

Les tiques dures (Acari : Ixodidae) ectoparasites de micromammifères non-volants dans la forêt d'Ambohitantely, Madagascar

Malala N. Rakotomanga^{1,2,*}, Steven M. Goodman^{2,3}, Voahangy Soarimalala^{2,4}, Sebastien Boyer⁵ & Dmitry Apanaskevich⁶

¹Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : malalanirinarakotomanga@yahoo.fr

²Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : voahangysoarimalala@gmail.com

³Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

⁴Institut des Sciences et Techniques de l'Environnement, Université de Fianarantsoa, Madagascar

⁵Unité d'Entomologie Médicale, Institut Pasteur de Madagascar, Antananarivo, Madagascar

E-mail : sboyer@pasteur-kh.org

⁶Department of Biology, Georgia Southern University, P.O. Box 8042, Statesboro, Georgia 30460, USA

E-mail : dapanaskevich@georgiasouthern.edu

*Adresse actuelle : Unité Entomologie médicale, Institut Pasteur de Madagascar, BP 1274, Ambatofotsikely, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : malalar@pasteur.mg

Résumé

Des données sur les tiques ectoparasites de micromammifères non-volants ont été obtenues durant une investigation menée dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, à Madagascar, entre le 31 mars et le 11 avril 2014, à la fin de la saison humide. Les hôtes micromammifères sont aussi bien des hôtes endémiques (rongeurs de la famille des Nesomyidae et tenrecs de la famille des Tenrecidae) que introduits (rongeurs de la famille des Muridae et musaraignes de la famille des Soricidae). Au total, 1973 tiques de la famille des Ixodidae ont été collectées sur 12 espèces de micromammifères, dont trois espèces introduites. Les trois stades parasitaires de tiques ont été collectés dont, trois morpho-espèces parmi les adultes du genre *Ixodes* qui sont en cours de description et *Haemaphysalis elongata*, les nymphes et les larves. L'existence d'une préférence au type de pelage de l'hôte a été

constatée pour les deux genres de tiques au stade adulte capturés, *Ixodes* et *Haemaphysalis*. L'indice parasitaire varie en fonction des espèces hôtes. En particulier, l'abondance parasitaire est la plus élevée sur *Microgale dobsoni* avec une moyenne de 47 tiques par hôte. Le sex-ratio des tiques a montré que les femelles sont plus nombreuses que les mâles. Enfin, nos observations montrent que les larves sont plus abondantes que les nymphes et les adultes.

Mots clés : tiques, micromammifères non-volants, structure de la population, relation hôte-parasite, Ambohitantely, Madagascar

Extended abstract

Data on ticks of non-flying mammals were obtained during an investigation conducted in the Réserve Spéciale d'Ambohitantely, central Madagascar, at the end of the wet season between 31 March and 11 April 2014. The collections were made within and just outside the largest forest block remaining in the protected area. Small mammal hosts included rodents of the Family Muridae (introduced) and Subfamily Nesomyinae (endemic), tenrecs of the Family Tenrecidae (endemic), and shrews of the Family Soricidae (introduced). These animals were trapped using one of two types of devices that capture animals alive: standard traps "National" and "Sherman" or pit-fall traps.

Ticks were removed from their hosts with forceps and then stored in 90° ethanol. A total of 1973 individual ticks of the Family Ixodidae were collected from 12 small mammal species (including three introduced taxa) among the 13 species captured; the small mammal species that did not yield any ectoparasite was *Microgale parvula* (Family Tenrecidae), but only one individual was trapped. The three life stages of parasitic ticks (larva, nymph, and adult) were collected. For adults, one adult of *Haemaphysalis elongata* and four morphospecies of the genus *Ixodes* were identified; the latter in the process of being described as new species to science. There appeared to be different host preferences between the genera *Ixodes* and *Haemaphysalis* related to the texture of the host fur.

Notable variation in the parasitism index was identified, with *M. dobsoni* having the highest parasite abundance with an average of 47 ticks per host individual, which may reflect a tick aggregation phenomenon. The sex ratio was determined and indicated that females outnumber males. Between the three development stages, larvae were distinctly more abundant than nymphs or adults. This is probably due to a seasonal development cycle at the end of the wet season, which corresponds to the start of the reproductive cycle in these Ixodidae ticks.

Key words: ticks, terrestrial small mammals, population structure, host-parasite relations, Ambohitantely, Madagascar

Introduction

Les tiques dures (famille des Ixodidae) forment un groupe bien distinct d'acariens de grande taille (> 2 mm) (classe des Acari). Elles sont, caractérisées par leur trait d'histoire de vie comme parasite hématophage obligatoire et temporaire de la quasi-totalité des vertébrés terrestres du monde, surtout des mammifères et des oiseaux mais également des reptiles et des amphibiens. Toutes les espèces connues de tiques se développent en passant par quatre stades évolutifs distincts : œuf, larve, nymphe et adulte. Leur cycle parasitaire est en général un cycle triphasique (Walker *et al.*, 2003), c'est-à-dire que les trois stades parasitaires (larve, nymphe et adulte) évoluent sur trois hôtes différents ce qui correspond à trois phases parasitaires. Morphologiquement, ce groupe est identifiable par une pièce buccale modifiée avec la particularité d'un hypostome ventral muni de dents disposées en plusieurs rangées pour l'ancrage sur les hôtes.

