

Zeitschrift: Acta Tropica
Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band: 33 (1976)
Heft: 3

Artikel: Contribution à la connaissance de la répartition et de l'écologie "d'Ixodes trianguliceps" (Birula, 1895) (Acarina, Ixodoidea) en France, et plus particulièrement dans le Sud-Est
Autor: Gilot, B. / Beaucournu, J.C. / Pautou, G.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-312235>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 29.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Contribution à la connaissance de la répartition et de l'écologie d'*Ixodes trianguliceps* (Birula, 1895) (Acarina, Ixodoidea) en France, et plus particulièrement dans le Sud-Est

B. GILOT¹, J. C. BEAUCOURNU, G. PAUTOU², A. FAYARD³ et
E. MONCADA

Abstract

Ixodes trianguliceps, parasite of insectivores and rodent mammals seems to be distributed throughout France, except in the mediterranean low altitude areas. This tick which does not manifest any parasitic specificity, has meanwhile preferred hosts (*Clethrionomys glareolus*, especially).

At low altitudes, it likes forests, hedge-rows and heaths and at higher altitudes (Subalpine and Alpine), opened area may be densely inhabited. The authors study the numerous concerned vegetal associations and precise the tick's phenology, particularly in the Bas-Dauphiné. They also discuss the many hypothesis concerning the still unknown ecology of *I. trianguliceps* free instars.

Introduction

I. trianguliceps, dont l'individualisation est ancienne (BIRULA, 1895) et dont l'existence en France n'a été signalée que récemment (MOREL, 1965a; LAMONTELLERIE, 1965), parasite de façon quasi exclusive les micromammifères (Rongeurs et Insectivores). Sa morphologie, et plus particulièrement celle de ses stades pré-imaginaux, a fait l'objet de plusieurs travaux (FILIPPOVA, 1958; MOREL & PEREZ, 1972). Espèce à très large distribution, elle est notamment connue de presque tous les pays d'Europe à l'exception de certains pays méridionaux (la Grèce, par exemple), ou ceux dans lesquels on ne l'a pas recherchée. Nous l'avons récemment signalée pour la première fois d'Espagne (GILOT et al. 1976). Elle est très répandue en U.R.S.S., où elle s'étend assez loin en Asie (jusqu'au lac Baïkal, Monts Khamar-Daban, 106 ° de longitude Est, selon KORENBERG & LEBEDEVVA, 1969). Les localisations les plus septentrionales pour l'espèce sont

¹ Attaché de Recherches à l'I.N.S.E.R.M. Laboratoire de Parasitologie (U.E.R., Santé dans la collectivité, Faculté de Médecine de Rennes 35).

² Laboratoire de Biologie végétale (Université scientifique et médicale de Grenoble, 38, section Ecologie appliquée)

³ Laboratoire de Biologie animale et d'Ecologie (43 Boulevard du 11 Novembre 1918, Villeurbanne 69121).

celles qui sont rapportées par KORENBERG & LEBEDEVA, 1969, pour l'U.R.S.S. (latitude 65°20', selon DUNAYEVA et al., 1961) et par NILSSON, pour la Scandinavie (68°48', NILSSON, 1974). Au sud, elle est trouvée jusqu'à la latitude de 40°25' (Sierra de Gredos, GILOT, non publié; bord de la Caspienne, in KORENBERG, op. cit.). La localisation la plus occidentale que nous connaissions est celle de Riberas (Oviedo, en Espagne: environ 6° Ouest de Greenwich, GILOT (et al.), op. cit.).

C'est en U.R.S.S. (très nombreuses publications), en Grande-Bretagne (COTTON & WATTS, 1967; RANDOLPH, 1975a, b, notamment), et dans la péninsule scandinave (NILSSON, op. cit.) que cette espèce a fait l'objet des travaux les plus approfondis, mais de nombreux problèmes restent à résoudre, en ce qui concerne son écologie. En France, c'est MOREL (op. cit.) qui a synthétisé les premières données sur cette espèce, donné une première liste d'hôtes, et indiqué un certain nombre de localités de récoltes, toutes situées au-dessus de 1000 m. L'un de nous, à la même époque, signalait que cette espèce était très largement répandue à basse altitude (BEAUCOURNU & ROBERT, 1965). Nous-même avons entrepris l'étude de cette tique, en 1968, dans une perspective plus nettement écologique.

Notre travail repose sur trois démarches:

- examen systématique de plus de 2000 micromammifères, capturés dans plus de 120 biotopes du Sud-Est de la France (usage du piège Longworth pour capturer le micromammifère vivant et étudier la faune parasitaire *in situ*);
- collecte par l'un de nous (J. C. Beaucournu) depuis une date plus ancienne (1957) et sur un plus grand nombre de micromammifères (plus de 6000), de nombreux lots de cette espèce dans diverses localités dispersées dans toute la France, et notamment en montagne (collectes systématiques des adultes, non systématiques pour les immatures);
- enfin, examen périodique d'une population de rongeurs et d'insectivores, tout au long d'une année, dans une station du Bas-Dauphiné.

Au total, c'est 1333 tiques (925 l, 296 n, 87 ♀, 25 ♂) que nous avons examinées.

Les deux premières démarches nous permettent de préciser la répartition et l'écologie de cette espèce en France, et plus particulièrement dans le Sud-Est. La dernière nous permet une première approche du cycle de l'espèce à basse altitude.

I. Les hôtes et les relations hôte-parasite

a) Inventaire des hôtes

Le tableau 1 donne la liste des hôtes sur lesquels nous avons collecté *I. trianguliceps* en France, et les stades concernés. *I. trianguliceps* parasite la presque totalité des micromammifères recensés en France. Cependant, certaines espèces n'ont pas pu être examinées jusqu'à présent (*Micromys minutus*); dans d'autres cas, le nombre d'individus étudiés n'est pas assez grand (c'est le cas, notamment, de *Crocidura leucodon*, *Muscardinus avellanarius*, *Crocidura suaveolens*). D'autres

Tableau 1. Liste des hôtes d'*I. trianguliceps* en France

	Larve	Nymphe	Femelle	Mâle
INSECTIVORES				
TALPIDAE				
<i>Talpa europaea</i>	+			
SORICIDAE				
<i>Sorex araneus</i>	+	+		
<i>Sorex minutus</i>	+	+		
<i>Sorex alpinus</i>		+		
<i>Crocidura russula</i>	+			
<i>Neomys fodiens</i> *	+	+		
<i>Neomys anomalus</i> *	+	+		
RONGEURS				
GLIRIDAE				
<i>Eliomys quercinus</i>	+	+		
CRICETIDAE				
<i>Clethrionomys glareolus</i>	+	+	+	+
<i>Arvicola sapidus</i>	+	+	+	
<i>Arvicola terrestris</i>		+		
<i>Pitymys subterraneus</i>			+	
<i>Pitymys multiplex</i>	+	+	+	+
<i>Pitymys duodecimcostatus</i>		+	+	
<i>Pitymys pyrenaicus</i>	+	+	+	
<i>Microtus arvalis</i>	+	+	+	
<i>Microtus agrestis</i>	+	+	+	+
<i>Microtus nivalis</i>	+	+	+	+
MURIDAE				
<i>Apodemus sylvaticus</i>	+	+	+	+
<i>Apodemus flavicollis</i>	+	+	+	
<i>Mus musculus domesticus</i>	+			
LAGOMORPHES				
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	+			

+ (?) La distinction entre les deux espèces: *Pitymys multiplex* et *P. duodecimcostatus* n'a pas toujours été possible.

* Hôtes signalés par d'autres auteurs (MOREL, 1965b).

espèces n'ont pas montré de parasitisme par cette espèce, quoique examinées en plus grand nombre (par exemple *Rattus norvegicus*).

Le tableau 2 résume ces constatations: nous ne ferons état ici que des exemplaires examinés à l'intérieur de l'aire de répartition de l'espèce, à l'exclusion de la région méditerranéenne.

Tableau 2. Espèces non parasitées par *I. trianguliceps*

Insectivores		Rongeurs		Carnivores	
<i>Erinaceus europaeus</i>	77	<i>Sciurus vulgaris</i>	35	<i>Mustela nivalis</i>	61
<i>Galemys pyrenaicus</i>	9	<i>Marmota marmota</i>	3	<i>Mustela herminea</i>	13
<i>Talpa caeca</i>	24	<i>Glis glis</i>	30		
<i>Crocidura leucodon</i>	3	<i>Muscardinus</i>			
<i>Crocidura suaveolens</i>	2	<i>avellanarius</i>	3		
		<i>Rattus rattus</i>	10		
		<i>Rattus norvegicus</i>	36		
		<i>Ondatra zibethicus</i>	26		

(Les chiffres indiquent le nombre d'exemplaires examinés)

Remarquons que la plupart de ces espèces, à l'exception de *Talpa caeca*, *Glis glis* et *Muscardinus avellanarius*, sont citées comme hôtes d'*I. trianguliceps* par divers auteurs (THOMPSON, 1967; KORENBERG & LEBEDEVA, 1969). *Micromys minutus* est également parasité, en Angleterre, par *I. trianguliceps* d'après le premier de ces auteurs).

A notre connaissance, le léroto n'avait jamais été signalé comme hôte pour cette espèce. Sur un total de 80 léroto capturés dans les Alpes et les Pyrénées, nous en comptons treize de parasités, mais uniquement par des stades immatures. Le parasitisme est cependant peu intense. Dans la plupart des cas, il s'agit d'une seule larve, parfois d'une nymphe. Exceptionnellement, nous avons trouvé un nombre de larves plus élevé (six sur un de nos exemplaires). Dans un biotope déterminé, la proportion de léroto parasités est assez variable: dans deux stations, le nombre d'animaux parasités était assez important: à Venanson (Alpes Maritimes), sur six léroto examinés, trois sont parasités; dans le Pelvoux (Hautes Alpes), huit léroto, capturés dans des biotopes échelonnés de 1400 m à 1800 m, sont parasités, sur les trente cinq que nous avons pu examiner.

En ce qui concerne les Gliridae, le contraste nous semble frappant entre le loir et le léroto. Cette première espèce n'est pas parasitée, la deuxième l'est. Nous pensons qu'il faut chercher l'explication de cette différence dans l'éthologie de ces deux animaux. Le premier est de comportement typiquement arboricole, alors que le deuxième colonise

parfois les creux de rochers ou les crevasses des murs (LE LOUARN & SPITZ, 1974, notent l'importance des affleurements rocheux dont les biotopes à lérot des Hautes-Alpes). Nous avons pu trouver des biotopes fréquentés également par le lérot et le campagnol des neiges, et vérifier que ces deux espèces étaient parasitées.

S'il est vrai, d'autre part, que tous les hôtes que nous venons d'énumérer dans le tableau 1 peuvent être parasité par *I. trianguliceps*, on peut se demander si certaines espèces ne sont pas plus souvent parasitées que d'autres, autrement dit s'il n'existe pas des différences entre les différents hôtes dans la fréquence du parasitisme. Il serait intéressant en effet de savoir si les différents stades du parasite ne présentent pas de tropisme particulier pour telle ou telle espèce-hôte.

b) Les différents hôtes sont-ils également parasités?

