

Propagation de parasites transportés avec leurs hôtes : cas exemplaires de deux espèces de tiques du bétail

N. Barré⁽¹⁾ & G. Uilenberg⁽²⁾

(1) Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement/Institut agronomique néo-calédonien (IAC/CIRAD), B.P. 73, 98890 Païta, Nouvelle-Calédonie

(2) « A Surgente », route du Port, 20130 Cargèse, France

Résumé

Les tiques, comme tous les parasites, peuvent facilement être disséminées avec leurs hôtes. Parasites obligatoires de vertébrés auxquels elles sont fixées pendant une période plus ou moins longue, elles sont bien adaptées à ce mode de transport. Une fois cette étape accomplie, et détachées dans le milieu extérieur à destination, elles ont aussi la faculté d'attendre pendant plusieurs mois la venue d'un nouvel hôte sur lequel elles vont poursuivre leur cycle. Ainsi va se fonder une population secondaire. Deux espèces de tiques tropicales du bétail, *Rhipicephalus microplus* et *Amblyomma variegatum* ont parfaitement réussi cette stratégie de colonisation et d'occupation des espaces favorables. La première, originaire d'Asie du Sud et du Sud-Est, très spécifique des ongulés, a gagné à la faveur des déplacements de bétail quasiment toute la ceinture intertropicale à l'exception des terres les plus isolées. La seconde, africaine, a été transportée à Madagascar et dans les Mascareignes ainsi qu'aux Antilles à l'époque du commerce triangulaire. Ces deux tiques sont vectrices de maladies du bétail particulièrement graves : babésioses et anaplasmose pour la première, cowdriose pour la seconde. Les changements climatiques attendus sont susceptibles de modifier l'aire d'occurrence potentielle de ces espèces, comme celle de nombreuses autres espèces de parasites. Même actuellement, *A. variegatum* est loin d'avoir atteint l'ensemble des zones qui lui seraient favorables d'Amérique, d'Asie et d'Océanie. Outre le transport du bétail, des migrations de certains de ses hôtes comme les oiseaux pourraient assurer son extension. Une vigilance – et des compétences – sont nécessaires pour identifier ces parasites dès leur apparition et circonscrire rapidement ces nouveaux foyers. Un effort de sensibilisation des professionnels de l'élevage sur le risque lié au transport du bétail doit être instauré. Des dispositions réglementaires et des précautions doivent être prises pour éviter d'étendre ainsi artificiellement l'aire d'extension des tiques et des maladies qu'elles transmettent.

Mots-clés

Aire d'extension – *Amblyomma variegatum* – Changement climatique – Hôte – Maladie transmise – Parasite – *Rhipicephalus microplus* – Tique – Transport.

Introduction

À l'ère des pandémies successives de grippe, il est notoire que le transport des hôtes porteurs sains ou malades constitue la voie élective de propagation des maladies et

ceci, à une échelle sans commune mesure avec l'extension locale des foyers initiaux. Contagiosité mise à part, la propagation des parasites présente ces mêmes caractéristiques. Le transport de l'hôte infesté peut étendre considérablement l'aire d'occurrence, limitée seulement par la disponibilité en hôtes et, le cas échéant, en vecteurs

dans la zone de destination, et par des conditions environnementales physiques convenables pour en assurer la survie.

Celles-ci sont variables d'une année à l'autre ou d'un cycle climatique à l'autre, et un échec d'implantation peut n'être que passager, si les transports d'animaux infestés se poursuivent. Les écosystèmes de la planète étant confrontés à des changements climatiques qui vont apparemment vers un accroissement accéléré et rapide des températures (35), il apparaît que des situations jadis impropres à un parasite peuvent lui devenir favorables (25, 26, 74, 76). Les filières de production de viande dans ces zones subiront les effets délétères de ces migrations de parasites et pathogènes (87). On conçoit aussi que le processus est spatialement et temporairement évolutif : les zones favorables à ces parasites peuvent progressivement s'étendre mais, à l'inverse, des zones jusqu'alors infestées peuvent ne plus leur convenir.