Depuis la première investigation sur les tiques de Madagascar par Bück (1935), 34 espèces de tiques ont été décrites avec les genres *Argas* et *Ornithodoros* de la famille des Argasidae et *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Otobius*, *Rhipicephalus*, *Amblyomma* et *Boophilus* de la famille Ixodidae, dont 27 sont endémiques à Madagascar (Hoogstraal, 1953 ; Uilenberg *et al.*, 1979 ; Fontenille & Perez, 1983 ; Apanaskevich *et al.*, 2013). La plupart de ces espèces ont été décrites dans les années 1950 à 1980. Depuis, une seule nouvelle espèce a été découverte et décrite (Apanaskevich *et al.*, 2013). De plus, les sites d'échantillonnage d'ectoparasites de vertébrés terrestres sont encore loin d'être exhaustifs. En ce sens, la présente étude a été réalisée dans un site ne comptant pas d'inventaire

d'ectoparasite et riche en micromammifères, dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely (Rakotondravy & Goodman, 2000). Dans cette forêt de montagne, dont la plupart des petits mammifères sont terrestres, aucune preuve claire de coévolution entre les puces, qui a déjà fait l'objet de quelques études, et leur hôte n'a été démontrée (Beaucournu *et al.*, 2015 ; Goodman *et al.*, 2015). Cette étude représente aussi un intérêt médical, les tiques étant connues pour être des vecteurs d'agents pathogènes, impliquant une possible transmission entre les animaux sauvages, et domestiques ainsi qu'à l'homme (Jongejan & Uilenberg, 2004 ; Duchemin *et al.*, 2007).

Dans cet article, nous examinons les espèces de tiques retrouvées sur les petits mammifères dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, avec une attention particulière à la spécificité d'hôte et à une possible coévolution. Enfin, les aspects sur la relation hôte-parasite ainsi que sur la structure de la population seront traités.

Méthodologie

Site d'étude

L'étude a été menée dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely comprise entre 1300 et 1650 m d'altitude, localisée sur les Hautes Terres centrales de Madagascar, dans le district d'Ankazobe, région d'Analamanga, à 130 km au Nord-ouest d'Antananarivo (Figure 1). La température moyenne annuelle de 16°C est relativement basse et la pluviométrie annuelle est de 1850 mm répartie sur 155 jours en moyenne (Ratsirarson & Goodman, 2000). En 1990, la superficie de la Réserve Spéciale d'Ambohitantely représentait 5600 ha environ dont 50 % constitués de forêts naturelles, 35 % de savanes herbeuses et 15 % de plantations d'espèces exotiques (Rajoelison, 1990 ; Rajoelison *et al.*, 1992). La forêt a été, depuis, fragmentée en plusieurs blocs forestiers dont le plus grand bloc constituait notre zone d'étude avec une superficie inférieure à 1250 ha (18,184°S, 47,287°E, altitude : 1550 à 1662 m) (Figure 1). La mission a été effectuée du 31 mars au 11 avril 2014, correspondant à la période de la fin de la saison chaude et pluvieuse.

Capture des micromammifères hôtes

Deux types de piégeages ont été utilisés pour permettre la capture des différents groupes de micromammifères : les pièges standard et les trous-pièges ou « pit-falls ». La disposition des différentes lignes de piégeage a été réalisée pour connaître

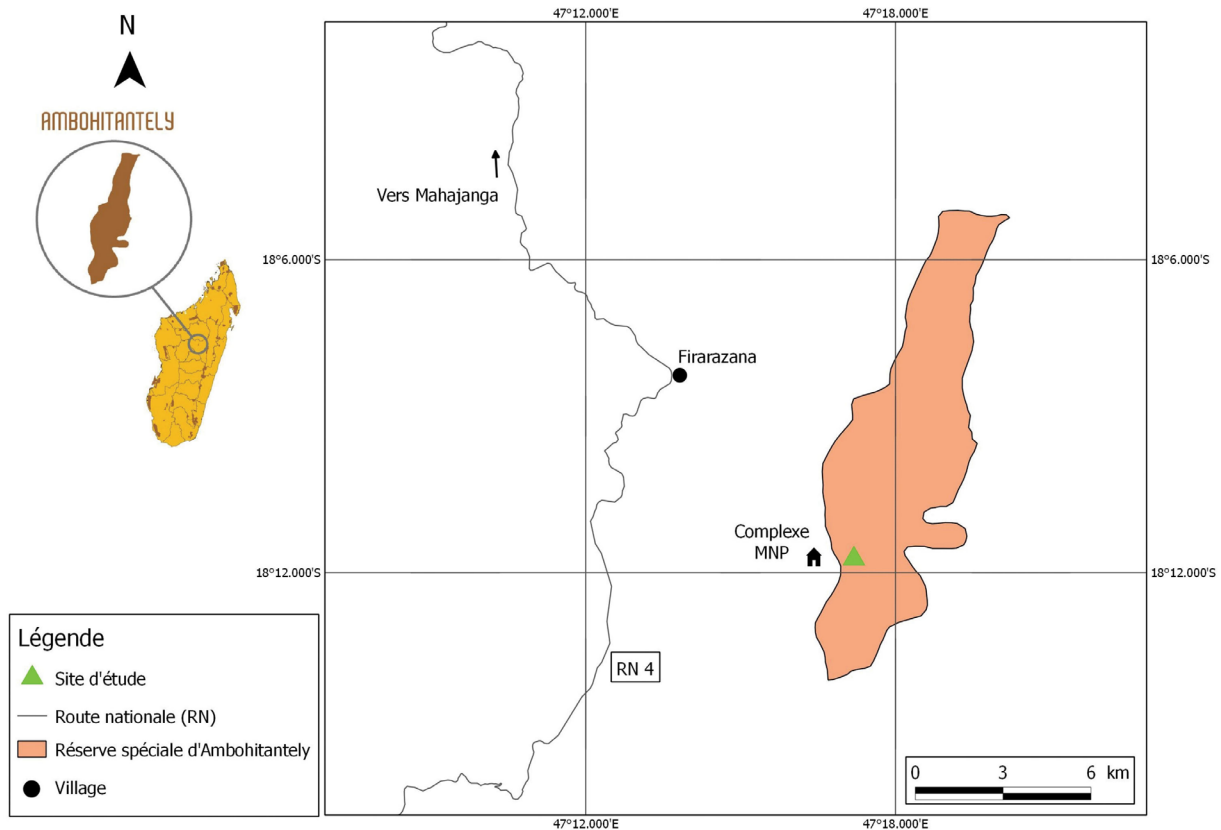


Figure 1. Carte de la localisation de la Réserve Spéciale d'Ambohitantely (Source : Randrenjarison, 2014).

la diversité et les variations des micromammifères selon un transect depuis l'entrée de la forêt jusqu'à l'intérieur (voir Goodman *et al.*, 2015, pour plus les détails).