Nous nous référerons à deux échantillons: d'un part, la totalité des animaux capturés durant notre enquête dans les Alpes du Nord; d'autre part, les animaux capturés dans un biotope déterminé pendant un laps de temps assez court (station de Saint Nizier, Isère).

1) Nous avons examiné 1400 micromammifères, dans les Alpes du Nord, appartenant à 15 espèces. Nous ne retiendrons ici que les deux espèces capturées en assez grand nombre, pour avoir une validité statistique: *A. sylvaticus* et *C. glareolus*. Le tableau 3 indique pour chaque espèce le nombre de bêtes capturées et le nombre de parasitées.

Tableau 3. Fréquence comparée du parasitisme chez *Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus*

	Capturés	Parasités	%
<i>Apodemus sylvaticus</i>	626	199	31
<i>Clethrionomys glareolus</i>	236	105	44

Il existe une différence significative entre le nombre de *Clethrionomys glareolus* parasités et le nombre d'*Apodemus sylvaticus* parasités ($X^2 = 94,88$, significatif à 5% pour d.d.l. = 1). On peut donc avancer que *Clethrionomys glareolus* est plus fréquemment parasité que *Apodemus sylvaticus*.

2) Etude des résultats de la station de Saint-Nizier (Isère, 1000 mètres): il s'agit de 173 micromammifères capturés pendant le mois d'octobre 1969 dans quatre biotopes boisés (Pessière, Sapinière) (Tableau 4).

Il existe une différence significative dans le parasitisme entre *C. glareolus*, *A. sylvaticus* et *M. agrestis* ($X^2 = 9,47$, significatif à 5%, pour d.d.l. = 2). *C. glareolus* est plus fréquemment parasité que *A. sylvaticus* ou *M. agrestis* dans les conditions de ce biotope de l'étage montagnard.

Tableau 4. Fréquence comparée du parasitisme chez cinq espèces de micromammifères à Saint-Nizier (38)

	Capturés	Parasités	%
<i>Apodemus sylvaticus</i>	64	25	39
<i>Clethrionomys glareolus</i>	74	45	60
<i>Microtus agrestis</i>	25	8	32
<i>Sorex araneus</i>	9	0	0
<i>Eliomys quercinus</i>	1	0	0
Total	173		

c) Fréquence du parasitisme aux différents stades

Nous étudierons cette donnée en nous référant à nouveau à la totalité des animaux capturés dans les Alpes du Nord, en calculant pour chaque espèce le rapport du nombre d'individus parasités à un stade déterminé et du nombre d'individus capturés. Nous distinguerons les animaux capturés au-dessous de 800 m et ceux capturés dans les étages montagnard et subalpin (Tableaux 5 et 6).

Tableau 5. Fréquence comparée du parasitisme selon le stade (Animaux captures dans l'étage montagnard et subalpin)

	Capturés	Parasités par:					
		Larves	%	Nym- phes	%	Femel- les	%
<i>Crociodura russula</i>	38	0		0		0	
<i>Sorex araneus</i>	37	2		0		0	
<i>Apodemus sylvaticus</i>	466	112	24	33	7	12	2
<i>Apodemus flavicollis</i>	20	4	20	0		0	
<i>Clethrionomys glareolus</i>	168	39	23	16	9	8	4
<i>Microtus agrestis</i>	17	3	17	0		0	
<i>Microtus arvalis</i>	93	4		2		1	
<i>Microtus sp.</i>	26	0					
Total	865						

Tableau 6. Fréquence comparée du parasitisme selon le stade (Animaux capturés dans l'étage collinéen)

	Capturés	Parasités par:				Femelles	Mâles
		Larves	%	Nymphes	%		
<i>Crocidura russula</i>	2	0		0		0	0
<i>Sorex araneus</i>	25	0		1		0	0
<i>Apodemus sylvaticus</i>	180	56	31	7	4	0	0
<i>Apodemus flavicollis</i>	5	0		1		0	0
<i>Clethrionomys glareolus</i>	143	57	39	15	10	0	1
<i>Microtus agrestis</i>	44	11	25	2	4	2	4
<i>Microtus arvalis</i>	0	0		0		0	0
<i>Microtus nivalis</i>	44	7		3		0	0
<i>Microtus</i> sp.	14	3		1		0	0
<i>Mus musculus</i>	2	0		0		0	0
<i>Eliomys quercinus</i>	8	1		0		0	0
<i>Glis glis</i>	4	0		0		0	0
<i>Mustela nivalis</i>	1	0		0		0	0
<i>Mustela herminea</i>	4	0		0		0	0
<i>Neomys fodiens</i>	4	0		0		0	0
<i>Pitymys</i> sp.	2	0		0		0	0
Total	482						

A. sylvaticus et *C. glareolus* sont les deux espèces sur lesquelles nous avons le plus d'informations. En plaine, il n'y a pas de différence significative de parasitisme entre *A. sylvaticus* et *C. glareolus* (que ce soit pour le parasitisme larvaire ou le parasitisme nymphal); par contre, en montagne, *C. glareolus* est nettement plus parasité que *A. sylvaticus* dès le stade larvaire. Cette différence s'accroît encore au stade nymphal.

S'il n'est pas interdit de penser que cette différence entre le parasitisme de plaine et de montagne chez *C. glareolus* est due à des raisons écologiques, il convient d'évoquer ici l'opinion de certains mammalogistes qui avancent l'hypothèse de l'existence de deux espèces de *C. glareolus* (*sensu lato*) en Europe occidentale, l'une de plaine (*C. glareolus*) et l'autre de montagne (*C. nageri*): si cette hypothèse était exacte, la différence constatée ici dans le comportement du parasite vis à vis de ce Microtidae en plaine et en montagne pourrait être imputable à l'existence de deux hôtes différents, à «réceptivité» différente.

En ce qui concerne les adultes, le nombre d'animaux parasités dans ces échantillons est trop faible pour que nous puissions tirer des conclusions chiffrées. Pour avoir une idée de la fréquence de ce para-

sitisme par les femelles, nous étudierons les captures effectuées dans toute la France (Tableau 7).

Tableau 7. Bilan de capture des femelles, dans toute la France

Espèces	Nombre d'animaux parasités	Nombre total de tiques femelles
<i>Clethrionomys glareolus</i>	14	32
<i>Arvicola sapidus</i>	1	1
<i>Pitymys</i> sp. (<i>multiplex</i> ou <i>duodecimostatus</i>)	2	4
<i>Pitymys subterraneus</i>	1	1
<i>Pitymys pyrenaicus</i>	1	1
<i>Microtus arvalis</i>	1	1
<i>Microtus agrestis</i>	3	6
<i>Microtus nivalis</i>	4	8
<i>Apodemus sylvaticus</i>	29	39
<i>Apodemus flavicollis</i>	1	1
«Rongeur»	1	3
Total	58	97

N.B. Il faut noter que deux nids de microtidés recelaient chacun une femelle de cette espèce.

Compte tenu du fait que le nombre de *C. glareolus* pris dans nos pièges reste toujours très inférieur à celui des *Apodemus*, nous pouvons penser que *C. glareolus* représente pour les femelles un meilleur hôte qu'*A. sylvaticus*. D'autre part, nous n'avons pas trouvé d'adultes sur les Soricidae: vu le nombre examiné (320) en dehors de la région méditerranéenne, ce fait nous paraît remarquable.

Cependant un tel parasitisme n'est pas impossible: WHEELER (1906) (in MOREL, 1965b) note l'infestation de *Sorex minutus*; d'autre part, SHLUGER (1961) note ce parasitisme pour *Sorex araneus*, mais précise qu'à son avis, cette éventualité est rare. LACHMAJER (1962) constate également la possibilité d'infestation pour *Sorex araneus*.

Trois explications sont possibles:

- le parasite, à ce stade, ne présenterait que peu d'affinités pour un tel groupe d'hôtes;
- les Soricidae peuvent être capables de se débarrasser de leurs parasites adultes;

– le biotope du parasite à ce stade et les biotopes des Soricidae ne coïncideraient pas.

d) *Raisons du parasitisme élevé de Clethrionomys glareolus*

La prééminence de *C. glareolus* par rapport aux autres hôtes est également susceptible de plusieurs explications:

– Le parasite peut avoir pour *C. glareolus* une affinité particulière, mais cela est difficile à prouver en dehors d'une expérimentation précise.

– Selon certains auteurs, *C. glareolus* se caractériserait par une incapacité à se débarrasser de ses parasites quels qu'ils soient.

– L'écologie et l'éthologie de *C. glareolus* le mettent davantage en contact avec l'habitant d'*I. trianguliceps* que d'autres animaux. La haute infestation de *C. glareolus* a d'ailleurs été notée par différents auteurs (LACHMAJER, 1962; LUTTA, 1956; LYKOV, 1975); d'autres animaux, selon les localités, peuvent être également très intensément parasités (*Apodemus flavicollis*, *Sorex minutus*...): remarquons qu'il s'agit toujours d'animaux qui ont la particularité d'habiter des milieux couverts (forêts, haies, milieux à strate herbacée haute et dense...). L'éthologie de *C. glareolus* est également très différente de celle d'*Apodemus*. *C. glareolus* est un animal trotteur, circulant notamment au niveau de la litière, alors qu'*Apodemus* est un animal sauteur, circulant plus facilement à découvert.

Rappelons enfin que *C. glareolus* est très intensément parasité par un grand nombre de parasites (*Microsporum persicolor*, BADILLET et al., 1972; MARIAT et al., 1975) et que ses biotopes d'élection peuvent jouer un rôle important dans ce multiparasitisme («bois où le sol reste jonché d'amas de branchage et où les animaux peuvent circuler sous la litière de feuilles et de débris végétaux», SAINT-GIRONS, 1973).

La haute infestation de *C. glareolus* nous paraît d'autant plus remarquable que son domaine vital est moins étendu que celui d'*A. sylvaticus*, par exemple (cf SAINT-GIRONS, p. 318, p. 371; FAYARD, 1974, p. 38).

e) *Le problème des mâles*

Le Tableau 8 résume nos observations.

Nous avons observé des mâles dans trois types de conditions:

Tableau 8. Bilan de capture des mâles, dans toute la France

	Litière du piège	Nid	Sur l'animal libre sur la in copula fourrure	
<i>Clethrionomys glareolus</i>	2		1	
<i>Pitymys multiplex</i>			1	
<i>Microtus arvalis</i>		1		
<i>Microtus agrestis</i>			2	3
<i>Microtus nivalis</i>			1	
<i>Microtus</i> sp.		5		
<i>Apodemus sylvaticus</i>	1		1	1
«Rongeurs»		2	2	1
Total	3	8	8	5

1) Certains mâles ont été trouvés dans les nids de micromammifères, récemment abandonnés par les animaux.

