32	0	0.00	0	0.00	1	0.04	29
45	40	0.89	2	0.04	3	0.07	0	0.00	0	0.00	0	0.00	28
38	26	0.68	8	0.21	4	0.11	0	0.00	0	0.00	0	0.00	23
35	23	0.66	3	0.09	9	0.26	0	0.00	0	0.00	0	0.00	24
27	13	0.47	5	0.19	9	0.33	0	0.00	0	0.00	0	0.00	13
32	12	0.38	5	0.16	15	0.47	0	0.00	0	0.00	0	0.00	7
D		0.62 ± 0.18		0.12 ± 0.09		0.26 ± 0.15		0.00		0.00		0.01 ± 0.02	

Tableau 24 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre.

A : contrôles :  $\Delta [CO_2] = 0.0$

B :  $[CO_2]$  initiale = 0.1 - 0.5 %

C :  $[CO_2]$  initiale = 0.6 - 2.2 %

D :  $[CO_2]$  initiale = 2.3 - 3.9 %.

Pour chaque groupe (A B C D) la proportion moyenne de ces passages est calculée. Elle est accompagnée de la déviation standard.

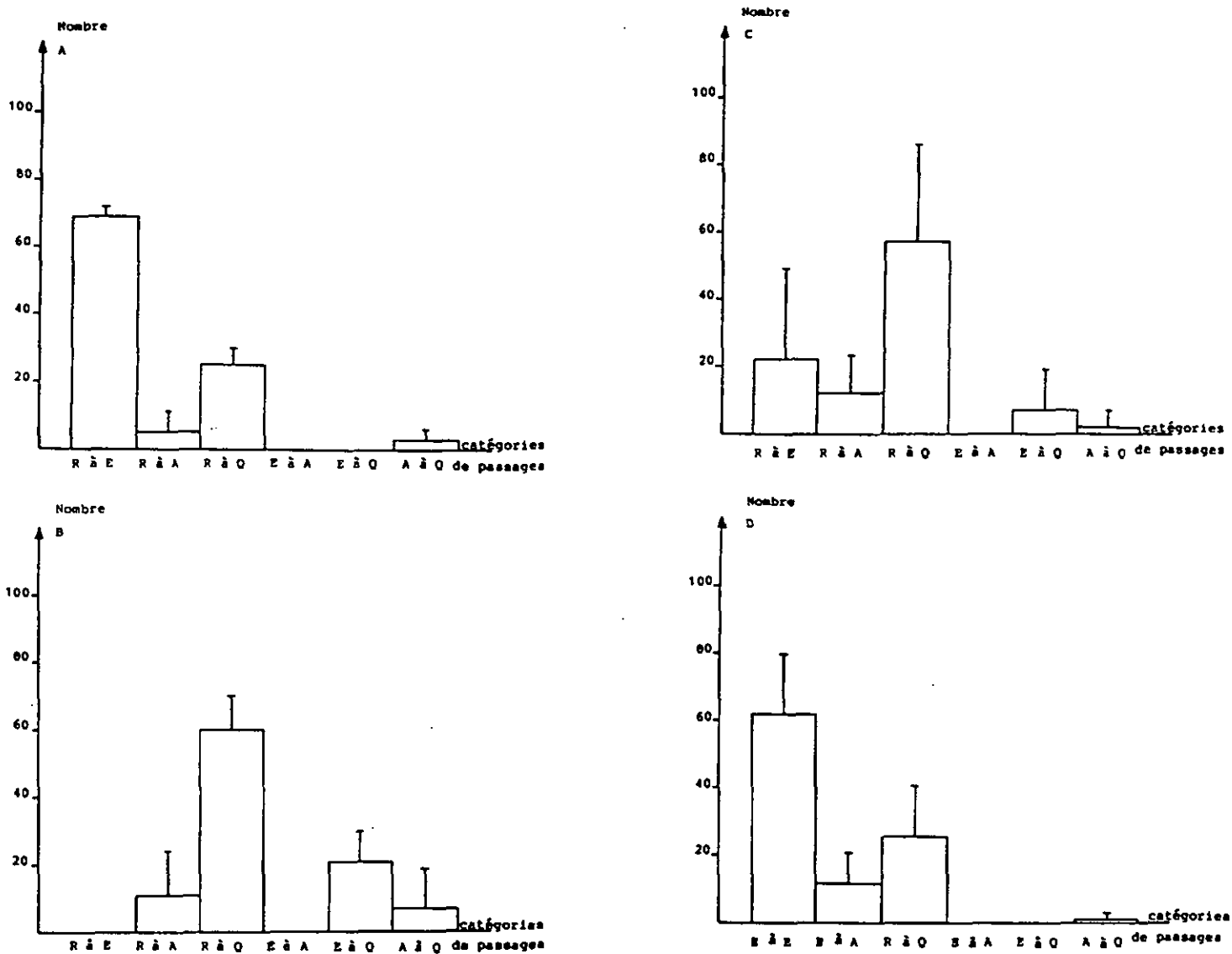


fig. 28 Transfert de mâles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre, lors des contrôles et lors des tests avec différentes [CO<sub>2</sub>] initiales.

A : contrôles :  $\Delta[\text{CO}_2] = 0.0$

B : [CO<sub>2</sub>] initiale = 0.1 - 0.5 %

C : [CO<sub>2</sub>] initiale = 0.6 - 2.2 %

D : [CO<sub>2</sub>] initiale = 2.3 - 3.9 %.

[CO <sub>2</sub> ] initiale	Δ [CO <sub>2</sub> ]	[CO <sub>2</sub> ] finale	Taux d'activité		No.exp
			avant transfert	après transfert	
0.1 %	0.0 %	0.1 %	11.750	16.625	1
0.1	0.0	0.1	0.500	* 6.875	10
0.1	0.5	0.6	3.250	* 12.375	7
0.1	0.6	0.7	19.500	25.000	2
0.1	1.0	1.1	3.000	* 16.500	8
0.5	1.3	1.8	0.000	3.250	12
0.6	0.7	1.3	3.250	10.875	3
0.7	1.7	2.4	6.750	10.375	5
0.7	3.8	4.5	6.500	10.875	11
0.8	1.1	1.9	2.750	5.375	4
0.8	1.8	2.6	20.750	27.125	9
1.7	2.7	4.4	1.250	1.250	6

\* indique des taux d'activité différents (p = 0.05).

Tableau 25 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Valeurs du taux d'activité avant et après le transfert, en fonction de la concentration initiale en CO<sub>2</sub> et du saut de concentration effectué.

repose	éveil	alerte	quête	No.exp
78 * 42	8 * 35	4 7	10 16	1
86 * 21	13 * 63	0 * 8	1 * 8	10
79 * 12	17 * 63	1 * 11	3 * 14	7
54 * 12	23 * 50	14 11	9 * 27	2
67 * 3	28 * 61	3 * 21	2 * 15	8
72 * 21	28 * 69	0 * 5	0 * 5	12
73 * 22	23 * 59	3 7	1 * 12	3
71 * 21	20 * 62	4 8	5 * 9	5
57 * 11	34 * 66	7 * 14	2 * 9	11
83 * 26	14 * 68	2 2	1 4	4
43 * 11	34 * 53	10 11	13 * 25	9
76 * 38	22 * 60	1 1	1 1	6

\* indique des nombres différents (p = 0.05).

Tableau 26 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Nombre de tiques observées dans les différents états d'excitation avant et après le transfert.

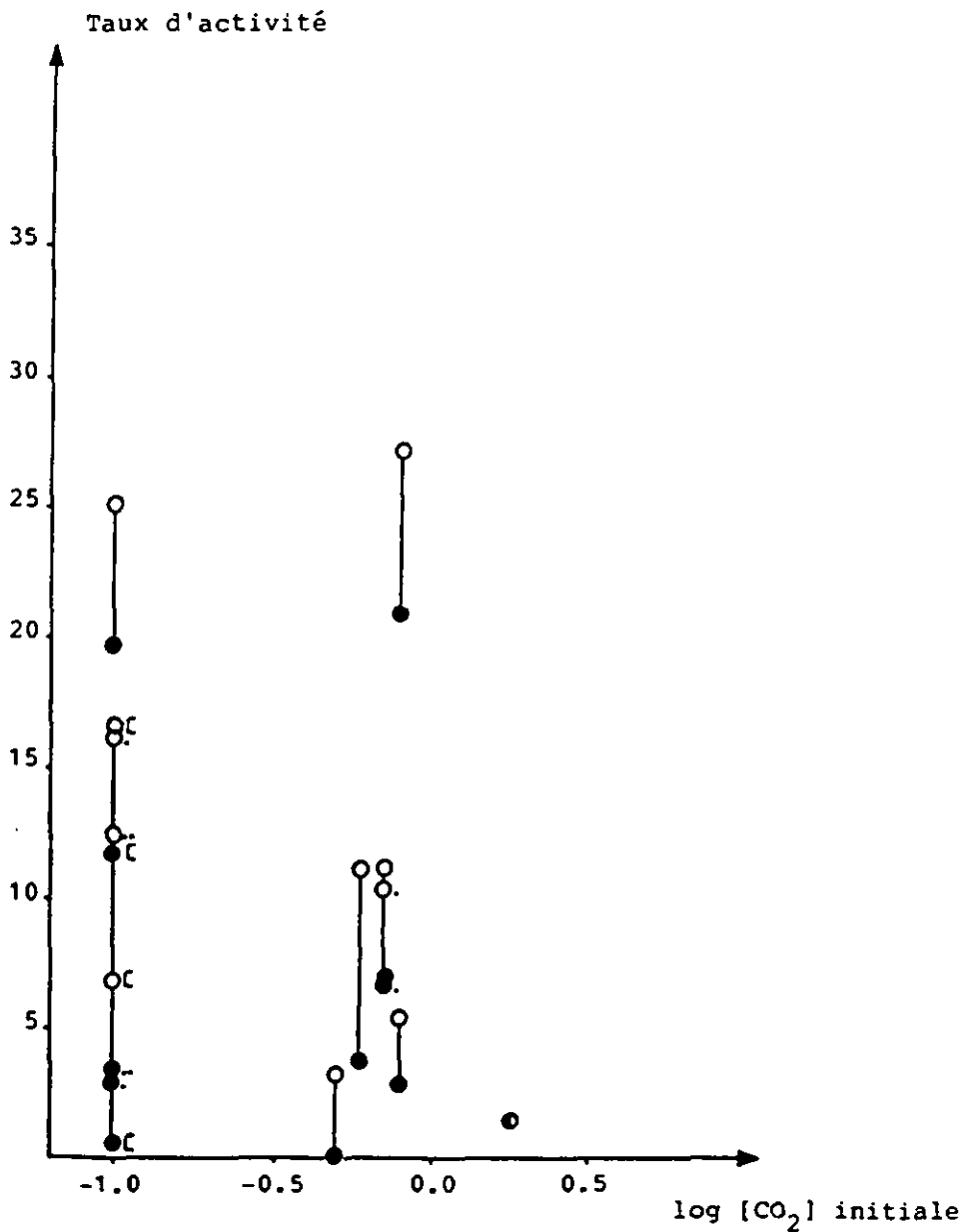


fig. 29 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Taux d'activité pré- et post-transfert en fonction de la concentration de CO<sub>2</sub> initiale. Il n'existe pas de relation très nette entre ces 2 paramètres, les valeurs étant très dispersées.