Clairement, les processus conduisant à la propagation des parasites et à la mouvance de leurs aires de répartition concernent l'ensemble des parasites des animaux et des plantes. L'hôte est le véhicule d'un parasite qui pourra s'implanter là où il trouve des conditions compatibles avec ses besoins. Des déplacements locaux assurent la dispersion, par exemple lors de transhumance, pour les tiques comme pour les maladies qu'elles véhiculent, mais aussi pour tous autres parasites et pathogènes (24). Le transport sur de longues distances est très souvent assuré par l'homme : éleveurs, services de l'élevage, ranchs, sociétés d'élevage... Pour les animaux domestiques, un parasite des ovins aussi banal que le nématode gastro-intestinal *Haemonchus contortus* doit être actuellement complètement cosmopolite dans les zones tempérées et tropicales du monde. Et la quasi-totalité des espèces de parasites à cycle direct d'animaux d'élevage déplacés massivement dans le monde entier sans précautions particulières doit avoir un profil de distribution équivalent.

Nous n'avons pas cherché à être exhaustifs dans cette synthèse sur le transport des parasites par leurs hôtes, mais prendrons nos exemples parmi les tiques, en l'illustrant par l'histoire de deux espèces tropicales modèles, d'intérêt vétérinaire majeur (Tableau I) et de ce fait bien connues et ayant fait l'objet de très importantes études. Leur origine est documentée, leur propagation historique est suivie et renseignée (souvent tracée par les maladies qu'elles véhiculent) et leur aire potentielle d'occurrence fait l'objet d'analyses et d'hypothèses. L'une de ces tiques, à un seul hôte, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*, est asiatique ; l'autre, à trois hôtes, *Amblyomma variegatum*, est africaine. (À noter que la situation de la première pourrait être plus compliquée, car il s'agit peut-être de deux espèces différentes, l'une [*R. microplus* classique] originaire de l'Inde et du Népal, l'autre [qui devrait peut-être s'appeler *R. australis*] originaire d'Indonésie, d'où elle a été importée

en Australie et de là en Nouvelle-Calédonie [43]. La preuve définitive n'a pas encore été apportée, la comparaison biologique [reproduction croisée] n'est basée que sur une seule souche de « *R. australis* ». Par ailleurs des zébus Ongole d'Inde étaient présents en Indonésie à partir du xv^e siècle et ont été importés en Australie à grande échelle au xix^e siècle [47]. Il y a eu manifestement un important brassage de souches, sinon d'espèces de tiques.) Les deux tiques font partie des espèces ayant l'impact économique le plus important. Elles ont chacune leurs propres traits de vie et ont des aptitudes distinctes et spécifiques à la dissémination (82). À la différence de beaucoup d'autres parasites, l'extension de ces tiques n'est pas seulement préoccupante par les dommages directs qu'elles génèrent, mais aussi et surtout par les maladies qu'elles transmettent et sont susceptibles de diffuser (très nombreuses références, dont 16). Le cas de la cowdriose est de ce point de vue exemplaire (1, 10, 15, 49, 65, 78).

Les tiques, des passagers clandestins bien adaptés

Les tiques ont de nombreux atouts pour réussir leur acheminement et leur implantation. Le transport requiert que la durée de la phase parasitaire soit supérieure à la durée du voyage ou que la tique ait pu accomplir une partie du cycle au moins au cours du voyage. Parasites obligatoires, les tiques sont fixées à la peau de leur hôte pour prendre leur repas de sang pendant 6 à 20 jours dépendant du stade et de l'espèce de tique. Ces hôtes transportés par l'homme ou se déplaçant par leurs propres moyens seront des vecteurs de tiques si celles-ci sont toujours fixées à l'issue du voyage, ou ont pu accomplir un repas et la mue durant le trajet et se sont refixées au stade suivant.