2) Un petit nombre de mâles a été recueilli dans la litière d'herbe fraîche dont on a garni les pièges et qui a pour but de garder vivant le micromammifère et d'empêcher la fuite des parasites. La signification du fait n'est pas claire. Trois hypothèses peuvent être envisagées:

– le mâle a pu être introduit lors de la pose du piège, en même temps que la litière;

– le micromammifère a pu l'introduire en pénétrant dans le piège, en le transportant sur sa fourrure, puis le mâle aurait gagné la litière;

– le mâle se serait introduit activement dans le piège par un interstice de celui-ci, peut-être attiré par le micromammifère capturé.

C'est la deuxième hypothèse qui nous paraît la plus vraisemblable; mais la troisième hypothèse ne peut être rejetée. Le mâle a pu être en effet attiré par l'odeur de l'hôte ou celle de la litière (certains mâles ont pu être trouvés dans des pièges vides qui avaient déjà servi).

3) Un certain nombre a été trouvé sur la fourrure d'animaux appartenant à des espèces diverses. Cela recoupe la constatation d'auteurs divers (LACHMAJER, 1962) qui ont remarqué la présence de mâles libres sur la fourrure du micromammifère. Parfois, les mâles sont trouvés «in copula»; dans tous les cas que nous avons pu constater, la femelle était déjà à un degré important de réplétion; deux fois sur quatre, le nombre de mâles était égal à celui des femelles (un mâle pour une femelle); deux fois, le nombre de mâles était inégal, soit inférieur à celui des femelles (sur *A. sylvaticus*, 1 mâle «in copula», deux femelles fixée isolément), soit supérieur (sur *M. agrestis*, trois «copula», une femelle fixée et deux mâles libres, la totalité des tiques fixées ou

non fixées étant rassemblée dans un territoire restreint à la base de l'oreille).

A la lumière des travaux d'autres auteurs (COTTON & WATTS, 1967, RANDOLPH, 1975 b) et, de nos propres observations, nous pensions bien avoir observé une copulation sur l'hôte. Mais à la lecture du travail récent de NILSSON (Oikos, 1975, 26 (3), 295–298), nous avons réexaminé notre matériel (dans les 3 cas où les mâles ne s'étaient pas détachés des femelles), et nous pouvons confirmer les belles observations de l'auteur suédois: il ne s'agit pas réellement d'une copulation, mais du parasitisme de la femelle par le mâle, qui la pénètre de ses pièces buccales dans une zone située près de l'orifice génital. Toutefois l'éventualité d'une copulation sur l'hôte ne peut être éliminée, celle-ci étant difficile à appréhender, étant donné sa brièveté (2 heures selon ARTHUR).

f) Localisations sur l'hôte des différents stades

1) Les femelles

Les localisations que nous avons notées pour *A. sylvaticus* sont les suivantes: museau, front, joue, cou, oreilles, notamment à leurs bases, omoplates, ligne-médio-dorsale, ligne para-vertébrale. Nous n'avons guère trouvé de tiques fixées sur la moitié postérieure du corps. D'autre part, la face ventrale de l'animal paraît respectée, et il n'y a que très peu de tiques qui se fixent en dessous d'une ligne qui va de la racine du membre antérieur jusqu'à la bouche. Il arrive que certaines femelles se fixent à un niveau de blessures qui ont lésé l'épiderme. Les femelles présentent parfois un mode de fixation particulier, en rosette de trois.

Chez les divers *Microtus*, les localisations sont analogues.

2) Les larves

Contrairement à ce qu'on constate pour les larves d'autres espèces de tiques, notamment chez les *Ixodes* (*I. ricinus*, *acuminatus*, *ventrallo* notamment), la localisation quasi exclusive des larves d'*I. trianguliceps* chez le Microtidae et le Muridae se fait sur les deux faces de l'oreille, quelle que soit l'espèce animale hôte. Ainsi, sur 326 larves dont nous avons noté la localisation, une seule est fixée sur la mâchoire inférieure. Toutes les autres sont fixées sur les oreilles. L'oreille est parasitée soit sur sa face postérieure, soit sur sa face antérieure, soit sur son bord (parfois sur une encoche de ce bord due à une blessure). Nous avons cherché chez *C. glareolus* et *A. sylvaticus* s'il existe une fixation préférentielle sur une face ou l'autre, pour 310 tiques, dont nous avons noté la localisation (Tableau 9).

Il existe une différence significative entre *A. sylvaticus* et *C. glareolus* quant au nombre de larves paraissant la face postérieure et la face antérieure de l'oreille ($X^2 = 18,75$, significatif à 5%, d.d.l. = 1). De la simple lecture du tableau 9, on est autorisé à conclure que *A. sylvaticus* présente une différence face postérieure-face antérieure plus marquée que *C. glareolus*.

Tableau 9. Comparaison de l'intensité du parasitisme larvaire entre les deux faces de l'oreille chez *A. sylvaticus* et *C. glareolus*

	<i>C. glareolus</i>	<i>A. sylvaticus</i>
	Nombre de larves	
Face postérieure (externe)	25	203
Face antérieure (interne)	26	56
Total	51	259

Chez les Soricidae nous avons pu constater un lieu de fixation particulier (museau).

3) Les nymphes

La localisation principale est également représentée par les oreilles. Cependant on peut trouver des nymphes sur les flancs de l'animal. Ainsi, sur 46 nymphes dont nous avons noté la localisation, 42 étaient fixées sur les oreilles, et 4 sur les flancs. La localisation auriculaire paraît donc moins exclusive chez la nymphe que chez la larve. Dans deux cas, nous avons trouvé une nymphe fixée entre deux femelles, ou trois, disposées en rosette, comme si sa fixation en avait été facilitée.

g) Intensité du parasitisme

Comme le souligne RANDOLPH (1975), l'intensité du parasitisme (nombre de tiques par animal à chaque stade) est assez faible.

1) Intensité du parasitisme larvaire

Le nombre de larves que présente un animal est souvent réduit à l'unité; ce n'est qu'exceptionnellement que ce nombre peut être important (exemples: *A. sylvaticus*, Apprieu, 38, 6 août 1971, 55 larves;

A. sylvaticus, Izeaux, 38, 26 juillet 1972, 27 larves, *Sorex araneus*¹, Ristolas, 05, 2 août 1972, 43 larves, 12 nymphes).

2) Intensité du parasitisme nymphal

Le nombre de nymphes présent sur les animaux est en général compris entre 1 et 3. Le nombre maximal trouvé est de 19.

3) Intensité du parasitisme par les femelles

Dans 70% des cas, il n'y a qu'une femelle. Le nombre maximal que nous avons trouvé est de 5.

II. La répartition

a) Répartition en France

L'espèce semble présente dans toute la France, à l'exception de la région méditerranéenne, dans laquelle elle n'a jamais été trouvée (fig. 1). Précisons cependant que si l'espèce, semble manquer dans les étages méditerranéens (sur 688 animaux piégés dans 31 stations de cet étage, aucun n'était parasité par cet espèce), on la trouve en revanche dans les étages montagnard et subalpin des montagnes méditerranéennes. Elle est inconnue de la Corse. Les données sont cependant insuffisantes pour la partie la plus océanique du bassin aquitain, et, en particulier, on ne sait pas si *I. trianguliceps* est présent dans les forêts des Landes.

L'espèce est largement répandue dans le reste de la France, aussi bien dans le domaine atlantico-européen – qui correspond aux territoires situés à l'Ouest du Rhône que dans le domaine médio-européen français qui comprend les Alpes, les Vosges, la Plaine d'Alsace, les Ardennes.

Elle est connue, notamment, de tous les massifs montagneux français (Pyrénées atlantiques, centrales et orientales; Massif central; Vosges; Jura; Alpes), et peut être trouvée jusqu'à des altitudes très élevées, jusqu'aux limites de l'étage nival (notre capture la plus élevée se situe au Col des Bonnettes, commune de Jausiers, entre 2600 et 2700 mètres d'altitude, dans les Alpes de Haute-Provence: il s'agit d'une *Microtus nivalis*, porteur d'une nymphe, capturé le 4 août 1969).

Cependant, elle est aussi bien présente en plaine que sur les reliefs. A basse altitude, elle montre des affinités pour les groupements forestiers, fourrés et haies. En altitude, elle s'accommode fort bien de

¹ *Sorex araneus* est considéré actuellement comme un complexe (MEYLAN & HAUSSER, 1972). Il n'a pas été possible de savoir à quel type correspond notre matériel.

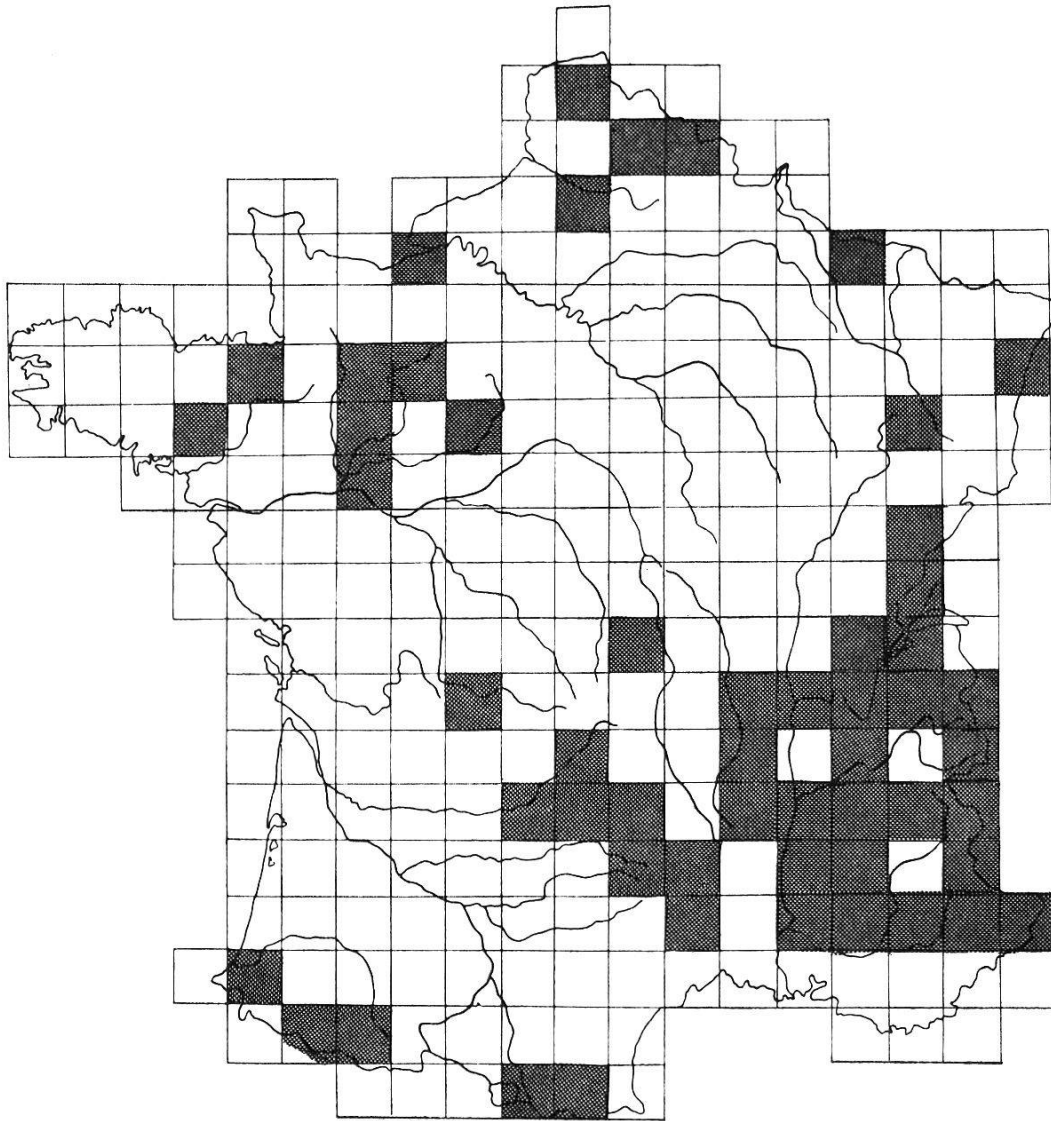


Fig. 1. Répartition d'*I. trianguliceps* en France (chaque carré a cinquante kilomètres de côté).

milieux ouverts: c'est le cas des landes de l'étage subalpin et des pelouses de l'étage alpin.

