



Institut d'Elevage et de Médecine
Vétérinaire des Pays Tropicaux
10, rue Pierre Curie
94704 Maisons-Alfort cédex

Ecole Nationale Vétérinaire
d'Alfort
7, av. du Général de Gaulle
94704 Maisons-Alfort cédex

Institut National Agronomique
Paris Grignon
15, rue Claude Bernard
75005 Paris

Muséum d'Histoire Naturelle
57, rue Curie
75005 Paris

DIPLÔME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES DE
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

PHEROMONES DE TIQUES :
PERSPECTIVES D'UTILISATION

par

Martine MAIBECHE

Année universitaire 1991-1992

Plan

INTRODUCTION

I - GENERALITES

II - LES PHEROMONES CHEZ LES TIQUES

1 - Les phéromones de rassemblement

- a - Rôle
- b - Spécificité
- c - Nature chimique
- d - Mode de production et perception

2 - Les phéromones sexuelles

- a - Phéromones sexuelles attractives
- b - Phéromones aphrodisiaques

3 - Phéromones d'agrégation-fixation

- a - Rôle
- b - Spécificité
- c - Nature chimique et persistance
- d - Site et mode de production
- e - Mode de perception

III - PERSPECTIVES D'UTILISATION

1 - Emploi des phéromones seules

- a - Piégeage
- b - Confusion sexuelle

2 - Association phéromones et acaricides

- a - Phéromones sexuelles attractives et acaricides
- b - Phéromones d'agrégation-fixation et acaricides

CONCLUSION

INTRODUCTION

Les maladies transmises par les tiques sont nombreuses et leurs agents étiologiques variés (protozoaires, rickettsies, bactéries, virus). Ces maladies sévissent dans le monde entier mais avec plus de fréquence et de gravité dans les régions tropicales.

Bien que plus de 60 agents pathogènes transmis par les tiques peuvent être pathogènes pour le bétail dans le monde entier (Bram, 1975), seuls certains ont une réelle importance économique: ce sont essentiellement les agents de babésiose et de theilériose, ainsi que les rickettsies agents de l'anaplasmose et de la cowdriose (heartwater).

En zones tropicales, les principales tiques vectrices appartiennent aux genres *Rhipicephalus*, *Boophilus*, *Hyalomma* et *Amblyomma*: tableau I.

Dans l'éventail des moyens de lutte contre ces tiques pathogènes, la lutte basée sur l'emploi de phéromones constitue une solution nouvelle et originale. Seules les équipes de recherche travaillant sur les espèces du genre *Amblyomma* (unique genre produisant des phéromones d'agrégation-fixation) peuvent néanmoins réellement aborder le problème sous cet angle.

Trois espèces de tiques sont particulièrement étudiées: *Amblyomma variegatum* (IEMVT, CIRAD, INRA, CRAAG)*, *Amblyomma hebraeum* (Université de Rhodes et Université de Floride au Zimbabwe), *Amblyomma americanum* (USDA)**.

Les deux premières espèces occasionnent des pertes importantes à l'élevage, en Afrique australe pour *A. hebraeum* et dans toute l'Afrique au Sud du Sahara, Madagascar, Mascareignes et Antilles pour *A. variegatum*.

La présence d'*A. variegatum* en Guadeloupe, outre les pertes économiques engendrées (vecteur de cowdriose, coût des campagnes de lutte acaricide) représente en outre une menace pour les Grandes Antilles et le continent américain, jusqu'à présent indemnes de cowdriose (Barré, Morel et coll., 1987). Actuellement, sur 28 îles des Caraïbes, 16 sont infestées par *A. variegatum* mais 3 seulement sont foyers de cowdriose, la Guadeloupe, Marie Galante et Antigua (Figure 1). Pour que cette maladie puisse s'établir dans une aire nouvelle, il faut qu'il y ait introduction de bétail infecté dans une zone où il existe à la fois des espèces d'*Amblyomma* vecteurs potentiels en nombre suffisant, ainsi qu'une densité minimale en hôtes adéquats.

De nombreuses zones d'élevage d'Amérique du Nord, Centrale et du Sud dont le bétail est sensible à l'heartwater répondent à ces conditions (le Venezuela est particulièrement exposé). En effet, plusieurs espèces d'*Amblyomma* américains sont susceptibles de transmettre la cowdriose: sur 5 espèces testées, 2 sont vecteurs potentiels, à savoir *A. maculatum* et *A. cajennense*, espèces par ailleurs largement réparties sur le continent américain (Figure 2 et 3). Enfin, la propagation éventuelle, à partir d'un des 3 foyers de cowdriose, d'individus d'*A. variegatum* infestés n'est pas impossible: le rôle de certains oiseaux migrateurs, dont le héron garde-boeufs inféodé au bétail dans la dissémination d'immatures est à l'heure actuelle étudié.

L'étude des phéromones de tiques s'inscrit donc dans un programme global de lutte et vise à l'obtention de moyens alternatifs permettant d'allonger les délais d'intervention sur le bétail et d'envisager l'éradication de certaines espèces vectrices, du moins dans des foyers localisés.

TABLE I
TICK GENERA RESPONSIBLE FOR TRANSMITTING PIROPLASMS AND
RICKETTSIAE OF LIVESTOCK

Zone	Tick genus	Disease agent	Host
Temperate	<i>Ixodes</i>	<i>B. divergens</i>	Cattle
		<i>B. jakimovi</i>	
		<i>C. phagocytophila</i>	Cattle and sheep
	<i>Haemaphysalis</i>	<i>T. sergenti</i>	Cattle
		<i>B. major</i>	
		<i>B. motasi</i>	Sheep
		<i>T. ovis</i>	
	<i>Dermacentor</i>	<i>A. marginale</i>	Cattle
		<i>B. caballi</i>	Horses
		<i>B. equi</i>	
<i>B. trautmanni</i>		Pigs	
<i>B. perroncitoi</i>			
Tropical	<i>Rhipicephalus</i>	<i>T. parva</i>	Cattle
		<i>T. lawrencei</i>	
		<i>A. marginale</i>	
		<i>T. ovis</i>	Sheep
		<i>B. ovis</i>	
		<i>B. equi</i>	Horses
		<i>B. trautmanni</i>	Pigs
	<i>Boophilus</i>	<i>B. bigemina</i>	Cattle
		<i>B. bovis</i>	
		<i>A. marginale</i>	
	<i>Hyalomma</i>	<i>T. annulata</i>	Cattle
		<i>T. hirci</i>	Sheep and goats
		<i>B. equi</i>	Horses
	<i>Amblyomma</i>	<i>T. mutans</i>	Cattle
		<i>C. ruminantium</i>	Cattle and sheep

(d'après Purnell, 1981)

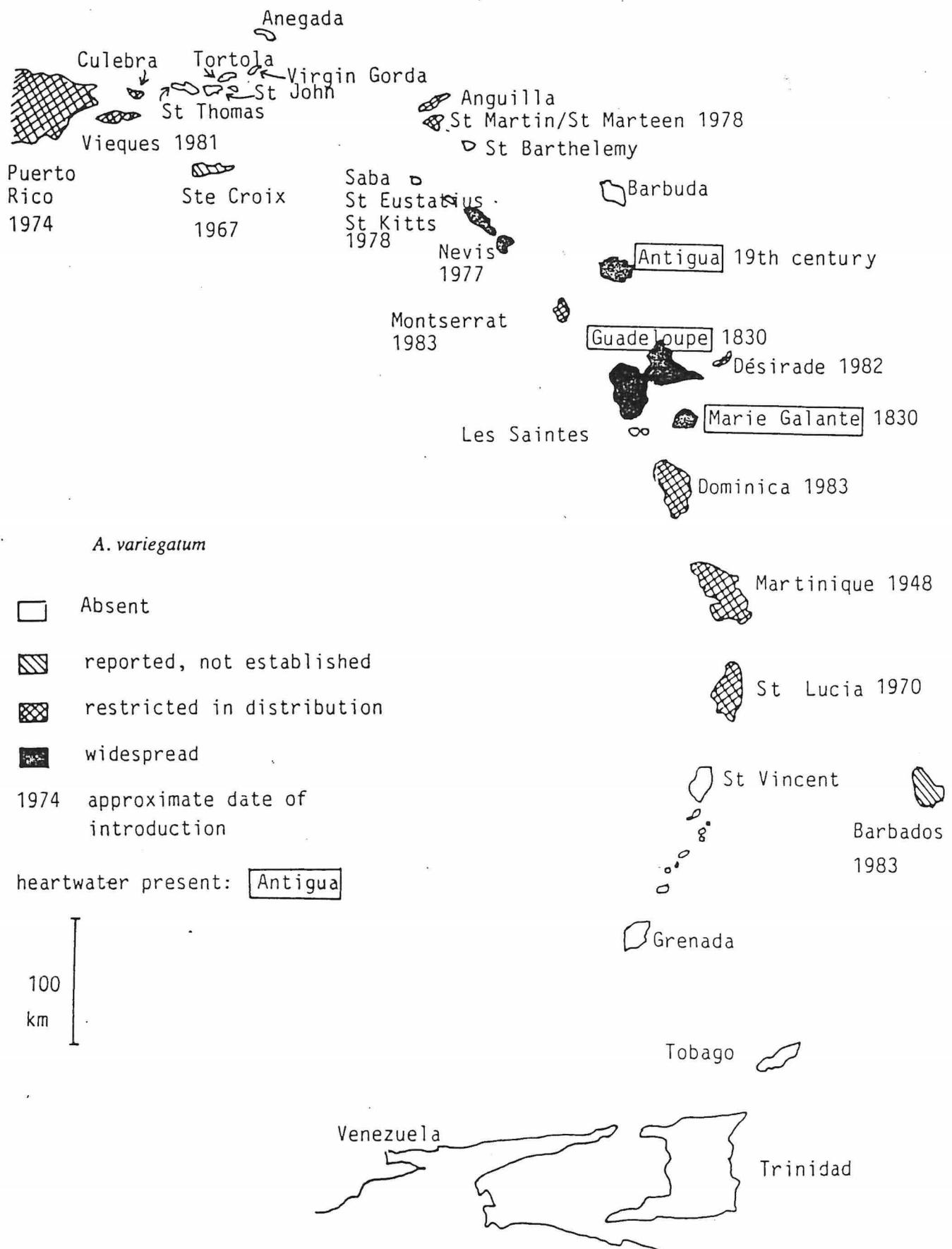


FIG. 1 Distribution of *A. variegatum* and heartwater in the Caribbean (from Uilenberg *et al.*, 1984 and USAID *et al.*, 1986)