Compte tenu de l'accroissement considérable du transport des marchandises à travers le monde ces dernières décennies, les risques de propagation s'intensifient. Mais ils ont existé de tous temps : une tique du cochon du Sud-Est asiatique, *Amblyomma breviscutatum*, est présente au Vanuatu et à Fidji (Pacifique Sud-Ouest) où n'existaient pas de mammifères terrestres avant l'arrivée de l'homme il y a environ 3 000 ans. Elle n'a pu venir qu'avec des cochons amenés sur les pirogues par les premiers migrants austronésiens partis d'Asie et établis dans les îles mélanésiennes.

Si pour des tiques à un hôte (tiques monoxènes monotropes) et qui sont parasites électifs de certaines espèces animales (couple *R. microplus* et *Bos* par exemple), seul le transport de ces espèces présente un risque, ce n'est pas le cas pour les tiques à plusieurs hôtes (tiques trixènes télotropes). Non seulement l'hôte des stades adultes peut

Tableau I

Caractéristiques biologiques des principales tiques tropicales d'importance économique du bétail et maladies transmises (arboviroses exclues). De plus, *Amblyomma variegatum* favorise la dermatophilose clinique

En partie d'après Morel (52)

Tique vectrice	Cycle	Hôtes	Agent pathogène (et hôte)	Espèce
<i>Rhipicephalus</i> (<i>Boophilus</i>) <i>microplus</i>	Monoxène monotrope	Bovins, autres grands mammifères	Protozoaires : – Babesiidae (bovins) – Theileriidae (équins)	<i>Babesia bovis</i> , <i>B. bigemina</i> (babésioses bovines tropicales) <i>Theileria equi</i> (theilériose équine)
<i>Amblyomma</i> <i>variegatum</i>	Trixène télotrope	Bovins, grands mammifères (tous stades) ; oiseaux, carnivores (immatures)	Protozoaires : – Theileriidae (bovins) Rickettsiales : – Anaplasmataceae (ruminants) – Rickettiaceae (zoonoses)	<i>Anaplasma marginale</i> <i>Theileria mutans</i> , <i>Theileria velifera</i> (theilérioses bénignes) <i>Ehrlichia ruminantium</i> (cowdriose) <i>Ehrlichia bovis</i> (ehrlichiose bovine tropicale) <i>Rickettsia africae</i> (fièvre à tiques africaine)

transporter des tiques, mais aussi les hôtes parasités par les immatures, et qui sont parfois extrêmement divers. En Afrique par exemple, la tique trixène *A. variegatum* a trois fois plus d'espèces d'hôtes que la tique monoxène *Rhipicephalus decoloratus* (21).

Cependant, le transport de tiques femelles qui après détachement et ponte produiront chacune plusieurs milliers de descendants (de 2 000 pour *R. microplus* à 20 000 pour *A. variegatum*) est beaucoup plus efficace que celui des immatures. Chaque immature, après chute et mue, produira un seul individu du stade suivant (nymphe ou adulte). La rencontre des partenaires (sauf pour les tiques parthénogénétiques) et la production d'une descendance seront alors aléatoires.

Une fois le transport réussi, une autre adaptation précieuse pour l'accomplissement du cycle est la longue survie des stades libres, qui sera mise à profit pour attendre un hôte favorable. Ainsi des larves de *R. microplus* (80) et d'*A. variegatum* (7) peuvent vivre respectivement 5 mois et 11 mois après le détachement et la chute au sol de la femelle. Cette durée va jusqu'à 20 mois pour des adultes d'*A. variegatum* issus de nymphes détachées gorgées de leur hôte (7).

Enfin, même si des précautions sont prises pour empêcher de disséminer des tiques avec le transport de leurs hôtes, ces parasites ont développé des mécanismes qui limitent l'efficacité de ces mesures. Un traitement acaricide avant le départ (pyréthroïdes, amitraze...) devrait théoriquement détruire les tiques fixées. Cependant de nombreuses espèces, en particulier les tiques à un hôte, ont développé des résistances à la plupart des acaricides (33, 42). Par exemple le premier cas de résistance de *R. microplus* à un

acaricide a été détecté en 1947 : avec 43 molécules vis-à-vis desquelles il a développé ce mécanisme, il figure maintenant dans le « top 20 » des arthropodes les plus résistants (84). Non seulement ces tiques insensibles au produit seront transportées, mais elles créeront dans les nouveaux sites d'immigration des populations de parasites résistantes aux acaricides et qui seront d'autant plus difficiles à combattre.

