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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 51 (1978)

Heft: 4

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

Autor: Graf, J.-F.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-401894

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: 17.07.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
51, 343-360, 1978

Copulation, nutrition et ponte chez Ixodes ricinus L. (Ixodoidea: Ixodidae)[1] - 3e partie

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

Copulation, nutrition and oviposition of Ixodes ricinus L. (Ixodoidea: Ixodidae) - 3rd part - In the third and last part of this work on the reproduction of the tick *Ixodes ricinus,* the bloodmeal and the oviposition of the female are examined. The duration of the bloodmeal is of 6 to 11 days, the mean weight of engorged females is of 263,1 mg and the distribution of the weights is a normal distribution. The growth of the female during bloodsucking is of an exponential type. The engorgement weight of the females doesn't depend on the duration of the bloodmeal. Copulation is indispensable for the achievement of the bloodmeal, the weight of virgin females never exceeding about 80 mg. The oviposition lasts about 30 days and its yielding is of 8,96 eggs per mg of femal weight. If bloodmeal was precociously interrupted, females began to lay eggs from the engorgement weight of 22,3 mg and the bloodmeal duration is of 4 days. Virgin females never lay eggs. Copulation is also indispensable for the appearance of vitellogenesis.

LE REPAS SANGUIN DE LA FEMELLE ET SES RELATIONS AVEC LA COPULATION

Les relations entre copulation et nutrition sont bien établies chez les Argasides et chez les Ixodides de la sous-famille des *Metastriata.* Chez les Argasides, le repas de la femelle peut se dérouler normalement sans intervention de la copulation, celle-ci ayant lieu généralement après ce repas. En laboratoire, on peut cependant faire copuler ces tiques également avant et pendant le repas sanguin (GEIGY & HERBIG, 1955; AESCHLIMANN & GRANDJEAN, 1973a et b).

Chez les *Metastriata,* la nécessité pour les deux sexes d'absorber une certaine quantité de sang avant de pouvoir procéder à la copulation fait que celle-ci a lieu obligatoirement sur l'hôte. En outre, la femelle ne peut achever son repas si elle n'a pas copulé (GREGSON, 1944; BALASHOV, 1957; SONENSHINE, 1967; PAPPAS & OLIVER, 1971 et 1972; AESCHLIMANN & GRANDJEAN, 1973a). Chez les *Prostriata* en général et chez *I. ricinus* en particulier, la situation est moins nettement définie. La tendance générale, résumée par AESCHLIMANN & GRANDJEAN (1973a), était d'admettre jusqu'ici, avec plus ou moins de réticence, que dans cette sous-famille, la copulation pouvait avoir lieu indifféremment avant, pendant ou après le repas, autrement dit qu'elle n'était pas indispensable à son achèvement normal.

Or nous avons montré, dans un travail préliminaire (GRAF, 1975), que cette conception était généralement inexacte, que les relations copulation-nutrition chez les *Prostriata* se rapprochaient vraisemblablement de celle observées chez les *Metastriata* et que le problème méritait un examen plus approfondi.

Dans le présent chapitre, nous allons comparer un certain nombre de paramètres se rapportant au repas de femelles ayant préalablement copulé, de femelles vierges et de femelles copulant en cours de repas.

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

Le repas sanguin normal

Il s'agit du repas des femelles ayant préalablement copulé, c'est-à-dire tel qu'il se déroule généralement dans les conditions naturelles.

Durée du repas

Selon les données de divers auteurs (MACLEOD, 1932; CARRICK & BULLOUGH, 1940; EDWARDS & ARTHUR, 1947; ARTHUR, 1962 et 1965; AESCHLIMANN, 1972 entre autres), la durée du repas de la femelle varie de 4 à 15 jours, la plupart des femelles se détachant de l'hôte au bout de 6 à 9 jours. Cette durée peut cependant s'étendre jusqu'à 26 jours (MACLEOD, 1932; CARRICK & BULLOUGH, 1940). Nous avons montré (GRAF *et al.*, sous presse) que tous les stades d'*I. ricinus* sont soumis à un rythme diurne très prononcé dans leur détachement de l'hôte à la fin du repas sanguin. Ce fait avait déjà été mis en évidence chez les femelles se gorgeant sur du bétail à la pâturage (POMERANTZEV & ALFEEV, 1935; KHEISIN & LAVRENKO, 1956).

Tabl. 1: Rythme de détachement des femelles gorgées (N = Nombre de femelles détachées; % = Pourcentage de femelles détachées)

Détachement	Cobaye		Lapin		Total	
	N	%	N	%	N	%
6ème jour	-	-	24	37,5o	24	24,74
Nuit du 6-7ème jour	1	3,o3	5	7,81	6	6,19
7ème jour	23	69,7o	19	29,69	42	43,3o
Nuit du 7-8ème jour	-	-	7	1o,94	7	7,22
8ème jour	5	15,15	7	1o,94	12	12,37
Nuit du 8-9ème jour	1	3,o3	1	1,56	2	2,o6
9ème jour	1	3,o3	-	-	1	1,o3
Nuit du 9-1oème jour	1	3,o3	1	1,56	2	2,o6
11ème jour	1	3,o3	-	-	1	1,o3

	Pourcentage de femelles tombant de jour :
N = 33 femelles gorgées sur cobaye	9o,91 % sur cobaye
64 femelles gorgées sur lapin	78,13 % sur lapin
97 femelles gorgées au total	82,47 % au total

Le tableau 1 montre à la fois la durée du repas et le rythme de détachement des femelles nourries en laboratoire sur lapin et sur cobaye. Au total, 80 femelles sur 97 (soit le 82,47%) tombent de jour et 91 femelles sur les mêmes 97 (soit 93,81%) ont achevé leur repas au bout du 8e jour. La durée de gorgement la plus longue observée dans ces conditions était de 11 jours.

Tabl. 2: Poids d'engorgement des femelles exprimés en mg (N = 88 femelles; m et σ = moyenne et écart-type de la distribution des poids, 263,1 mg resp. 71,0 mg).

129,7	212,7	268,4	312,4
133,o	217,2	277,6	314,1
133,7	218,6	279,6	32o,9
14o,o	221,2	297,7	326,o
142,o	223,8	28o,9	327,7
148,5	227,8	281,6	331,6
151,6	227,9	281,9	331,7
159,5	228,3	282,5	332,5
162,2	228,8	283,2	333,7
168,8	231,o	283,7	337,o
175,o	236,o	284,o	341,1
179,4	236,1	287,o	345,2
183,5	237,o	287,o	345,4
184,o	24o,8	293,6	345,8
187,2	243,8	297,2	35o,2
189,o	248,5	299,3	355,6
189,1	251,1	3o1,9	373,9
199,7	251,9	3o4,8	383,2
2o1,4	255,8	3o5,o	399,7
2o8,o	257,3	3o5,7	4oo,8
2o9,5	259,2	3o6,9	416,7
212,3	263,o	31o,8	439,5

Il apparaît également dans ce tableau que l'espèce d'hôte utilisé influence la durée du repas, ce qui ressort aussi, quoique de façon plus confuse, des travaux de certains auteurs cités ci-dessus.

Poids d'engorgement des femelles

Les données de la littérature, résumées par ARTHUR (1965), font varier le poids d'engorgement des femelles d'*I. ricinus* de 250 à 450 mg. Dans un lot de 88 femelles nourries sur lapin, nous avons observés des poids variant de 129,7 à 439,5 mg, avec une moyenne de 263,1 mg et un écart-type de 71,0 mg (tabl. 2).

La distribution de ces poids s'ajuste de manière satisfaisante à une distribution normale de même moyenne et de même écart-type ($\chi^2 = 4,5$, ddl 7).