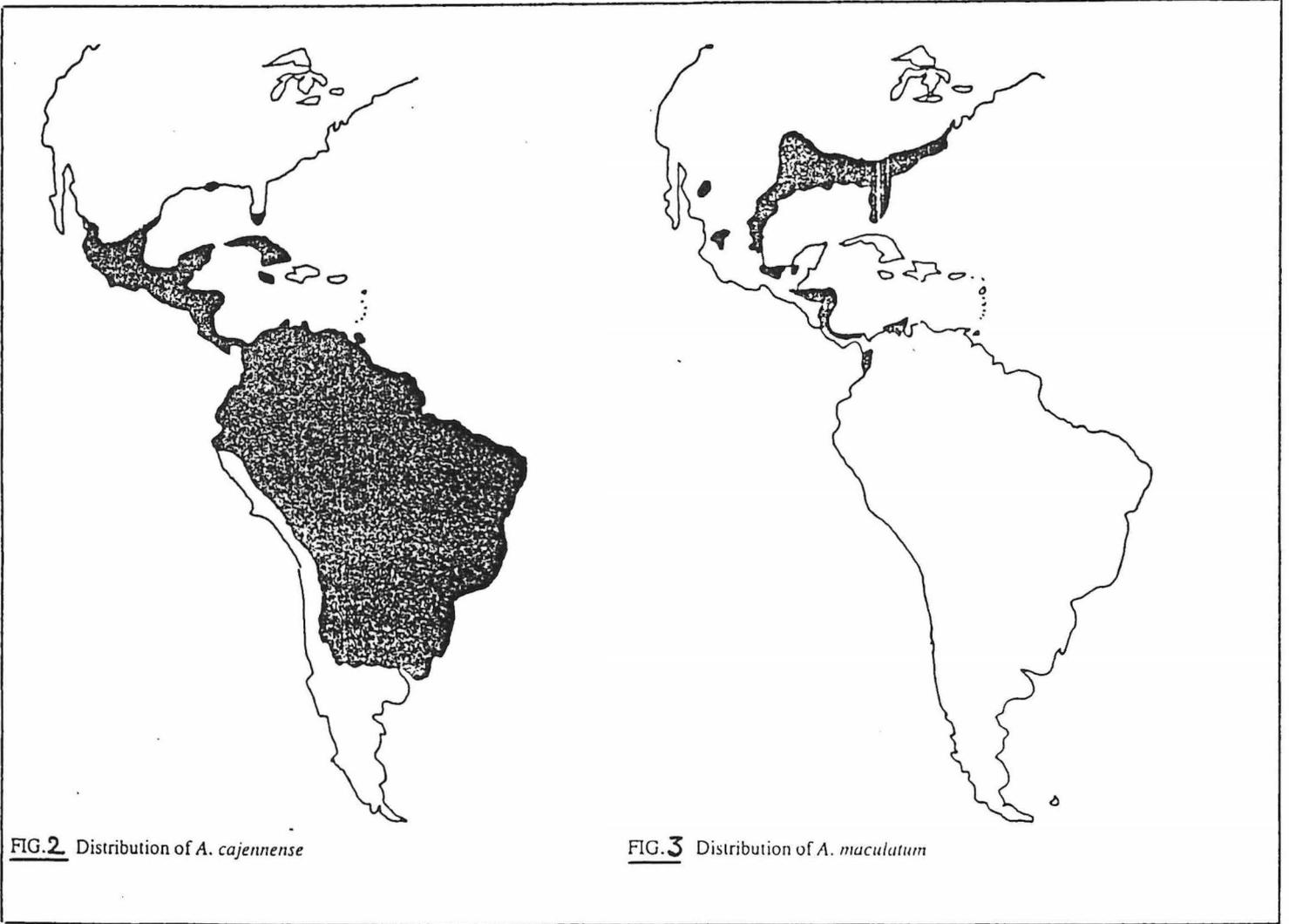


FIG. 2 Distribution of *A. cajennense*

FIG. 3 Distribution of *A. maculatum*

(d'après Barré & Coll, 1987)

I - GENERALITES

Karlson et Lüscher ont créé en 1959 le terme de phéromone pour désigner "une substance sécrétée à l'extérieur par un individu et perçue par un second individu de la même espèce chez qui elle déclenche une réaction spécifique, par exemple, un comportement défini ou un processus de développement".

Les phéromones ont été étudiées chez les insectes, notamment chez les lépidoptères (phéromones sexuelles), les insectes sociaux (phéromones de reconnaissance, phéromones de piste), les pucerons (phéromones d'alarme) (Delot, 1990).

Elles sont le plus souvent constituées d'un mélange de composés, plus ou moins volatiles et appartenant à des familles chimiques très diverses : ces composés peuvent avoir des fonctions très différentes dans les séquences comportementales induites.

Chez les insectes (essentiellement les lépidoptères et les coléoptères), ces systèmes de communication chimiques sont intégrés dans l'éventail des stratégies de lutte, que ce soit pour la lutte directe ou le contrôle des ravageurs. Les phéromones de synthèse sont utilisées dans des pièges attractifs (suivi des niveaux de populations pour l'avertissement agricole, piègeage de masse) ou dans des diffuseurs saturant l'atmosphère en composés phéromonaux (confusion sexuelle : la rencontre des sexes est perturbée).

Chez les tiques, ces études sont plus récentes et plusieurs équipes de recherche travaillent à l'heure actuelle sur la mise au point et l'application de techniques de lutte basées sur l'emploi des phéromones.

II - LES PHEROMONES CHEZ LES TIQUES

C'est en 1971 que Berger et ses collaborateurs démontrèrent l'existence des phéromones chez trois espèces d'Ixodoidea (*Amblyomma americanum*, *Amblyomma maculatum*, *Dermacentor variabilis*) (Leahy et Booth, 1976).

La classification de ces substances repose sur leurs effets biologiques. Trois grandes catégories de phéromones sont ainsi décrites (Sonenshine, 1984 - Delot, 1990 - Rechav, 1983).

- Les phéromones de rassemblement ("assembly pheromones").
- Les phéromones sexuelles ("Sex pheromones").
- Les phéromones d'agrégation-fixation ("Aggregation-attachment pheromones").

1 - les phéromones de rassemblement

Les phéromones de rassemblement sont les phéromones les plus répandues chez les tiques. Elles furent découvertes en 1973 chez *Argas persicus* par Leahy et collaborateurs puis décrites chez de nombreuses autres espèces d'Argasidae ainsi que chez quelques Ixodoidea (Delot, 1990 - Petney, 1988).

a - Rôle

Ce sont des composés arrestants, peu spécifiques, présents essentiellement chez les tiques adultes, permettant le regroupement des phases libres adultes, mais aussi des larves et des nymphes.

Un comportement de rassemblement a été observé entre des larves et des nymphes chez *A. persicus* (DELOT, 1990), ainsi qu'entre des larves d'*Amblyomma variegatum* : ces amas de larves, rougeâtres et d'assez grande taille (2 à 4 x 1 à 2 cm) sont facilement repérables sur une prairie homogène. (Barré, 1989).

Petney (1988) a également mis en évidence un tel comportement chez *Amblyomma hebraeum* : adultes et nymphes se regroupent indifféremment entre individus de même stase ou de stase différente et la thigmotaxie n'est pas un facteur déterminant dans les rassemblement d'individus.

Chez *Ixodes ricinus*, la production de ces phéromones augmente avec l'âge et atteint un maximum dans les 2 à 4 semaines après la mue.

Rhipicephalus appendiculatus induit un rassemblement d'individus non gorgés seulement en saison sèche, maintenant les adultes regroupés tant que les conditions restent défavorables. Ce phénomène disparaît en effet dès les premières pluies.

b - Spécificité

Ce sont les moins spécifiques des phéromones : elles attirent aussi bien les différentes stases d'une même espèce que des espèces différentes.

Chez les Argasidae, ce manque de spécificité a été prouvé par de nombreux tests hétérologues, réalisés d'une stase à l'autre et d'une espèce à l'autre. Ainsi, les adultes d'*A. persicus* induisent un regroupement de leurs larves, nymphes et adultes.

Chez les Ixodoidea, une attraction entre *Ixodes ricinus* et *I. hexagonus* a été décrite (Delot, 1990).

La généralité de ce comportement de rassemblement et la possibilité d'attraction interspécifique font suggérer qu'il s'agit d'une particularité primitive et ancestrale de la biologie des tiques, maintenue par une sélection stable. (Petney, 1988).

c - Nature chimique

Elle est encore mal connue. Néanmoins, ces phéromones sont rapportées pour être faiblement volatiles, hydrosolubles, mais moins solubles dans l'eau distillée que dans l'eau salée. (NaCl à 0,9 p 100) et insolubles dans les solvants organiques.

Elles sont thermostables : chez les Argasidae, leur activité est conservée 3 mois à - 25°C et 5 mn à 100°C. Chez les Ixodoidea, elles resteraient encore actives 1 semaine à 20°C et 2h à 60°C.

Des études de l'ICIPE (International Centre Of Insect Physiology and Ecology) ont décelé la présence de purines dans la composition de ces phéromones : la guanine a été démontrée pour être une phéromone de rassemblement chez *A. persicus*, *Amblyomma cohaerens*, *R. appendiculatus* et *Argas walkerae*, mais ce ne sont certainement pas les seuls constituants de ces phéromones. (Delot, 1990).

d - Mode de production et de perception

Ces phéromones seraient libérées par l'anus (Barré, 1989) et probablement par les glandes coxales chez les Argasidae.

Les palpes jouent un rôle important dans la perception des phéromones de rassemblement, surtout chez les Argasidae, mais le rôle de l'organe de Haller, situé sur le premier tarse n'est pas à exclure, notamment chez *Ixodes ricinus* (Delot, 1990).

En permettant le regroupement des phases libres, les phéromones de rassemblement facilitent une invasion groupée de l'hôte et plus tard augmentent les chances de contact avec un partenaire sexuel, bien que des agrégats intrasexuels et interspécifiques se produisent.

2 - Les phéromones sexuelles

Les phéromones sexuelles sont sécrétées uniquement par les tiques femelles gorgées d'Ixodoidea. Elles agissent sur le comportement des mâles et permettent une régulation des étapes aboutissant à l'accouplement.

Chez les tiques, deux types de phéromones sexuelles sont connues : les phéromones attractives et les phéromones aphrodisiaques. (Delot, 1990 - Allan, 1991).

a - Phéromones sexuelles attractives

Ce sont les premières phéromones découvertes par Berger en 1971 chez *Amblyomma americanum*, *A. maculatum* Koch et *Dermacentor variabilis* (Leahy et Booth, 1976).

Elles sont libérées par les femelles en gorgement sur l'hôte et attirent les mâles sexuellement mûrs.

a1 - Rôle

Elles induisent chez les mâles la séquence comportementale suivante (Delot, 1990 - Ross, 1986) : détachement, excitation des mâles, orientation et reconnaissance des femelles.

* Détachement des mâles

Les mâles se gorgeant en présence des femelles se détachent plus tôt que les mâles se gorgeant seuls (durée de gorgement de *D. variabilis* : de 6,5 jours en moyenne pour les mâles solitaires contre 3,9 jours pour les mâles en présence de femelles).

Les phéromones attractives agissent à longue portée. Les mâles gorgés peuvent se déplacer ainsi sur de longues distances pour chercher les femelles gorgées.