Un environnement changeant ; des outils d'investigation sophistiqués rendus accessibles

Pour des tiques, dénuées de grandes capacités de mouvement et ayant des hôtes plutôt sédentaires (animaux d'élevage ou animaux de zoos ou de compagnie), le déplacement de ces hôtes, souvent par l'homme, sera la seule possibilité de propagation à distance (1, 14). Pour des tiques d'oiseaux ou des tiques à plusieurs hôtes et ayant parmi eux des oiseaux migrateurs, ces derniers peuvent assurer le transport, notamment des tiques africaines vers l'Europe tempérée (12, 39). Mais l'installation des tiques et la fondation d'une population viable n'auront lieu que si les conditions climatiques à destination sont favorables. De nombreux travaux de mise au point de modèles mathématiques et de logiciels, initiés par Sutherst & Maywald en 1985 (75) avec leur système Climex, tentent de prédire ces zones potentielles d'installation, d'en définir les contours et l'évolution en fonction de scénarios de changements climatiques (25, 26, 28, 29, 57, 58, 59, 72, 76).

Tableau II
Différents scénarios de propagation des tiques et des maladies transmises par les tiques

Propagation de tiques et de bétail sains		
Bovin sain infesté par une tique saine		
Origine	Transport de bétail infesté	Implantation de la tique saine
Guadeloupe : bovin infesté par <i>A. variegatum</i> sains	Transport de bovins infestés vers la Martinique (1948)	Martinique : nouvelle zone avec des bovins infestés par <i>A. variegatum</i>
Marie-Galante : chèvres infestées par <i>A. variegatum</i> sains	Transport de deux chèvres vers la Dominique (1983)	Dominique : nouvelle zone avec des bovins infestés par <i>A. variegatum</i>
Australie : bovins infestés par <i>R. microplus</i> sains	Transport de mulets infestés vers la Nouvelle-Calédonie (1942)	Nouvelle-Calédonie : nouvelle zone avec des bovins infestés par <i>R. microplus</i>
Transport fortuit des tiques		
Guadeloupe : <i>A. variegatum</i> sains	Sur des oiseaux erratiques ou migrateurs (héron garde-bœuf)	Nevis : nouvelle zone avec des bovins infestés en 1977
Cas hypothétique	Femelles gorgées dans le sol ; larves dans la litière	Nouvelle zone infestée par des tiques
Propagation de tiques et de bétail infectés		
Cas de la cowdriose		
Origine	Transport de bétail infesté	Implantation de la tique saine
Afrique de l'Ouest : bovins porteurs de cowdriose infestés par <i>A. variegatum</i>	Transport de bovins et de tiques, ou litière avec des tiques (1828)	Guadeloupe : nouvelle zone avec des bovins infestés par <i>A. variegatum</i> et infectés de cowdriose. Cycle de cowdriose enclenché sur l'île Puis foyers secondaires à Antigua, Marie-Galante...
Afrique de l'Est : bovins porteurs de cowdriose infestés par <i>A. variegatum</i>	Transport de bovins et de tiques vers Madagascar	Madagascar : nouvelle zone avec des bovins infestés par <i>A. variegatum</i> et infectés de cowdriose. Cycle de cowdriose enclenché Puis foyers secondaires à la Réunion (1980) et Maurice (1982)
Guadeloupe : immatures libres d' <i>A. variegatum</i> infectés	Transport par des oiseaux erratiques ou migrateurs de tiques immatures infectées	Continent américain : infestation et infection de bovins sensibles. Puis infection reprise par la tique locale compétente <i>A. maculatum</i> . Cycle enclenché (cas théorique possible)
Zambie : <i>A. sparsum</i> infectés de <i>Ehrlichia ruminantium</i> sur une tortue léopard	Transportée en Floride (2000)	Interception de la tortue, analyse PCR positive sur les tiques. Risque (hypothétique) d'établissement de la tique et de la cowdriose sur du bétail, ou de relais par une tique locale compétente
Guadeloupe : bovin (ou petit ruminant) porteur d' <i>Ehrlichia ruminantium</i>	Transporté vers le continent américain ou les Grandes Antilles (cas théorique)	Infestation de l'animal par une tique locale compétente (<i>A. maculatum</i>) ou qui pourrait l'être (autres <i>Amblyomma</i> américains). Cycle enclenché
Propagation de tiques et de bétails infectés		
Cas de la babésiose (<i>Babesia bovis</i>)		
Origine	Transport de bétail infesté	Implantation de la tique saine
Asie du Sud-Est (Indonésie) : bétail porteur et <i>R. microplus</i> infecté	Transport vers l'Australie	Implantation de tiques vectrices et de babésiose. Cycle enclenché
Australie : bétail porteur sain de babésiose	Transporté vers la Nouvelle-Calédonie (cas théorique)	Présence de tiques vectrices compétentes. Cycle enclenché
Australie : bétail vacciné, vaccin vivant contre la babésiose	Transporté vers la Nouvelle-Calédonie (épisode 2007)	Présence de tiques vectrices compétentes. Cycle enclenché