Il n'existe apparemment aucune corrélation entre le poids atteint par les femelles et la durée du repas. Il ressort en effet de l'examen d'un lot de 42 femelles, choisies parmi les 88 précédentes et dont la durée du repas était connue avec précision, que ces deux paramètres sont indépendants (r = 0,087, ddl 40, tabl. 3). Nous nous trouvons donc, chez les femelles, en présence d'une population homogène, du moins en ce qui concerne la prise de nourriture. Les poids atteints sont indépendants de la durée du repas et sont dispersés normalement autour de la moyenne. Toutefois, le coefficient de variation de cette distribution est assez élevé (26,99%), surtout si on le compare à ceux observés dans les distributions des poids des nymphes des deux sexes (respectivement 10,58% pour les mâles et 13,84% pour

Tabl. 3: Corrélation entre durée du repas et poids d'engorgement des femelles (nombre de femelles examinées = 42) (Durée = durée du repas en heures; Poids = poids atteint par la femelle en mg; m_D et σ_D = moyenne et écart-type de la distribution des durées, 178,83 h resp. 16,36 h; m_P et σ_P moyenne et écart-type de la distribution des poids, 273,3 mg resp. 70,5 mg; coefficient de corrélation r = 0,087; degrés de liberté ddl = 40).

Durée (h)	Poids (mg)	Durée (h)	Poids (mg)
162	297,2	184	439,5
168	331,6	184	355,6
198	3o5,7	184	251,1
171	331,7	184	217,2
174	281,6	171	236,1
175	279,6	171	2o9,5
175	4oo,8	171	263,o
169	248,5	171	255,8
172	345,8	171	159,5
172	32o,9	169	326,o
172	416,7	169	228,3
218	168,8	2o6	373,9
169	162,2	161	212,7
187	31o,8	173	189,1
191	3o4,8	152	228,8
191	218,6	152	189,o
191	259,2	167	332,5
172	199,7	171	345,4
174	2o1,4	171	187,2
2o4	283,2	184	3o1,9
23o	28o,9	21o	227,9

les femelles). Il est possible que cette valeur relativement élevée soit en relation avec le fait que le lapin ne constitue pas un hôte idéal pour les femelles d'*I. ricinus*.

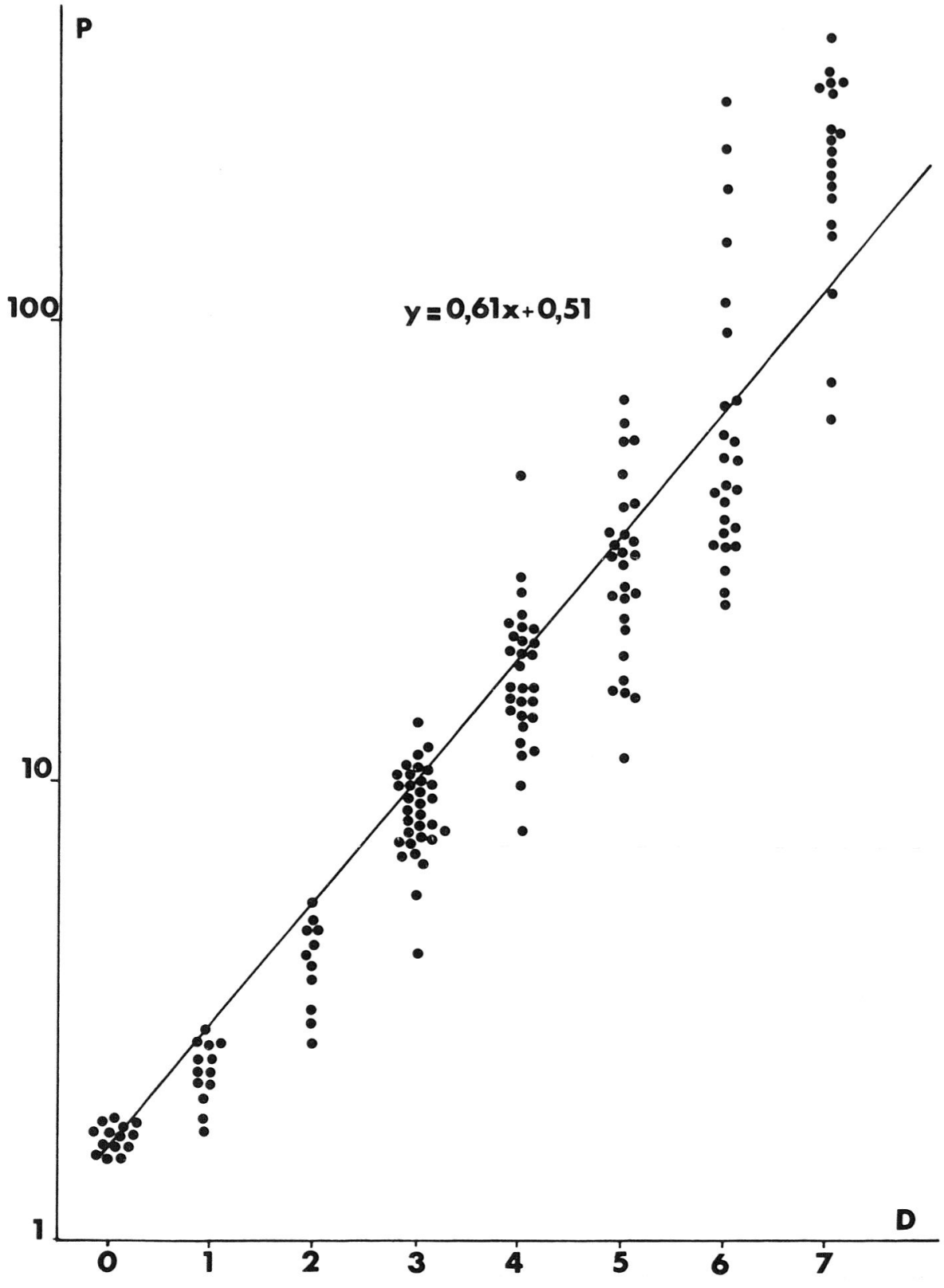

Fig. 1: Courbe de croissance pondérale des femelles durant le repas (D, Durée du repas en jours; P, Poids des femelles en mg)

Tabl. 4: Courbe de croissance pondérale des femelles durant le repas (Durée = durée du repas en heures; N = nombre de femelles examinées; P_m = poids moyen de ces femelles en mg; σ = ecart-type de la distribution des poids; ln = log naturel des poids moyens).

Durée (h)	N	P_m (mg)	σ	ln
0	14x1o	1,695	o,117	o,527683
24	13	2,438	o,357	o,891178
48	11	4,195	o,898	1,433893
72	32	8,922	1,949	2,18852o
96	29	18,259	7,255	2,9o4658
12o	27	31,876	14,6o1	3,461571
144	25	76,5o4	72,994	4,337343
168	19	235,626	96,oo7	5,462246

Ajustement de la courbe de croissance pondérale à une droite,dans un système semi-logarithmique : r = o,8676 ddl 6