Afin de nous faire une idée de l'influence de l'altitude sur la fréquence du parasitisme, nous avons comparé la proportion d'animaux parasités (tous animaux mêlés) en-dessous de 800 mètres (étage collinéen) et au-dessus de 800 mètres (étage montagnard, subalpin et alpin). Le tableau 10 nous donne les éléments de comparaison.

Tableau 10. Comparaison entre le parasitisme de plaine et de montagne

	Au-dessus de 800 m	Au-dessous de 800 m	
Animaux parasités	163	205	368
Animaux non parasités	346	694	1040
Total	509	899	1408

Il existe une différence significative entre le parasitisme de plaine et le parasitisme de montagne. Cependant, nos résultats ne sont pas totalement exempts de critique. En effet, la plus grande partie des animaux capturés en montagne l'ont été dans des milieux forestiers très favorables à *I. trianguliceps* (Pessières, Sapinières...); la plus grande partie des animaux capturés en plaine provient d'un milieu de bocage et a été piégé dans des haies. Pour effectuer une comparaison plus valable, il serait intéressant de comparer des résultats acquis dans deux milieux homologues: Chênaie à Charme et Hêtraie par exemple.

b) Répartition dans le Sud-Est de la France (fig. 2)

L'espèce est connue de l'extrémité méridionale du Jura (Le Bugey, notamment). Elle abonde dans les différents massifs des Alpes du Nord (Chaîne du Mont-Blanc, des Aravis, Massif de la Vanoise, Chartreuse, Vercors, Taillefer, Oisans). Elle est également connue de la Dombes et elle est fréquente dans le Bas-Dauphiné. Nous ne l'avons pas encore trouvée dans la vallée de l'Isère, mais elle est loin d'être rare sur les collines qui dominent cette vallée. Nous la connaissons du Beaumont, mais pas encore du Trièves et du Diois. Elle est très abondante dans le Briançonnais, le Pelvoux, le Queyras, l'Ubaye. Elle est également connue du Haut-Var et des Alpes-Maritimes (Vésubie).

Notons ici quelques localisations particulièrement méridionales (Tableau 11).

Tableau 11. Localisations «méridionales» d'*I. trianguliceps*

Localité	Altitude	Date	Espèces parasitées	Stade
Forêt de Saou (Plaine de Girard, 26)	1000 m	23. 9. 74	2 <i>A. sylvaticus</i>	2 ♀
Mont Ventoux (Combe de la Grave)	1500 m	16. 6. 74	5 <i>A. sylvaticus</i>	8l, In
Valréas, 84	270 m	28. 1. 74	1 <i>Oryctolagus cuniculus</i>	1l
Barrême, 04	720 m	9. 8. 74	1 <i>Crocidura russula</i>	5l
Montagne de Lure	1500 m	12. 7. 73	1 <i>Pitymys</i> du groupe <i>subterraneus-multiplex</i>	1l
Saint-Auban, 86	900 m	23. 7. 75	3 <i>Apodemus</i> , 1 <i>Eliomys quercinus</i>	6 ♀, 1 ♂, 7n, 1l
Venanson, 06	1100 m	Début sept. 69	55 micromammifères (<i>Talpa caeca</i> , A.S., E.Q., C.G., M.N., <i>Pitymys multiplex</i>)	27l, 60n, 5 ♀, 2 ♂

A.S. = *Apodemus sylvaticus*, E.Q. = *Eliomys quercinus*, C.G. = *Clethrionomys glareolus*, M.N. = *Microtus nivalis*.

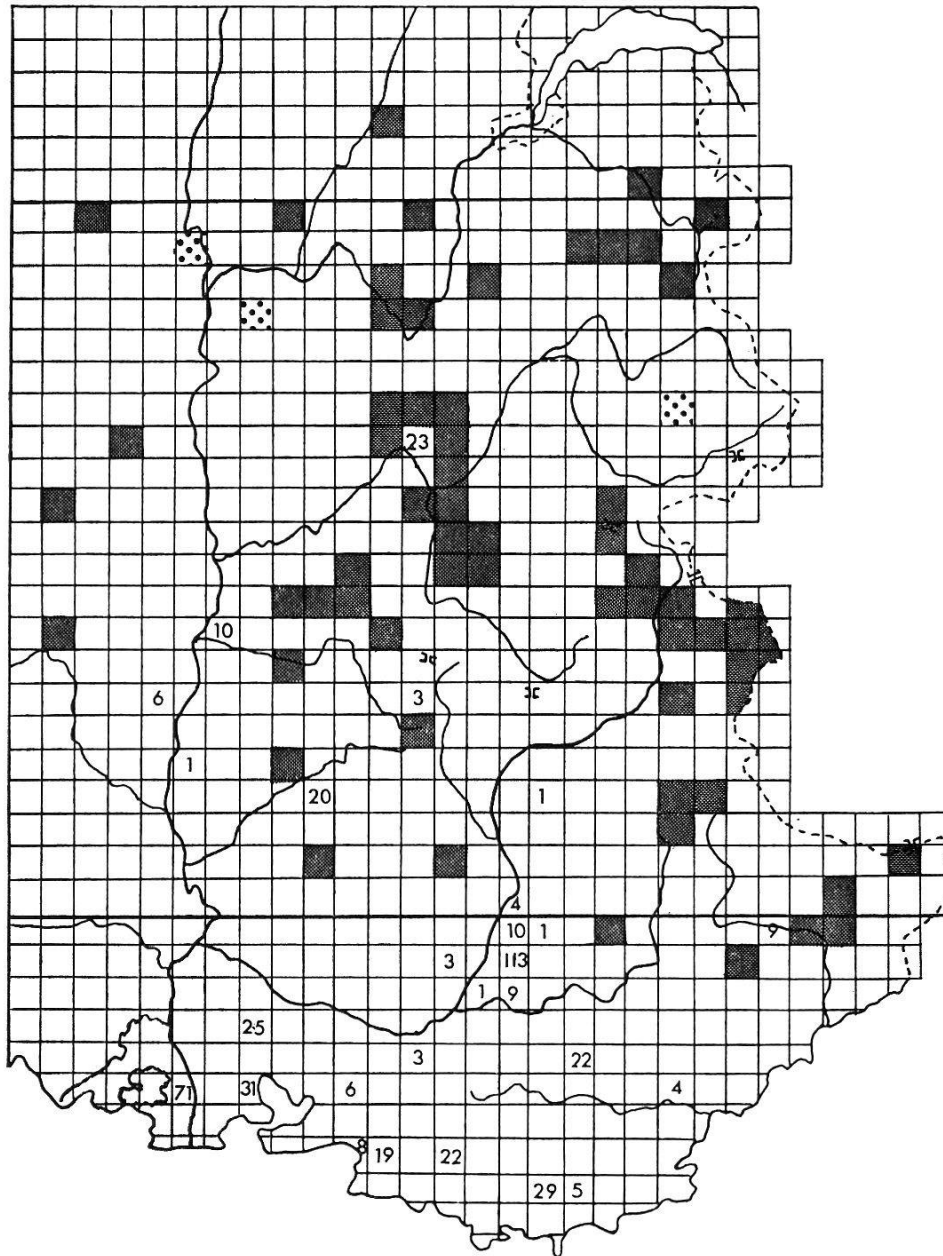


Fig. 2. Répartition d'*I. trianguliceps* dans le Sud-Est de la France (carré = dix kilomètres de côté).

Sur la fig. 2 est représentée la répartition connue d'*I. trianguliceps* dans le Sud-Est. Les carrés hachurés indiquent les endroits où nous avons trouvé l'espèce. Les chiffres indiqués dans les carrés demeurés blancs indiquent le nombre de micromammifères qui ont été piégés dans l'aire correspondante et qui ne se sont pas montrés parasités. On voit aisément que, dans l'état actuel de nos connaissances, *I. trianguliceps* n'est pas connu de l'Etage méditerranéen, à une exception près (Valréas), et que s'il est présent tout de même dans le Midi méditerranéen, c'est grâce à sa possibilité de se réfugier en altitude où il retrouve les conditions écologiques qui lui sont favorables (Montagne de Lure, Ventoux). Alors, il présente une distribution morcelée.

Le cas de la larve trouvée sur lapin à Valréas demanderait des investigations supplémentaires. Il s'agit peut-être d'un biotope particulier (terrier installé dans des creux de rochers), qui permettrait à l'espèce la survie dans un milieu non favorable (Série Méditerranéenne du Chêne pubescent).

c) Relations avec les séries de végétation

1) Dans le Sud-Est de la France

I. trianguliceps peut être trouvée dans la plupart des séries de végétation décrites dans les Alpes françaises, le Jura méridional et l'avant-pays alpin.

Etage collinéen. *I. trianguliceps* est surtout présent dans les séries mésophiles de l'étage collinéen: série de la Chênaie à Charme, série acidiphile des chênes (Chêne sessile, Chêne pédonculé). Elle est présente dans les groupements forestiers climaciques, mais également dans les haies (haie à *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa* et feuillus divers), les landes (lande à *Sarothamnus scoparius*, par exemple), faisant partie de chacune de ces séries. On constate également sa présence dans certaines enclaves médioeuropéennes qui se trouvent dans des régions où le caractère méditerranéen s'affirme nettement (forêt de Saou, par exemple). *Carpinus betulus* est une bonne indicatrice des milieux favorables à *I. trianguliceps*. L'espèce est également présente dans la série de l'*Ostrya carpinifolia*, série qui n'existe en France que dans les Alpes Maritimes, et dont la vallée du Var représente la limite occidentale. Cette série qui exige des expositions assez fraîches, une humidité assez élevée de l'air, est considérée par Ozenda comme faisant partie de l'étage méditerranéen supérieur ou de l'étage subméditerranéen. En fait, elle semble relayer sous climat méditerranéen la série de la Chênaie à Charme, mais son installation suppose une ambiance assez humide. La présence d'*I. trianguliceps* dans cette série de l'*Ostrya carpinifolia* s'explique donc aisément.