La mise en place et/ou l'exploitation informatique de banques de données considérables, l'utilisation généralisée des outils de la cartographie moderne avec les systèmes d'information géographique (SIG), l'accès à des images

satellites et photos aériennes d'une grande définition facilitent énormément depuis quelques années la compréhension de la distribution des tiques et de leurs hôtes (22). La prédiction des zones d'occurrence

potentielle en est facilitée et dans un certain nombre de situations, les autorités vétérinaires sont en mesure de prendre des dispositions sanitaires (zones de séquestration, de protection, restriction des mouvements d'animaux...) pour prévenir l'introduction de parasites nouveaux vers ces zones potentiellement favorables mais encore indemnes.

Extension de l'aire géographique de deux espèces modèles

Tant par leur impact économique direct que par le nombre et la gravité des maladies transmises, ces deux espèces grèvent lourdement l'élevage bovin dans les zones tropicales. La difficulté de leur éradication dans les foyers secondaires (13, 19, 32, 61, 63, 64, 73) justifie les efforts à faire dans la mise en œuvre et le respect de précautions drastiques pour éviter qu'elles ne s'étendent. Pour chacune nous décrivons son extension et les hypothèses qui l'expliquent, en commençant par *R. microplus*. Les maladies qu'elles transmettent et les modes de dissémination possibles de celles-ci avec leurs hôtes sont résumés dans les Tableaux I et II.

Rhipicephalus (Boophilus) microplus

C'est une tique parfaitement adaptée au bétail et qui a évolué vers une simplification extrême de son cycle, la

prédisposant à accompagner ses hôtes dans leurs déplacements naturels ou induits par l'homme. Elle a d'ailleurs une répartition pantropicale quasi ininterrompue (Fig. 1). Nous traitons ici de *R. microplus* au sens de l'acceptation de cette espèce par les acarologues jusqu'à ces toutes dernières années (plus familiers d'ailleurs de sa dénomination antérieure de *Boophilus microplus* révisée en 2003 [53]). Des éléments basés sur les performances de reproduction et sur des divergences dans certaines séquences d'ADN mitochondrial de souches collectées dans son aire de répartition mondiale seraient en faveur de l'existence de deux espèces, *R. microplus* et *R. australis* (43, voir ci-dessus). La première, originaire de l'Inde et du Népal, aurait été transportée en Afrique et en Amérique ; la seconde, indonésienne (Java), aurait été importée en Australie puis en Nouvelle-Calédonie.