* Excitation des mâles - Orientation et reconnaissance des femelles

Après leur détachement, les mâles montrent une intense excitation : ils bougent les pattes, se déplacent, parfois étreignent d'autres mâles et essaient de copuler avec eux. Les mâles ne s'orientent vers les femelles qu'à 2 ou 3 cm d'elles.

a2 - Nature chimique

Ce sont des substances volatiles, solubles dans les solvants organiques et de nature phénolique.

En 1972, Berger identifia le 2,6 dichlorophénol comme phéromone sexuelle chez *Amblyomma americanum* puis ce même composé fut identifié chez *Rhipicephalus sanguineus* par Chow en 1975, chez *Dermacentor andersoni* et *D. variabilis* par Sonenshine en 1976. (Leahy et Booth, 1976). Cette molécule a été retrouvée chez d'autres femelles de tiques avec ou sans confirmation expérimentale de son activité sexuelle.

D'autres composés phénoliques, tels que le para-crésol, le phénol et l'aldéhyde salicylique ont été isolés. (Delot, 1990 - Figure 4).

a3 - Spécificité

Ces phéromones sexuelles ne sont pas spécifiques, contrairement aux phéromones aphrodisiaques. (Allan, 1991).

Le 2,6-DCP est en effet un phénol très répandu chez les Ixodoidea metastrata et non spécifique d'espèce. Des accouplements interspécifiques entre *D. andersoni* et *D. variabilis*, ainsi qu'entre *D. variabilis* et *Rhipicephalus sanguineus* ont été observés. (Delot, 1990).

Cependant, Khalil et ses collaborateurs ont montré que les *Hyalomma* font exception : chez ces derniers, des variations de concentration en 2,6-DCP permettent en effet d'établir une distinction interspécifique (Allan, 1991).

La sensibilité des mâles au taux de 2,6-DCP libéré varie selon les espèces (Leahy et Booth, 1976) : des expériences réalisées avec des mâles de *D. variabilis*, *Amblyomma americanum*, *A. maculatum* et *A. cajennense* mis en présence d'une dose identique (1,0 ng) de phénol montrent que les réponses varient selon les espèces (Figure 5). La réponse est plus précoce et plus forte pour *D. variabilis* que pour les *Amblyomma*. La réponse d'*A. americanum* est plus importante et plus soutenue que pour *A. cajennense*. Pour *A. maculatum*, la dose de 1,0 ng de phénol est insuffisante pour induire une réponse. Avec une dose de 2,0 ng les résultats obtenus sont identiques à ceux d'*A. cajennense*.

a4 - Site et mode de production

Chez *D. andersoni* et *D. variabilis*, l'activité sexuelle est liée à l'existence sur l'alloscutum des femelles d'une paire d'amas des minuscules pores : les foveae dorsales. Ce site de sécrétion a été confirmé chez les femelles de *hyalomma asiaticum* et *H. dromedarii*.

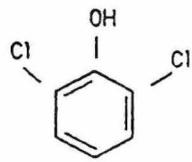
Les phéromones sexuelles sont produites par les glandes fovéales ou "glandes de Layton" (associées aux foveae dorsales) et sont émises au niveau des foveae dorsales chez *D. andersoni* et probablement *D. variabilis*. Pour ces 2 espèces au moins, les glandes fovéales seraient le siège d'une synthèse importante de lipides de natures inconnues. La formation d'un complexe 2,6-DCP avec ces lipides peut être supposée comme un moyen de masquer la toxicité du phénol jusqu'à son transport hors du corps de la tique (Delot, 1990).

a5 - Mode de perception

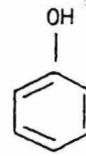
Des expériences de tarsectomie (tarses des P1) et de palpectomie ont été réalisées chez les mâles de *D. variabilis*, *A. americanum*, *A. maculatum*, *A. cajennense* afin de déterminer le mode de perception de ces phéromones (Leahy et Booth, 1976).

Une tarsectomie complète chez les mâles de ces 4 espèces induit un arrêt de la réponse de ceux-ci au 2,6-DCP. Cependant, une simple palpectomie entraîne également une forte diminution de la réponse chez les mâles de *D. variabilis* et d'*A. americanum* qui sont par ailleurs les espèces les plus sensibles au 2,6-DCP (Figure 6).

La perception semble donc se faire au niveau de l'organe de Haller situé sur le premier tarse et dans une moindre mesure au niveau de récepteurs des palpés pour certaines espèces.



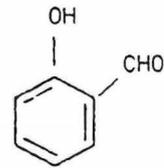
2,6 - dichlorophénol



phénol



para-crésol



aldéhyde
salicylique

Figure 4 : structure chimique des composés phénoliques isolés des tiques et identifiés comme phéromones sexuelles (d'après Wood & coll., 1975)

(d'après Delot, 1990)

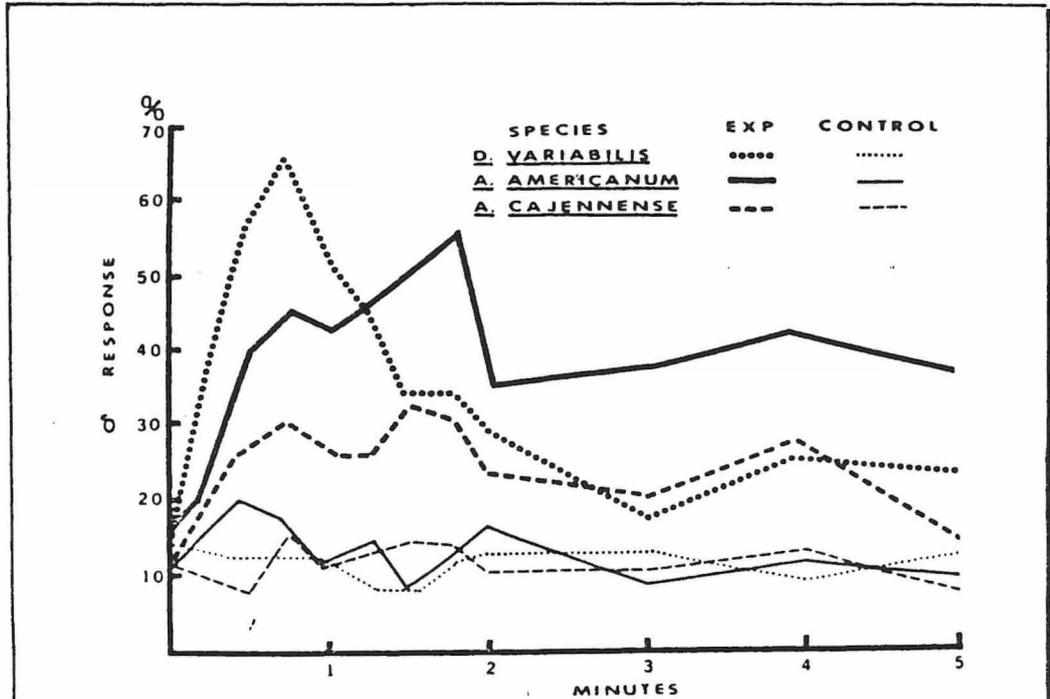


Fig. 5 Percentage of male *D. variabilis*, *A. americanum*, and *A. cajennense* in sector with clean disc (thin lines) and with 1.0 ng of 2,6-dichlorophenol (thick lines). N = 60-100

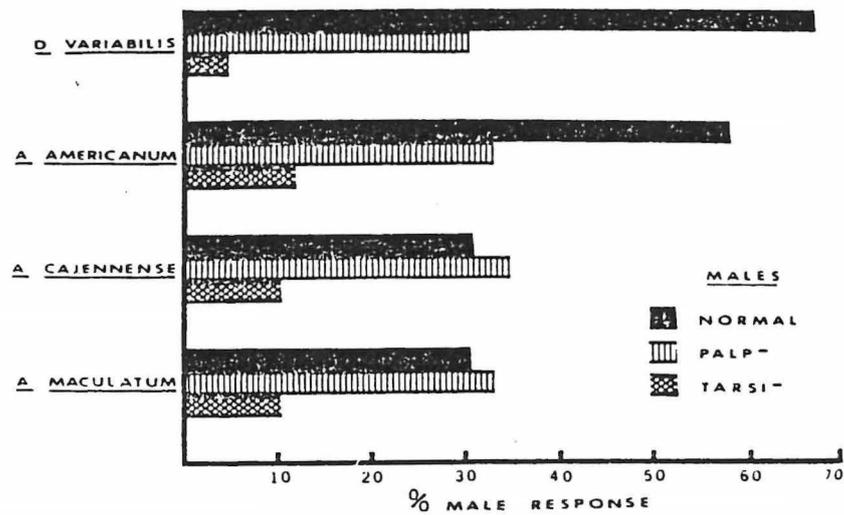


Fig. 6 Percentage of palpectomized and tarsectomized males of four species of hard ticks in sector containing 1.0 ng (*A. maculatum* 2.0 ng) of 2,6-dichlorophenol at peak response time of normal males. N = 50-80.

(d'après Leahy & Booth, 1976)

a6 - Aspects quantitatifs

La quantité de 2,6-DCP isolée varie selon les espèces et l'état physiologique des tiques (Delot, 1990).

Ainsi, le taux de 2,6-DCP semble augmenter avec l'âge et présente des fluctuations chez les femelles d'*A. americanum* et *A. maculatum*.

L'effet du gorgement sur le taux de 2,6-DCP est très variable selon les espèces. L'activité sexuelle débute dès le gorgement de la femelle et la production de 2,6-DCP se fait parallèlement au gorgement. Toute activité sexuelle est terminée quand la femelle, ayant copulé, a achevé son gorgement.

Un modèle hypothétique de régulation de la sécrétion du 2,6-DCP a été proposé (Sonenshine d'après Delot 1990):Figure 7.

b - Pheromones aphrodisiaques

b1 - Rôle et spécificité

Elles sont également produites par les femelles, agissent par contact et stimulent le comportement copulatoire des mâles.

Elles sont connues chez *D. variabilis* et *D. andersoni* (Allan 1991) et permettent une discrimination entre ces 2 espèces, ainsi que chez *H. anatolicum excavatum* et *H. dromedarii* (Delot, 1990).

On distingue 2 phéromones : la première, non spécifique, guide le mâle sexuellement actif vers le gonopore de la femelle. La seconde, spécifique au niveau de l'espèce, assure la reconnaissance du mâle et le stimule à produire le spermatophore et à le déposer dans le gonopore de la femelle.

Chez *Aponemma hydrosauri*, tique de reptiles australiens, la séparation géographique de 2 populations s'est accompagnée d'une différenciation de leurs signaux reproducteurs : les femelles de ces 2 populations produisent des phéromones différentes, rendant impossible les accouplements entre individus de population différente. Cette spécificité phéromonale amène à considérer ces populations comme 2 espèces différentes (Andrews, 1983 et 1986).

b2 - Nature chimique

Elle est encore mal connue.

Sonenshine (d'après Allan 1991) émet l'hypothèse de la 20-hydroxyecdysone ou d'un stérol très voisin chez *D. variabilis*.