● Taux d'activité avant le transfert

○ Taux d'activité après le transfert

Les signes accompagnés d'un c correspondent aux tests de contrôles (où  $\Delta$  [CO<sub>2</sub>] = 0.0).

## Taux d'activité post-transfert

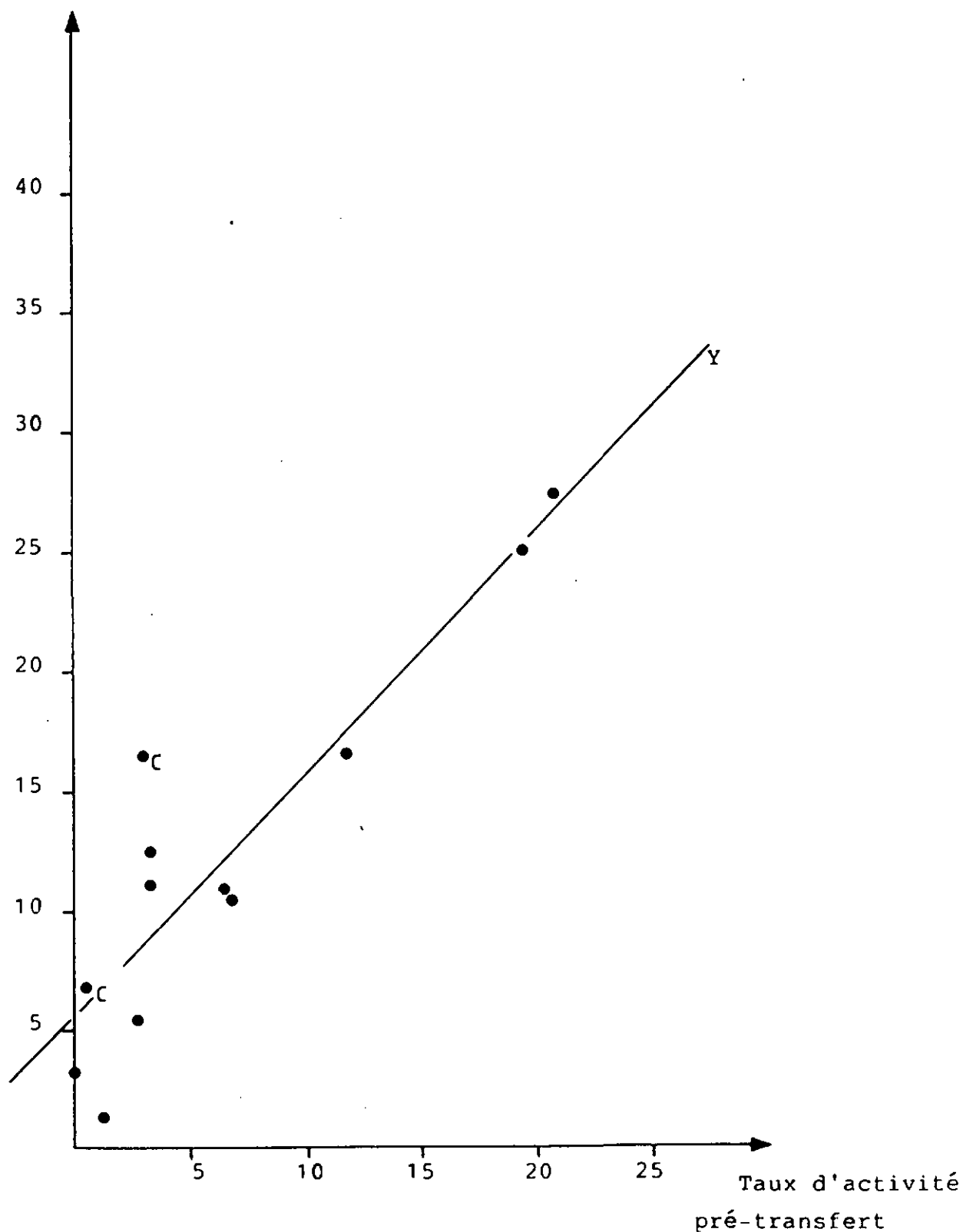


fig. 30 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de  $\text{CO}_2$  différente. Relation entre les taux d'activité pré- et post-transfert. Les taux d'activité pré- et post-transfert sont liés par une relation de type linéaire :  $Y = 1.02 x + 5.47$ ,  $r = 0.90$ ,  $p = 0.01$ . Les signes accompagnés d'un c correspondent aux tests de contrôle.

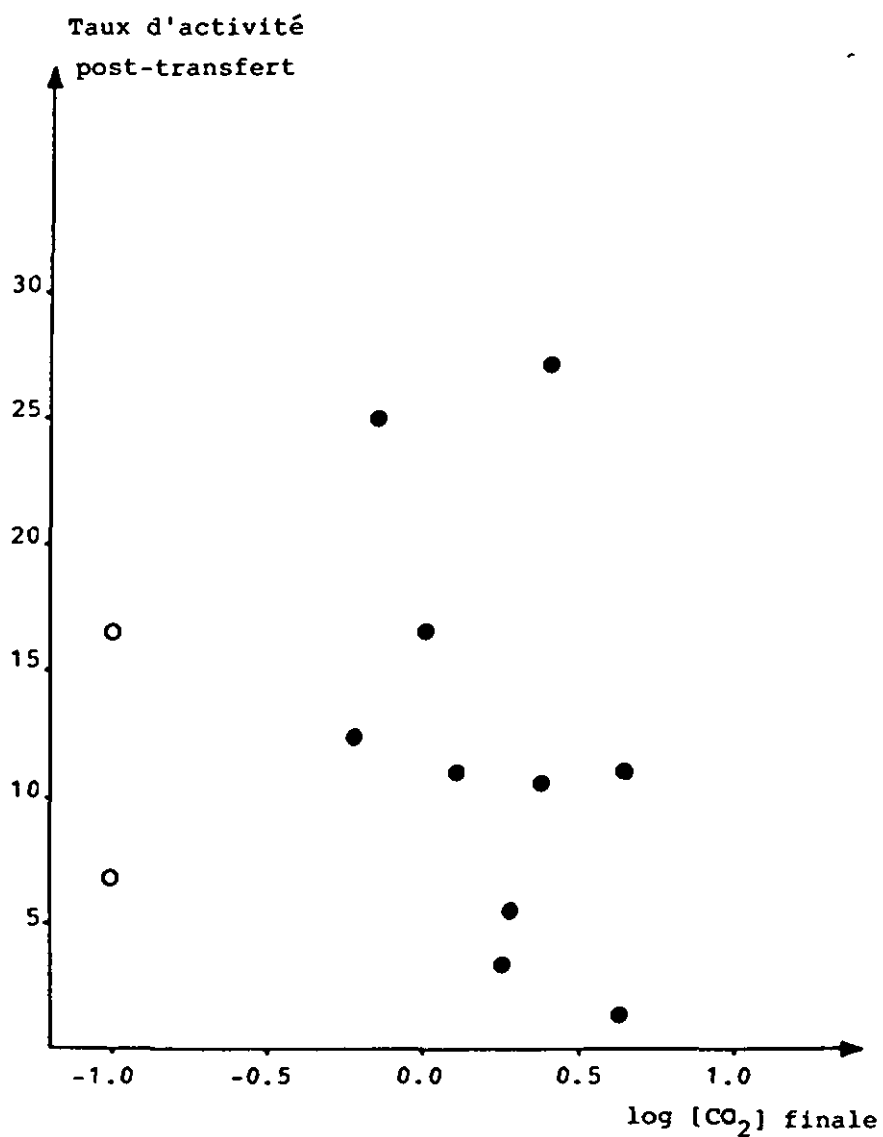


fig. 31 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Relation entre le taux d'activité post-transfert et la concentration de CO<sub>2</sub> finale. Les signes vides représentent les tests de contrôle (où  $\Delta [CO_2] = 0.0$ ). On ne peut pas définir de relation entre le taux d'activité et la [CO<sub>2</sub>] finale pour ces expériences.

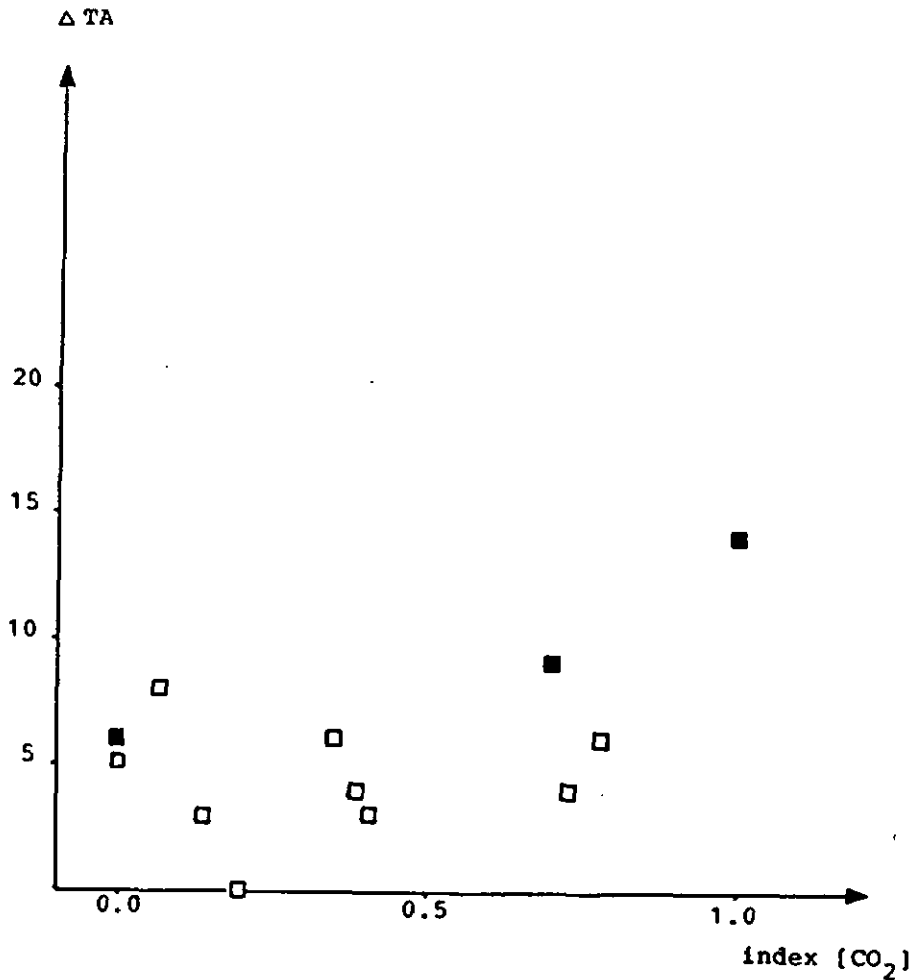


fig. 32 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de CO<sub>2</sub> différente. Relation entre la différence de taux d'activité survenue au cours du transfert et l'index de concentration en CO<sub>2</sub>. Les signes pleins caractérisent les cas où la différence de taux d'activité est significative. Nous pouvons observer 2 valeurs significatives qui apparaissent pour un index [CO<sub>2</sub>] supérieur à 0.6, mais elles ne permettent toutefois pas d'établir un seuil de signification avec suffisamment de certitude.