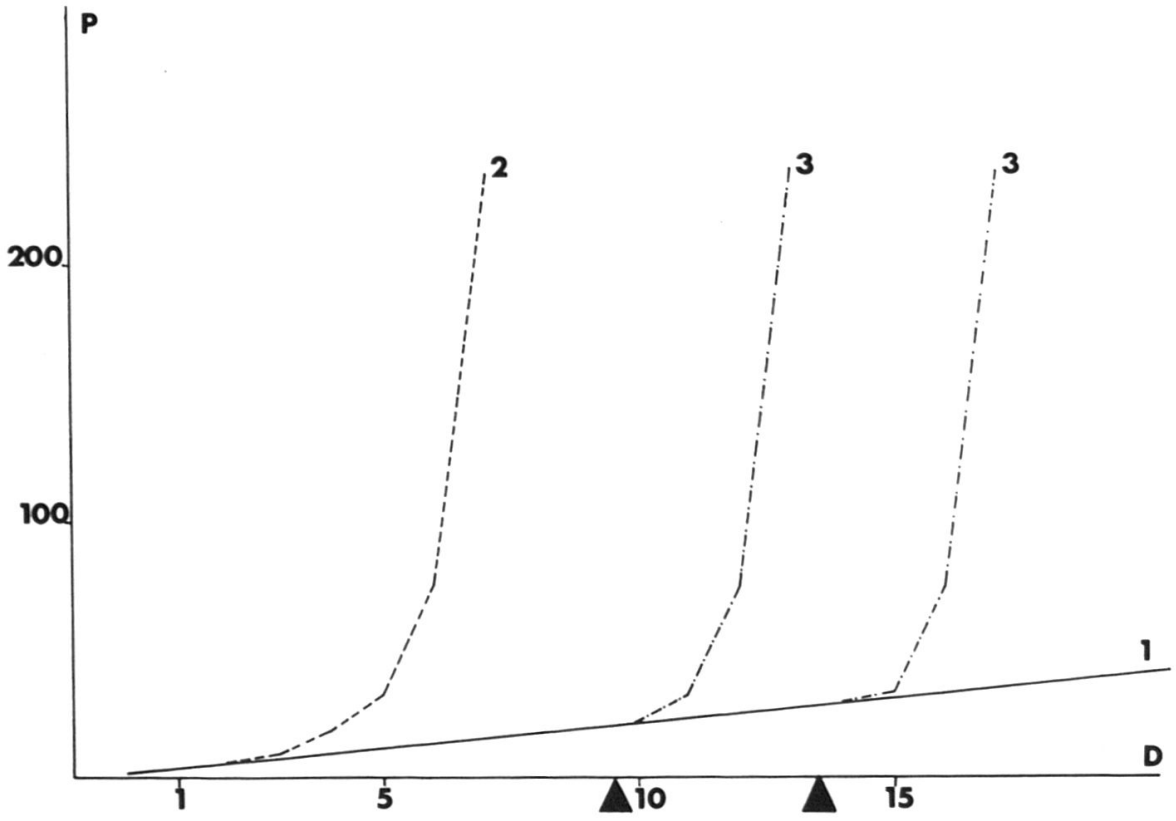

Fig. 2: Courbe de croissance pondérale pour des femelles vierges et des femelles fécondées avant ou pendant le repas. Courbe 1: Femelles vierges. Courbe 2: Femelles fécondées avant le repas. Courbe 3: Femelles fécondées durant le repas. Triangle noire: Moment de la copulation (D, Durée du repas en jours; P, Poids des femelles en mg)

Courbe de croissance pondérale

La courbe de croissance pondérale des femelles d'*I. ricinus* lors du repas sanguin a été décrite par certains auteurs (LEES, 1952; KHEISIN & LAVRENKO, 1956; SUTTON & ARTHUR, 1962; ARTHUR, 1965), qui s'accordent pour la diviser en deux phases, la première dite de croissance lente, durant 5 à 7 jours et permettant aux femelles d'atteindre le poids de 30 à 50 mg, la seconde dite de croissance rapide, d'une durée de 0,5 à 1 jour, conduisant les femelles à leur poids définitif de 250 à 450 mg. SUTTON & ARTHUR (1962) postulent même l'existence d'une troisième phase de croissance intermédiaire. Nous avons établi cette courbe à partir de lots de femelles nourries sur lapin et prélevées toutes les 24 heures. Son aspect est de type nettement exponentiel (fig. 2, courbe 2). Dans un système semi-logarithmique, la courbe s'ajuste en effet à une droite de manière très satisfaisante ($r = 0{,}8675$, ddl 6, $p<0{,}01$, tabl. 4, fig. 1).

La prise de nourriture des femelles se fait donc de façon régulière et rien ne permet à ce niveau de distinguer différentes phases dans le déroulement du repas.

Influence de la copulation

Nous allons reprendre ici les différents paramètres examinés lors du repas sanguin normal et voir de quelle manière ils sont affectés par l'absence de copulation ou par une copulation intervenant en cours de repas.

Le repas des femelles vierges

La durée du repas des femelles vierges est considérablement prolongée. Sur des hôtes tels que le lapin ou le cobaye, les femelles restent fixées durant 15 à 20 jours, puis se détachent ou se font expulser par l'hôte sans avoir atteint un poids d'engorgement très élevé. Parfois, au lieu de se détacher, les femelles meurent et sèchent sur l'hôte. Le détachement des femelles s'accompagne souvent de la formation d'un «manchon» de composition inconnue autour de leur rostre, ainsi que d'une violente réaction cutannée de l'hôte à l'endroit de la piqûre de la tique, signes sans doute d'un phénomène de rejet de type immunologique de la part de l'hôte.

Le poids d'engorgement atteint par les femelles vierges est extrêmement variable. Un échantillon de 30 femelles nous a permis d'observer des poids allant de 10 à 80 mg, avec une moyenne se situant autour de 30 mg. Cet éventail est beaucoup plus large que celui obtenu lors du repas des femelles ayant copulé, puisqu'il varie dans le rapport de 1 à 8, alors que pour ces dernières, il ne variait que dans le rapport de 1 à 3. La courbe de croissance pondérale des femelles vierges (fig.2, courbe 1) diffère dès les premiers jours de celle des femelles ayant copulé (fig.2, courbe 2). Quatre jours après le début du repas, le poids moyen atteint par les femelles vierges est inférieur à celui des femelles fécondées de manière hautement significative ($m = 6{,}845$ mg, $t = 5{,}04$, ddl 38, $p<0{,}01$). Après 6 et 7 jours passés sur l'hôte, ce qui correspond à la durée normale du repas des femelles fécondées, les poids moyens atteints par les femelles vierges sont respectivement de 13,325 et 16,883 mg. Au bout de 15 jours, période à laquelle les femelles vierges commencent à être rejetées par l'hôte, leur poids atteint en moyenne 30,344 mg. La fig. 2 montre qu'en l'absence de copulation, les femelles se nourrissent lentement, mais régulièrement, et que l'augmentation de poids se fait de manière linéaire et non exponentielle.

Copulation en cours de repas

On peut, à n'importe quel moment du repas des femelles vierges, faire intervenir la copulation en plaçant des mâles à proximité de ces femelles. Après cette copulation, qui intervient généralement dans l'heure qui suit la mise en présence des deux sexes, la femelle passe à une croissance de type normal et se détache de l'hôte dans les 3 à 5 jours suivant la rencontre avec le mâle (fig. 2, courbes 3). Ces femelles pondent ensuite normalement et donnent naissance à des larves viables.

La fig. 2 rappelle celle établie par AESCHLIMANN & GRANDJEAN (1973a) pour la sous-famille des Metastriata. On peut donc en conclure que les relations copulation-nutrition chez les *Prostriata,* ou du moins chez *I. ricinus,* sont du type de celles du reste de la famille, à la différence près que dans notre cas, la copulation a le plus souvent lieu dans la nature, donc avant la rencontre femelle-hôte, phénomène rendu possible entre autre par le fait que mâles n'ont pas besoin de se nourrir pour pouvoir copuler.

LA PONTE CHEZ I. RICINUS

La ponte chez *I. ricinus* a été examinée selon les critères suivants:

- Rendement des pontes de femelles dont le repas s'était déroulé normalement, et influence du poids d'engorgement de ces femelles sur le nombre d'œufs produits. Ceci nous permet de donner une définition numérique précise de la ponte normale.
- Influence de l'interruption du repas sanguin à différents stades sur la ponte.
- Rôle et importance de la copulation dans le phénomène de la vitellogenèse et de la ponte.

Avant d'aborder ces différents problèmes, nous allons examiner quelques points se rapportant à la préoviposition.

La préoviposition

La préoviposition, période séparant le détachement de la femelle de l'hôte et l'apparition du premier œuf, est extrêmement variable chez *I. ricinus.* Selon les différents auteurs déjà cités, sa durée peut s'étendre de 3 à 27 jours.

Dans nos élevages, la durée normale de la préoviposition a été de 8 à 30 jours, avec une moyenne de 12,48 jours pour une température de 20 °C. Des durées «anormalement» longues (jusqu'à 53 jours) ont parfois été observées, mais les pontes étaient alors faibles et les œufs dépérissaient en cours de développement. MACLEOD (1935) a essayé d'établir l'influence de la température et de l'humidité sur la durée de la préoviposition, mais les fortes variations observées dans de mêmes conditions rendent très aléatoires la mise en évidence d'une quelconque tendance.