L'espèce est également présente dans les séries qui s'installent sur les sols hydromorphes. C'est le cas de la série de l'*Aune glutineux* qui colonise les sols saturés d'eau pendant la plus grande partie de l'année (sols tourbeux, sols humiques à gley). *I. trianguliceps* a été trouvé dans les Saussaies à *Salix cinerea* qui colonisent les groupements herbacés (Cariçaies, Phragmitaies, Cladiaies) quand ils ne sont plus fauchés ou brûlés.

I. trianguliceps est également présent dans la série planitiaire du *Quercus pedunculata* qui s'installe sur les sols alluviaux calcaires. Dans ces deux séries, elle recherche surtout les groupements forestiers.

On ne l'a pas trouvée dans les prairies hygrophiles, mésohygrophiles et les groupements aquatiques.

I. trianguliceps existe aussi dans la série delphino-jurassienne du *Quercus pubescens*, qui constitue l'étage collinéen thermophile des massifs calcaires (Préalpes et Jura). Dans cette série, l'espèce peut être trouvée dans les Buxaies denses qui entretiennent à l'intérieur des peuplements un degré hygrométrique élevé.

Dans cet étage collinéen, certaines conditions sont particulièrement propices pour les populations de cet Ixodes. C'est le cas, par exemple, des haies, qui constituent des biotopes favorables à l'installation des micromammifères.

Etage montagnard (de 600 ou 800 à 1500 ou 1700 m). Cet étage est particulièrement attractif pour les populations d'*I. trianguliceps*. Toutes les séries de cet étage sont favorables à l'installation de l'espèce:

a) Série mésophile du Hêtre. Tous les types de Hêtraies sont favorables: aussi bien les Hêtraies à *Buxus sempervirens* que l'on trouve sur les versants méridionaux des Préalpes et du Jura que les Hêtraies mésohygrophiles à *Calamintha grandiflora*.

b) Série de la Hêtraie-Sapinière qui est spécifique de l'étage montagnard humide.

c) Série mésophile du Pin sylvestre qui caractérise le montagnard de transition entre Alpes du Nord et Alpes du Sud.

Les reboisements (reboisements d'Épicéa), surtout dans les jeunes plantations où existe une litière épaisse, sont favorables à l'espèce. On remarquera que, dans cet étage, ce sont les groupements forestiers qui sont particulièrement propices.

Cependant, comme précédemment, les haies (haie de *Corylus avellana*) sont également favorables ainsi que certaines landes (lande à *Juniperus communis*). Il faut également mentionner les biotopes constitués par des chaos rocheux.

Etage subalpin (de 1500 ou 1700 m à 2200 ou 2400 m). Cet étage se caractérise par la présence de groupements forestiers souvent clairiés. Ces conditions sont favorables à *I. trianguliceps*. Les principales séries intéressées sont:

a) La série du Cembro-Mélèse, caractéristique des zones intra-alpines. Le mélézeins, avec présence d'une strate herbacée dense, constituent des biotopes favorables.

b) La Série subalpine de l'Épicéa (avec *Vaccinium myrtillus*), bien représentée dans les Préalpes (Vercors, Chartreuse), et dans les Alpes intermédiaires (Belledonne) au-dessus de la Hêtraie-Sapinière.

c) La Série préalpine du Pin à crochet est également attractive, avec la présence de nombreux blocs rocheux et de micro-pelouses à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*.

Dans cet étage subalpin, *I. trianguliceps* recherche aussi bien les

groupements forestiers, souvent ouverts, comme nous l'avons signalé, mais également les landes (Landes à *Rhododendron ferrugineum* sur éboulis consolidé ou chaos rocheux, lande à *Juniperus nana* sur sol squelettique). Les pelouses (pelouses à *Festuca spadicea* par exemple), surtout quand elles s'installent dans un environnement d'éboulis, constituent des milieux favorables.

Signalons enfin les Mégaphorbiaies (groupement à hautes herbes) qui colonisent les bords de ruisseau dans cet étage, aussi bien que dans l'étage montagnard.

Etage alpin. Les pelouses alpines quelle que soit leur composition floristique, les éboulis, constituent des milieux favorables à *I. trianguliceps*. Rappelons que l'espèce a été trouvée jusqu'à 2600 mètres d'altitude.

Etage subméditerranéen. Le passage à la région méditerranéenne se traduit par la présence d'influences méditerranéennes (température hivernale plus clémente, sécheresse estivale, maximum de précipitations). Ces conditions écologiques entraînent l'apparition de nouvelles séries et en particulier la série subméditerranéenne du Chêne pubescent. Nous n'avons pas trouvé de biotopes dans cette série, mais le nombre d'animaux capturés et le nombre de biotopes étudiés sont encore insuffisants pour pouvoir conclure. *I. trianguliceps* paraît disparaître dès que les influences méditerranéennes se manifestent nettement.

Etage méditerranéen. Le passage dans la région méditerranéenne (latitude de Montélimar ou de Sisteron) se caractérise par l'apparition de mois secs proprement dit. *I. trianguliceps* (à une exception près) n'a pas été trouvée dans les séries de l'étage méditerranéen: série méditerranéenne du Chêne pubescent, Série du Chêne vert et du Genévrier de Phénicie, Série du Pin d'Alep, Série du Peuplier blanc.

L'espèce est aussi absente des groupements forestiers que des landes (lande à *Spartium junceum*, lande à *Quercus coccifera*) et des pelouses (pelouses à *Brachypodium phoenicoïdes* qui, en revanche, sont particulièrement attractives pour certaines populations de tiques, *Rhipicephalus turanicus*, par exemple). *I. trianguliceps* n'a pas non plus été trouvé dans les groupements des sols hydromorphes (Phragmitaies, prairies à *Schoenus nigricans*, peuplements de Salicornes, lande à *Tamarix gallica*).

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'étage méditerranéen apparaît donc nettement défavorable à cette espèce, mais de nouvelles prospections sont nécessaires pour tirer des conclusions définitives.

2) Dans le reste de la France

Les nombreuses prospections effectuées dans la plus grande partie de la France fait apparaître que l'espèce colonise une large gamme de biotopes.

A. Milieu de plaine

I. trianguliceps est présent dans les grandes forêts de feuillus du Centre et de l'Ouest de la France. On peut distinguer trois séries principales:

a) *Série atlantique du Chêne pédonculé (Quercus pedunculata)*. Cette série est bien représentée en Bretagne et en Normandie sur les sols argileux frais, souvent décarbonatés. Aux groupements climatiques se substitue généralement un paysage bocager. La présence de haies est particulièrement favorable à *I. trianguliceps*. Néanmoins les groupements forestiers recèlent des biotopes fonctionnels.

b) *Série subatlantique du Chêne sessile (Quercus sessiliflora ou petraea)*. Cette série est caractéristique des collines et des plateaux sur les sols bien drainés, légèrement désaturés en bases. Le Chêne sessile est souvent associé à des feuillus divers, dont *Carpinus betulus*, *Betula verrucosa*, *Tilia silvestris* et parfois *Quercus pedunculata*.

c) *Série du Hêtre (Fagus silvatica)*. Elle caractérise les territoires liés à une forte nébulosité, entraînant une grande humidité atmosphérique (reliefs, expositions aux vents océaniques). Il existe plusieurs types (atlantique, subatlantique, médioeuropéen), suivant l'origine des espèces qui sont dominantes dans le cortège floristique. Le Hêtre n'est pur que dans d'anciennes futaies et se trouve souvent associé à différents feuillus dont le Chêne sessile.

Quel que soit le type auquel appartiennent les Hêtraies, elles ont d'égales potentialités vis-à-vis des micromammifères qui sont parasités par *I. trianguliceps*. De façon générale, les Hêtraies définissent des milieux attractifs pour la tique (cf. GILLOT et al., 1976) quelle que soit leur localisation géographique.

Cette série existe également sous un aspect bocager qui est favorable à *I. trianguliceps*.

Outre ces séries, il faut mentionner quelques groupements végétaux qui s'installent à la faveur de conditions pédologiques particulières. C'est le cas, notamment des Châtaigneraies, sur sols décarbonatés, des groupements à *Quercus pedunculata* et *Pinus silvestris* qui sont liés à des sols de type pseudogley. Dans le deuxième cas, la strate herbacée se compose essentiellement de *Molinia coerulea*. *Calluna vulgaris* est présente dans les parties les mieux drainées. Il en est de même pour les Frênaies à *Fraxinus excelsior* et *Alnus glutinosa* qui colonisent les bords des cours d'eau.

A ces différents milieux, il faut ajouter les landes qui, comme dans le Sud-Est de la France, sont très attractives pour *I. trianguliceps*. C'est en particulier le cas des landes mésophiles à *Ulex europaeus* et les landes xérophiles à *Erica cinerea*.

Enfin, il faut remarquer que nous n'avons pas d'informations sur la présence d'*I. trianguliceps* dans certaines séries atlantiques: la Série du Chêne-liège (*Quercus suber*), la Série du Pin maritime (*Pinus pinaster*) et la Série du Chêne tauzin (*Quercus tauza*).

Dans le Nord-Est de la France (secteur baltico-rhénan du domaine médioeuropéen) et notamment en Lorraine et dans les Vosges, *I. trianguliceps* est présent dans les Chênaies à *Quercus petraea* et *Carpinus betulus* (Série de type médioeuropéen correspondant à l'étage collinéen mésophile). L'espèce serait à rechercher dans les Chênaies acidiphiles pour lesquelles nous ne disposons pas de données précises.

B. Les milieux de montagne

Des captures de micromammifères ont été effectuées dans le Massif Central et dans les Pyrénées. A partir de ces observations, on constate qu'*I. trianguliceps* est très bien représenté dans les séries montagnardes: Série du Hêtre, Série de la Hêtraie-Sapinière, Série du Sapin dans l'étage montagnard supérieur (Sapinière à *V. myrtillus*). L'étage subalpin est également favorable avec la série du Pin à crochet, cette essence étant la seule à coloniser l'étage subalpin dans les Pyrénées. Les groupements de landes (lande à Rhododendron) les groupements de pelouses sur éboulis consolidés recèlent, comme dans les Alpes, des biotopes favorables. Comme dans les Alpes, l'espèce est également présente dans les pelouses alpines.