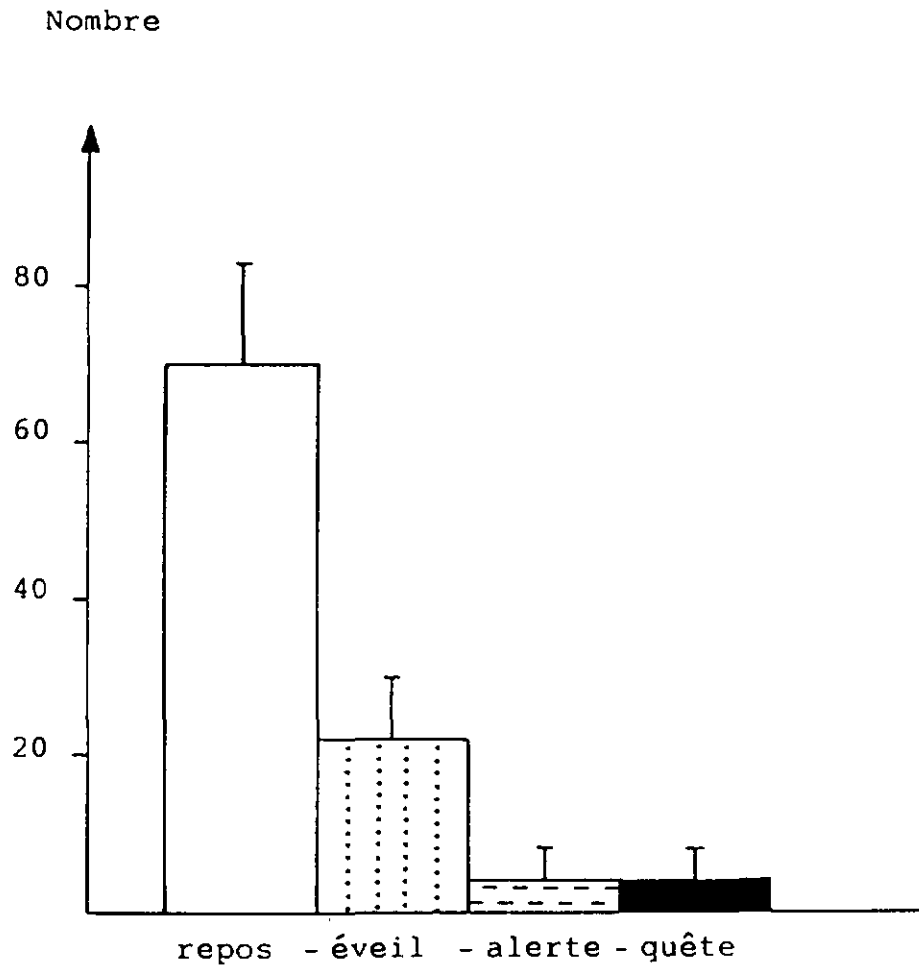


fig. 33 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de  $\text{CO}_2$  différente. Nombre de tiques observées dans les différents états d'excitation avant le transfert. On remarque qu'en moyenne 70 % des tiques sont en état de repos avant le transfert, les états plus "mobiles" (alerte ou quête) étant très peu représentés.

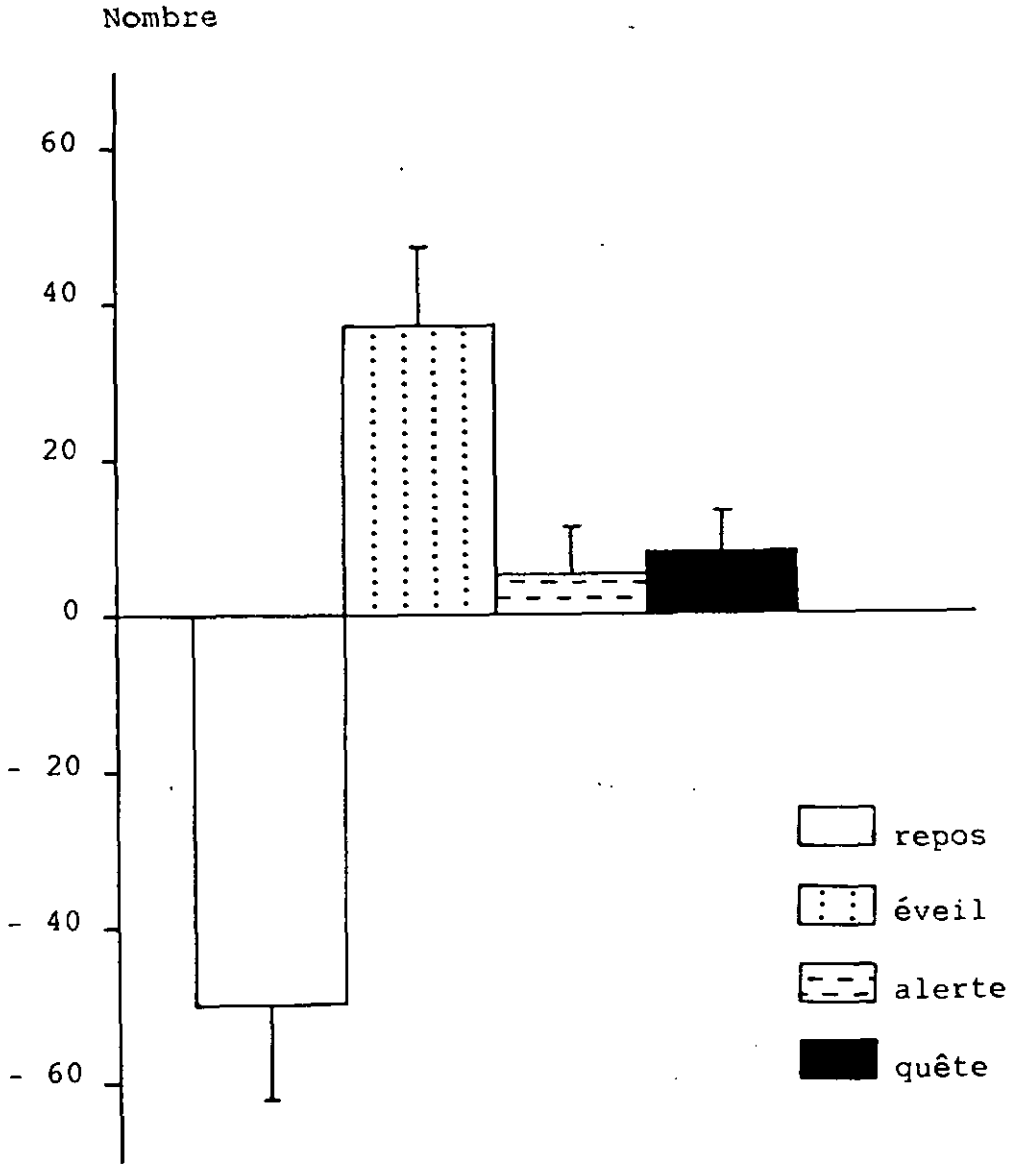


fig. 34 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de  $\text{CO}_2$  différente. Différence entre le nombre de tiques observées dans les différents états d'excitation avant le transfert et ce nombre après le transfert. Dans son allure générale, cette figure reproduit les résultats obtenus pour les mâles dans les contrôles ou dans les tests avec une  $[\text{CO}_2]$  initiale élevée (voir fig. 27), avec cependant quelques restrictions (voir texte, point C.2.5).