Des acides gras ont été identifiés comme composants des phéromones aphrodisiaques chez *D. variabilis* et *D. andersoni* et la variation de composition en acides gras de ces phéromones serait à l'origine de la spécificité d'espèce (Allan 1991).

L'analyse chimique d'extraits d'appareils génitaux antérieurs de tiques femelles gorgées de 4 espèces différentes (*D. variabilis*, *D. andersoni*, *A. maculatum* et *A. americanum*) a été réalisée par Allan et ses collaborateurs (1991) : Ces extraits ont été appliqués sur des femelles castrées afin d'évaluer la réponse des mâles. Ainsi, chez les *Dermacentor*, l'acide palmitique et stéarique associés à la 20-hydroxyecdysone sont très efficaces pour stimuler le comportement copulatoire des mâles. Ces mêmes composés sont beaucoup moins efficaces chez *A. americanum*, bien qu'un comportement modéré de copulation soit observé avec la 20-hydroxyecdysone.

b3 - Site de production

Le gonopore de la femelle semble être le site de libération de ces substances: la suppression de celui-ci entraîne une perte de la réponse des mâles vis à vis des femelles ainsi traitées (Allan 1991).

Les glandes accessoires du gonopore pourraient jouer un rôle dans la libération de ces phéromones car le volume de ces glandes augmente pendant le gorgement (Delot 1990)

b4 - Mode de perception

La perception de ces phéromones est probablement assurée par les chimiorécepteurs des chélicères des mâles qui permettent le sondage du gonopore et le transfert du spermatophore.

Une diminution de la copulation a cependant été observée après palpectomie chez *D. variabilis* et on ne peut donc exclure la participation des palpes (Delot, 1990).

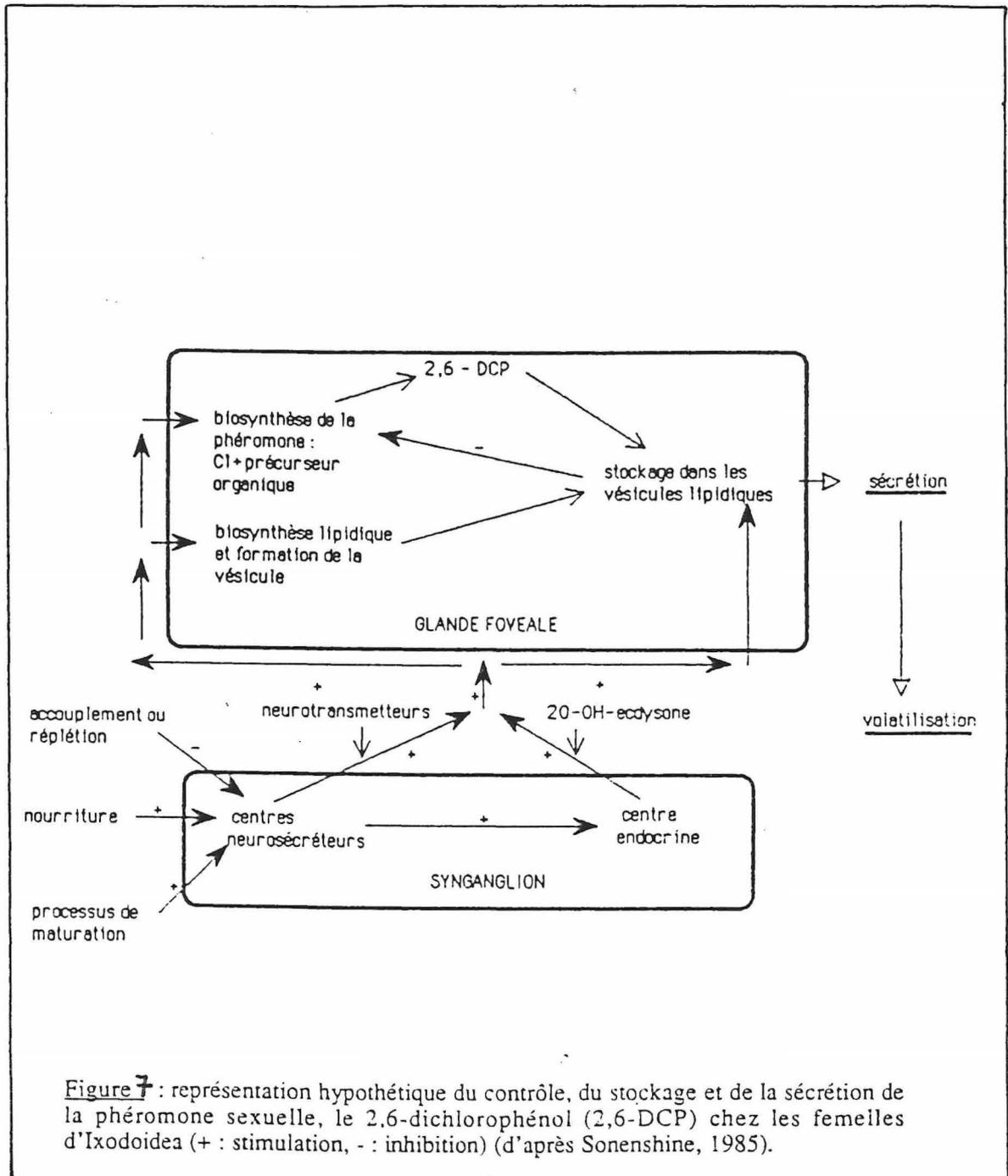


Figure 7 : représentation hypothétique du contrôle, du stockage et de la sécrétion de la phéromone sexuelle, le 2,6-dichlorophénol (2,6-DCP) chez les femelles d'Ixodoidea (+ : stimulation, - : inhibition) (d'après Sonenshine, 1985).

(d'après Delot, 1990)

3 - Phéromones d'agrégation-fixation

Ce sont les phéromones de tiques les plus étudiées actuellement. Les recherches visent à extraire et isoler ces phéromones et à compléter les études concernant leur activité biologique (mode d'action, puissance d'attractivité, persistance sur la peau et les poils d'animaux, stabilité...).

a - Rôle

Les phéromones d'agrégation-fixation sont particulières au genre *Amblyomma*, et au sein de ce genre, à certaines espèces parasites d'herbivores.

Elles sont sécrétées par les mâles gorgés et provoquent une excitation, une attraction et une agrégation des adultes (parfois des nymphes) à jeun et leur fixation en groupes serrés (Barré, 1989).

Elles ont pour fonction d'induire des réponses comportementales en séquence : faciliter l'arrivée d'individus de même espèce sur un hôte favorable déjà parasité, leur rapprochement autour de mâles adultes sexuellement mûrs, la reconnaissance et l'accouplement entre partenaires conspécifiques.

La formation d'amas conspécifiques de mâles et de femelles en gorgement améliore la probabilité d'accouplement et son succès.

Ces phéromones ont été décrites chez plusieurs espèces d'*Amblyomma* dont *A. variegatum*, *A. maculatum*, *A. cohaerens*, *A. eburneum*, *A. gemma*, *A. lepidum* et *A. hebraeum* (Obenchain, 1980).

b - Spécificité

Elles sont assez spécifiques au niveau de l'espèce, cependant une faible réponse positive a été observée chez les adultes d'*A. variegatum* pour les mâles d'*A. hebraeum* avec possibilité d'accouplement.

Les tiques mâles gorgés attirent les adultes à jeun mais aussi les nymphes dans le cas d'*A. hebraeum* (taux d'agrégation des nymphes de 80% autour de mâles gorgés de 8 jours : Figure 8) (Rechav, Whitehead, Knight, 1976).

Le taux de fixation semble plus bas chez *A. variegatum* pour les femelles que pour les mâles (Delot, 1990).

c - Nature chimique et persistance

Ce sont des composés volatiles et solubles dans les solvants organiques.

L'analyse réalisée par Schöni en 1984 (d'après Hess et de Castro, 1986 et Delot, 1990) d'un lot de 100 mâles d'*A. variegatum* gorgés de 10 jours, après extraction à l'éther, par chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse a révélé la présence de 3 composés volatils : l'ortho-nitrophénol, le salicylate de méthyle et l'acide nonanoïque (ou acide pélargonique) : Figure 9.

Leurs concentrations respectives étaient de 2, 1 et 8 ug par tique. Ces concentrations varient selon la durée de gorgement des mâles.

L'o-nitrophénol induirait un comportement de recherche, l'attraction et l'agrégation des tiques non gorgées (Barré, 1989. Schöni 1983. Hess, 1986).

Le méthyle salicylate et l'acide nonanoïque permettraient l'étreinte des femelles par les mâles et la fixation autour des mâles sécréteurs (Barré, 1989).

L'acide nonanoïque ne serait que le solvant des autres composés biologiquement actifs selon Hess et de Castro.

D'après ces mêmes auteurs, l'o-nitrophénol (ONP) diffuse et est attractif sur de relativement grandes distances (50% des tiques *A. variegatum* atteignent des cibles chargées en ONP à 1 mètre de distance).

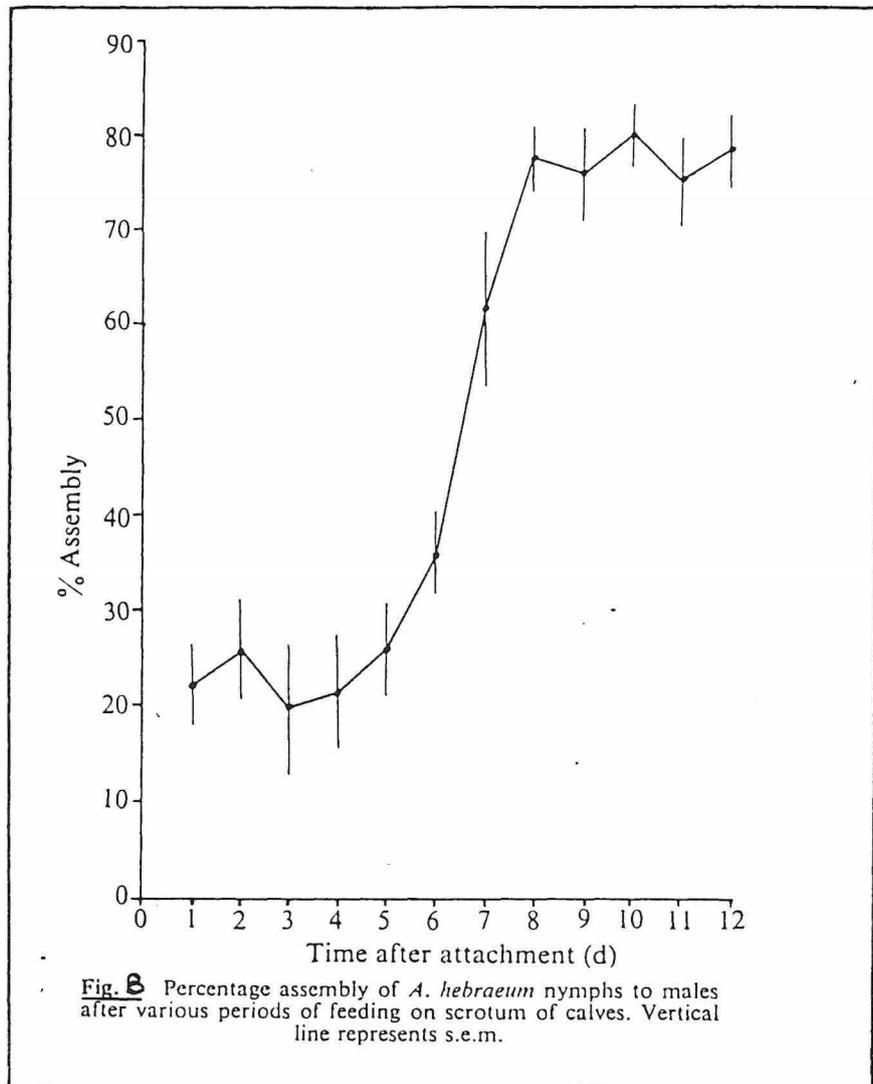
L'analyse des composés volatils émis par les mâles d'*A. hebraeum* en gorgement révèle également la présence d'ONP. Par contre, l'acide nonanoïque et le salicylate de méthyle sont remplacés par de l'acide 2-méthylpropanoïque et du benzaldéhyde (Apps, 1988).