Pièges standard

Les pièges standard « Sherman » (22,5 x 8,6 x 7,4 cm) et « National » (39,2 x 12,3 x 12,3 cm) ont été placés au niveau de deux lignes continues de piégeage. La première ligne était définie de l'entrée de la forêt vers l'intérieur, tandis que la seconde était à l'extérieur de la forêt, dans les marécages. Au total, 176 pièges « Sherman » et 44 pièges « National » appâtés au beurre de cacahuète ont été placés au niveau des différentes lignes. Les pièges étaient espacés de 7 à 10 m. Approximativement, 20 % des pièges ont été placés au-dessus du sol (entre 50 cm à 2 m) sur des lianes, des troncs d'arbre incliné, tandis que les autres pièges étaient disposés sur le sol, ou placés par terre dans la zone marécageuse. Chaque ligne de piégeage a été laissée en place pendant cinq jours et cinq nuits avec un total de 220 pièges standard confondus utilisés. Le nombre total de nuit-pièges est donc de 1100.

Trous-pièges

Les lignes de trous-pièges sont des lignes avec des pièges non appâtés. Chaque ligne est composée de 11 seaux alignés. Chaque seau a une capacité de 12 l, avec 275 mm de profondeur interne et 220 mm de diamètre inférieur interne. Les seaux sont enterrés dans le sol et sont espacés de 10 m. Une bande plastique de 100 m de longueur et de 0,80 m de largeur est dressée sur une position verticale en traversant la partie centrale de chaque seau et en étant agrafée sur des piquets en bois. Cette bande de plastique sert de guide aux animaux pour aller vers les seaux et est recouverte dans sa partie inférieure (sur environ 10 cm) par de la litière. Trois lignes de trous-pièges ont été placées à partir de l'entrée vers l'intérieur de la forêt. Les lignes sont espacées de 1000 m environ, et placées perpendiculairement à la ligne de piégeage standard. Ces trois lignes de trous-pièges furent laissées pendant 10 jours, faisant ainsi un total de 330 nuits trous-pièges.

Collecte d'ectoparasites

Chaque animal vivant capturé a été transféré dans un pochon en coton propre et tué avec une ponction cardiaque pour obtenir du sang et du sérum pour

des futures études de détection de microorganismes pathogènes. Immédiatement, chaque individu a été transféré dans une cuvette en plastique de 30 cm de diamètre et de 32 cm de hauteur pour la collecte des ectoparasites. La taille de cuvette était suffisamment importante pour éviter la fuite des ectoparasites comme les puces pendant la manipulation des hôtes (Ratovonjato *et al.*, 2000). Pour les micromammifères à poils doux (comme les espèces de *Microgale*), une méthode efficace pour détecter les ectoparasites est de souffler dans le sens contraire des poils pour les soulever et apercevoir les ectoparasites. A l'aide d'une pince dure à bout pointu, les tiques et acariens étaient retirés délicatement puis mis dans des tubes en plastique, préalablement remplis d'éthanol à 95° pour la conservation, et en vue d'une éventuelle analyse moléculaire (Schauff, 2001). Ensuite l'animal a été brossé à l'aide d'une brosse à dent ou d'une brosse en nylon pour que les puces puissent se détacher et tomber dans la cuvette. Seules les données sur les tiques ont été utilisées dans ce présent travail mais les informations sur les puces collectées sur les mêmes individus de micromammifères sont disponibles dans Beaucournu *et al.* (2015) et Goodman *et al.* (2015). Après chaque manipulation d'un individu hôte, les matériels (cuvette, pince et brosses) étaient essuyés avec du papier jetable et les pochons tournés à l'envers et séchés au soleil et à l'air libre pour éviter les éventuels mélanges d'ectoparasites.

Identification

L'identification des tiques a été réalisée grâce à la clé d'identification d'Uilenberg *et al.* (1979) et à quelques publications (Hammen, 1977 ; Krantz, 1978 ; Rodhain & Perez, 1985 ; Evans, 1992 ; Apanaskevich *et al.*, 2013). Les adultes tiques ont été envoyés au laboratoire du Department of Biology et du Georgia Southern University pour la détermination finale. Un travail est en cours pour la révision des différentes espèces de tiques de Madagascar (Apanaskevich *et al.*, non publié). Pour l'espèce *Ixodes albignaci*, en cours de révision, basé sur un concept de morpho-espèce, ci a été divisée en différentes unités taxonomiques. Les individus des stades nymphaux et larvaires sont nommés au niveau générique car aucune clé de détermination n'existe pour identifier les larves d'Ixodidae de Madagascar jusqu'au niveau spécifique.

Indice parasitaire

L'indice parasitaire est une méthode permettant d'évaluer le niveau d'infection de l'hôte. La prévalence, ou la fréquence des hôtes parasités, est calculée par le rapport entre le nombre d'individus d'un genre (ou d'une espèce) hôte parasité donné et le nombre total d'individus de ce genre (ou de cette espèce) hôte capturé et examiné. L'intensité parasitaire, ou la charge parasitaire, est le taux de parasites infestant un genre (ou une espèce) d'hôte et est calculée par le rapport entre le nombre de parasite collecté sur les individus d'une espèce hôte donnée et le nombre des individus de cette espèce hôte capturée et parasitée. L'abondance parasitaire est le nombre moyen de parasite par hôte (Rozsa *et al.*, 2000) qui est calculé par le rapport entre le nombre de parasites collectés sur les individus d'une espèce hôte donnée et le nombre d'individus de cette espèce hôte capturée.