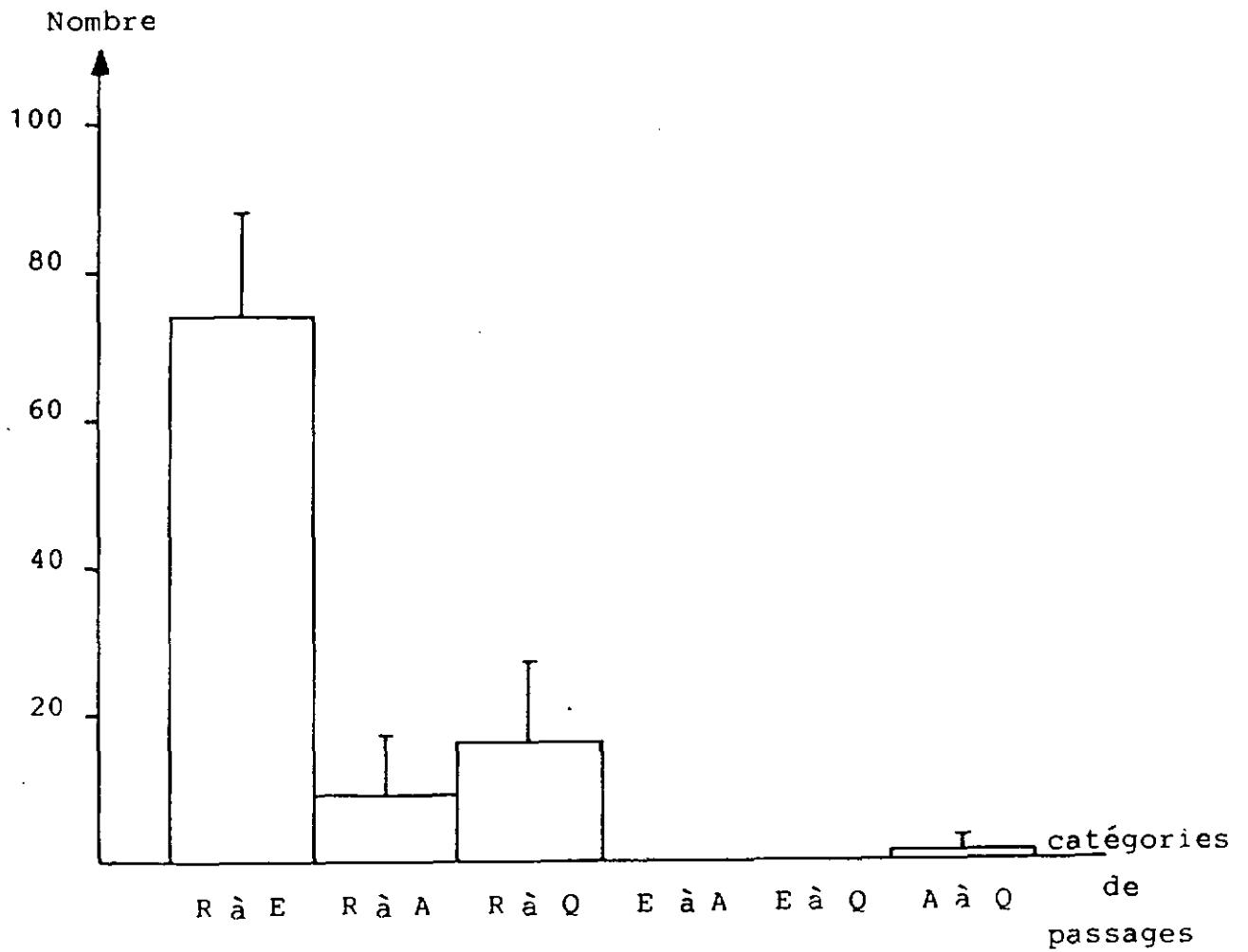


fig. 35 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant une concentration de  $\text{CO}_2$  différente. Evaluation du nombre de passages d'un état d'excitation à un autre lors de la stimulation.

total	RâE	$\frac{RâE}{\text{tot}}$	RâA	$\frac{RâA}{\text{tot}}$	RâQ	$\frac{RâQ}{\text{tot}}$	EâA	$\frac{EâA}{\text{tot}}$	EâQ	$\frac{EâQ}{\text{tot}}$	AâQ	$\frac{AâQ}{\text{tot}}$	No. exp
36	27	0.75	3	0.08	6	0.17	-	-	-	-	-	-	1
65	50	0.77	8	0.12	7	0.11	-	-	-	-	-	-	10
67	46	0.69	10	0.15	11	0.16	-	-	-	-	-	-	7
45	27	0.60	-	-	15	0.33	-	-	-	-	3	0.07	2
64	33	0.52	18	0.28	13	0.20	-	-	-	-	-	-	8
51	41	0.80	5	0.10	5	0.10	-	-	-	-	-	-	12
51	36	0.71	4	0.08	11	0.22	-	-	-	-	-	-	3
50	42	0.84	4	0.08	4	0.08	-	-	-	-	-	-	5
46	32	0.70	7	0.15	7	0.15	-	-	-	-	-	-	11
57	54	0.05	-	-	3	0.05	-	-	-	-	-	-	4
32	19	0.59	1	0.03	12	0.38	-	-	-	-	-	-	9
38	38	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
		0.74 ± 0.14		0.09 ± 0.08		0.16 ± 0.11		0.00		0.00		0.01 ± 0.02	

Tableau 27 Transfert de femelles *A. variegatum* dans un environnement contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. Evaluation des passages d'un niveau d'excitation à un autre, lors d'une stimulation avec du CO<sub>2</sub>. Au bas du tableau figure la proportion moyenne de ces passages, accompagnée de la déviation standard.

[CO <sub>2</sub> ] initiale	Δ [CO <sub>2</sub> ]	Δ T °C	Taux d'activité pré                      post transfert		nombre de tiques	No.exp
0.1	0.8	2.5	11	55	90	5
0.1	2.0	2.5	5	39	85	4
0.3	2.3	2.0	10	35	95	3
0.3	2.9	0.0	12	29	90	1 c <sub>1</sub>
0.7	4.8	1.5	6	28	95	2
1.4	2.0	2.0	0	8	80	11
1.7	1.3	2.0	4	14	90	8
2.2	0.0	2.5	8	17	85	7 c <sub>2</sub>
2.4	2.5	2.5	5	14	90	6
2.4	5.5	2.0	0	11	85	10
3.1	3.4	2.5	5	12	90	9

\* désigne des taux d'activité différents (p = 0.05)

Tableau 28 Action synergique possible du CO<sub>2</sub> et de la température (mâles *A. variegatum*) : Taux d'activité mesuré avant et après le transfert et stimuli utilisés.

c<sub>1</sub> = contrôle 1 ( Δ T = 0.0 °C)

c<sub>2</sub> = contrôle 2 ( Δ [CO<sub>2</sub>] = 0)

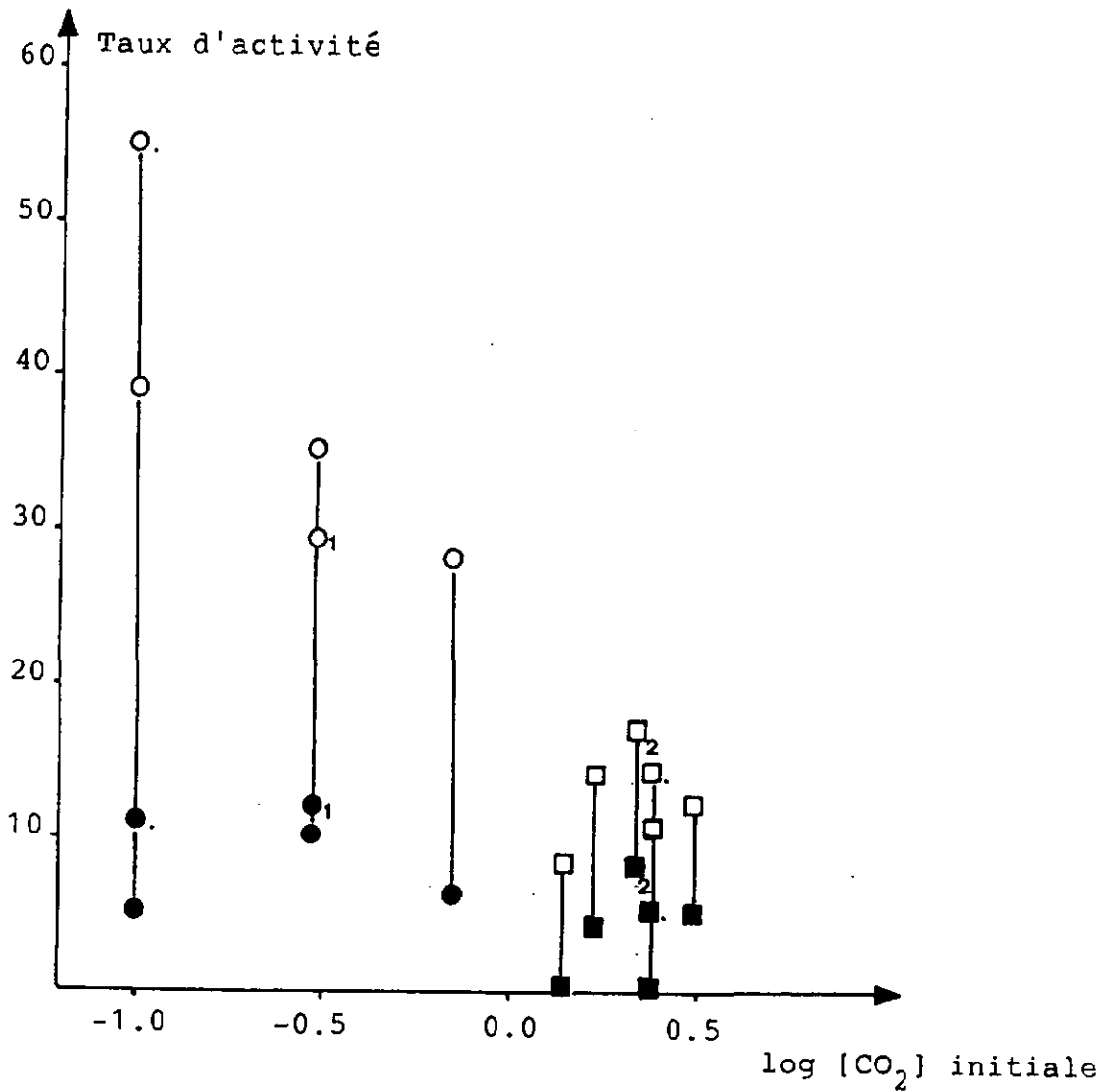
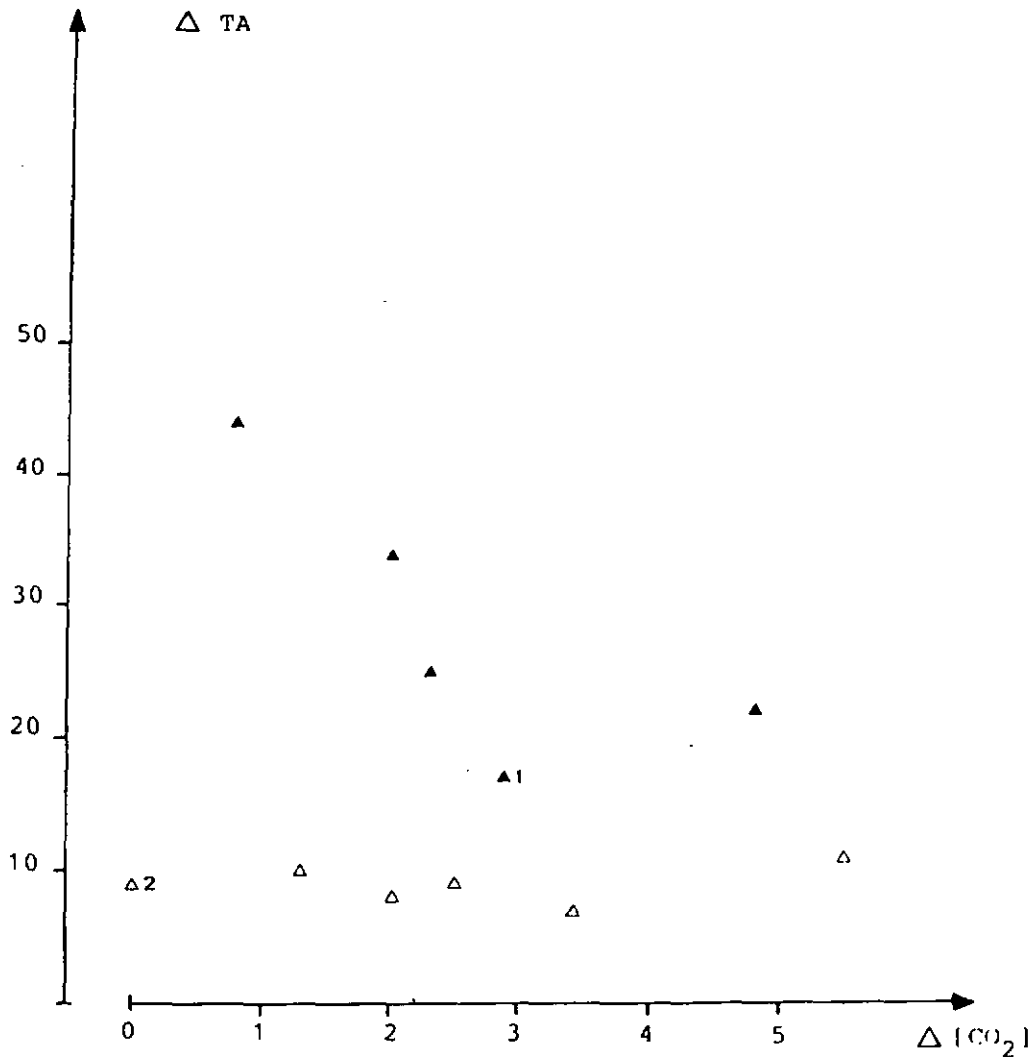