III. La phénologie

Les premières données concernant la phénologie de cette espèce en France ont été obtenues de deux manières différentes:

- Etude suivie du parasitisme d'une population de micromammifères piégés mensuellement pendant une année dans une station du Bas-Dauphiné.

- Obtention d'un grand nombre d'échantillons à tous les stades, à différentes époques de l'année, dans des stations dispersées dans l'ensemble de la France et comprises dans différents domaines (atlantico-européen; médio-européen; hautes montagnes, Alpes et Pyrénées).

Phénologie d'*I. trianguliceps* dans une station du Bas-Dauphiné.

La station choisie, située à Beaucroissant (400 mètres d'altitude) était constituée par une lande à *Sarothamnus scoparius* sur pelouse à

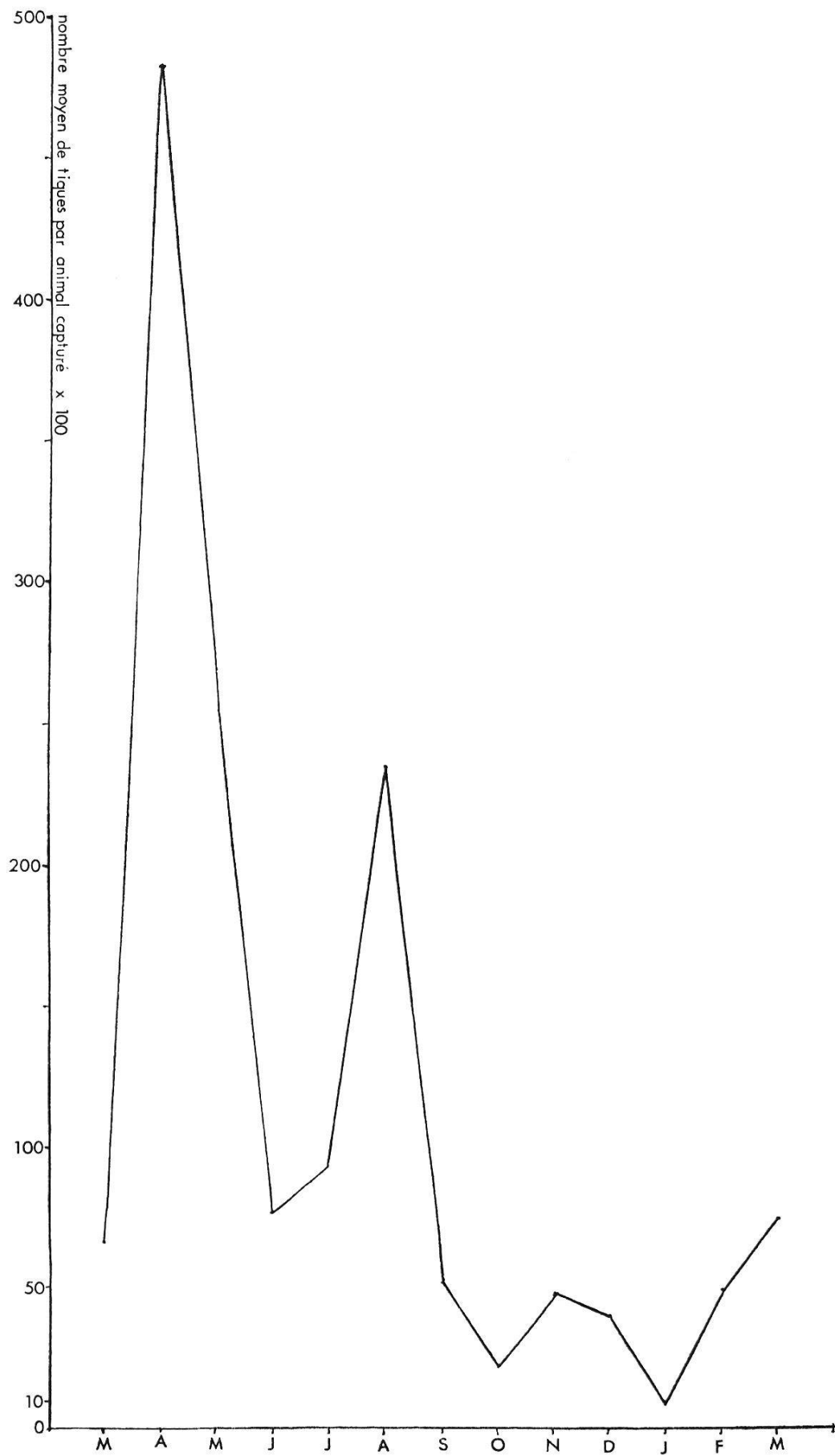


Fig. 3. Variations de l'intensité du parasitisme au cours de l'année (Station de Beaucroissant, 400 m, Bas-Dauphiné).

Bromus erectus et *Brachypodium pinnatum*, en grande partie envahie par des ronces et des arbrisseaux (*Betula verrucosa*) et située non loin d'une forêt (série de bois mixtes; facies acidiphile à Châtaignier).

Les micromammifères piégés appartiennent à sept espèces (*C. glareolus*, *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *M. agrestis*, *M. arvalis*, *S. araneus*, *C. russula*), mais les deux premières sont nettement majoritaires. Toutes les espèces présentes ont été parasitées à l'exception des deux dernières. Le nombre total d'animaux capturés est de 290. Le nombre moyen d'animaux capturés chaque mois est de 22 (avec un maximum de 46 et un minimum de 6).

1) Variations de l'intensité du parasitisme au cours de l'année (fig. 3)

On peut constater:

- que cette activité est continue. Il n'y a pas d'interruption de l'activité pendant la saison froide;

- que les populations d'*I. trianguliceps* connaissent cependant des fluctuations numériques importantes au cours de l'année. Ces fluctuations sont matérialisées par les variations mensuelles du nombre moyen de tiques par animal capturé. Ce que nous appellerons «index quantitatif», c'est ce nombre $\times 100$. Cet index varie dans de larges proportions (483 en avril; 10 en janvier).

Il y a manifestement deux époques où les micromammifères sont les plus infestés: il s'agit du printemps (maximum en avril) et de l'été (deuxième maximum en août). Par contre, l'infestation constatée en automne et en hiver est faible.

Interprétation. A la différence des tiques exophiles, dont les populations sont appréhendées directement (par la méthode du drapeau), les variations de populations de tiques endophiles ne nous sont accessibles, pour l'instant, que par l'étude des variations numériques du parasite sur ses hôtes. Aussi bien, plusieurs facteurs peuvent interférer pour déterminer ces variations: effectif absolu de la population de tiques, mais également «disponibilité» de l'hôte pour que le parasitisme ait lieu (rencontre hôte-parasite, possibilité d'une limitation pour des raisons immunologiques, possibilité de destruction du parasite par certains hôtes).

Dès lors, l'index quantitatif est le reflet de plusieurs facteurs:

- Importance quantitative des populations de tiques.
- Plus ou moins grande probabilité pour l'hôte de rencontrer le parasite.

Dans la mesure où on a des arguments pour penser qu'il ne s'agit pas d'une «tique de nid» et que la rencontre hôte-parasite ne s'effectue pas de manière «obligatoire» dans les galeries du micromammifères,

il faut, si l'on veut apprécier les chances statistiques qu'a le parasite de rencontrer son hôte, prendre en considération l'éthologie et la dynamique saisonnière des populations-hôtes, elles-mêmes fonction de leur composition (âge, sex-ratio, etc.).

Ainsi, les divers accidents du graphique peuvent recevoir plusieurs explications:

- *Le pic printanier* peut être dû:
 - à l'existence d'une population de tiques abondantes (celle-ci pouvant résulter de l'adjonction à des individus qui ont passé l'hiver d'individus nouvellement éclos);
 - à la présence, dans les captures de micromammifères de nombreux individus adultes et de sexe mâle, à longs déplacements;
- *Le creux de juin* peut être dû:
 - à l'absence du parasite (absence d'éclosion, mortalité) ou à sa non activité (possibilité d'une diapause);
 - à la disparition, à cette période des «vieilles générations» de l'hôte, à la gestation des femelles retenues dans les terriers, au fort pourcentage de subadultes dans les captures, au rayon d'action moins important.
- *Le pic de fin d'été*, de moindre ampleur, pouvant être dû:
 - à l'éclosion de larves issues des pontes de l'année en cours;
 - à un mélange de plusieurs générations d'hôtes à durée de vie différente, à déplacements différents, avec un certain pourcentage de jeunes individus non émancipés à faible rayon de déplacement.
- *Le pic hivernal* (novembre), de très faible amplitude, pourrait s'expliquer:
 - par une nouvelle éclosion larvaire consécutive à de nouvelles pontes;
 - par la présence d'une population-hôte composé principalement d'adultes et de subadultes (mais avec un faible pourcentage d'adultes).

La dépression de janvier peut s'expliquer par une diminution du nombre de larves (mortalité, absence d'éclosion) ou à une activité très réduite du parasite.

La dépression de septembre-octobre est peut-être à mettre en rapport avec:

- la réduction de nombre de parasites (mortalité, absence d'éclosion)
- la présence d'une population-hôte comprenant à cette période une proportion importante de juvéniles.

2) Phénologie des différents stades au cours de l'année

La fig. 4 permet d'étudier les variations qui affecte, au cours d'une année, la structure de la population de tiques (importance relative des différents stades).

a) *Les adultes*. Le parasitisme par les adultes étant peu fréquent, et le nombre d'animaux capturés relativement faible, nos résultats sont insuffisants pour pouvoir préciser avec certitude les périodes de maxima.

– On constate cependant que les femelles sont présentes à peu près toute l'année, à part l'hiver. On peut penser que les femelles présentent deux pics d'activité, l'un s'étalant de mars à juin, l'autre de septembre à novembre, avec, peut-être, une dépression en août et une deuxième dépression en hiver.

– Des mâles ont été trouvés à la fin du mois de mars (cf. infra). La proportion des stades adultes par rapport aux autres stades est toujours faible (au maximum 17% de la population totale).

– D'autres résultats, acquis en dehors de la station de Beaucroissant, mais également dans le Bas-Dauphiné, permettent de confirmer certains points évoqués plus haut: nombreuses captures de femelles en automne (début du mois de septembre), aucune, par contre, en été (malgré la capture d'une centaine de micromammifères dans des biotopes où l'espèce était abondamment représentée).

b) *Les nymphes*. Leur activité, à Beaucroissant, a été constatée de janvier à juillet. En juin, elles représentent même la plus grande partie de la population. Dans d'autres biotopes du Bas-Dauphiné une activité nymphale a pu être constatée au mois d'août (Apprieu, Isère) et au mois de septembre (Le Grand Lemps, Isère). Cependant cette activité, à ces époques tardives, n'est pas très intense.

c) *Les larves*. Comme il s'agit d'une espèce à haute mortalité, à chaque stade, la courbe qui exprime la dynamique saisonnière des larves est calquée sur celle qui transcrit la phénologie de l'espèce en général, tous stades confondus. Il existe cependant quelques différences qui portent essentiellement sur la fin du printemps et le mois de juin. Il existe, au cours de ce dernier mois, une dépression du nombre des larves, d'autant plus remarquable qu'elle est suivie d'une augmentation très importante au mois d'août. Le tracé a ainsi un aspect bimodal caractéristique. Remarquons d'autre part, que le nombre moyen de larves par animal n'est jamais très élevé. Il atteint un peu de 4 par animal à la période de maximum, ce qui est peu. RANDOLPH (1975) trouve des chiffres beaucoup plus élevés (de 6 à 10).