Distribution initiale et propagation régionale

Il est admis que le berceau de *R. microplus* doit être cherché dans les zones tropicales et subtropicales de l'Asie où elle devait initialement parasiter des bovidés sauvages (banteng [*Bos javanicus*], gaur [*B. frontalis*] et koudou [*B. sauveli*]) dont c'est aussi l'aire de diversification originelle (36) : Vietnam, Malaisie, Philippines (77), Indonésie (2). Elle est répandue de l'est de l'Afghanistan à la Corée du Sud en passant par l'Inde, le Bangladesh, la Thaïlande, la Chine (Tibet, Sichuan, Nankin : 70), et a dû gagner secondairement les îles sud-japonaises de Kyūshū et Ryūkyū, les Philippines, la Papouasie-Nouvelle-Guinée (41) et le Taipei chinois (Taiwan) (69).

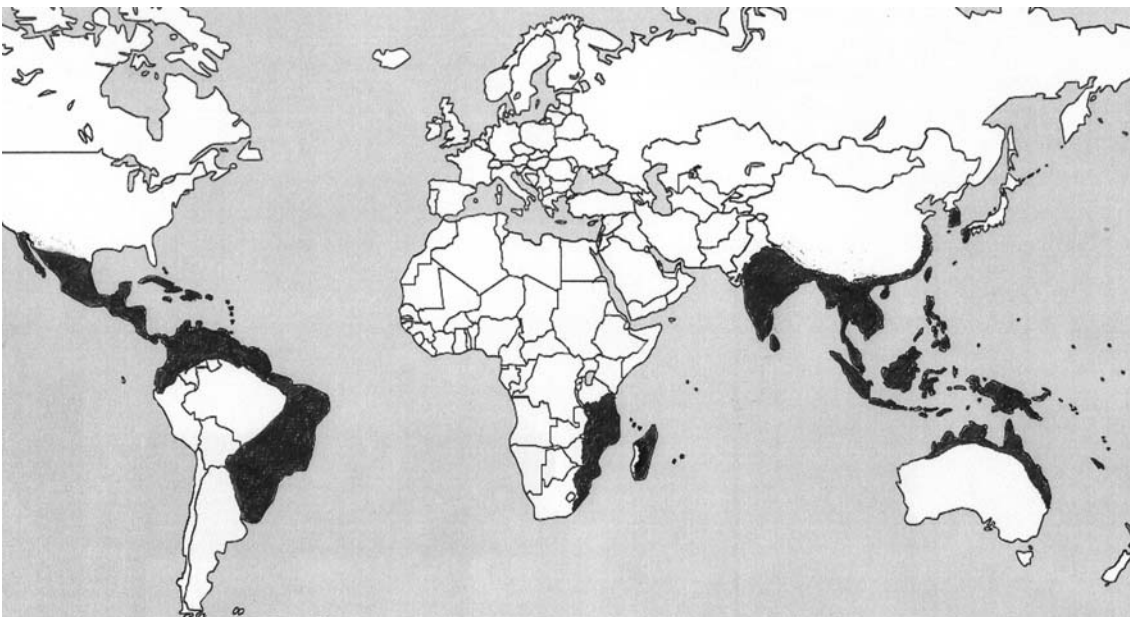


Fig. 1

L'aire d'extension originelle de *Rhipicephalus microplus* couvre l'Asie continentale et insulaire du sud et du sud-est

De là, il a été transporté avec du bétail en Afrique de l'Est et australe, aux Comores, à Madagascar et dans les Mascareignes, en Amérique centrale et du Sud, dans le nord et l'est de l'Australie, en Nouvelle-Calédonie et en Polynésie française (86). C'est la tique tropicale ayant la plus vaste répartition et celle qui, par les maladies qu'elle transmet (babésioses, anaplasmose), génère les pertes les plus importantes pour la filière bovine

Transport hors de son aire et distribution initiale

À partir de bétail transporté depuis le Sud et le Sud-Est asiatique par les premiers colonisateurs, la tique s'est répandue dans la plupart des pays des régions néotropicales à partir des ^{xvi}^e et ^{xvii}^e siècles, dont le Brésil et la Colombie (G. Bechara, communication personnelle, 2008), sans que l'on sache si cette infestation s'est faite directement depuis l'Asie du Sud ou par un relais africain. En effet, les souches américaines et africaines ont les mêmes caractéristiques génétiques, d'ailleurs identiques à celles d'Asie du Sud (43).