Pour notre part, en augmentant la température et en maintenant les autres facteurs inchangés, nous avons observé une diminution significative de cette durée. A 26 °C, elle était en moyenne de 9,24 jours ($t = 2{,}65$, ddl 59, $p<0{,}05$ pour la comparaison avec la durée à 20 °C).

Nous n'avons par contre pas trouvé de corrélation significative entre cette durée et le poids d'engorgement des femelles ($r=0{,}2524$, ddl 28).

L'évolution du poids des femelles durant la préoviposition semble dépendre du type d'hôte utilisé. Sa diminution est dans tous les cas proportionnelle à la durée de la préoviposition. Un premier lot de 10 femelles, nourries sur cobaye, ont commencé à pondre après avoir perdu 2,98 à 8,73% de leur poids d'engorgement, pour des préovipositions variant de 8 à 22 jours (perte journalière moyenne de 0,3545%). Dans un deuxième lot de 8 femelles, nourries sur lapin, les pontes sont apparues après des pertes de poids de 7,68 à 11,58%, pour des préovipositions de 9 à 15 jours (perte journalière moyenne de 0,8998%). Nous n'avons pour l'instant aucune explication satisfaisante à proposer pour expliquer cette différence, établie par ailleurs sur des échantillons de très faible taille.

La ponte chez les femelles nourries normalement

Chez de nombreuses espèces de tiques, on a pu mettre en évidence une corrélation linéaire entre poids d'engorgement des femelles et nombre d'œufs pondus (KITAOKA & YAJIMA, 1958 ainsi que BENNETT, 1974 chez *Boophilus microplus* CANESTRINI; SWEATMAN, 1968 chez *Hyalomma aegyptum* L.; NAGAR, 1968 chez *Dermacentor variabilis* SAY et *Rhipicephalus sanguineus* LATR.; GLADNEY & DRUMMOND, 1970 chez *Amblyomma americanum* L.; DRUMMOND & WHETSTONE,

Tabl. 5: Poids moyen d'un œuf. Corrélation entre poids d'engorgement des femelles et poids moyen d'un œuf (nombre de femelles examinées = 15) ($m_{P\,ff}$ et $\sigma_{P\,ff}$ = moyenne et écart-type de la distribution des poids des femelles, 258,4 mg resp. 80,3 mg; $m_{P\,o}$ et $\sigma_{P\,o}$ = moyenne et écart-type de la distribution des poids des œufs, 57,5 µg resp. 4,1 µg; r = 0,1728; ddl = 13).

Poids des femelles (mg)	Poids de lo oeufs (mg)
128,1	o,566
133,o	o,532
14o,o	o,575
2o4,1	o,576
227,8	o,551
251,9	o,588
257,3	o,582
279,7	o,6o8
282,5	o,5oo
283,7	o,624
299,3	o,635
3o5,o	o,519
333,7	o,641
35o,2	o,552
399,7	o,572

Tabl. 6: Corrélation entre poids d'engorgement des femelles et poids des pontes (m et σ = Moyennes et écarts-type des distributions des poids; r = coefficients de corrélation)

Poids des femelles (mg)	Poids des pontes après 15 jours (mg)	Poids des pontes complètes (mg)
128,1	47,6	5o,1
133,o	46,3	48,3
133,7	61,5	66,o
14o,o	65,9	66,9
2o4,1	82,4	98,o
227,8	99,4	115,9
243,8	1o8,8	143,3
251,9	116,3	133,o
257,3	127,7	137,4
268,4	122,7	148,o
279,7	157,4	172,6
282,5	115,7	131,o
283,7	1o3,5	118,4
299,3	127,7	149,2
3o5,o	1o5,2	143,5
3o6,9	147,6	172,8
333,7	152,2	189,6
341,1	174,5	2o4,o
35o,2	169,7	194,8
383,2	182,5	215,1
399,7	149,5	164,7
m = 264,4 mg	m = 117,3 mg	m = 136,3 mg
σ = 8o,7 mg	σ = 4o,6 mg	σ = 49,o mg
	r = o,88o6	r = o,8889 ddl 19

1970 chez *A. maculatum* KOCH et 1975 chez *A. cajennense* FABR.; JAGANNATH *et al.*, 1974 chez *H. marginatum).*

Récemment, HONZAKOVA *et al.* (1975) ont démontré l'existence chez *I. ricinus* d'une telle corrélation pour des femelles placées dans différents biotopes naturels. Nous avons examiné le rapport poids des femelles:nombre d'œufs dans les condi-

tions de laboratoire habituelles (température de 20 °C, humidité relative saturée, rythme nyctéméral normal), l'hôte utilisé pour le repas étant le lapin. Notre méthode pour estimer le nombre d'œufs d'une ponte a été la suivante: des lots de 10 œufs, prélevés au hasard dans des pontes âgées de 15 jours, ont été pesés afin d'établir le poids moyen d'un œuf. Il est de 57,5 µg et ne dépend pas du poids d'engorgement de la femelle (tabl. 5). Il ne varie pas de manière significative en cours de ponte (t = 1,43, ddl 16 pour la comparaison entre œufs de début et de fin de ponte).

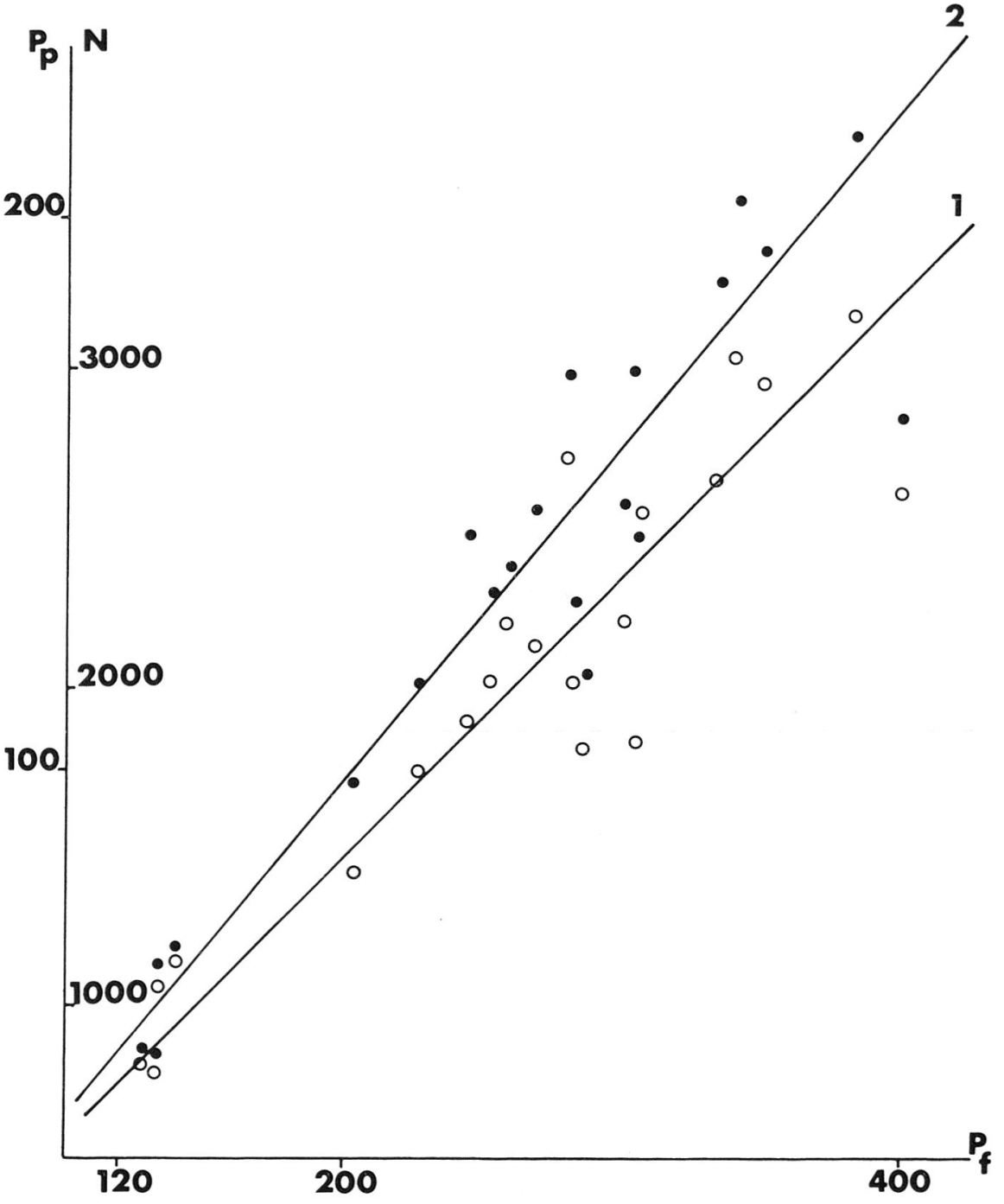

Fig. 3: Corrélation entre poids d'engorgement des femelles et poids des pontes (P_f, Poids des femelles en mg; P_p, Poids des pontes en mg; N, Nombre estimé d'œufs; ○, Poids des pontes après 15 jours; ●, Poids des pontes complètes; 1, Droite d'allométrie pour pontes après 15 jours y = 0,50 x - 15,72; 2, Droite d'allométrie pour ponte complète y = 0,61 x - 24,24).