Analyse des données

Les comparaisons d'indices parasitaires ont été évaluées par le test de Chi² (χ^2). La source de variation de l'abondance parasitaire des tiques chez l'hôte a été évaluée avec l'ANOVA à plusieurs facteurs. Trois facteurs, à savoir, le poids de l'hôte, le sexe de l'hôte et l'espèce d'hôte ont été pris en compte pour pouvoir expliquer cette abondance parasitaire. Le sex-ratio a été calculé, c'est-à-dire le rapport entre le nombre de mâles et de femelles et a été comparé par le test de Mann-Whitney pour voir s'il existe une différence significative entre l'effectif des deux sexes. L'effectif des différents stades de développement a été comparé par le test de Kruskal-Wallis pour voir s'il existe une différence dans leur répartition. Tous les tests statistiques ont été traités et analysés avec le logiciel R Studio (version 0.97.551) et Excel (2007).

Résultats

Les tiques ont été collectées sur 12 espèces de micromammifères non-volants parmi les 13 espèces capturées (* indique une espèce introduite à Madagascar) (Tableau 1) : sept espèces de tenrecs *Microgale* cf. *cowani* (en cours de révision), *M. dobsoni*, *M. cowani*, *M. gymnorhyncha*, *M. majori*, *M. longicaudata* (Tenrecidae, Oryzorictinae), et *Setifer setosus* (Tenrecidae, Tenrecinae) ; une espèce de musaraigne **Suncus murinus* (Soricidae, Soricinae) ; et quatre espèces de rongeurs *Eliurus minor*, *E. majori* (Nesomyidae, Nesomyinae), **Mus musculus*

Tableau 1. Différentes espèces de tiques identifiées dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely et leur hôte micromammifère associé. F = femelle, M = mâle, N = nymphe, L = larve ; * = espèce introduite à Madagascar.

Tiques	Stade et nombre	Hôte associé
<i>Haemaphysalis elongata</i>	1M	<i>Setifer setosus</i>
<i>Ixodes</i> sp. 1 près <i>albignaci</i>	3F	<i>Microgale majori</i> * <i>Mus musculus</i>
<i>Ixodes</i> sp. 2 près <i>albignaci</i>	5F	<i>Microgale cowani</i> <i>M. dobsoni</i> <i>M. gymnorhyncha</i>
<i>Ixodes</i> sp. 3 près <i>albignaci</i>	10F	<i>M. dobsoni</i>
<i>Ixodes</i> sp.	1M	<i>M. cowani</i>
<i>Ixodes</i> sp.	45N	<i>M. dobsoni</i> , <i>M. cf. cowani</i> , <i>M. cowani</i> , <i>M. gymnorhyncha</i> , * <i>Suncus murinus</i>
<i>Ixodes</i> sp.	1908L	<i>Setifer setosus</i> , <i>Microgale cowani</i> , <i>M. dobsoni</i> , <i>M. gymnorhyncha</i> , <i>M. longicaudata</i> , <i>M. majori</i> , * <i>Suncus murinus</i> , <i>Eliurus majori</i> , <i>E. minor</i> , * <i>Mus musculus</i> , * <i>Rattus rattus</i>

et **Rattus rattus* (Muridae, Murinae). *Microgale parvula* était la seule espèce capturée non parasitée. Au total, 1973 tiques dures ont été capturées sur 184 micromammifères. Les individus de stade adulte ont été collectés et identifiés comme *Haemaphysalis elongata* (un mâle) retrouvé sur *Setifer setosus* et quatre autres morpho-espèces pour les adultes : *Ixodes* sp. 1 près *albignaci* (trois femelles) retrouvée sur *Microgale majori* et *Mus musculus* ; *Ixodes* sp. 2 près *albignaci* (cinq femelles) sur *Microgale cf. cowani* et *M. dobsoni* ; *Ixodes* sp. 3 près *albignaci* (dix femelles) retrouvée seulement sur *M. dobsoni* et *Ixodes* sp. (un mâle) sur *Microgale cowani*. Les stades immatures (larves et nymphes) ont été aussi collectés et dénombrés mais n'ont pas été identifiés (Tableau 2).

Indice parasitaire

Parmi les espèces de micromammifères capturées dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, la prévalence d'infestation des micromammifères par les tiques de la famille des Ixodidae varie d'une espèce à l'autre ($\chi^2 = 217,13$, ddl = 12, $P < 0,001$) avec une prévalence variant de 25 à 100 % (Tableau 2). L'abondance parasitaire varie en fonction de l'espèce (ANOVA à plusieurs facteurs : $F_{12,148} = 19,84$, $P < 0,001$). Le tenrec *Microgale dobsoni* possède l'abondance parasitaire la plus élevée avec en moyenne 47 tiques par individu (Tableau 2). Par contre, aucune différence significative de l'abondance parasitaire en fonction du poids (ANOVA à plusieurs facteurs : $F_{1,142} = 5,95$, $P > 0,05$) et du sexe (ANOVA à plusieurs facteurs : $F_{1,148} = 3,8$, $P > 0,05$) de l'hôte n'a été trouvée.

Tableau 2. Indices parasitaires chez les espèces de micromammifères non-volants capturés à Ambohitantely. * = espèce introduite à Madagascar.