fig. 36 Action synergique possible du CO<sub>2</sub> et de la température sur les mâles *A. variegatum*. Taux d'activité pré- et post-transfert, en fonction de la concentration de [CO<sub>2</sub>] initiale. Les signes pleins et vides représentent respectivement les taux d'activité pré- et post-transfert.  
 indice 1 : Contrôle 1, où  $\Delta T = 0.0 \text{ }^\circ\text{C}$   
 indice 2 : Contrôle 2, où  $\Delta [\text{CO}_2] = 0.0$



▲  $[CO_2]$  initial = 0.1 à 0.7 ‰  
 △ " " = 1.4 à 3.1 ‰  
 ▲1 : contrôle 1 ( $\Delta T = 0$  °C)  
 ▲2 : contrôle 2 ( $\Delta [CO_2] = 0$ )

fig. 37 Action synergique possible du  $CO_2$  et de la température sur les mâles *A. variegatum*. Evolution de la différence de taux d'activité mesurée au cours du transfert, en fonction des stimuli appliqués et pour 2 catégories différentes de  $[CO_2]$  initiales. Lorsque la  $[CO_2]$  initiale est élevée, la différence de taux d'activité reste très basse, quel que soit le stimulus ( $\Delta [CO_2]$ ) appliqué. Dans ces tests, le stimulus thermique est généralement un saut de température vers le haut de 1.5 à 2.0 °C (sauf le contrôle 1 où le stimulus thermique est nul).

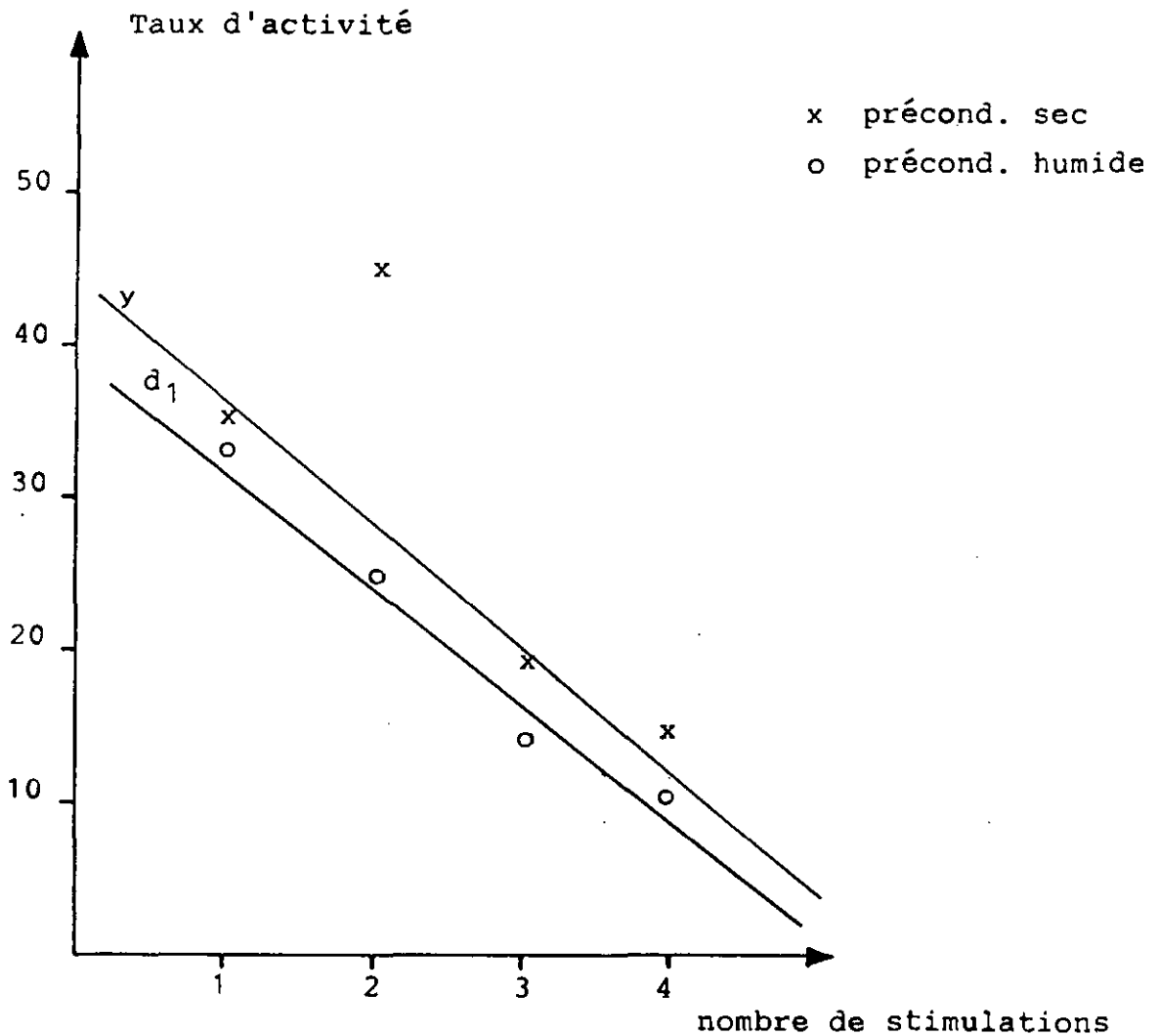


fig. 38 Taux d'activité de mâles *A. variegatum* au cours de 4 stimulations successives, avec le même stimulus et après une semaine de préconditionnement dans un environnement sec ou humide. Pour les tiques maintenues à l'humidité le taux d'activité décroît au cours des stimulations successives ( $\bar{d}_1 = - 7.7 x + 40$ ,  $r_1 = - 0.98$ ,  $p = 0.02$ ). Pour les tiques préconditionnées au sec ( $\bar{d}_2 = - 8.6 x + 50$ ,  $r_2 = - 0.79$ ), la régression est nettement moins bonne du fait que la réponse est significativement augmentée au deuxième jour ( $\bar{d}_2$  n'est pas représentée sur la figure).

jour	nb. tiques		taux d'activité post-transfert	
	déjà testées	naïves	tiques testées	tiques naïves
PRECONDITIONNEMENT SEC				
1	--	50	--	27
2	25	25	45	30
3	25	25	28	22
4	25	15	17	15
PRECONDITIONNEMENT HUMIDE				
1	--	50	--	30
2	25	25	19	36
3	25	25	18	25
4	25	15	10	18

Tableau 29 Taux d'activité obtenu pour des mâles *A. variegatum* déjà testés ou naïfs, au cours de 4 jours successifs de stimulation et après 2 semaines de préconditionnement dans un environnement sec ou humide.