Nous pouvons donc considérer ce poids comme un critère valable pour l'estimation du nombre d'œufs d'une ponte.

Rapport entre poids d'engorgement et nombre d'œufs

Le poids des pontes de 21 femelles a été établi par deux pesées successives, la première faite 15 jours après le début de la ponte, la deuxième à la fin de celle-ci, c'est-à-dire au bout de deux nouvelles semaines environ. Le tabl. 6 indique les poids partiels et complets de ces pontes. Il existe une bonne corrélation linéaire entre poids d'engorgement des femelles et poids des pontes, aussi bien après 15 jours que pour les pontes complètes (tabl. 6, fig. 3). Le poids des œufs, et par conséquent leur nombre, sont donc directement proportionnels au poids atteint par les femelles lors de leur repas.

Durée et rendement de la ponte

Les durées de ponte observées dans les conditions décrites ci-dessus étaient de l'ordre de 30 jours. Ces chiffres sont en accord avec ceux de MACLEOD (1935), qui donne des durées de 23 à 34 jours pour une température de 22,4 °C et une humidité relative saturée. La plus grande partie de la ponte est cependant effectuée durant les deux premières semaines. Le tableau 6 permet de calculer que le pourcentage d'œufs pondu durant cette période varie de 73,31 à 98,51% de la ponte complète (moyenne 86,08%).

Le rendement de la ponte peut également être estimé à partir des données du tabl. 6. Le poids des œufs y représente 36,32 à 61,71% (moyenne 51,55%) du poids des femelles. En se rapportant au poids moyen d'un œuf, nous pouvons établir le rendement moyen d'une femelle qui est de 8,96 œufs par mg de poids. Le poids des femelles à jeun ne représentant en moyenne que le 0,64% du poids d'engorgement, on peut pratiquement exprimer ce rendement en nombre d'œufs par mg de sang ingéré. Les variations de ce rendement s'étendent de 6,32 à 10,73 œufs par mg.

Le nombre absolu d'œufs pondu varie ainsi de 840 à 3740, avec une moyenne de 2370. Ces chiffres sont relativement élevés par rapport à ceux de MACLEOD (1935), qui obtient 832 à 2400 œufs par ponte pour des femelles placées dans des conditions comparables aux nôtres. MACLEOD ne précise cependant pas le poids des femelles ayant donné naissance à ces pontes.

HONZAKOVA *et al.* (1975) par contre observent chez *I. ricinus* des pontes composées de 832 à 4988 œufs, ces valeurs plus élevées étant liées à un poids d'engorgement moyen de 336 mg, c'est-à-dire sensiblement supérieur à celui des tiques de nos régions. Le rendement des pontes, que nous avons calculé à partir des données fournies par ces auteurs, ne diffère pas significativement de celui que nous avons établi chez nos femelles (8,12 œufs par mg de poids contre 8,96, $t = 1,86$, ddl 40).

Les différences dans le nombre d'œufs pondus, signalés par divers auteur, peuvent peut-être s'expliquer par le fait suivant: HONZAKOVA *et al.* signalent que le poids d'engorgement et la fécondité des femelles d'*I. ricinus* issues des populations d'Europe centrale sont sensiblement supérieurs à ceux observés en Irlande par SONENSHINE (1974). Ce dernier observe en effet un poids d'engorgement moyen de 217 mg et un nombre moyen d'œufs par ponte de 1597. Ainsi, en admettant

l'existence d'un «gradient de fécondité» est-ouest, les populations d'*I. ricinus* étudiés en Suisse se situeraient à mi-chemin entre celles d'Europe centrale et d'Irlande.

Tabl. 7: La ponte chez les femelles dont le repas a été interrompu (Durée = durée du repas en jours; Poids ff = poids des femelles en mg; Poids P = Poids des pontes en mg; % = Rapport poids des pontes/ poids des femelles exprimé en %; R = Rendement des pontes exprimé en nombre d'œufs/mg de femelle; N = Nombre d'œufs estimés d'une ponte).

Durée (j)	Poids ff (mg)	Poids P (mg)	%	R	N
5	22,3	2,4	1o,76	1,87	42
4	26,1	o,9	3,45	o,6o	16
5	34,o	4,2	12,35	2,15	73
6	44,8	7,4	16,52	2,87	129
4	46,5	3,2	6,88	1,2o	56
5	54,8	13,1	23,91	4,16	228
6	66,5	17,5	26,32	4,58	3o4
6	95,3	34,8	36,52	6,35	6o5

Influence de l'interruption du repas sur la ponte

Des femelles d'*I. ricinus* ayant copulé, nourries sur lapin, ont été arrachées à différents stades de gorgement et maintenues dans des conditions de laboratoire en

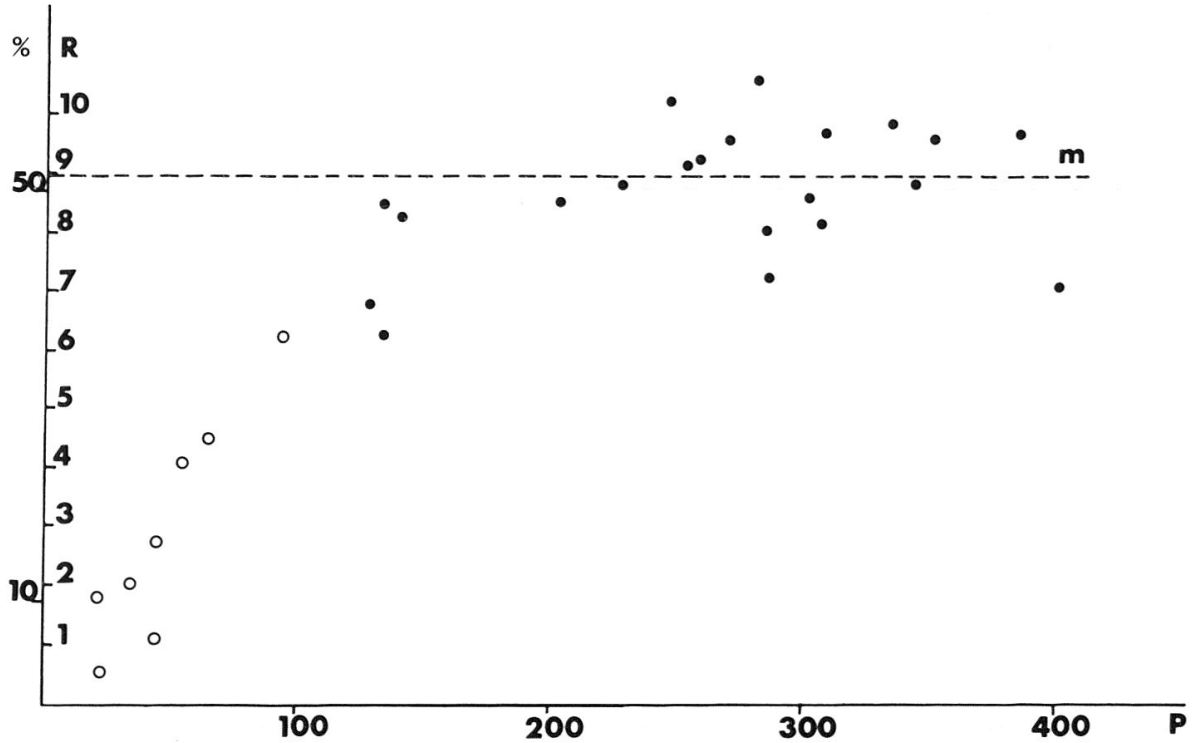

Fig. 4: Rendement des pontes chez les femelles partiellement et complètement gorgées (P, Poids des femelles en mg; R, Rendement des pontes en nb. d'œufs/mg de femelle; %, Rapport poids des pontes/ poids des femelles en %; m, Rendement moyen des femelles complètement gorgées; ●, Femelles complètement gorgées; ○, Femelles partiellement gorgées).

vue d'une éventuelle ponte. Les limites inférieures de poids et de durée de repas permettant la ponte ont ainsi été établies à 22,3 mg et à 4 jours. A partir de ce poids limite, toutes les femelles pratiquement pondent, leurs œufs se développent normalement et donnent naissance à des larves viables.