Taxa	Nombre d'hôtes		Nombre de tiques collectées par espèce hôte	Prévalence d'infestation par les tiques (%)	Abondance parasitaire par individu
	Capturés	Parasités par des tiques			
Afrosoricida					
<i>Setifer setosus</i>	5	3	5	60	1,0
<i>Microgale cowani</i>	23	12	107	52	4,6
<i>Microgale dobsoni</i>	19	19	894	100	47,1
<i>Microgale gymnorhyncha</i>	2	2	18	100	9,0
<i>Microgale longicaudata</i>	1	1	15	100	15,0
<i>Microgale majori</i>	3	2	15	67	5,0
<i>Microgale parvula</i>	1	0	-	-	-
<i>Microgale cf. cowani</i>	1	1	2	100	2,0
Soricomorpha					
* <i>Suncus murinus</i>	2	2	17	100	8,5
Rodentia					
<i>Eliurus majori</i>	7	2	7	29	1,0
<i>Eliurus minor</i>	4	1	2	25	0,5
* <i>Mus musculus</i>	4	2	3	50	0,8
* <i>Rattus rattus</i>	112	109	888	97	7,9

Sex-ratio

Le sex-ratio des tiques adultes capturés sur les micromammifères est de 1 : 9 avec une différence significative entre les deux sexes (Mann-Whitney : $W = 274$, $P < 0,001$), ce qui indique que les femelles ($n = 18$) sont plus nombreuses que les mâles ($n = 2$).

Stade de développement

Il existe une différence significative du nombre des tiques présents sur les micromammifères en fonctions des différents stades de développement (test de Kruskal-Wallis : $H = 41,69$, $ddl = 2$, $P < 0,001$). Les larves sont significativement plus abondantes ($n = 1908$) que les nymphes ($n = 45$) et les adultes ($n = 20$).

Discussion

Les trois stades de développement des tiques (larve, nymphe et adulte) ainsi que les deux sexes (mâle et femelle) ont été capturés sur des micromammifères dans la Réserve Spéciale d'Ambohitantely. Selon les résultats de l'identification des adultes, certains spécimens ont été nommés au niveau générique comme appartenant au genre *Ixodes*, et identifiés au niveau de morpho-espèce. En effet, plusieurs spécimens avaient une ressemblance avec *I. albignaci* mais avec certaines différences. En outre, une révision de la systématique des espèces de tiques de Madagascar, y compris de cette espèce, est en cours de préparation et leur nomination définitive n'est pas encore disponible. Un mâle de *H. elongata* a quant à lui été identifié avec certitude. Cette espèce a déjà été décrite à Madagascar comme étant parasite de micromammifères (Hoogstraal, 1953 ; Uilenberg *et al.*, 1979 ; Randimby, 2001) et des collectes menées dans la forêt humide de l'Est sur les micromammifères de la famille des Tenrecidae ont aussi donné le même résultat (Randriamaherijaona, 2011).

La prévalence des tiques est assez élevée chez la plupart des micromammifères capturés sauf chez *Microgale parvula*, représenté par un spécimen sans tique. L'absence de tique chez cet hôte ne permet cependant pas d'affirmer qu'elle ne fait pas partie du spectre d'hôte des tiques mentionnées ci-dessus vu le nombre de spécimen capturé de cette espèce. Par contre la présence d'une espèce d'ectoparasite sur un hôte donné permet d'évoquer le terme de spectre d'hôte. Ainsi parmi les espèces de tique au stade adulte, *H. elongata*, retrouvé chez *Setifer setosus* dans cette étude, a été déjà retrouvé sur cette

même espèce (Uilenberg *et al.*, 1979, Randimby, 2001 ; Randriamaherijaona, 2011 ; Rakotomanga, 2015). Pour les morpho-espèces plutôt proche d'*I. albignaci*, elles ont été collectées sur trois espèces de *Microgale* (*M. majori*, *M. dobsoni* et *M. cowani*) et une espèce de rongeur (*Mus musculus*).

Il a été observé que pour les micromammifères, les deux genres de tiques *Haemaphysalis* et *Ixodes*, au stade adulte, ont une préférence quant au type de pelage de leur hôte (Randimby, 2001 ; Randriamaherijaona, 2011). Le genre *Haemaphysalis* parasite préférentiellement les micromammifères à fourrure épineuse (Tenrecinae). Par exemple, *H. theilerae*, *H. simplex*, *H. simplicima*, *H. elongata*, *H. subelongata* et *H. tiptoni* ont été trouvés surtout (au moins les adultes) sur *Setifer setosus*, *Tenrec ecaudatus*, *Echinops telfairi*, *Hemicentetes semispinosus* et *H. nigriceps* (Uilenberg *et al.*, 1979) qui sont toutes des espèces à fourrure épineuse. Dans notre étude, ce phénomène a été observé également avec *H. elongata* qui était le seul ectoparasite identifiées de *S. setosus*, la seule espèce à fourrure épineuse capturée. D'autre part, le genre *Ixodes* se rencontre le plus souvent sur des micromammifères à fourrure douce comme *I. albignaci*, *I. colasbelcouri* et *I. nesomys* qui sont des espèces qui ont été majoritairement collectées sur le genre *Microgale* et *Rattus rattus* (Randimby, 2001), des espèces à fourrure douce. Dans notre étude, les adultes du genre *Ixodes* ne parasitent que les micromammifères à pelage doux comme les rongeurs et les Oryzoricinae. Toutefois cette remarque n'est pas une règle systématique car des tiques du genre *Haemaphysalis* ont été collectées sur des espèces à fourrure douce, et des tiques du genre *Ixodes* sur des espèces à fourrure épineuse, mais toujours dans de moindres proportions (Uilenberg *et al.*, 1979 ; Randimby, 2001). Cela pourrait suggérer une forme de compétition entre les deux espèces qui se mettent en concurrence pour obtenir la même ressource (le sang) d'un hôte connu. Cette différence de répartition pourrait être aussi en lien avec la morphologie des espèces concernées notamment au niveau de la structure du système de fixation qui sont les pièces buccales (hypostomes, palpes) et les éperons. Pour le genre *Haemaphysalis*, l'hypostome est court et ne permet pas un ancrage profond dans la peau de l'hôte, mais la présence d'un éperon robuste sur le 3^{ème} segment du palpe et les éperons longs des coxae leur permettent de bien s'attacher aux épines de la fourrure de leur hôte. Pour le genre *Ixodes*, l'hypostome long leur assure un ancrage bien