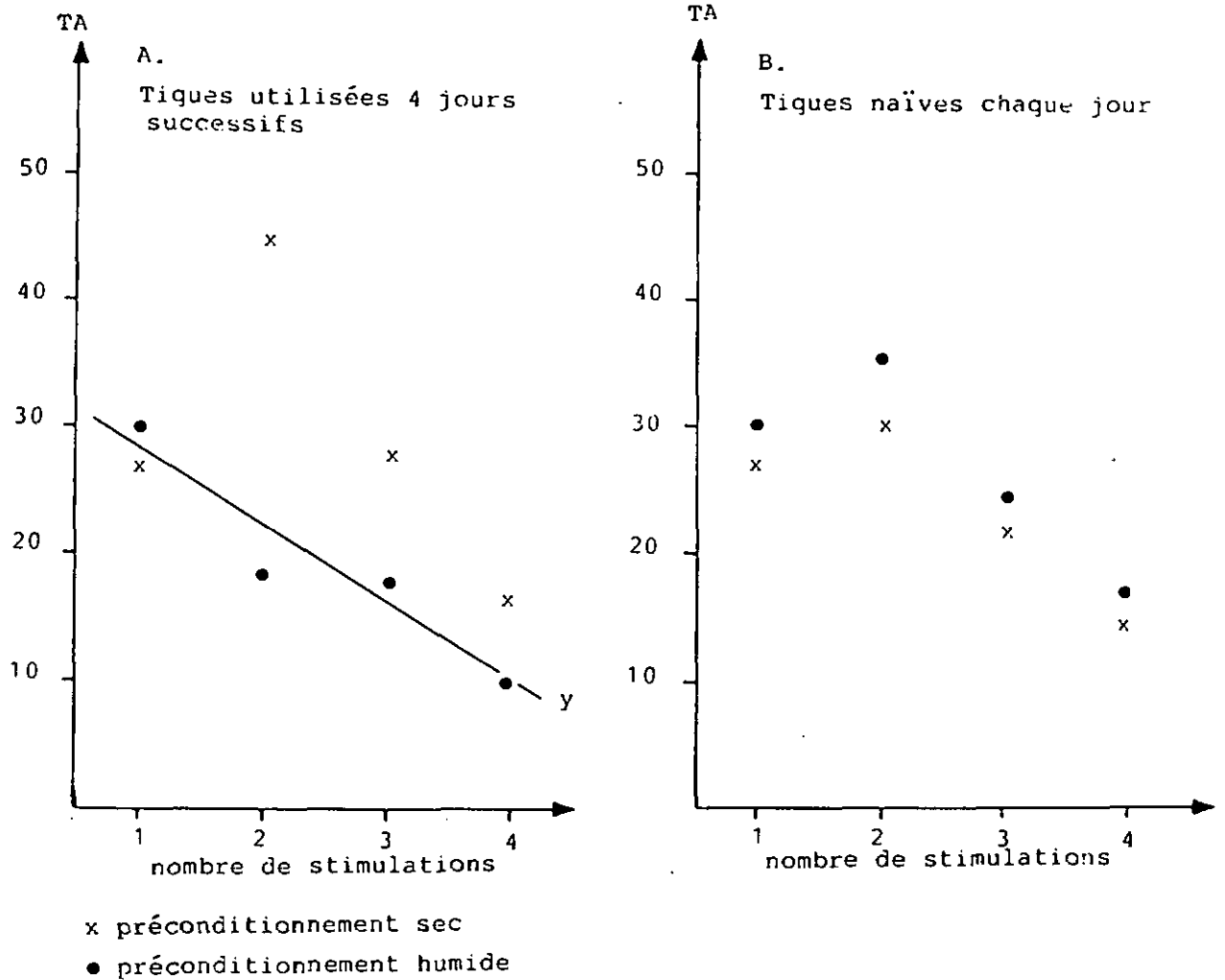


fig. 39 Taux d'activité de mâles *A. variegatum*, naïfs ou non, au cours de 4 stimulations successives, après 2 semaines de préconditionnement dans un environnement sec ou humide. Comme précédemment, le taux d'activité marque une tendance à la décroissance mais la corrélation n'est suffisante que pour les tiques non naïves maintenues à l'humidité.  
 $y = - 6.1 x + 34.5$ ,  $r = - 0.96$ ,  $p = 0.05$

préconditionnement	nb. de tiques	taux d'activité	
		pré-transfert	post-transfert
contrôle	100	6	24
froid-sec 1	50	2	29
" 2	50	10	28
" 3	50	0	6
froid-humide 1	50	12	59
" 2	50	12	34
" 3	50	2	25
contrôle	100	8	43
chaud-sec 1	50	6	41
" 2	50	1	36
" 3	50	2	25
chaud-humide 1	50	13	29
" 2	50	2	27
" 3	50	4	23

Tableau 30 Essai sur l'influence du climat par un préconditionnement de 2 semaines (mâles *A. variegatum*) dans diverses conditions de température et d'humidité. Taux d'activité mesuré avant et après une stimulation par du CO<sub>2</sub> au cours de 3 expériences successives.

		taux d'activité			
lot	ablation	avant transfert		après transfert	
1	tarse I	0.0	**	1.13	**
2	tarse IV	3.5		20.50	
3	palpes	3.0	ns	12.88	ns

\*\* taux d'activité significativement différent du contrôle (lot 2), (p = 0.05)

ns taux d'activité non significativement différent.

Tableau 31 Recherche de l'organe porteur des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Taux d'activité de 3 lots de mâles *A. variegatum* opérés, mesuré avant et après le transfert :

Lot 1 = ablation des torses I  
 Lot 2 = ablation des torses IV = contrôle  
 Lot 3 = ablation des palpes

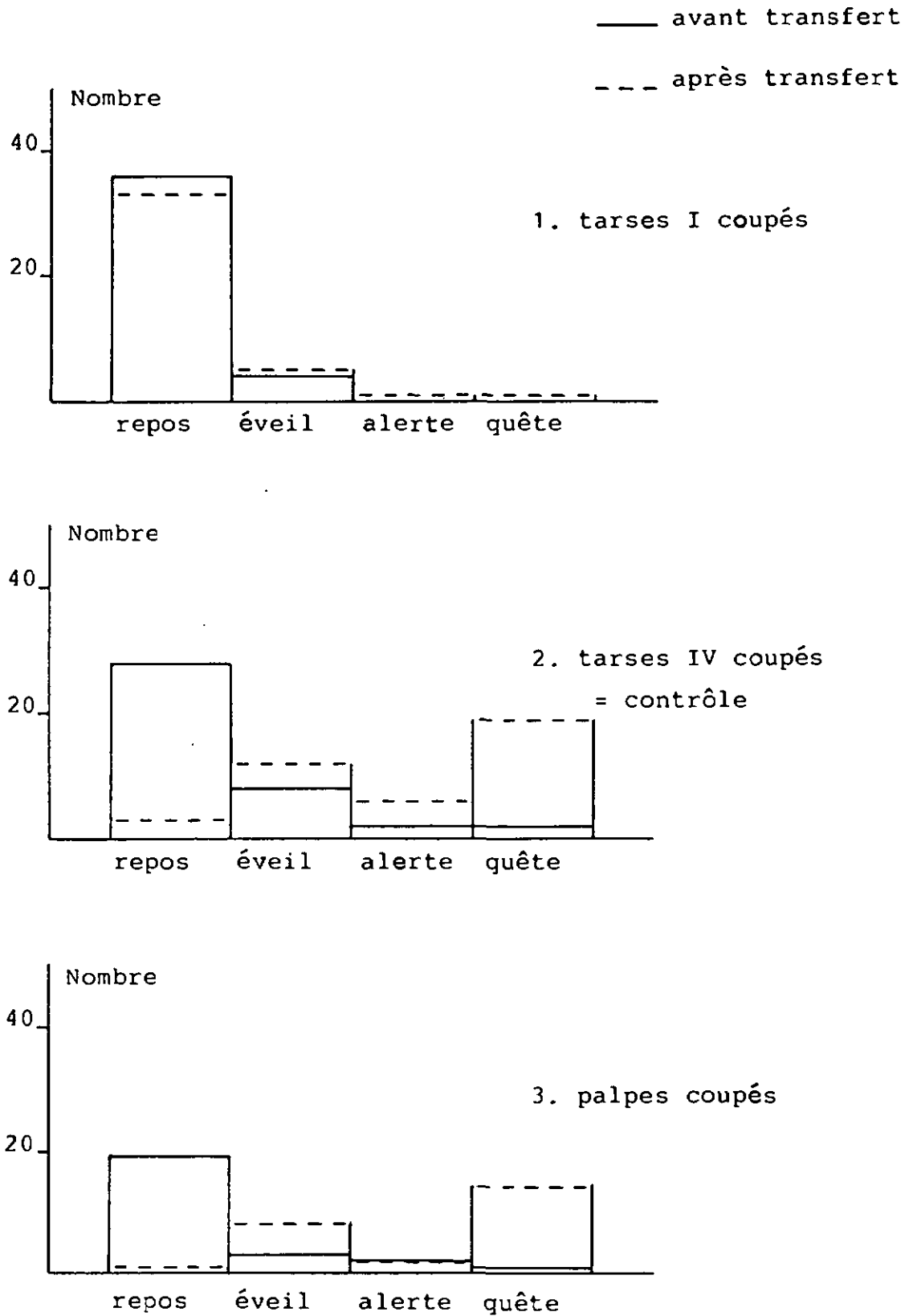


fig. 40 Recherche de l'organe porteur des sensilles  $\text{CO}_2$ -sensibles. Nombre de tiques (mâles *A. variegatum*) observées dans les différents niveaux d'excitation avant et après le transfert, après avoir subi les ablations suivantes : Tarsi I, tarsi IV, palpes.

No.exp	lot	taux d'activité			
		avant le transfert		après le transfert	
1	a	11		39	
	b	5	ns	16	0.01
2	a	12		25	
	b	9	ns	31	ns
3	a	1		4	
	b	0	ns	0	0.05
4	a	0		21	
	b	10	0.05	10	ns
	c	5	ns	22	ns
	a + b		ns		0.05
5	a	11		49	
	b	0	0.05	17	0.01
	c	0	0.05	49	ns
	a + b		ns		0.01
6	a	0		21	
	b	5	0.01	30	0.01

Tableau 32 Analyse des taux d'activité obtenus lors de la recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. La probabilité d'égalité a été calculée en comparant les valeurs obtenues pour les 2 lots d'une même expérience (ns = non significatif). Le type d'ablation effectué figure dans le tableau 8, page B15.

Type de sensille touchée	taux d'activité			
	avant le transfert		après le transfert	
Contrôles	8		35	
wp-sw/A, wp-dw/C	4	0.05	18	0.01
wp-sw/A, wp-dw/C, et wp-sw/B	1	0.01	13	0.01
wp-dw/A	8	ns	28	0.05
wp-dw/A, wp-dw/B	11	ns	49	0.01

Tableau 33 Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Groupement des résultats des expériences par type de sensilles coupées ou obstruées, et comparaison à un contrôle (tiques non-opérées). (ns = non significatif).

expérience	avant transfert				après transfert				total
	R	E	A	Q	R	E	A	Q	
contrôles	74	17	4	5	13	39	10	38	100
wp-sw/A, wp-dw/C	129	27	6	3	28	89	14	34	165
wp-sw/A, wp-dw/C, wp-sw/B	45	4	1	0	14	21	7	8	50
wp-dw/A	45	18	3	4	8	32	6	24	70
wp-dw/A, wp-dw/B	20	10	5	0	5	7	6	17	35

Tableau 34 Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Nombre de tiques observées dans les différents niveaux d'excitation avant et après stimulation par du CO<sub>2</sub> et pour les différents groupes de sensilles opérées.

total	RàE	$\frac{RàE}{tot}$	RàA	$\frac{RàA}{tot}$	RàQ	$\frac{RàQ}{tot}$	EàA	$\frac{EàA}{tot}$	EàQ	$\frac{EàQ}{tot}$	AàQ	$\frac{AàQ}{tot}$	No.exp
61	22	0.36	6	0.10	33	0.54	-	0.00	-	0.00	-	0.00	1
101	62	0.61	8	0.08	31	0.31	-	0.00	-	0.00	-	0.00	2
31	17	0.55	6	0.19	8	0.26	-	0.00	-	0.00	-	0.00	3
37	14	0.38	3	0.08	20	0.54	-	0.00	-	0.00	-	0.00	4
18	-	0.00	1	0.06	14	0.78	-	0.00	3	0.17	-	0.00	5

Tableau 35 Recherche des sensilles CO<sub>2</sub>-sensibles. Evaluation du nombre de passages d'un niveau d'excitation à un autre, lors d'une stimulation avec du CO<sub>2</sub>, pour les 5 types d'ablations suivantes : 1 - contrôles  
2 - wp-sw/A, wp-dw/C  
3 - wp-sw/A, wp-dw/C, wp-sw/B  
4 - wp-dw/A  
5 - wp-dw/A, wp-dw/B.

	absence de vent		présence de vent	
	mâles	femelles	mâles	femelles
taux de locomotion	10	4	6	2
taux d'attraction				
R1	0	0	0	2
R2	0	0	0	0
R3	0	0	0	0

Tableau 36 Comportement d'adultes *Amblyomma variegatum* (50 mâles et 50 femelles) dans un vent dépourvu d'odeur ou sans vent. Les taux de locomotion et d'attraction (définis à la page 22) sont donnés en %.