Le rendement de ces femelles, exprimé en nombre d'œufs par unité de poids, est inférieur à celui des femelles complètement gorgées, et il est en outre lié au poids de la tique. Il augmente de manière linéaire avec ce poids ($r = 0{,}7975$, ddl 6, $p<0{,}05$), alors qu'il est constant, rappelons-le, chez les femelles normalement nourries (tabl. 7, fig. 4).

A partir d'un poids de 100 mg environ, le rendement des femelles arrachées atteint la limite inférieure de celui des femelles nourries normalement.

Influence de la copulation

Les femelles vierges peuvent atteindre un poids nettement supérieur à celui autorisant la ponte chez les femelles fécondées. Cependant, nous n'avons jamais obtenu de pontes chez des femelles vierges.

Dix-sept d'entre elles, ayant toutes dépassé le poids minimum permettant normalement la ponte, ont été disséquées respectivement 2, 8, 16, 22 et 30 jours après l'interruption de leur repas. L'examen des ovaires de ces femelles montre qu'ils atteignent au bout de 8 jours un certain stade de développement qui ne variera apparamment plus au cours du temps. Les ovocytes restent de taille petite et de couleur blanche, ce qui indique que la vitellogenèse n'a pas encore débuté. Leur diamètre varie de 59 à 82 µ et n'augmente pas entre le 8e et le 30e jour après la fin du repas. Leur noyau mesure de 24 à 30 µ, et il est pourvu d'un nucléole arrondi bien visible. Selon la nomenclature de BALASHOV (1968), ces ovocytes ont atteint la fin du stade II, qui correspond à l'étape précédant immédiatement l'apparition des premières inclusions vitellines dans le cytoplasme.

Ceci nous montre que c'est au niveau du déclenchement de la vitellogenèse qu'intervient la copulation et qu'à défaut de celle-ci, les ovocytes ne peuvent dépasser un certain stade de leur développement.

Ces faits sont à rapprocher de ceux observés chez *Ornithodoros moubata* MURRAY par AESCHLIMANN (1968), DIEHL (1970) et GERMOND & AESCHLIMANN (1976) qui tous montrent l'influence de la copulation sur la vitellogenèse et la ponte chez cet Argaside.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le présent travail, dont la publication a été subdivisée en trois parties, a permis de compléter et de préciser un certain nombre de notions concernant la reproduction chez *I. ricinus,* ainsi que d'apporter quelques éléments nouveaux à ce sujet. La vision d'ensemble de la reproduction qui s'en dégage, bien qu'encore incomplète, permet d'une part une meilleure compréhension de la biologie générale de cette espèce, d'autre part de situer un peu mieux les *Prostriata,* dont le statut systématique est encore incertain, par rapport aux Argasides et aux *Metastriata.*

Le comportement du mâle lors de la copulation, décrit pour la première fois chez *I. ricinus,* semble à première vue plus proche de celui des Argasides que de

celui des *Metastriata*. Toutefois, il diffère de celui d'*I. holocyclus* NEUMANN, seul autre *Prostriata* ayant fait l'objet d'une description détaillée et chez les *Metastriata,* plusieurs types de comportement ont également été décrits. Pour l'instant, le faible nombre de données à disposition ne permet pas d'établir avec précision le niveau de spécificité de ce comportement. D'autres travaux seront nécessaires pour préciser ce point.

L'importance de la rencontre des sexes dans la nature, avant le début du repas, est un phénomène pour l'instant unique chez les tiques et fait la grande originalité de cette espèce.

Cette rencontre est assurée par l'existence d'une phéromone, émise par les femelles et attirant les mâles. Ce mode d'attraction semble être la règle générale chez les tiques. Alors que des travaux récents laissent apparaître une grande unité dans la composition chimique des substances actives des *Metastriata,* qui sont toutes des composés phénoliques, la phéromone observée chez *I. ricinus,* par ses caractères physico-chimiques, se rapproche plutôt des phéromones d'aggrégation décrites chez les Argasides. Les attractions croisées observées entre *I. ricinus* et *I. hexagonus* LEACH militent ici aussi en faveur d'une certaine parenté entre ces substances dans le groupe des *Prostriata.*

Les rapports entre copulation, nutrition et ponte, mal définis jusqu'à présent chez les *Prostriata,* ont pu être établis avec précision chez *I. ricinus.* Ils sont du même type que chez les *Metastriata,* à la différence près que la copulation chez notre espèce a lieu généralement avant et non durant le repas sanguin. Les femelles vierges non seulement ne peuvent se nourrir complètement, mais ne sont pas non plus en état de pondre, quelque soit le poids d'engorgement atteint. La copulation, qu'elle intervienne avant ou pendant le repas, est indispensable aussi bien à l'achèvement normal de celui-ci qu'au déclanchement de la vitellogenèse.

BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie donnée ci-dessous couvre les trois parties de cette publication.

AESCHLIMANN, A. 1968. *La ponte chez Ornithodoros moubata* (MURRAY). Rev. suisse Zool. *75:* 1033–1039.

AESCHLIMANN, A. 1972. *Ixodes ricinus L. Essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse.* Acta tropica, *29:* 321–340.

AESCHLIMANN, A. & GRANDJEAN, O. 1973a. *Influence of natural and «artificial» mating on feeding, digestion, vitellogenesis and oviposition in ticks (Ixodoidea).* Folia Parasitologica *20:* 67–74

AESCHLIMANN, A. & GRANDJEAN, O. 1973b. *Observations on fecundity in Ornithodoros moubata* (MURRAY). *Relationship between mating and oviposition.* Acarologia *15:* 206–217

AESCHLIMANN, A., BUTTIKER, W. & EICHENBERGER, G. 1969. *Les tiques (Ixodoidea) sont-elles vecteurs de maladie en Suisse?* Bull. Soc. ent. Suisse, *42:* 317–320

AESCHLIMANN, A., BROSSARD, M. & QUENET, G. 1975. *Contribution à la connaissance des piroplasmoses de Suisse.* Acta tropica *32:* 282–289.

AESCHLIMANN, A., GRAF, J-F. & MERMOD, C. (en prép.). *Le tritropisme chez Ixodes ricinus.*

AMMAH-ATTOH, V. 1965. *The mating behaviour and the mode of insemination in the genus Amblyomma with special reference to A. variegatum.* Ghana J.Sc. *5:* 243–248.

AMMAH-ATTOH, V. 1966. *Reproduction in the tick Hyalomman marginatum rufipes* KOCH, *1844 under laboratory conditions, with notes on mating and insemination.* Ghana J.Sc. *6:* 9–14.

ARTHUR, D.R. 1962. *Ticks and Disease.* Pergamon Presse, Oxford.

ARTHUR, D.R. 1965. *Feeding in ectoparasitic Acari with special reference to Ticks.* Adv. in Parasitol. *3:* 249–298.