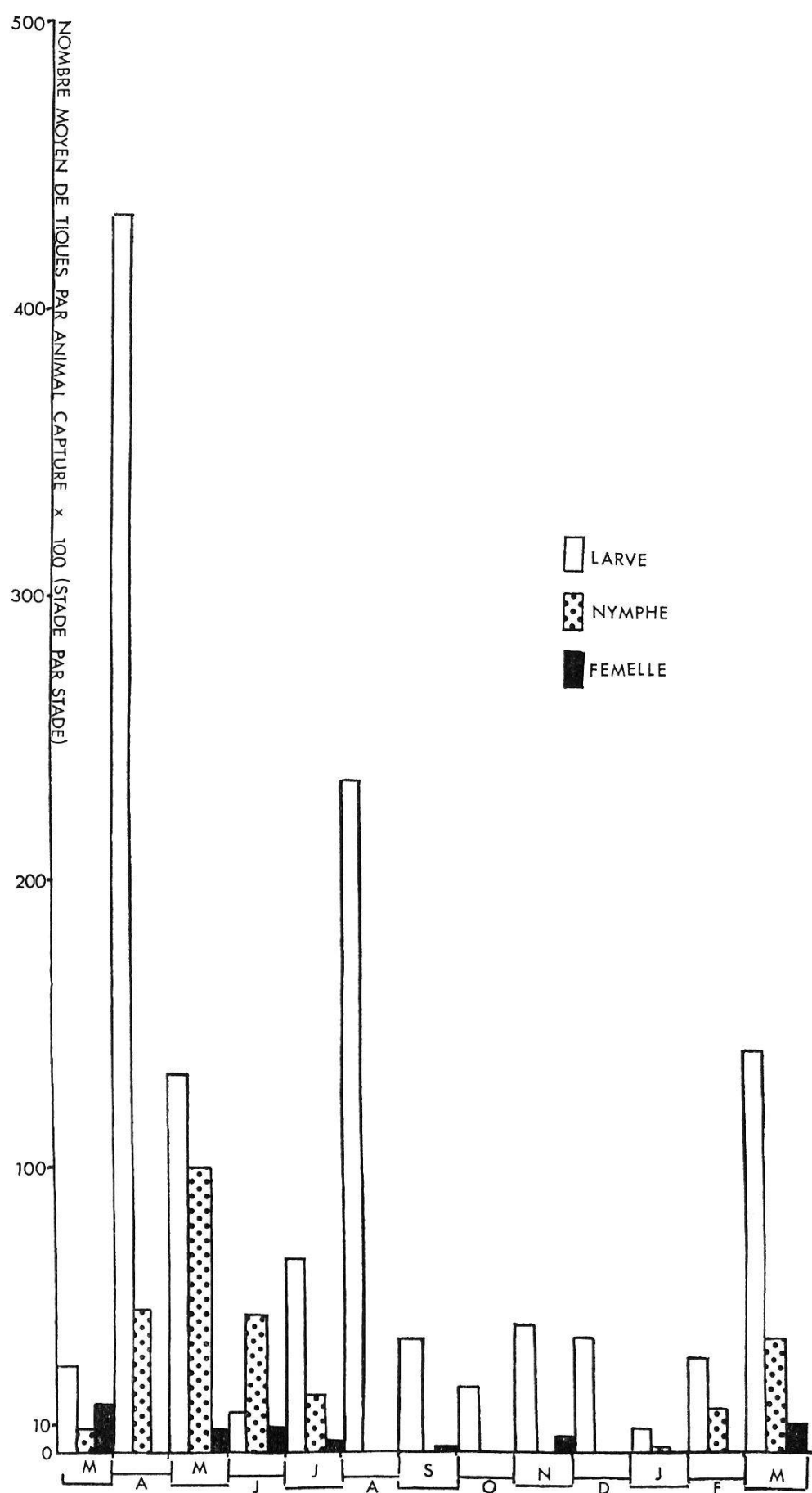


Fig. 4. Phénologie des différents stades au cours de l'année (Station de Beau-croissant).



Fig. 5. Variations du nombre d'hôtes parasités au cours de l'année (Station de Beaucroissant).

3) Variations du nombre d'hôtes parasités au cours de l'année

La fig. 5, qui est à comparer avec la fig. 3 montre que les deux paramètres: nombre moyen de tiques par animal capturé, et pourcentage d'animaux parasités (par stade) varient parallèlement.

Phénologie dans d'autres ensembles biogéographiques. Le tableau 12 indique, pour chaque stade, le mois de capture, dans les diverses stations prospectées, situées dans les différents ensembles biogéographiques.

Tableau 12. Phénologie d'*I. trianguliceps* dans les différents ensembles biogéographiques

Larves	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ouest	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Bas-Dauphiné	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pyrénées-Montagnard				+			+					
Pyrénées-Subalpin					+							
Pyrénées-Alpin												
Massif Central 800 m			+	+	+		+	+	+		+	
Alpes-Montagnard			+		+	+	+	+	+	+	+	
Alpes-Subalpin							+	+	+			
Alpes-Alpin								+				
Nymphes	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ouest		+	+	+	+		+			+		
Bas-Dauphiné	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Pyrénées-Montagnard				+			+	+				
Pyrénées-Subalpin					+	+		+				
Pyrénées-Alpin							+					
Massif Central 800 m					+		+					
Alpes-Montagnard			+		+	+	+	+	+	+		
Alpes-Subalpin							+	+	+			
Alpes-Alpin								+				

Les renseignements que nous pouvons en retirer sont les suivants:

– Dans l'Ouest, l'activité larvaire est continue; l'activité nymphale s'étale à peu près pendant la même période que dans le Bas-Dauphiné (pas d'activité nymphale constatée en novembre–décembre). L'activité des femelles a été constatée surtout au printemps (mois d'avril): 6 échantillons). Les mâles sont trouvés aux mêmes époques (février–avril, septembre–octobre). Nous n'avons en collection aucun adulte capturé pendant les mois d'été.

– La phénologie des divers stades en montagne est mal connue. Notamment, on ne dispose pas actuellement des renseignements sur l'activité hivernale. L'abondance des femelles récoltées pendant les mois d'été, ainsi que la coexistence des divers stades sur un même animal pendant ces mêmes mois nous paraissent deux faits remar-

quables: il est vraisemblable, comme le note AESCHLIMANN et al. (1970) «qu'il existe des déplacements de l'activité saisonnière de tous les stades en fonction de l'altitude».

4) Les problèmes écologiques

Le lieu de développement de la tique, le lieu de rencontre entre l'hôte et le parasite ne sont pas connus. Nous donnerons ici les éléments d'une discussion.

a) Il ne paraît pas s'agir d'une tique exophile, au sens traditionnel du terme, qui pratiquerait l'affût à une certaine hauteur par rapport au sol (plus de 10 cm). Jamais, à notre connaissance, cette tique n'a été récoltée au «drapeau». Parmi les milliers de tiques que nous avons nous-même collectées avec cette méthode, souvent dans des formations où les micromammifères étaient parasités par l'espèce (Chênaies à Charme ...), nous ne l'avons jamais identifiée.

b) Les différents auteurs ne sont pas d'accord sur le lieu de rencontre entre l'hôte et le parasite.

– Certains pensent que l'animal se parasite dans son nid ou ses galeries. En faveur de cette hypothèse (VYSOTZKAYA, 1951; EMILIANOVA, 1950; DOUNAIEVA, 1961, in SHLUGER, 1961, RANDOLPH, 1975), on peut retenir les arguments suivants:

- Un certain nombre de tiques, à différents stades, a été effectivement trouvé dans les nids et les galeries de micromammifères.

- Les nids et les galeries fréquentés par les micromammifères offrent un habitat protégé. Or l'activité tardive de la tique pouvant encore s'exercer dans certains pays à hiver très rigoureux (VYSOTSKAYA a pu trouver des micromammifères parasités alors que la couche de litière était complètement gelée), un tel habitat paraît offrir les conditions requises.

– D'autres auteurs pensent que le lieu de contamination se situerait dans la litière végétale ou même, selon SHLUGER (1961), dans les couches basses de la végétation. En faveur de cette deuxième hypothèse, on peut avancer divers arguments:

- NIKITINA (1960) insiste sur le fait qu'on ne trouve que peu de tiques sur les jeunes animaux pris au nid ou proches du nid, et qu'il n'y a pas d'augmentation du parasitisme si l'on capture les micromammifères adultes près de leur nid.

- De plus, comme l'indique SHLUGER, il n'y a pas chez *I. trianguliceps* de spécificité rigide, au contraire de qui se produit chez les espèces qui se développent dans les nids (*Ixodes lividus*, *Ixodes crenulatus*). D'après ce même auteur, ce sont les espèces animales qui sont les plus liées à la litière qui sont les plus parasitées.

c) D'après notre propre expérience, on peut effectivement trouver des tiques dans les nids des micromammifères. C'est un total de 311 nids que nous avons pu examiner, tous collectés en montagne (dans l'étage montagnard principalement, parfois dans l'étage subalpin): Pyrénées orientales, 127; Pyrénées Atlantiques, 12; Massif Central, 130, Alpes, 42. L'époque de récolte se situe principalement en fin de printemps et en début d'été. Nous avons trouvé 8 nids occupés par la tique (soit 1 sur 40). La plupart le sont par des mâles. Plus rarement, il s'agit de femelles, ou parfois, le larves. Aucune nymphe n'a été trouvée. Le tableau 13 résume nos captures.

Tableau 13. Capture de mâles dans les nids de micromammifères

Localité	Date	Altitude	Micromammifères	♂	♀	1	Observations
Thiezac (Cantal)	2. 4. 74	950 m	<i>Microtus arvalis</i>	6			sur 82 nids collectés de 850 à 1500 m seuls les plus bas situés recèlent des tiques
Col de la Croix Morand (Puy de Dôme)	3. 4. 69	1000 m	Microtidé	1			
Le Béage (Ardèche)	12. 4. 74	1100 m	Microtidé	1			
Les Angles (Pyrénées- Orientales)	3. 5. 71	1800 m	Microtidé		1		
Saint Paul sur Ubaye (Alpes de Haute Provence)	31. 7. 69	1470 m	<i>Eliomys quercinus</i>			1	nid dans le creux d'un saule

D'autres auteurs ont signalé des captures dans les nids, en France (ROMAN, 1973, un mâle dans un nid de *M. arvalis*), ou dans des pays proches (AESCHLIMANN et al., une femelle dans un nid de rongeur, à Court sur Moutiers, le 29. 9. 67).