	[CO <sub>2</sub> ] 0.0 %		[CO <sub>2</sub> ] 2.0 %		[CO <sub>2</sub> ] 3.5 %		[CO <sub>2</sub> ] 5.0 %		[CO <sub>2</sub> ] 8.0 %	
	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
taux de locomotion	27	26	48	21	78	58	59	29	47	31
taux d'attraction										
R1	4	5	24	16	64	43	54	19	36	19
R2	2	2	21	13	54	40	48	16	13	13
R3	2	2	21	12	40	37	42	16	3	9

Tableau 37 Comportement d'adultes *Amblyomma variegatum* (50 mâles et 50 femelles) dans un vent contenant diverses concentrations de CO<sub>2</sub>. (Taux de locomotion et d'attraction en %).

## A : Fréquences croissantes, 35 tiques testées

observation	1	2	3	4	5	6	7
TA	15	* 25	* 24	* 30	* 32	* 29	* 35
$y = 2.71 x + 16.29, r = 0.89, p = 0.01$							

## B : Fréquences décroissantes, 36 tiques testées

observation	1	2	3	4	5	6	7
TA	13	16	15	* 29	* 31	* 41	* 43
$y = 5.57 x + 4.57, r = 0.97, p = 0.01$							

Tableau 38 Taux d'activité de mâles *A. variegatum*, mesuré au cours d'une stimulation avec des fréquences croissantes (A) ou décroissantes (B). Les 7 mesures correspondent à celles décrites dans le protocole expérimental (page 23, voir également le mode de stimulation fig.9). \* indique un taux d'activité significativement différent du taux d'activité initial ( $p = 0.05$ ).

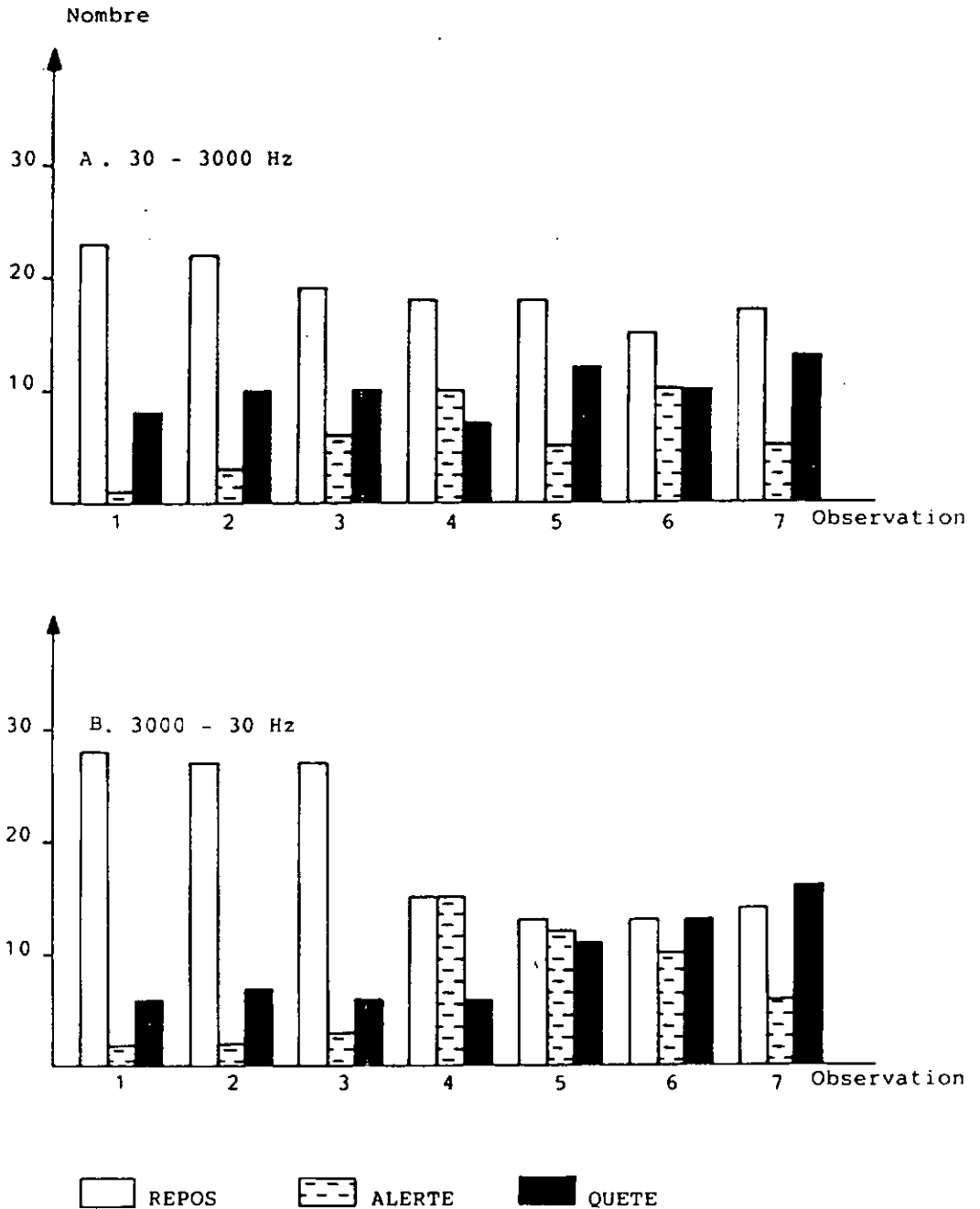


fig. 41 Nombre de tiques observées dans les différents niveaux d'excitation au cours de stimulations par des vibrations de fréquences 30, 300 et 3000 Hz (voir mode de stimulation fig. 9).

A. fréquences croissantes

B. fréquences décroissantes.

En B, on observe une augmentation graduelle du nombre de tiques en état de quête, à partir du moment où l'on stimule avec une fréquence de 300 Hz. Conjointement le nombre de tiques en état de repos diminue.

Taux d'activité pré-transfert					
Lot	Stimulations successives :				
	1	2	3	4	5
1	18.50	3.50	2.50	1.50	-
2	8.50	3.00	0.25	1.00	-
3	4.75	0.75	0.25	-	-
4	2.00	1.25	1.50	2.75	0.00

$$Y1 = -5.20x + 19.50, r = 0.83$$

$$Y2 = -2.53x + 9.50, r = 0.87$$

$$Y3 = -2.25x + 6.42, r = 0.91$$

$$Y4 = -0.25x + 2.25, r = 0.39$$

Tableau 39 Comportement de 4 lots de tiques (mâles *A. variegatum*) lors de 4 à 5 stimulations successives. Taux d'activité avant le transfert.

Taux d'activité post-transfert					
Lot	Stimulations successives :				
	1	2	3	4	5
1	21.88	10.50	3.00	1.38	-
2	8.50	3.88	2.13	2.13	-
3	13.13	10.38	0.75	-	-
4	5.00	4.63	9.75	4.63	0.63

$$Y1 = -6.90x + 26.44, r = 0.95$$

$$Y2 = -2.09x + 9.38, r = 0.89$$

$$Y3 = -6.19x + 20.46, r = 0.95$$

$$Y4 = -0.88x + 7.55, r = 0.42$$

Tableau 40 Comportement de 4 lots de tiques (mâles *A. variegatum*) lors de 4 à 5 stimulations successives. Taux d'activité après le transfert.

$\Delta$ TA					
Lot	Stimulations successives :				
	1	2	3	4	5
1	3.38	7.00	0.50	-0.13	-
2	0.00	0.88	1.88	1.13	-
3	8.38	9.63	0.50	-	-
4	3.00	3.38	8.25	1.88	0.63

$$Y1 = -1.70x + 6.94, r = 0.67$$

$$Y2 = 0.44x - 0.13, r = 0.73$$

$$Y3 = -3.94x + 14.04, r = 0.79$$

$$Y4 = -0.63x + 5.30, r = 0.35$$

Tableau 41 Comportement de 4 lots de tiques (mâles *A. variegatum*) lors de 4 à 5 stimulations successives. Différence de taux d'activité apparue au cours du transfert ( $\Delta$  TA).

FA					
Lot	Stimulations successives :				
	1	2	3	4	5
1	1.18	3.00	1.20	0.91	-
2	1.00	1.29	8.50	2.12	-
3	2.76	13.80	3.00	-	-
4	2.50	3.70	6.50	1.68	0.00

$$Y1 = -0.26x + 2.23, r = 0.35$$

$$Y2 = 1.06x + 0.59, r = 0.39$$

$$Y3 = 0.12x + 6.28, r = 0.00$$

$$Y4 = -0.70x + 4.98, r = 0.46$$

Tableau 42 Comportement de 4 lots de tiques (mâles *A. variegatum*) lors de 4 à 5 stimulations successives. Valeur du facteur d'activation, FA.

Type d'expérience	$\Delta$ TA moyen	Déviati on standard	Nb. d'exp	Nb. tiques /exp.
Température				
- contrôles	4	+ 6	4	100
- tests	4	+ 4	16	100
CO <sub>2</sub> , mâles				
- contrôles	8	+ 2	4	100
- groupe 1	36	+ 10	10	100
- groupe 2	20	+ 10	9	100
- groupe 3	6	+ 2	6	100
CO <sub>2</sub> , femelles				
- contrôles	6	+ 1	2	100
- tests	6	+ 4	10	100
Synergisme CO <sub>2</sub> + $\Delta$ T				
- contrôle 1 ( $\Delta T = 0$ )	17	+ 1	1	90
- contrôle 2 ( $\Delta [CO_2] = 0$ )	9	+ 1	1	85
- groupe 1	31	+ 10	4	91
- groupe 2	9	+ 2	5	87

Tableau 43 Synthèse des résultats des tests effectués dans la double chambre d'expérimentation. Les expériences comparables sont groupées et la différence de taux d'activité mesurée au cours du transfert est indiquée pour chaque groupe, assortie de sa déviation standard. Pour les tests portant sur le CO<sub>2</sub> (mâles *A. variegatum*) et ceux portant sur le synergisme, les groupes indiqués sont ceux qui ont été définis dans les résultats (respectivement pages 46 et 51), en fonction de la [CO<sub>2</sub>] initiale.