BABOS, S. 1964. *Die Zeckenfauna Mitteleuropas.* Akademiai Kiado Budapeste

BALASHOV, Y.S. 1956. *Nutrition and course of spermatogenesis on male ixodid ticks.* Dokl. Akad. Nauk., *110:* 1133–1136. (Trad. NAMRU 3 T 21)

BALASHOV, Y.S. 1957. Parasit. Zool. *17:* 137 (cité par ARTHUR, 1962).
BALASHOV, Y.S., 1968. *Bloodsucking ticks (Ixodoidea) - Vectors of deseases of man and animals.* Nauka Leningrad. Trad. Miscellaneous Publications of the Ent. Soc. Amer. *8:* 161-376, 1972
BENNETT, G.F. 1974. *Oviposition of Boophilus microplus* (CANESTRINI). *I. Influence of tick size in egg production.* Acarologia *16:* 52-61.
BERCOVIER, H. & MOLLARET, H.H. 1974. *Une technique simple d'élevage de tiques sur les micromammifères.* Bull. Soc. Path. ex. *67:* 305-308.
BERGER, R.S. 1972. *2,6-dichlorophenol, sex pheromone of the lone star tick.* Science *177:* 704-705.
BERGER, R.S. 1974. *Incorporation of chloride from Na^{36} C into 2,6-dichlorophenol in lone star and Gulf Coast ticks.* Ann. Ent. Soc. Amer. *67:* 961-963.
BERGER, R.S., DUKES, J.C. & CHOW, Y.S. 1971. *Demonstration of a sex pheromone in three species of hard ticks.* J. Med. Entomol. *8:* 84-86.
BISHOP, F.C. & WOOD, H.P. 1913. *The biology of some north american ticks of the genus Dermacentor.* Parasitology *6:* 153-187.
BODKIN, G.E. 1918. *The biology of Amblyomma dissimile* KOCH *with an account of its power of reproducing parthenogenetically.* Parasitology *11:* 10-17.
BOWESSIDJAOU, E., BROSSARD, M. & AESCHLIMANN, A. (en prép.). *Réactions immunologiques des lapins après plusieurs infestations expérimentales par des femelles d'Ixodes ricinus.*
BROSSARD, M. 1976. *Ixodes ricinus, vecteur expérimental de trois espèces de babésies, Babesia bovis, B.berbera, B. argentina.* Rev. suisse Zool. *83:* 443-462.
BROSSARD, M. & AESCHLIMANN, A. 1975. *Piroplasmoses bovines en Suisse italienne.* Schweiz. Arch. Tierheilk. *117:* 287-292.
CARRICK, R. & BULLOUGH, W.S. 1940. *The feeding of the tick, Ixodes ricinus* L., *in relation to the reproductive conditions of the host.* Parasitology *32:* 313-317.
CHABAUD, A.G. 1950. *Sur la nutrition artificielle des tiques.* Ann. Parasitol. humaines et comp. *25:* 42-47.
CHOW, Y.S. 1970. *Sex pheromone and behavioral studies of the adult Gulf Coast tick, Amblyomma maculatum* KOCH *including morphological and electrophysiological studies of the sensory organs.* Diss. Abstr. Int. *31,* 2737-B.
CHOW, Y.S., WANG, C.B. & LIN, L.C. 1975. *Identification of a sex pheromone of the female brown dog tick, Rhipicephalus sanguineus.* Ann. Ent. Soc. Am. *68:* 485-488.
DIEHL, P.A. 1970. *Zur Oogenese bei Ornithodoros moubata* MURRAY *unter besonderer Berücksichtigung der Vitellogenese.* Acta Tropica *27:* 301-355.
DRUMMOND, R.O. & WHETSTONE, T.M. 1970. *Oviposition of the Gulf Coast tick.* J. econ. Ent. *63:* 1547-1551.
DRUMMOND, R.O. & WHETSTONE, T.M. 1975. *Oviposition of the cayenne tick Amblyomma cajennense (F.) in the laboratory.* Ann. Ent. Soc. Am. *68:* 214-216.
DUKES, J.C. 1970. *Reproductive behaviour and morphological investigations of Amblyomma americanum* L. *associated with sex pheromones.* Diss. Abstr. Int., 4749 B.
EDWARDS, E.E. & ARTHUR, D.R. 1947. *The seasonal activity of the tick Ixodes ricinus in Wales.* Parasitology *38:* 72-85.
FELDMAN-MUHSAM, B. 1967. *Spermatophore formation and sperm transfer in Ornithodoros ticks.* Science *156:* 1252-1253.
FELDMAN-MUHSAM, B. 1969. *The components of the spermatophore, their formation and their biological functions in argasid ticks.* Proc. 2nd. Internat. Cong. Acar., Sutton, Bonington, 1967: 357-362.
FELDMAN-MUHSAM, B. 1971. *Copulation and spermatophore formation in soft and hard ticks.* Proc. 3rd. Internat. Cong. Acar., Prague: 719-722.
FELDMAN-MUHSAM B. & BORUT S. 1971. *Copulation in ixodid ticks.* J. Parasitol. *57:* 630-634.
FELDMAN-MUHSAM, B., BORUT, S. & SALITERNIK-GIVANT, S. 1970. *Salivary secretion of the male tick during copulation.* J. Insect Physiol. *16:* 1945-1949.
FELDMAN-MUHSAM, B., BORUT, S., SALITERNIK-GIVANT, S. & EDEN C. 1973. *On the evacuation of sperm from the spermatophore of the tick Ornithodoros savignyi.* J. Insect Physiol. *19:* 951-962.
GEIGY, R. & HERBIG, A. 1955. *Erreger und Überträger tropischer Krankheiten.* Acta Tropica, suppl. *6.*
GERMOND, J.E. & AESCHLIMANN, A. 1976. *Influence of copulation on vitellogenesis and egg-laying in Ornithodoros moubata.* ISRPI, sous presse.
GLADNEY, W.J. 1971. *Mate-seeking by female Amblyomma maculatum on a bovine.* Nature *232:* 401-402.
GLADNEY, W.J. & DRUMMOND, R.O. 1970a. *Mating behavior and reproduction of the lone star tick Amblyomma americanum.* Ann. Ent. Soc. Amer. *63:* 1036-1039.
GLADNEY, W.J. & DRUMMOND, R.O. 1970b. *Migration of male lone star ticks on the host in relation to mating.* J.econ. Ent. *63:* 1214-1216.
GLADNEY, W.J., GRABBE, R.R., ERNST, S.E. & OEHLER, D.D. 1974a. *The Gulf Coast tick: Evidence of a pheromone produced by males.* J. Med. Entomol. *11:* 303-306.

GLADNEY, W.J., ERNST, S.E. & GRABBE, R.R. 1974b. *The agregation response of the Gulf Coast tick on cattle.* Ann. Ent. Soc. Amer. *67:* 750–752.

GRAF, J-F. 1974. *Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus* L. *en Suisse. Troisième note: Copulation, nutrition et ponte.* Acarologia *16:* 636–642.

GRAF, J-F. 1975. *Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus* L. *en Suisse. Cinquième note: Mise en évidence d'une phéromone sexuelle chez I. ricinus.* Acarologia *17:* 437–441.

GRAF, J-F., MERMOD, C. & AESCHLIMANN, A. (en prép). *Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus* L. *en Suisse. Septième note: Les rythmes de détachement chez I. ricinus et leurs implications écologiques.* Acarologia.

GRAF, J-F., MERMOD, C. & AESCHLIMANN, A. (en prép). *Nouvelles données concernant la distribution, l'écologie et la biologie d'Ixodes trianguliceps en Suisse.*

GREGSON, J.D. 1944. *The influence of fertility on the feeding rate of the female of the wood tick, Dermacentor andersoni* STILES. Ent. Soc. Ont. *74:* 46–47.

HITCHCOCK, L.F. 1955. *Studies on the parasitic stages of the Cattle tick, Boophilus microplus.* Aust. J. Zool. *3:* 145–155.

HONZAKOVA, E., OLEJNICEK, J., CERNY, V., DANIEL, M. & DUSBABEK, F. 1975. *Relationship between number of eggs deposited and body weight of engorged Ixodes ricinus female.* Folia Parasitologica *22:* 37–43.