Le rôle attractif prépondérant de l'ONP permet d'envisager son emploi seul ou en association avec des acaricides comme nous le verrons.

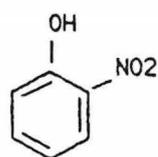
La persistance de ces phéromones sur les poils ou sur la peau des animaux a été étudiée : pour *A. hebraeum*, l'effet attractif d'extraits de mâles gorgés, appliqués sur dos de lapin ou scrotum de veaux persiste pendant respectivement 3 et 1 jours (Rechav et Whitehead, 1976. Figure 10). Cette variation est probablement liée à une vitesse d'évaporation différente des composés selon la nature du tégument traité.

Cependant, la fixation des femelles d'*A. hebraeum* sur les zones traitées est plus rapide lorsqu'il existe un stimulus tactile (disques de liège imprégnés d'extraits de phéromone plus attirants que la peau traitée seule). Ce stimulus tactile n'est pas très spécifique (Brill, 1979).

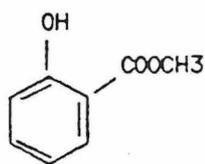
Pour *A. variegatum*, la persistance de ces substances serait d'une dizaine de jours sur les chèvres. La phéromone impliquée est donc relativement stable (Barré, 1989. Figure 11).



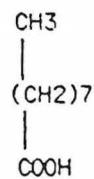
(d'après Rechav, Whitehead, Knight, 1976)



o-nitrophénoI



salicylate de méthyle



acide nonanoïque
(ou acide
pélaragonique)

Figure 9 : structure chimique des composés identifiés comme phéromones d'agrégation-fixation (d'après Schöni & coll., 1984).

(d'après Delot, 1990)

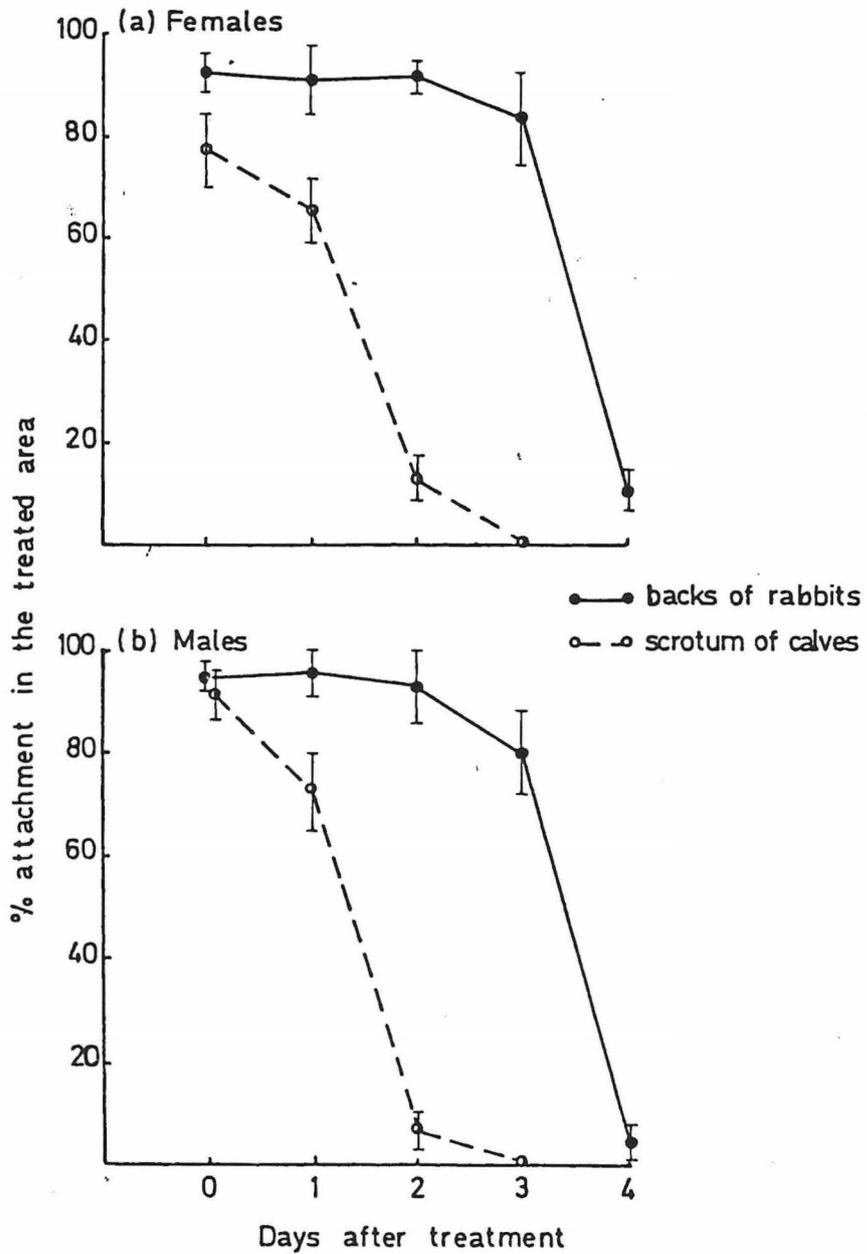
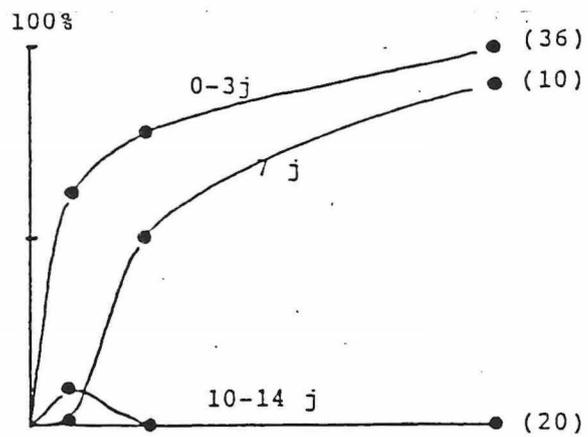


Fig. 10 % of attachment of *A. hebraeum* adult males and females to areas which had been previously treated with ether extract of fed males at different time intervals after the treatment.

(d'après Rechav, Whitehead, 1976)



(d'après Barré, 1989)

Fig 11 e- Fixation de femelles placées à délais croissants après retrait des mâles (restés fixés 10j)

d - Site et mode de production

L'activité phéromonale commence après une certaine période de gorgement des mâles.

Pour *A. hebraeum*, aucun phénomène d'attraction n'est observé lorsque les mâles sont fixés pendant moins de 4 jours sur l'hôte. Une faible réponse est observée à partir du 5^e jour et l'attraction est ensuite maximale pour les femelles à jeun après 8 jours de fixation des mâles : figure 12 (Rechav et Whitehead, 1976).

Les spermatides apparaissent dans les testicules après 6 jours de gorgement des mâles d'*A. hebraeum* : l'émission des phéromones coïncide avec le début de la spermatogénèse et est maximale quand la spermatogénèse est achevée. L'attraction est maximale après 10 jours pour les mâles d'*A. hebraeum* (Rechav, 1976) ainsi que pour les nymphes (Delot, 1990).

Chez *A. variegatum*, les mâles libèrent leurs phéromones après un délai de 3 à 4 jours (Barré, 1989. Figure 13) avec un maximum à 6 jours. Les immatures en cours de gorgement exercent une certaine attraction sur les femelles (figure 14).

Pour *A. maculatum*, un délai d'au moins 4 jours est nécessaire à la production de ces phéromones (Delot 1990).

La connaissance du temps minimal de gorgement des mâles nécessaire (3 jours pour *A. variegatum*, 4-5 jours pour *A. hebraeum*) avant que les femelles ne puissent se fixer et s'accoupler est une donnée importante pour définir le rythme de détiqage à intégrer dans la mise au point d'une stratégie de lutte par application d'acaricides (Barré, 1989).

Le taux de phéromone libérée par un seul mâle d'*A. hebraeum* gorgé est supérieur au taux minimal nécessaire à la stimulation et à la fixation de la femelle (Rechav, 1983).

Les phéromones d'agrégation-fixation seraient libérées au niveau des foveae dorsales des mâles en gorgement (Delot, 1990), tout comme les phéromones sexuelles le sont au niveau des foveae dorsales des femelles.

e - Mode de perception

Les phéromones seraient perçues au niveau de l'organe de Haller chez *A. hebraeum* et *A. variegatum*.

La présence chez certaines espèces d'*Amblyomma* (*A. maculatum*, *A. variegatum*) des phéromones d'agrégation-fixation et de la phéromone sexuelle attractive, le 2,6-DCP assurerait la fécondation de pratiquement toutes les femelles. Dans ce cas, le 2,6-DCP libéré par les femelles ne servirait que de signal pour les mâles en vue de la copulation.

Certaines espèces, comme *A. hebraeum* possèdent une phéromone d'agrégation-fixation et ne possèdent pas de phéromone sexuelle attractive.

A. americanum et *A. cajennense* qui ne possèdent pas de phéromone d'agrégation-fixation présentent ainsi une plus forte sensibilité au 2,6-DCP qu'*A. maculatum* et la phéromone sexuelle seule est primordiale pour la rencontre des sexes chez ces 2 espèces.

Le rôle respectif des phéromones est schématisé pour *A. variegatum* à la figure 15.

L'émission de phéromones d'agrégation-fixation par les mâles en gorgement sur des hôtes permet aux tiques à jeun de "choisir" des hôtes appropriés (Norval, Andrew, 1989) et de se fixer sur des zones propres au gorgement (inaccessibles par grattage) (Norval et Butler, 1989).