profond dans la peau de l'hôte à défaut d'éperons coxaux longs pour s'attacher aux poils de l'hôte. Toutefois, *I. lunatus* a été surtout collecté sur des Tenrecinae (Randimby, 2001) avec la particularité des éperons coxaux qui sont long comme chez le genre *Haemaphysalis*. Cela montre que la différence de répartition des deux genres de tiques chez les micromammifères n'est pas en fonction du genre de tique mais plutôt en fonction de la morphologie même de chaque espèce de tique. C'est-à-dire que chez les deux genres de tiques, la préférence à un type d'hôte donné est en rapport avec sa morphologie, inhérente à l'espèce.

Il a été démontré que l'abondance en Ixodidae variait en fonction de l'espèce d'hôte. Selon Combes (1995), les causes d'une variation de l'indice parasitaire sont nombreuses et peuvent être liées à plusieurs facteurs liés à l'hôte comme l'âge de l'hôte, le milieu de vie, les dépenses d'énergie, la proximité d'hôtes potentiels, ou la présence d'autres parasites. Le phénomène d'agrégation est une autre hypothèse pour expliquer l'existence de variation de l'abondance parasitaire chez l'hôte. En effet, les infections par les macroparasites, y compris les tiques, montrent un caractère agrégatif de leur distribution au sein des populations hôtes (Wilson *et al.*, 2001 ; Morand & Deter, 2007). Cette agrégation des parasites au sein des hôtes peut être expliqué par trois phénomènes fondamentaux (Combes, 2001) : 1) le parasite se multiplie après avoir infesté l'hôte, ce qui n'est pas le cas des tiques car si l'accouplement peut se passer sur l'hôte, la ponte se produit dans l'environnement (Walker *et al.*, 2003) ; 2) la population d'hôtes constitue un ensemble hétérogène vis-à-vis du parasite. En effet, la population hôte est constituée de plusieurs espèces de micromammifères lesquels sont répartis dans trois familles et cinq sous-familles différentes, à noter que chaque de ces groupes correspond à mode de vie, un régime alimentaire et des mœurs différentes (Soarimalala & Goodman, 2011). Cette proposition peut donc être envisagé dans le sens où les espèces d'hôte capturées occupent différents types d'habitats, comme *Setifer setosus* qui est plutôt une espèce fouisseuse et les autres espèces capturées sont soit terrestre, soit arboricole ou les deux. Cette hétérogénéité vis-à-vis du mode de vie peut influencer sur l'indice parasitaire de chaque hôte et l'agrégation des parasites sur ces derniers ; 3) la distribution des stades infestant est déjà agrégée dans l'environnement physique et se répercute sur l'infestation des hôtes. Chez les Ixodidae, la recherche d'hôte se fait de différentes façons, certaines tiques vivent dans

un environnement ouvert et s'accrochent sur la végétation pour attendre le passage de l'hôte. C'est une sorte d'embuscade et le comportement de l'attente sur la végétation est appelé « quête ». De plus ils se placent dans les endroits susceptibles de passage des hôtes. C'est le cas des genres *Rhipicephalus*, *Haemaphysalis* et *Ixodes* (Walker *et al.*, 2003). Ainsi, la variation de l'abondance d'hôte dans l'environnement physique, comme la végétation, pourrait être une des explications sur la variation de l'abondance de tiques chez les micromammifères. D'autre part, des hypothèses particulières aux tiques peuvent expliquer ce phénomène d'agrégation qui sont : 1) l'immunodéficience générée par la pique de tique et qui favorise une infestation par d'autres tiques et 2) l'existence de phéromone qui font que les tiques peuvent s'attirer entre elles lorsqu'elles se trouvent sur un hôte.

Le test a révélé que la différence est significative entre l'abondance des deux sexes chez les tiques (sexe-ratio 1 : 9). Une étude faite sur différentes espèces de tiques (*Amblyomma cohaerens*, *A. variegatum*, *A. gemma* et *Rhipicephalus evertsi*) en Ethiopie a montré un sex-ratio en faveur des mâles à cause de leur comportement de reproduction. En effet, les femelles gorgées se détachent de l'hôte pour pondre dans l'environnement physique tandis que les mâles ont tendance à rester en permanence sur l'hôte pour continuer à se nourrir et à se reproduire avec d'autres femelles (Solomon *et al.*, 2001). Par contre, chez *I. rubicundus*, le sex-ratio est en moyenne en faveur des femelles sur les animaux domestiques et les ongulés sauvages en Afrique du Sud (Fourie *et al.*, 1996) et cela s'explique par le fait que les mâles sont rarement parasite et que ceux qui y reste ne sont pas attaché à la peau de l'hôte (Fourie *et al.*, 1988). Ces auteurs supposent que le sex-ratio chez de nombreuses espèces d'*Ixodes* serait de 1 : 1 à la naissance mais qu'il serait fortement en faveur des femelles lors de l'échantillonnage des adultes. En effet, les mâles sont soit nidicoles, soit ne se nourrissent pas du tout, donc il est rare de les trouver sur l'hôte et pour plusieurs d'espèces d'*Ixodes*, les mâles sont inconnus et donc ne permet pas d'avoir des valeur précise du sex-ratio pour une espèce précise. D'autre part, une variation saisonnière, une variation entre espèces d'hôte et une variation entre hôte adultes et juvénile ont également été observées sur le sex-ratio d'*I. rubicundus* sur leurs hôtes, durant les deux années de leur études et dépendent des plusieurs modalités, à savoir de l'hôte par rapport au leur type de pelage et à leur âge, et des tiques par rapport à la fluctuation du sex-ratio des tiques

en quête d'hôte dans l'environnement (De Jager, 1988 ; Fourie & Kok, 1995). Des études faites par Giasuddin *et al.* (1995) menées au Bangladesh sur les tiques collectées dans les champs de pâturage (*R. microplus* et *H. bispinosa*) ont montré que le sex-ratio était toujours en faveur des femelles durant toute l'année.