IMMLER, R. 1973. *Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Zecke Dermacentor reticulatus* (FABRICIUS, *1794) in einem endemischen Vorkommengebiet.* Bull. Soc. Ent. Suisse *46:* 1–70.

JAGANNATH, M.S., NAGARAJA, K.V. & HEGDE, K.S. 1974. *Feature of taxonomic value in Hyalomma marginatum isaaci* SHARIE, *1928.* Curr. Sc. *43:* 222–223.

KHEISIN, E.M. & LAVRENKO, L.E. 1956. *Duration of bloodsucking and diurnal rythme of feeding and detachment of Ixodes ricinus* L. *females.* Zool Zh. *35:* 379–383.

KITAOKA, S. & YAJIMA, A. 1958. *Physiological and ecological studies of some ticks. II. Phase change in oviposition ability with blood sucking quantity.* Bull. Nat. Inst. Anim. Hlth. *34:* 149–162.

KRECH, U., JUNG, F. & JUNG, M. 1969. *Zentraleuropäische Zeckenencephalitis in der Schweiz.* Schweiz. med. Wschr. *99:* 282–285.

LEAHY, M.G., VANDEHEY, R. & GALUN, R. 1973. *Assembly pheromone(s) in the soft tick Argas persicus* (OKEN). Nature *246:* 515–517.

LEAHY, M.G. KARUHIZE, G., MANGO, C. & GALUN, R. 1975a. *An assembly pheromone and its perception in the tick Ornithodoros moubata* (MURRAY). J. Med. Ent. *12:* 284–287.

LEAHY, M.G., STERNBERG, C., MANGO, C. & GALUN, R. 1975b. *Lack of specificity in assembly pheromones of soft ticks.* J. Med. Ent. *12:* 413–414.

LEES, A.D. 1952. *The role of cuticle growth in the feeding process of ticks.* Proc. zool. Soc. London *121:* 759–772.

LOUNSBURY, C.P. 1899. *The bont tick Amblyomma hebraeum* KOCH. *Its life history and habits.* Agr. J. Cape Town *15:* 728–743.

MACLEOD, J. 1932. *The bionomics of Ixodes ricinus L., the «sheep tick» of Scotland.* Parasitology *24:* 382–400.

MACLEOD, J. 1935. *Ixodes ricinus in relation to its physical environment. III. Climate and reproduction.* Parasitology *27:* 489–500.

MACLEOD, J. 1936. *Ixodes ricinus in relation to its physical environment. IV. An analysis of the ecological complexes controlling distribution and activity.* Parasitology *28:* 295–319.

MERMOD, C., AESCHLIMANN, A. & GRAF, J-F. 1973. *Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus* L. *en Suisse. Première note: Fluctuations numériques.* Acarologia *15:* 197–205.

MERMOD, C., AESCHLIMANN, A. & GRAF, J-F. 1974. *Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus* L. *en Suisse. Deuxième note: Comparaison des populations 1972 et 1973.* Acarologia *16:* 612–620.

MERMOD, C., AESCHLIMANN, A. & GRAF, J-F. 1975. *Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus en Suisse. Quatrième note: Comparaison de deux populations d'altitude différente.* Acarologia *17:* 443–451.

MOORHOUSE, D.E. 1966. *Observations on copulation in Ixodes holocyclus* NEUMANN *and the feeding of the male.* J. Med. Ent. *3:* 168–171.

MOREL P.C. *Les tiques d'Afrique et du Bassin méditerranéen. (Ixodoidea).* Manuscrit en communication.

MORISOD, A., BROSSARD, M., LAMBERT, C., SUTER, H. & AESCHLIMANN, A., 1972. *Babesia bovis: transmission par Ixodes ricinus dans la plaine du Rhône.* Schweiz. Arch. Tierheilk. *114:* 387–391.

NAGAR, S.K. 1968. *On the significance of the duration of preoviposition and oviposition periods in ixodid ticks.* Acarologia *10:* 621–629.

NUTTALL, G.H.F. 1915. *Ticks: a monograph of the Ixodoidea.* Cambridge University Press, London.

NUTTALL, G.H.F. & MERRIMAN, G. 1911. *The process of copulation in Ornithodoros moubata.* Parasitology *4:* 39–44.

OLIVER, J.H. JR. 1974. *Symposium on reproduction of arthropods of medical and veterinary importance. IV. Reproduction in ticks (Ixodoidea).* J. Med. Ent. *11:* 26–34.

PAPPAS, P.J. & OLIVER, J.H. JR. 1971. *Mating necessery for complete feeding of female Dermacentor variabilis.* J. Georgia Ent. Soc. *6:* 122–124.

PAPPAS, P.J. & OLIVER J.H. JR. 1972. *Reproduction in ticks. II. Analysis of the stimulus for rapid and complete feeding of female Dermacentor variabilis* (SAY). J. Med. Ent. *9:* 47–50.

POMERANTZEV, B.I. 1950. *Fauna of U.S.S.R. – Arachnida – Ixodid ticks.* Academy of Science USSR, Trad. The American Institute of Biological Sciences, 1959.

POMERANTZEV, B.I. & ALFEEV N.I. 1935. Izd. Akad. Nauk., 187–194.

RADDA, A., SCHMIDTKE, W. & WANDELER, A. 1974. *Nachweis des Virus des Frühsommer-Meningoenzephalitis (FSME) in Ixodes ricinus aus dem Kanton Zürich.* Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. I, Abt. A, *229:* 268–272.

ROBINSON, G.C. 1942. *The mechanism of insemination in the argasid tick, Ornithodoros moubata.* Parasitology *34:* 195–198.

ROSHDY, M. 1969. *Structure of the female reproductive system of Ixodes ricinus and its bearing on the affinity of Ixodes to other ixodid genera.* J. Parasitol. *55:* 1078–1083.

SACKTOR, B., HUTCHINSON, M. & GRANETT P. 1948. *Biology of the lone star tick in the laboratory.* J. econ. Ent. *41:* 296–301.

SAMSON, K. 1909. *Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus.* Zeitschr. wiss. Zool. *43:* 185.

SNOW, K.R. & ARTHUR, D.R. 1970. *Larvae of the Ixodes ricinus complex of species.* Parasitology *60:* 27–38.

SONENSHINE, D.E. 1967. *Feeding time and oviposition of Dermacentor variabilis as affected by delayed mating.* Ann. Ent. Soc. Amer. *60:* 489-490.

SONENSHINE, D.E. 1974. *Radioisotope tagging for studies on the ecology of the sheep tick Ixodes ricinus* L. Acarologia *15:* 406–408.

SONENSHINE, D.E., SILVERSTEIN, R.M., LAYTON, E.C. & HOMSHER, P.J. 1974. *Evidence for the existence of a sex pheromone in two species of ixodid ticks.* J. Med. Ent. *11:* 307–315.

SPIESS, H., MUMENTHALER, M., BURKHARDT, S. & KELLER, H. 1969. *Zentraleuropäische Enzephalitis (Zeckenenzephalitis) in der Schweiz.* Schweiz. med. Wschr. *99:* 277–282.

SUTTON, E. & ARTHUR, D.R. 1962. *Aspects of disease transmission by ticks.* Symp. Zool. Soc. London *6:* 223–256.

SWEATMAN, G.K. 1968. *Temperature and humidity effects on the oviposition of Hyalomma aegyptium ticks of different engorgement weights.* J. Med. Ent. *5:* 429–439.

TATCHELL, R.J. 1962. *Studies on the male accessory reproductive glands and the spermatophore of the tick Argas persicus.* Parasitology *52:* 133–142.

WAGNER-JEVSENKO, O. 1958. *Fortpflanzung bei Ornithodoros moubata und genitale Übertragung von Borrelia duttoni.* Acta tropica *15:* 118–168.

WYLER, R., SCHMIDTKE, W., KUNZ, C., RADDA, A., HENN, V. & MEYER, R. 1973. *Zeckenenzephalitis in der Region Schaffhausen: Isolierung des Virus aus Zecken und serologische Untersuchungen.* Schweiz. med. Wschr. *103:* 1487–1492.