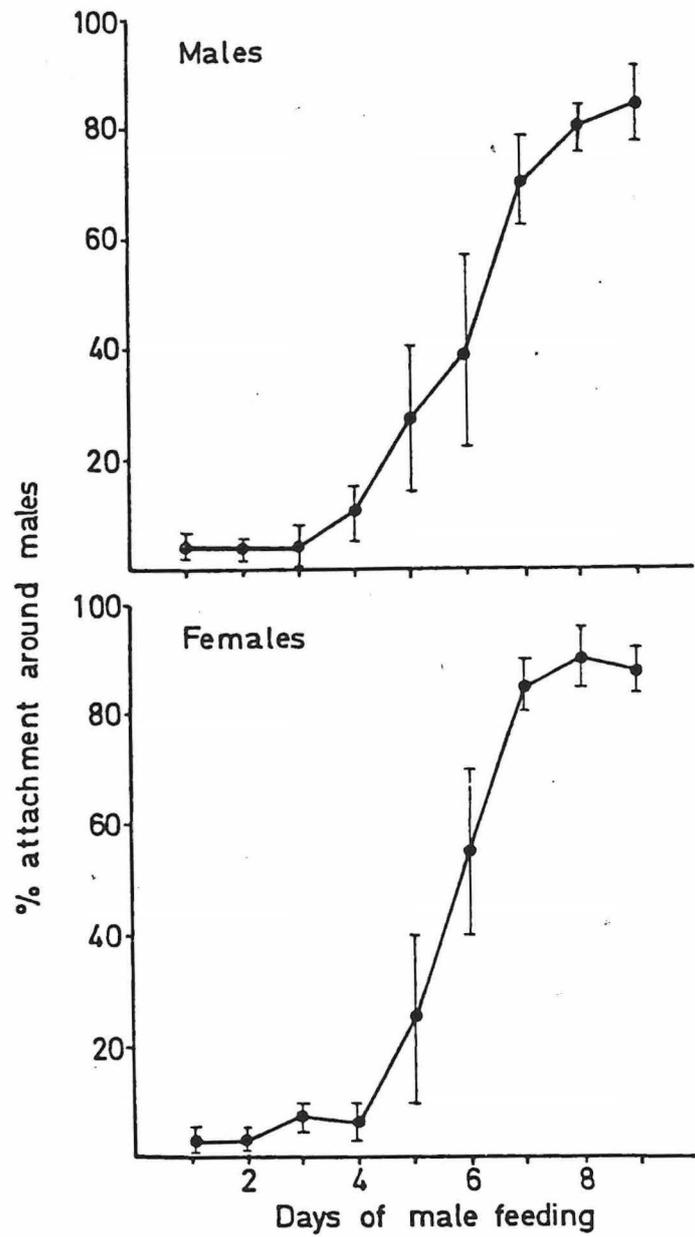


Fig. 12. % of attachment (Mean + S.E.) of *A. hebraeum* adult males and females around a male after various periods of feeding on rabbits.

(d'après Rechev, Whitehead, 1976)

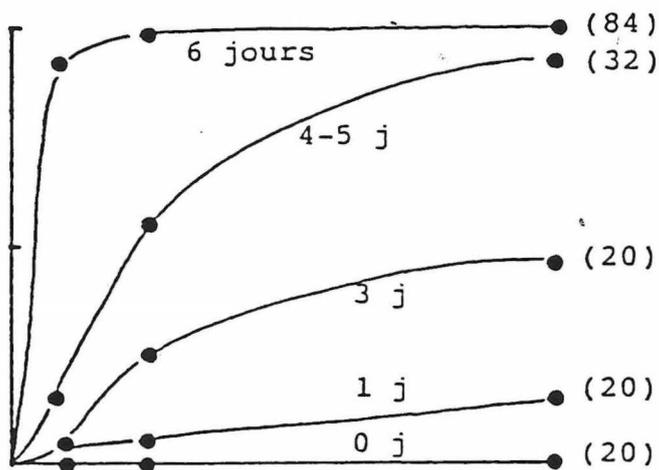


Fig 13 - Fixation de femelles
placées à délais
croissants après
des mâles

(d'après Barré, 1989)

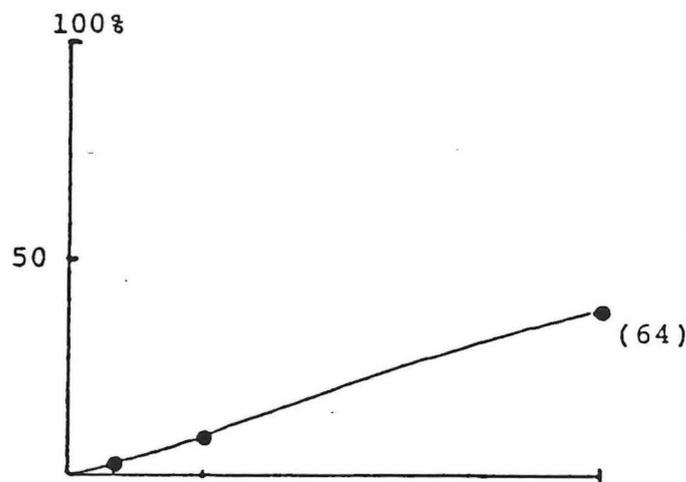


Fig 14 - Fixation de femelles
sur immatures
préfixés

(d'après Barré, 1989)

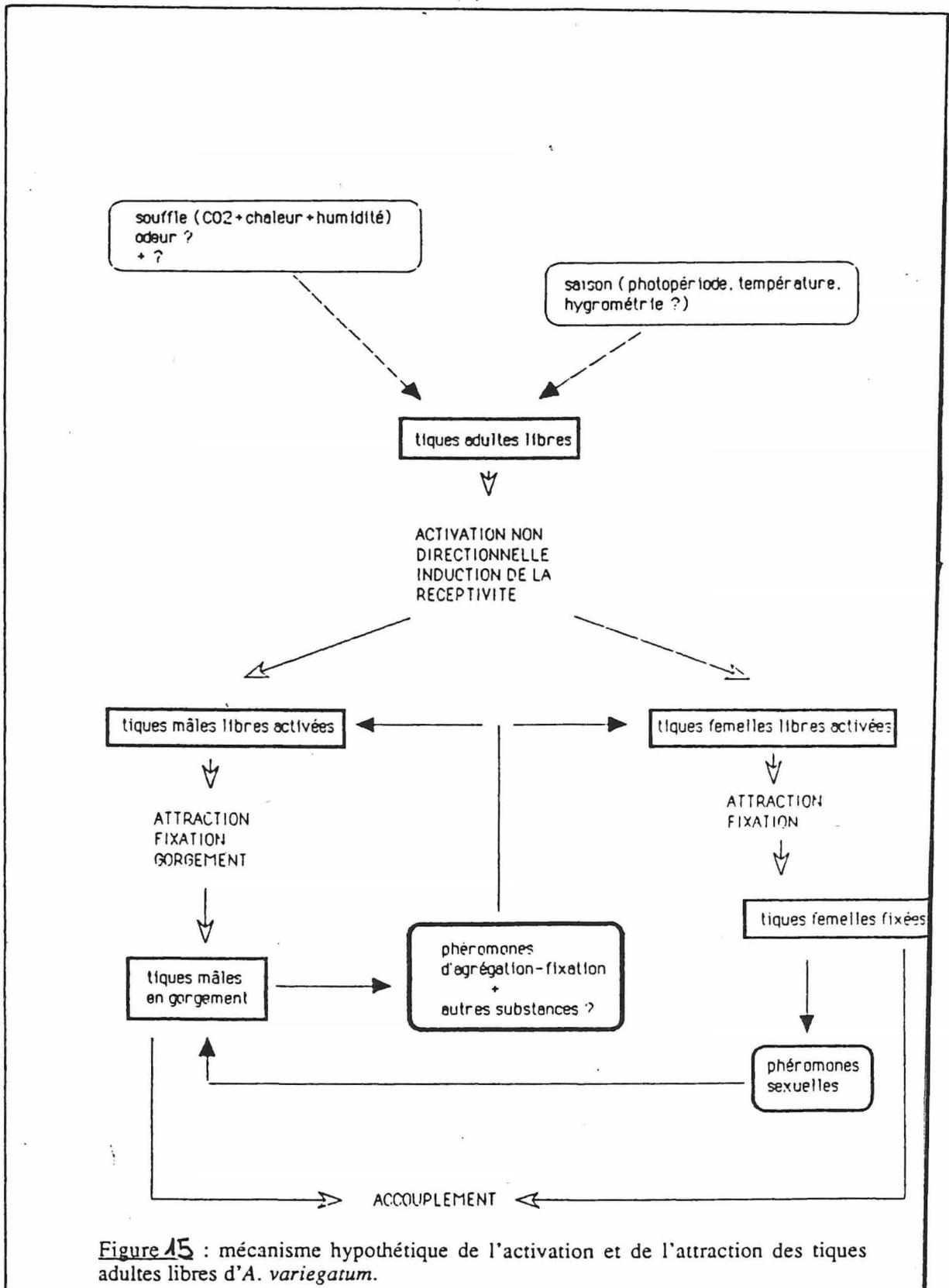


Figure 15 : mécanisme hypothétique de l'activation et de l'attraction des tiques adultes libres d'*A. variegatum*.

(d'après Delot, 1990)

III - PERSPECTIVES D'UTILISATION

Les phéromones sont utilisées comme éléments clé dans l'éventail des stratégies nouvelles de lutte contre certains insectes déprédateurs (Sonenshine , 1986). Ces méthodes exploitant les systèmes de communication chimiques chez les arthropodes, essentiellement lépidoptères et coléoptères, sont particulièrement au point en ce qui concerne (Delot, 1990):

- la surveillance de l'évolution des niveaux de population d'insectes en utilisant des attractifs sexuels de synthèse. Ces systèmes "d'avertissement agricole" sont très employés en arboriculture fruitière et en viticulture (carpocarpse des pommes : *Cydia pomonella*, tordeuse de la grappe : *Cochylis* sp.). Cela permet de limiter les traitements chimiques, qui ne sont déclenchés que lorsque la population du ravageur atteint un seuil de tolérance économique.

- la lutte directe contre les espèces nuisibles, par diffusion d'une quantité importante de phéromones sexuelles ("confusion sexuelle"): les mâles ne parviennent plus à localiser les femelles et la rencontre des sexes est ainsi perturbée (lutte contre le ver rose des capsules de cotonnier, *Pectinophora gossypiella*). Le piégeage de masse est également utilisé à l'aide de phéromones sexuelles attractives (lutte contre le *Bombyx disparate*, *Lymantria dispar*) ou à l'aide de phéromones d'agrégation associées à un insecticide (lutte contre le charançon américain du cotonnier: *Anthonomus grandis*).

La lutte contre les tiques pathogènes fait encore appel en grande partie à l'utilisation d'acaricides et se heurte notamment au problème des résistances. Néanmoins, les recherches visent à développer ces mesures de contrôle alternatives, en exploitant le système de communication phéromonal des tiques. La connaissance de la biologie et de l'écologie de l'espèce cible est essentielle pour espérer agir efficacement par le biais des phéromones dans un programme de lutte.