En Angleterre, COTTON et WATTS indiquent que l'examen de plusieurs centaines de nids leur a permis la découverte de «mâles et de nymphes, mais jamais en grand nombre».

d) Discussion. Des données que nous venons d'indiquer, nous ne pouvons pas conclure avec certitude.

S'il est vrai qu'on peut trouver des exemplaires d'*I. trianguliceps* à divers stades dans les nids de micromammifères, il est difficile de

quantifier le phénomène et de vérifier l'adéquation: tiques trouvées dans les nids-tiques parasitant les micromammifères.

Nos résultats ne nous paraissent pas décisifs pour affirmer que les nids sont les biotopes de développement d'*I. trianguliceps* et de rencontre entre l'hôte et le parasite. Trois faits doivent être mentionner ici:

- le nombre de mâles découverts est toujours bien supérieur à celui des femelles;
- nous n'avons jamais découvert d'adultes gorgés;
- la rareté – ou l'absence – des immatures est difficile à expliquer.

Le nid n'a ainsi, peut-être, d'autre signification, pour la tique, que celle d'un «biotope carrefour», ou l'*Ixodes* pourrait être amené par phorésie, quand le stade ne se fixe pas (mâle) ou si la tique n'est pas encore fixée.

D'autre part, malgré les échecs de RANDOLPH pour attirer *I. trianguliceps* à partir de la litière par un flux de gaz carbonique, on ne peut pas réfuter totalement l'hypothèse selon laquelle les différents stades d'*I. trianguliceps* seraient présents dans la litière végétale, cette possibilité n'excluant pas la présence occasionnelle de ces mêmes stades dans les diverses parties du terrier de l'animal.

Nous pensons que des recherches plus précises devraient être effectuées dans les microbiotopes de circulation des micromammifères, plus spécialement ceux du Campagnol roussâtre. Il est en effet remarquable que l'un des hôtes les plus intensément parasités ait un nid peu profond, et vive constamment au «ras d'une litière importante constituée de feuilles mortes et de branches».

D'autre part, les arguments avancés par RANDOLPH sur l'inaptitude de la litière à héberger la tique ne nous paraissent pas décisifs. Selon cet auteur, on ne comprend pas, dans l'hypothèse où la litière est le biotope de la tique, comment se ferait la rencontre hôte-parasite. En fait, on peut concevoir que le cycle de la tique s'effectue à des endroits de passages fréquents de l'hôte. Les biotopes de circulation, les pistes suivies par les micromammifères pourraient concilier toutes les conditions sus-énumérées. Les divers stades du parasite pourraient, selon les vicissitudes thermiques, effectuer des migrations depuis les couches profondes de la litière jusqu'à la surface, ou même, en cas de froids trop rigoureux, se réfugier dans le sol ou les galeries.

Bibliographie

- AESCHLIMANN, A., BÜTTIKER, W., DIEHL, P. A., EICHENBERGER, G., IMMLER, R. & WEISS, N. (1970). Présence d'*Ixodes trianguliceps* (Birula, 1895) et d'*Ixodes apronophorus* (Schulze, 1924) en Suisse (Ixodoidea; Ixodidae). – Rev. Suisse Zool. 77, 527–536.
- ARTHUR, DON R. (1962). Ticks and Disease. – Oxford/London/New York/Paris: Pergamon Press. 445 pp.
- ARTHUR, DON R. (1963). British Ticks. – London: Butterworths, 213 pp.
- ARZAMASOV, I. T. (1966). On the study of *Ixodes trianguliceps* Bir. Biology in the territory of Belorussia. – Dokl. Akad. Nauk. Belorussk. SSR. 10, 4, 290–292.
- BABOS, S. (1964). Die Zeckenfauna Mitteleuropas. – Budapest: Academiai Kiado. 418 pp.
- BADILLET, G., GILOT, B., PIETRINI, P. & ESPINOSA-VILLEGAS, M. E. (1972). *Microsporum persicolor* chez l'homme et chez l'animal. – Bull. Soc. franç. Mycol. med. 1 (1), 11–14.
- BEAUCOURNU, J. C. & ROBERT, Y. (1965). Description du mâle d'*Ixodes acuminatus* Neumann, 1901. – Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 37 (3), 444–449.
- BERGSTEDT, B. (1966). Home ranges and movements of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus fawcettii* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in Southern Sweden. – Oikos 17 (2), 150–157.
- BIRULA, A. (1895). Ixodidae novi vel parum cogniti Musei Zoologiae Academicae Caesariae Scientiarum Petropolitanae. I. – Bull. Acad. Sci. St Petersburg. 2, 353–364.
- CERNÝ, V. (1972). The tick fauna of Czechoslovakia. – Folia Parasitologica (Praha) 19, 87–92.
- COTTON, M. J. & WATTS, C. H. S. (1967). The ecology of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula (Arachnida; Acarina; Ixodoidea). – Parasitology 57, 525–531.
- FAYARD, A. (1974). Contribution à la connaissance des micromammifères dans la réserve de Dombes. Eco-Ethologie du Mulot et du Campagnol Roussâtre. – Thèse Lyon 3e cycle. Université I, 91 pp.
- FEIDER, Z. (1965). Fauna Republicii populare romane. Arachnida, V, 2. Acaromorphia suprafamilia Ixodoidea. – Bucarest. 401 pp.
- FILIPPOVA, N. (1958). Contribution to the data on larvae and nymphs of the subfamily Ixodinae, Banks, 1907. – Parasit. sborn. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR 18, 42–44.
- GILOT, B., PAUTOU, G., GOSALBEZ, J. & MONCADA, E. (1976). Contribution à l'étude des Ixodidae (Acarina, Ixodoidea) des Monts Cantabriques. – Ann. Parasit. hum. comp. (sous presse).
- KATELINA, A. F. (1960). On the distribution and biology of the tick *Ixodes trianguliceps* Bir. in Tula region. – Zool. Zh. 39 (11), 1612–1617.
- KORENBERG, E. I. & LEBEDEV, N. N. (1969). Distribution and some general features of the ecology of *Ixodes trianguliceps* Bir. in the Soviet Union. – Folia Parasitologica (Praha) 16, 143–152.
- KUZNETSOVA-BOBROVSKIKH, T. K. (1965). On the life span of *Ixodes trianguliceps* Bir. under the conditions of Karelia. – Zool. Zh. 44 (8), 1257–1268.
- LACHMAJER, J. (1962). The ecology of the tick *Ixodes trianguliceps* Bir. 1895. – Bull. Inst. mar. Med. Gdansk 13 (4), 149–160.
- LAMONTELLERIE, M. (1965). *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 (Ixodoidea, Ixodidae): Présence dans les Pyrénées-Orientales – Vie et Milieu 16 (1), 633–636.
- LE LOUARN, H. & SPITZ (1974). Biologie et écologie du lérot *Eliomys quercinus* dans les Hautes-Alpes. – La Terre et la Vie 28, 544–563.
- LUTTA, A. S. & SHUL'MAN-AL'BOVA, R. E. (1956). On the distribution and ecology

- of *Ixodes trianguliceps*. Bir. in Karelo-Finnish. SSR. – Trudy Karelo. – Finsk. Fil-Akad. Nauk SSSR s. Parazit. (4), 82–98.
- LYKOV, V. A. (1975). Distribution and certain problems of the ecology of *Ixodes trianguliceps* in the South Ourals. – Parazitologija (Leningrad) 9, 4, 348–351.
- MALYUSHINA, E. P. (1963). Detection of *Ixodes trianguliceps* in the Tyumen Region. – Med. Parazit. Moskva 32 (3), 355.
- MEYLAN, A. & HAUSSE, J. (1973). Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-articus* (Mammalia, Insectivora). Säugetierkunde 38, 3, 143–158.
- MOREL, P. C. (1965a). Présence en France de *Exopalgiger trianguliceps* (Birula, 1895) (Acariens, Ixodoidea). Ann. parasit. hum. comp. 40 (2), 240–242.
- MOREL, P. C. (1965b). Les tiques d'Afrique et du Bassin méditerranéen. – Maisons Alfort (I.E.M.V.T.) Document polycopié, 695 pp.
- MOREL, P. C. & PEREZ, C. (1972). Morphologie des stades préimaginaux des Ixodidae s. str. d'Europe occidentale. I. *Exopalgiger trianguliceps* Birula, 1895). – Cah. Orstom, sér. Ent. méd. parasitol. 10, X, 1, 47–55.
- NIKITINA, N. A. (1960). Contribution à la biologie de l'*Ixodes trianguliceps*. – Bir. Med. Parazit. Moskva 29 (6), 708–712.
- NILSSON, A. (1974). Distribution host relations and seasonal occurrence of *Ixodes trianguliceps*. Birula (Acari) in Fennoscandia. – Folia Parasitologica (Praha) 21, 233–241.
- POMERANTZEV, B. I. (1959). Fauna of USSR. Arachnida, IV, 2, Ixodid Ticks (Translated by Alena Elbl). – The American Institute of Biological Sciences. Washington, Academy of Sciences USSR, Moscow-Leningrad.
- RAGEAU, J. (1972). Répartition géographique et rôle pathogène des tiques (Acariens: Argasidae et Ixodidae) en France. – Wiadomosci parazytologiczne 18, nr 4–5, 707–719.
- RANDOLPH, S. E. (1975a). Patterns of distribution of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula on its hosts. – J. anim. Ecol. 44, 2, 451–474.
- RANDOLPH, S. E. (1975b). Seasonal dynamics of a host-parasite system: *Ixodes trianguliceps* (Acarina: Ixodidae) and its small mammal hosts. – J. anim. Ecol. 44, 425–449.
- ROMAN, E., LU-HUYNH-THANH & PICHOT, J. (1973). Etude biogéographique et écologique sur les tiques (Acariens, Ixodoidea) de la région lyonnaise. – Bull. Soc. Linn. Lyon, no spécial, 63–73.
- SAINT-GIRONS, M. C. (1973). Les Mammifères de France et du Benelux. – Doin, 481 pp.
- SAPEGINA, V. F. (1967). Vertical distribution of *Ixodes trianguliceps* in the north eastern Altai. – Parazitologiya, Leningrad 1 (3), 243–245.
- SHLUGER, I. S. (1961). On the biology of *Ixodes trianguliceps*. Bir. and *I. persulcatus*. P. Sch. in Krasnoyarsk Territory. – Med. Parazit., Moskva 30 (4), 425–433.
- STARKOFF, O. (1958). Ixodoidea d'Italia. – Roma: «Il pensiero scientifico» Editore, 384 pp.
- THOMPSON, G. B. (1967). The parasites of British birds and mammals. XLIV. Summary of records of *Ixodes (Exopalgiger) trianguliceps* (Birula, 1895) Ixodoidea. – Entomologist's monthly magazine 103, 146–152.