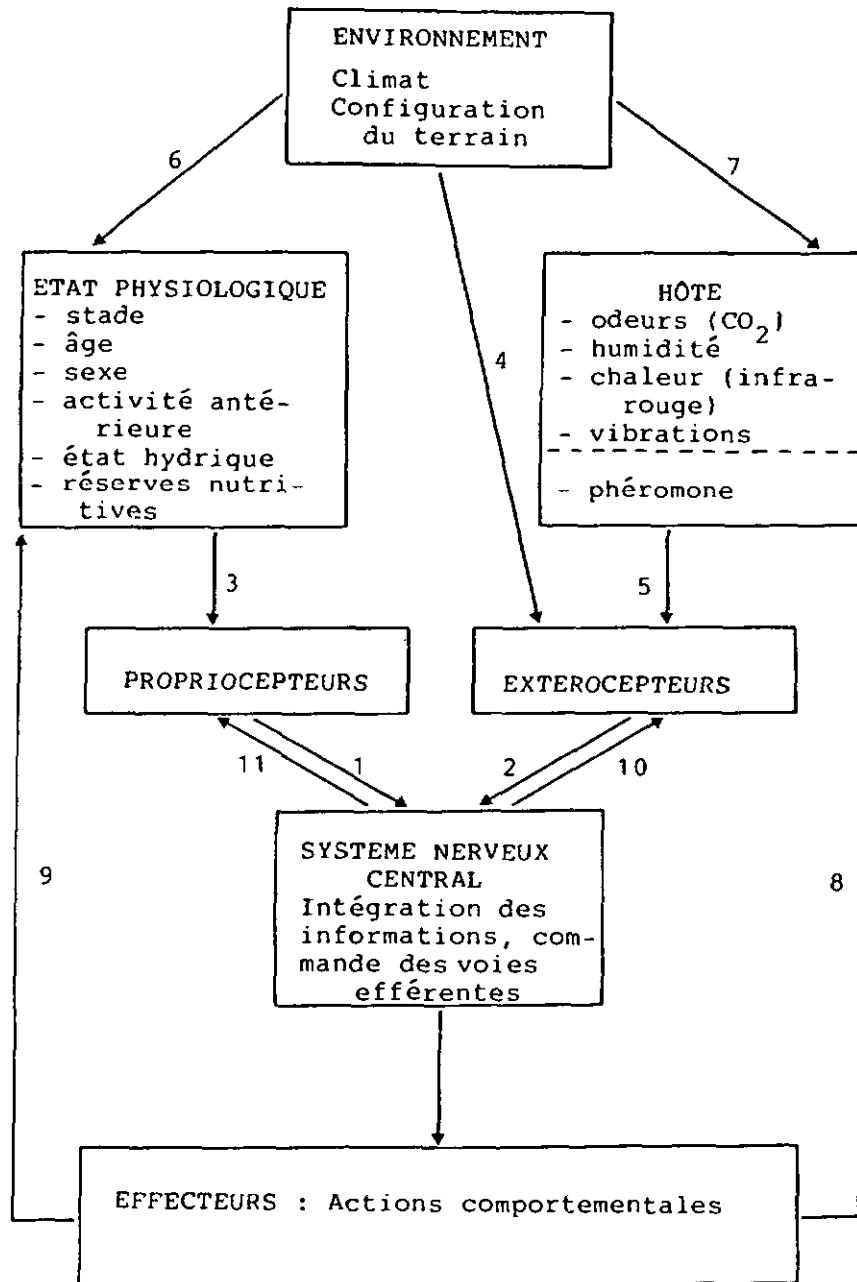


fig. 42 Représentation schématique des différents facteurs intégrés lors d'une action comportementale.

1. Transmission d'une information par les propriocepteurs.
2. Transmission d'une information par les extérocepteurs.
3. Indications d'ordre physiologiques sur les propriocepteurs.
4. Informations concernant le climat.
5. Stimulus émanant de l'hôte.
6. Influence du climat sur l'état physiologique de la tique.
7. Influence du climat sur l'état physiologique de l'hôte.
8. Voie efférente : Comportement (nutrition, reproduction).
9. Comportement en relation avec le contrôle de l'état physiologique.
10. Action du système nerveux sur les extérocepteurs.
11. Action du système nerveux sur les propriocepteurs.

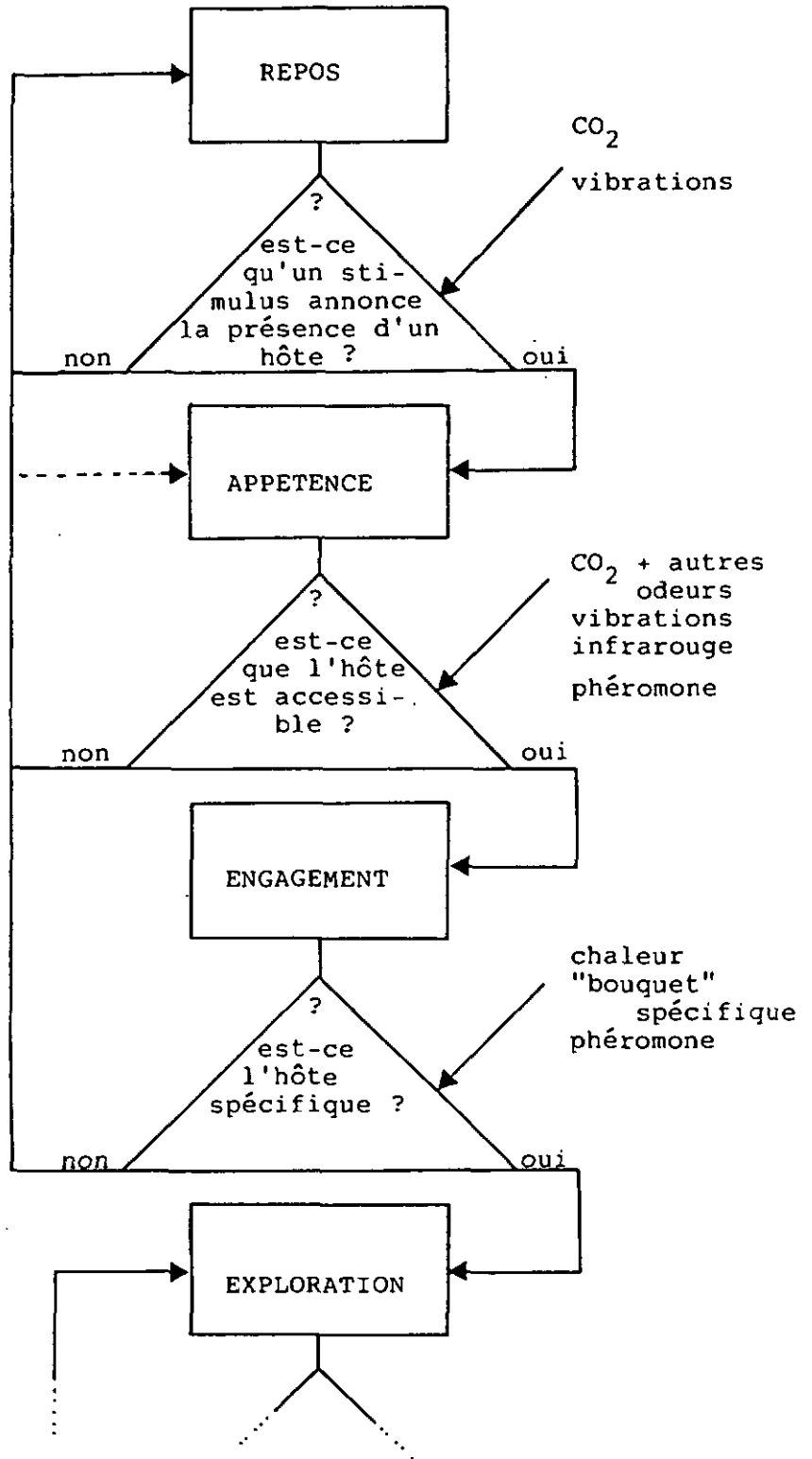


fig. 43 Représentation schématique des phases initiales de la recherche de l'hôte chez *Amblyomma variegatum*. Les événements liés à l'exploration et aux phases suivantes n'ont pas été représentés.

Liste et signification des abréviations qui apparaissent dans les figures et dans les tableaux.

No.exp :	Numéro de l'expérience.
IR :	Différence de température provoquée par un rayonnement infrarouge.
CC :	Différence de température obtenue par courants de convections.
T (°C) :	Température en degrés Celsius.
$\Delta T$ (°C) :	Différence de température entre la chambre de retour au calme et la chambre test.
HR :	Humidité relative, exprimée en %.
[CO <sub>2</sub> ] :	Concentration de CO <sub>2</sub> , exprimée en % du volume.
$\Delta [CO_2]$ :	Différence de concentration de CO <sub>2</sub> entre la chambre de retour au calme et la chambre test.
Index [CO <sub>2</sub> ] :	Index tenant compte à la fois du saut de concentration et de la concentration initiale en CO <sub>2</sub> : Index = $\Delta [CO_2] / [CO_2]$ initiale.
pré-transfert :	Avant le transfert d'une chambre à l'autre.
post-transfert :	Après le transfert d'une chambre à l'autre.
TA :	Taux d'activité, exprimé en % du maximum possible.
$\Delta TA$ :	Différence de taux d'activité, défini par la relation : TA post-transfert - TA pré-transfert.
FA :	Facteur d'activation, défini par la relation : $\Delta TA / TA$ pré-transfert.
R, E, A, Q :	Niveaux d'excitation, respectivement repos, éveil, alerte, quête.
RàE :	Passage du repos à l'éveil.
RàA :	Passage du repos à l'alerte, etc...
wp-sw/A :	Sensilles "wall pores, single walled", type A. Localisation : D I 1 et D II 1.

- wp-sw/B : Sensilles "wall pores, single walled", type B. Localisation : Capsule de l'organe de Haller.
- wp-dw/A : Sensilles "wall pores, double walled", type A. Localisation : D IV 1-4.
- wp-dw/B : Sensilles "wall pores, double walled", type B. Localisation : D III 2, V III 4,1, LA II 1.
- wp-dw/C : Sensilles "wall pores, double walled", type C. Localisation : D II 5,6.
- M et F : Mâles et femelles respectivement.
- R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub>, et R<sub>3</sub> : Rayons successivement traversés par les tiques lors de leur orientation vers une source de stimulation.