Les stratégies utilisables sont variées :

- les phéromones peuvent être exploitées seules:
 - * étude de la dynamique des populations de tiques libres au cours de campagnes d'éradication par méthodes de piégeage.

- *confusion sexuelle

- association phéromones et acaricides.

Les trois groupes de phéromones vus précédemment ne présentent cependant pas le même intérêt. Ainsi, les phéromones de rassemblement pourraient être envisagées pour le contrôle des populations de certaines espèces de tiques molles ou d'ixodides présentes dans des endroits confinés , tels que terriers, nids ou litières d'animaux domestiques ou sauvages (Matner, 1990).

En effet, ces phéromones non spécifiques assurent la cohésion des phases libres et ont un effet arrestant sur les congénères arrivant à leur contact, entraînant la formation d'agrégats d'individus en quiescence. Ces substances pourraient donc servir de leurre en association avec un acaricide. Mais la méconnaissance de leur nature chimique limite toute utilisation et développement commercial.

Les phéromones sexuelles et d'agrégation-fixation présentent par contre plus de perspectives d'utilisation, leur nature chimique étant connue et leur synthèse ou extraction facilement réalisables.

1 - emploi des phéromones seules

a - Piégeage

Des essais ont été réalisés sur le terrain avec des "pièges à phéromones" combinant l'o-nitrophénol ou mélange d'o-nitrophénol, salicylate de méthyle et acide nonanoïque (bouquet phéromonal) ou des extraits de mâles gorgés, avec du CO₂ (Hess et de Castro, 1986; Delot, 1990; Bonijol, 1990 : *A. variegatum* - Norval, 1989; *A. hebraeum*).

Le CO₂ est en effet un facteur d'attractivité des tiques libres d'*Amblyomma*. Ainsi, les adultes d'*A. hebraeum* ne sont pas attirés par une source de phéromone (ONP) en absence de CO₂.

La réalisation de piège à CO₂ seul (gobelets remplis de neige carbonique) permet aussi la capture d'*A. hebraeum* (Norval, 1989) et d'*A. variegatum* (Barré, 1989 - Delot, 1990 - Bonijol, 1990). Si l'activité à la surface du sol est dépendante de la présence de CO₂, par contre la réponse directionnelle des tiques vers la cible est déterminée par la présence de phéromones d'agrégation-fixation produites par les mâles ou synthétiques (Norval, 1989).

Des substances telles que l'octénol ou l'acétone contenues dans le souffle des bovins et révélées attractives pour les glossines (Delot, 1990) ainsi que le benzylalcool, le sang de bovin ou la guanine (Norval, 1989) n'augmentent pas l'attractivité des pièges.

Les distances parcourues sur le terrain par les tiques adultes d'*A. variegatum* peuvent être importantes (jusqu'à 8 mètres d'après Barré, 1989) et les vitesses de déplacement assez élevées (30 cm/mn selon Hess et de Castro, 1986: lâcher à 1 mètre d'appâts imprégnés d'ONP).

Les pièges les plus efficaces sont ceux qui associent CO₂ et mâles gorgés ou CO₂, phéromones de synthèse et odeur (poils de bovin dans un tube de plastique ajouré) : figure 16.

Ces essais permettent d'envisager pour l'avenir une méthode d'estimation des populations de tiques libres sur les pâturages à l'aide de ces différentes substances et une meilleure connaissance de l'épidémiologie de certaines maladies transmises.

Dans les conditions naturelles, il semble donc que les tiques d'*Amblyomma* peuvent s'activer à proximité (quelques mètres) de grands mammifères qui émettent de larges quantités de CO₂: lorsque ces derniers sont déjà parasités par des mâles adultes, la libération de phéromones d'agrégation-fixation par ces mâles en gorgement détermine la réponse directionnelle des tiques libres. Il en résulte un rassemblement d'adultes mâles et femelles sexuellement matures en paquet sur une surface réduite de peau, en une zone anatomique de l'hôte propice au gorgement (puis que les mâles ont pu se gorger pendant plusieurs jours).

b - Confusion sexuelle

Des poussières de talc imprégnées de phéromone sexuelle attractive, le 2,6-DCP, appliquées sur des chiens infestés par *R. sanguineus* n'ont pas donné de résultats satisfaisants, bien qu'une réduction significative de la copulation chez les tiques de *D. variabilis* a été observée, en appliquant directement le 2,6-DCP sur les poils ou la peau de chiens infestés (Delot, 1990).

Des concentrations importantes en 2,6-DCP inhibent le comportement de recherche des mâles *Hyalomma dromedarii* et *H. anatolicum excavatum*, et perturbent par effet répulsif la reproduction chez ces espèces (Matner, 1990).

2 - Association phéromones et acaricides

a - Phéromones sexuelles attractives et acaricides

L'efficacité de l'association 2,6-DCP et Propoxur a été testée sur des chiens infestés par *Dermacentor variabilis* (Sonenshine et Taylor, 1985 - Matner, 1990) : la phéromone, contenue dans des microcapsules de gélatine, persiste sur les poils des chiens traités et perturbe la reproduction des tiques de façon significative, augmentant l'efficacité du Propoxur dans la diminution de la population de tiques.

Les chiens traités avec l'association présentent en effet moins de tiques gorgées que ceux traités avec l'acaricide seul et la reproduction des tiques survivantes est, dans le premier cas, considérablement diminuée. Cette efficacité de l'association est due essentiellement à une mortalité plus forte des tiques mâles, qui ont subi l'effet attractif de la phéromone.

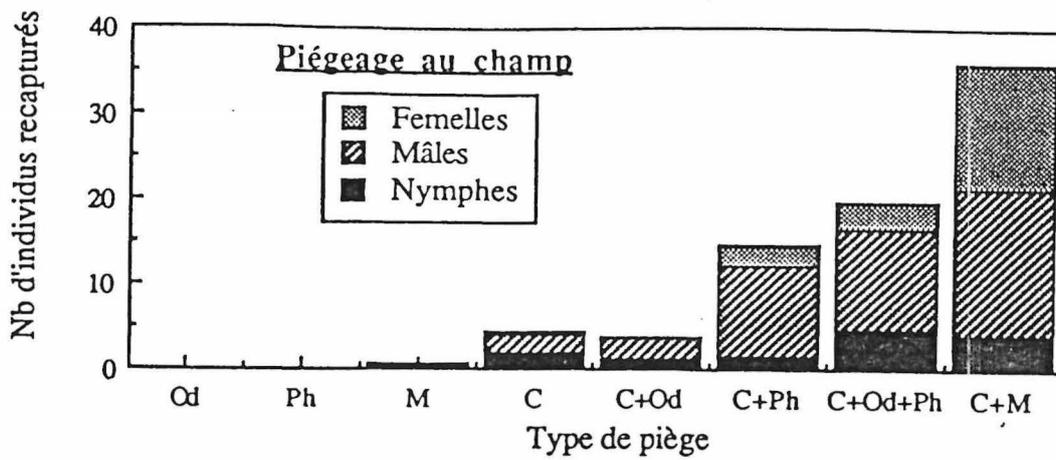


Fig. 16. Nombre de tiques recapturées en 5 heures selon le type de piège utilisé. Pour chaque piège, 30 nymphes, 30 femelles et 30 mâles à jeûn sont lâchés à 1 et 3 mètres du piège. C : CO₂ ; Od : odeur de bovins ; Ph : phéromones de synthèse (1, 2 et 8 µg de salicylate de méthyl, d'o-nitrophénol et d'acide nonanoïque) ; M : 40 mâles gorgés. Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance à 95% (N=3).

(d'après Bonijol, 1990)

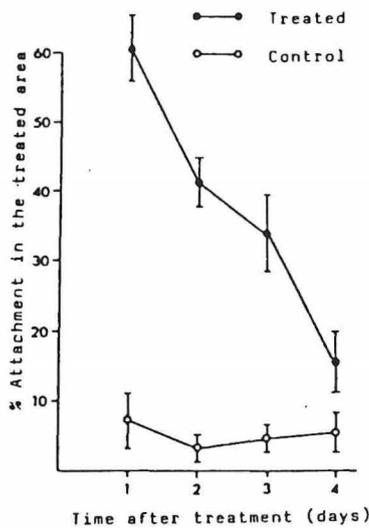


Fig. 17. Percent attachment of *Amblyomma hebraeum* adults to areas which had been previously treated with the diethylether extract of fed males. Vertical lines represent SE of the mean.

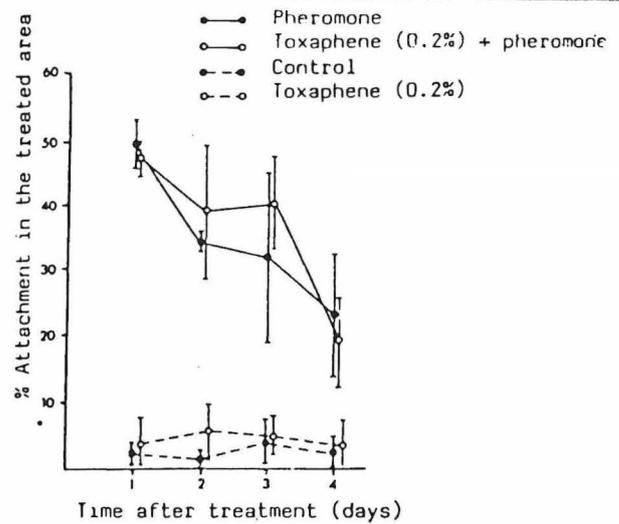


Fig. 18. Percent attachment of *Amblyomma hebraeum* adults to areas which had been previously treated with diethylether extracts of fed males or a mixture of such extract with toxaphene at different intervals after the treatment. Vertical lines represent SE of the mean.

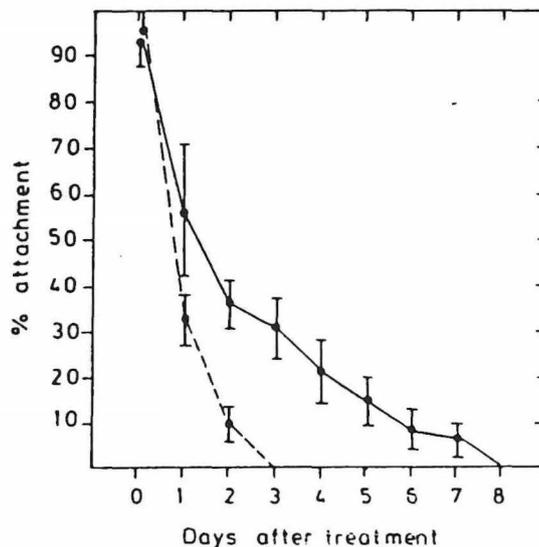


Fig. 19. Percent attachment of *Amblyomma hebraeum* females to the scrota of calves which had been previously treated with diethyl extract of fed males (●—●) and with a mixture of fed males with V-12 (○—○) at different intervals after the treatment. Vertical lines represent SE of the mean.

b - Pheromones d'agrégation-fixation et acaricides

Différents acaricides ont été testés en mélange avec des extraits de mâles gorgés d'espèces d'*Amblyomma* produisant des phéromones d'agrégation-fixation.