Les résultats ont montré que les larves sont plus abondantes que les autres stades. L'une des explications pourraient être qu'après l'accouplement sur l'hôte, les femelles produisent un seul lot d'œufs pouvant atteindre 2 000 à 20 000 œufs avant de mourir (Needham & Teel, 1991 ; Walker *et al.*, 2003). Mais avec une mortalité élevée liée à divers facteurs environnementaux défavorables, les nombres de nymphes et d'adultes sont plus faibles par rapport à celui de larves. En outre, la quantité de chaque stade varie en fonction de la saison car une larve donne une nymphe qui va donner à son tour un adulte d'où un décalage des stades collectés. Aussi, il se pourrait que notre période de collecte corresponde à la saison de l'abondance des larves. Enfin, de nombreuses espèces de tiques sont adaptées aux variations saisonnières du climat au sein de leurs aires géographiques. Par exemple, *R. appendiculatus*, en Afrique du Sud, effectue une diapause durant la saison sèche et la reproduction des adultes se déroule au début de la saison humide suivie d'un pic élevé de larves vers la fin de la saison de pluie pendant laquelle l'humidité est aussi à son maximum (Walker *et al.*, 2003). Ainsi, le nombre élevé de larves retrouvées chez les micromammifères capturés durant l'intersaison pourrait s'expliquer par l'existence même d'un cycle saisonnier.

Conclusion

Cette étude a permis de connaître la communauté des tiques et de leur hôte micromammifères de la forêt d'Ambohitantely, dont une espèce déjà connue et trois nouvelles espèces qui sont en cours de détermination. Une préférence au type de pelage de l'hôte a été constatée pour les deux genres de tiques au stade adulte capturés, *Ixodes* et *Haemaphysalis*. Concernant la relation hôte-parasite, l'abondance parasitaire variait en fonction de l'espèce d'hôte. Enfin, concernant la structure de la population, le sex-ratio semble être en faveur des femelles (mais un nombre plus élevé de tiques adultes à analyser serait nécessaire pour le confirmer) et les larves représentent la majorité des stades de tiques capturées.

Remerciements

Nous voudrions remercier le Mention Zoologie et Biodiversité Animale de l'Université d'Antananarivo, Madagascar National Parks et le Ministère de l'Environnement et des Forêts de Madagascar pour l'assistance sur l'aspect administrative et les autorisations et permis de recherche. Les études sur le terrain ont été généreusement financées par une subvention au Centre de Recherche et de Veille sur les Maladies Emergentes dans l'Océan Indien (CRVOI) du Fonds de développement FEDER-POCT régionale européenne, La Réunion, projet ParamyxOI et le projet « StopRats » de l'Union Européenne, « European Development Fund » (FED 2013330-223). Nous voudrions aussi remercier Pablo Tortosa, David Wilkinson, Yann Gomard, Beza Ramasindrazana, Hermann R. Randrenjarison Andriainaina et Achille P. Raselimanana pour nous avoir apporté leurs aides durant les travaux de terrain. Les profondes gratitude à Gerrit Uilenberg pour son aide et ses conseils précieux et Sarah Bonnet pour ses commentaires sur une version antérieure du manuscrit.

Références bibliographiques

- Apanaskevich, D. A., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2013.** A new species (Acari: Ixodidae), parasite of shrew tenrecs (Afrosoricida: Tenrecidae) in Madagascar. *Journal of Parasitology*, 99(6): 970-972.
- Beaucournu, J.-C., Randrenjarison Andriainaina, H. R. & Goodman, S. M. 2015.** Puces (Insecta : Siphonaptera) d'Ambohitantely, Madagascar : Spécificité et phénologie. *Malagasy Nature*, 9: 39-48.
- Bück, G. 1935.** Les tiques à Madagascar et les maladies qu'elles inoculent aux animaux domestiques de la Grande île. *Revue Agricole de Maurice*, 84: 196-209.
- Combes, C. 1995.** *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme.* Masson, Paris.
- Combes, C. 2001.** *L'art d'être parasite.* Flammarion, Paris.
- De Jager, C. 1988.** Water - en energieverhoudings by die Karooverlammingsbossluis, *Ixodes rubicundus* Neumann, 1904 (Acari: Ixodidae). MSc thesis, University of Orange Free State, Bloemfontein (English summary).
- Duchemin, J.-B., Duplantier, J.-M., Goodman, S. M., Ratovonjato, J., Ralalison, L. & Chanteau, S. 2007.** La peste à Madagascar : Faunes endémiques et foyers sylvatiques. Dans *Peste : Entre épidémies et sociétés*, eds. M. Signoli, D. Chevè, P. Adalain, G. Boëtsch & O. Dutour, pp. 247-257. Firenze University Press, Firenze.
- Evans, G. O. 1992.** *Principles of Acarology.* CAB International, Cambridge.
- Fontenille, D. & Perez, C. 1983.** Une nouvelle espèce de tique pour Madagascar *Amblyomma loculosum*,