Le toxaphène a été testé sur du bétail en association avec les phéromones d'*A. hebraeum* (Rechav et Whitehead, 1978 et 1981) : 60% des tiques adultes se fixent sur les zones de peau imprégnées de phéromone seule (figure 17) et le taux de fixation sur les zones imprégnées de phéromone et toxaphène est quasi identique (figure 18). Le toxaphène n'a donc pas d'effet répulsif antagoniste de la phéromone et tue les tiques lentement, sans empêcher leur fixation. Cependant, le mélange n'est actif que pendant 4 jours et des recherches portent sur la réalisation de systèmes à libération continue qui permettraient de prolonger la période d'activité des phéromones (essai avec le V12, composé élaboré par l'USDA : allongement de la durée d'activité, figure 19) (Rechav et Whitehead, 1981).

L'effet respectif de 3 autres acaricides, l'amitraz, le chlorfenvinphos et la fluméthrine, en association avec les phéromones d'agrégation-fixation, sur l'attraction et l'attachement d'adultes d'*A. hebraeum* à jeun a également été évalué (Norval, Yunker et Duncan, 1991). Les résultats sont regroupés dans le tableau II.

Peau non traitee (témoin négatif)	Peau traitée			
	Phéromones seules (témoin positif)	Phéromones + Amitraz	Phéromones + Fluméthrine	Phéromones + chlorfenvinphos
	17,3% après 1h	16,8%		
	30,0% après 3h	20,0%	33,8%	
2,3% après 24h	60,3% après 24h	7,1%	34,3%	58,0%

TABLEAU II : % de fixation des adultes à jeun d'*A. hebraeum*; effet respectif des 3 acaricides (d'après les résultats de Norval, Yunker 1991)

Le chlorfenvinphos a moins d'influence sur le taux de fixation des tiques à jeun.

L'efficacité du mélange acaricide-phéromones est fonction de l'acaricide utilisé et du but recherché. En effet, aucun de ces 3 acaricides n'inhibe l'attraction et l'attachement des tiques, mais la fluméthrine entraîne une mortalité rapide des tiques (en moins de 24 h), tandis qu'elle est plus lente avec le chlorfenvinphos (76,5% de mortalité après 14 jours) et très basse avec l'amitraz (19,5% en 14 jours).

Dans le cas par exemple de l'hearwater, si l'on veut prévenir la transmission de *cowdria ruminantium* par *A. hebraeum* (3 à 4 jours de gorgement nécessaires), il faudra utiliser l'association avec la fluméthrine (pas de fixation). S'il s'agit de maintenir une certaine stabilité enzootique, le chlorfenvinphos est mieux indiqué. Avec l'amitraz, la fixation des tiques est suivie rapidement de leur détachement, et la transmission de la rickettsie est donc improbable, mais la fixation des tiques sur des hôtes non traités reste possible et ce composé est donc contre-indiqué pour un contrôle à long terme.

Des études sont réalisées pour la mise au point d'appâts toxiques utilisant la fluméthrine (qui présente en outre une grande rémanence et est applicable "pour-on"), combinée à une phéromone d'agrégation-fixation de synthèse stable d'*A. variegatum* (Bonijol, 1990-Delot, 1990).

La confection de tels appâts nécessite également la recherche de substrats (plastique, éponge) adaptés et l'évaluation de la stabilité et de l'efficacité des constituants, testés dans des dispositifs tels que boucles auriculaires ou colliers.

CONCLUSION

L'utilisation des phéromones dans la lutte contre les tiques reste encore du domaine de la recherche et il n'y a actuellement aucune préparation à base de phéromones de tiques commercialisée.

Les phéromones d'agrégation-fixation d'Amblyomma parasites d'herbivores sont les plus étudiées et sont d'un intérêt évident de part leurs propriétés et les espèces de tiques concernées (espèces provoquant des pertes économiques importantes à l'élevage - cas particulier du danger représenté par *A. variegatum*, vecteur de cowdriose dans les petites Antilles, pour le continent américain).

Des systèmes alternatifs faisant appel aux phéromones, comme cela se fait pour certains insectes nuisibles, permettraient de diminuer les concentrations en acaricides utilisés pour traiter le bétail et donc l'apparition de phénomène de résistance des tiques.

Cela permettrait en outre de réduire :

- la toxicité de ces produits pour les hôtes traités
- la concentration en résidus dans le lait, la viande
- la pollution de l'environnement causée par ces acaricides
- le coût des campagnes de prévention et d'éradication

Il s'agit donc d'un enjeu à la fois sanitaire et économique.

BIBLIOGRAPHIE

Allan (S.A.), Phillips (J.S.), Sonenshine (D.E), 1991

Role of genital sex pheromone in *Amblyomma americanum* and *A. maculatum* (Acari : Ixodidae)
Experimental and Applied Acarology, 1991, 11: 9-21

Andrews (R.H.), Bull (C.M.), 1983

Premating reproductive isolation between geographically isolated populations of an australian reptile tick
J.Parasitol., 1983, 69(6): 1125-1130

Andrews (R.H), Bull (C.M.), Orbach (J.), 1986

The mode of transmission of the excitant sex pheromone in two australian reptile ticks
J.Parasitol., 1986, 72(2): 330-333

Apps (P.J.), Viljoen (H.W.), Pretorius (V.), 1988

Aggregation pheromones of the bont tick *Amblyomma hebraeum*: identification of candidates for bioassay
Onderstepoort J.vet.Res., 1988, 55: 135-137

Barré (N.), 1989

Biologie et écologie de la tique *Amblyomma variegatum* (Acarina: Ixodina) en Guadeloupe (Antilles françaises)
Thèse Doc.es-Sciences Orsay, 1989, 267 pp

Barré (N.), Uilenberg (G), Morel (R.C) et Camus (E.), 1987

Danger of introducing heartwater into the american mainland: potential role of indigenous and exotic *Amblyomma* ticks
Onderstepoort J.vet.Res., 1987, 64: 405-417

Bonijol (A.), 1990

Etude de la communication phéromonale chez la tique du bétail *Amblyomma variegatum*
Mémoire de fin d'études, Le Havre, ISTOM, 1990, 56 pp

Bram (R.A.), 1975

Les maladies du bétail transmises par les tiques et leurs vecteurs: problème global
Revue mondiale de zootechnie, 1975, 16 : 1-5

Brill (J.H.), Solomon (K.R), 1979

A bioassay method for the pheromone(s) of the bont tick *Amblyomma hebraeum* (Koch)
Onderstepoort J.vet.Res., 1979, 46 : 59-60

Delot (J.), 1990

Les phéromones d'agrégation-fixation chez la tique *Amblyomma variegatum*: une étude en Guadeloupe
Maisons-Alfort, ENVA, 1990 n°115. 108 pp
(Thèse Doct.vét., Alfort, 1990)

Hess (E.), De Castro (J.J.), 1986

Field tests of the response of females *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) to the synthetic aggregation-attachment pheromone and its components
Experimental and Applied Acarology, 1986, 2: 249-255

Leahy (M.G.), Booth (K.S.), 1976

Perception of a sex pheromone, 2,6 dichlorophenol, in hard ticks In: Tick-borne diseases and their vectors. Proceedings of an International Conference, Edinburg 1976, Wilde J.K.H. (ed.), 573 pp

Matner (T.N.), 1990

Pheromones in the control of ticks In: Appropriate technology in vector control
Boca Raton, Floride, 1990, CURTIS C.F. (ed)

Norval (R.A.I.), Andrews (H.R.), Yunker (C.E.), 1989

Pheromone- mediation of host-selection in bont ticks (*Amblyomma hebraeum* Koch)
Science, 1989, 243: 364-365

Norval (R.A.I.), Butler (J.F.), Yunker (C.E.), 1989

Use of Carbon Dioxide and natural or synthetic aggregation-attachment pheromone of the bont tick, *Amblyomma hebraeum*, to attract and trap unfed adults in the field.
Experimental and Applied Acarology, 1989, 7: 171-180

Norval (R.A.I.), Yunker (C.E.), Duncan (I.M), Peter (T.), 1991

Pheromone/acaricide mixtures in the control of the tick *A. hebraeum* : effect of acaricides on attraction and attachment.
Experimental and Applied Acarology, 1991, 11:233-240

Obenchain (F.D.), Ojowa (R.), 1981

Amblyomma aggregation-attachment pheromones, hierachy of behavioural responses In: International Centre of Insect physiology and ecology 8e rapport annuel, Nairobi, 1981

Petney (T.N.), 1988

Demonstration of aggregation in free-living nymphs and adults of the bont tick, *Amblyomma hebraeum*
J.Parasit., 1988, 74(3) : 375-378

Purnell (R.E.), 1981

Tick-borne diseases
British veterinary Journal, , 137(2): 221-240

Rechav (Y.),1983

A bioassay technique for the pheromone emitted by *Amblyomma hebraeum* males
Onderstepoort J.vet.,Res., 1983, 50: 133-135

Rechav (Y.), Whitehead (G.B.), 1981

Can *Amblyomma* pheromones be used for control? In: Tick biology and control. Proceeding of an International Conference, Grahamstown, 1981, WHITEHEAD G.B. and GIBSON J.O (eds),222p

Rechav (Y.), Whitehead (G.B.), 1978

Field trials with pheromone mixtures for control of *Amblyomma hebraeum*
Journal of Economic Entomology, 1978, 71(1): 149-151

Rechav (Y.), Whitehead (G.B.), 1976

Assembly pheromones produced by males of *Amblyomma hebraeum* (Koch) In: Tick-borne diseases and their vectors. Proceedings of an International Conference, Edinburg, 1976, Wilde J.K.H. (ed.), 573 pp

Rechav (Y.), Whitehead (G.B.), Knight (M.M.), 1976

Aggregation response of nymphs to pheromones produced by males of the tick *Amblyomma hebraeum*
Nature, 1976, 259(5544): 563-564

Schöeni (R.), Hess (E.), Blum (W.), Ramstein (K.), 1984

The assembly pheromone of the tropical bont tick *Amblyomma variegatum* Fabricius (Acari: Ixodidae).
Isolation and identification of an active Component
J. Insect. Physiol., 30(8) : 613-618

Sonenshine (D.E.), 1986

Tick pheromones: an overview In: Morphology, Physiology and behavioral Biology of Ticks.
Ellis Horwood Ltd , 1986, SAUER J.R, HAIR J.A. (eds)

Sonenshine (D.E.), Taylor (D.M.), Corrigan (G), 1985

Studies to evaluate the effectiveness of sex pheromone- impregnated formulations for control of populations of the american dog tick, *Dermacentor variabilis*
Experimental and Applied Acarology, 1985, 1: 23-34