- Neuman 1907. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, 51: 249-251.
- Fourie, L. J. & Kok, D. J. 1995.** A quantitative study on preprandial insemination in the Karoo paralysis tick *Ixodes rubicundus* (Acari: Ixodidae). *Medical and Veterinary Entomology*, 9: 98-99.
- Fourie, L. J., De Jager, T. & Petney, T. N. 1988.** Prolonged or repeated copulation and male longevity in the tick *Ixodes rubicundus*. *Journal of Parasitology*, 74: 609-612.
- Fourie, L. J., Belozero, V. N. & Kok, D. J. 1996.** Sex ratio characteristics in *Ixodes rubicundus* (Acari: Ixodidae), the Karoo paralysis tick. *Experimental & Applied Acarology*, 20(8): 477-558.
- Giasuddin, M., Haq, M. M., Mondal, M. M. H. & Sarker, N. R. 1995.** Sex ratio of natural population of ixodid ticks in pasture grown in Bangladesh. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 8(6): 647-650.
- Goodman, S. M., Randrenjarison Andrianiana, H. R., Soarimalala, V. & Beaucournu, J.-C. 2015.** The fleas of endemic and introduced small mammals in Central Highland forests of Madagascar: Faunistics, species diversity, and absence of host specificity. *Journal of Medical Entomology*, 52(5): 1135-1143.
- Hammen, Van der L. 1977.** A revised classification of the mites (Arachnidea, Acarida) with diagnoses, a key, and notes on phylogeny. *Zoologische Mededelingen*, 47(22): 273-292.
- Hoogstraal, H. 1953.** Ticks (Ixodoidea) of the Malagasy faunal region (excepting the Seychelles): Their origin and host-relationships; with descriptions of five new *Haemaphysalis* species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 111(2): 37-113.
- Jongejan, F. & Uilenberg, G. 2004.** The global importance of ticks. *Parasitology*, 129: S3-S14.
- Krantz, G. W. 1978.** *A manual of Acarology*. Oregon State University Book Store, Corvallis.
- Morand, S. & Deter, J. 2007.** Parasitisme et régulation des populations hôtes. Dans *Ecologie et évolution des systèmes parasités*, eds. F. Thomas, J.-F. Guégan & F. Renaud, pp. 13-56. De Boeck Université, Bruxelles.
- Needham, G. R. & Teel, P. D. 1991.** Off-host physiological ecology of ixodid ticks. *Annual Review of Entomology*, 36: 659-681.
- Rajoelison, L. G. 1990.** Analyse sylvicole d'une forêt naturelle des Hauts Plateaux malgache : Cas de jardin Botanique d'Ambohitantely. Mémoire de DEA de Sciences Biologiques Appliquées, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rajoelison, L. G., Blaser, J. & Chollet, M. 1992.** Comportement sylvicole de quelques espèces d'intérêt économique dans la forêt dense humide de montagne d'Ambohitantely (Tampoketsa, Ankazobe). *Akon'ny Ala*, 9: 2-17.
- Rakotomanga, M. N. 2015.** Etude sur les ectoparasites : Tiques (O. Ixodida) et acariens (O. Mesostigmata et O. Trombidiformes) et leur répartition spatiale sur le corps des micromammifères non-volants de la Réserve Spéciale d'Ambohitantely, Madagascar. Mémoire de DEA, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rakotondravony, D. & Goodman, S. M. 2000.** Les effets de la fragmentation forestière et de l'isolement sur les communautés de Mammifères (Lipotyphla) dans le Haut Plateau Central de Madagascar. Dans Monographie de la forêt d'Ambohitantely, eds. J. Ratsirarson & S. M. Goodman. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 16: 57-69.
- Randimby, F. 2001.** Les tiques (Ixodoidea) des micromammifères des forêts d'altitudes de Madagascar. Mémoire de DEA, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Randriamaherijaona, S. 2011.** Etude du peuplement d'ectoparasites dans les espèces de la famille des Tenrecidae dans un site de la forêt humide de moyenne altitude de Maromizaha, proche de la réserve d'Analamaoatra (Andasibe). Mémoire de DEA, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Ratovonjato, J., Duchemin, J.-B. & Chanteau, S. 2000.** Méthode optimisée d'élevage de pulicidés (*Xenopsylla cheopis* et *Synopsyllus fonquerniei*). *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, 66: 75-77.
- Ratsirarson, J. & Goodman, S. M. 2000.** Généralité sur la forêt d'Ambohitantely. Dans Monographie de la forêt d'Ambohitantely, eds. J. Ratsirarson & S. M. Goodman. *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 16: 37-51.
- Rodhain, F. & Perez, C. 1985.** *Précis d'entomologie médicale et vétérinaire*. Maloine, Paris.
- Rozsa, L., Reiczigel, J. & Majoros, G. 2000.** Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, 86: 228-232.
- Schauff, M. E. 2001.** *Collecting and preserving insects and mites: Techniques and tools*. Systematic Entomology Laboratory, USDA, Washington, D.C.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Solomon, G., Nigist, M. & Kassa, B. 2001.** Seasonal variation of ticks on calves at Sebata in Western Shoa Zone. *Ethiopian Veterinary Journal*, 7: 17-30.
- Uilenberg, G., Hoogstraal, H. & Klein, J.-M. 1979.** Les tiques (Ixodidae) de Madagascar et leur rôle vecteur. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, Numéro spécial.
- Walker, A. R., Bouattour, A., Camicas, J.-L., Estrada-Peña, A., Horak, I. G., Latif, A. A., Pegram, R. G. & Preston, P. M. 2003.** *Ticks of domestic animals in Africa: A guide to identification of species*. University of Edinburgh, Edinburgh.
- Wilson, K., Bjornstad, O. N., Dobson, A. P., Merler, S., Pogliayen, G., Randolph, S. E., Read, A. F. & Skorping, A. 2001.** Heterogeneities in macroparasite infections: Patterns and processes. In *The ecology of wildlife diseases*, eds. P. J. Hudson, A. Rizzoli, B. T. Grenfell, H. Heesterbeek & A. P. Dobson, pp. 6-44. Oxford University Press, New York.