Bien que l'on n'ait pas découvert de données fiables quant à l'introduction de la tique en Amérique, on peut admettre que des introductions plus récentes eurent lieu avec des zébus indiens, tels les Girs au Brésil (1890), les Kankrejs appelés Gujerá au Brésil (à partir de 1870), et les Ongoles (Nelore au Brésil) (à partir de 1895). Ces zébus ont aussi contribué à la création de plusieurs races américaines, notamment les Brahmans en Amérique du Nord (introduction de zébus de l'Inde à partir de 1906 et du Brésil à partir de 1924) (47, 85). Il n'est pas exclu d'ailleurs que les *R. microplus* américains aient des origines multiples (Asie et Afrique au moins), à des époques diverses. Deux des tiques du sous-genre *Rhipicephalus* (*Boophilus*), (*R. [B.] microplus* et/ou *R. [B.] annulatus*), se sont répandues au sud des États-Unis où elles étaient établies en 1907 en Californie, et de la Caroline du Nord au Texas. Elles y ont été éliminées une première fois en 1943 (13), mais des réinvasions du Texas depuis le Mexique ont nécessité de nouveaux et coûteux programmes d'éradication (32). *Rhipicephalus (B.) microplus* s'est établi dans toute l'Amérique centrale et de la Colombie et du Venezuela jusqu'à l'Uruguay et à l'Argentine (27). Elle est très présente au Brésil, sauf dans quelques régions du Nord-Est et dans les montagnes du Rio Grande do Sul, probablement en raison des précipitations et des températures trop basses (30), et en Amazonie où les conditions sont trop humides et où elle ne se maintiendrait que grâce à des apports sporadiques (27). Il existe des indications (G. Bechara, communication personnelle, 2009) qu'elle serait arrivée au début du ^{xvii}^e siècle au sud du Brésil avec du bétail acheté au Chili (où elle est actuellement absente). La tique est associée aux biomes du Chaco et des pampas d'Argentine, des Andes humides du centre et du nord, des forêts atlantiques et des formations méso-américaines (27).

Elle est également présente dans les savanes de Guyane française (31) et dans presque toutes les îles des Antilles dont Porto Rico où elle est signalée en 1899 (19). Morel (50) passe en revue l'infestation des Grandes et Petites Antilles par cette tique qu'il dit importée d'Amérique centrale ou australe, originaire d'Asie orientale continentale ou insulaire et transportée avec du bétail à travers le Pacifique (donc arrivée par la côte Ouest américaine).

Après Porto Rico, la première référence est Cuba (1906), puis la Jamaïque (1909), Antigua, Saint-Kitts, Nevis, Montserrat, Saint-Vincent (1914), Trinidad (1926), Guadeloupe (1938), Martinique (1946) et Saint-Martin (1966) (50).

En Afrique, où coexistent plusieurs espèces de *Rhipicephalus* (*Boophilus*), *R. microplus* est présente dans la partie la plus orientale et australe, de la Tanzanie au nord à l'Afrique du Sud (27) où son aire d'extension se superpose à celle de *Rhipicephalus appendiculatus* (21). Elle a récemment été découverte en Côte d'Ivoire en Afrique de l'Ouest, donc très loin de son aire d'occurrence jusqu'alors connue (45). Son origine sur le continent africain est incertaine : il y a eu importation de Sahiwals indiens au Kenya, mais seulement à partir de 1939, tandis que *R. microplus* (sous le nom de *Boophilus australis*, plus tard *B. fallax*) était déjà connu en Afrique du Sud à partir de 1899 (Fuller, cité par Hoogstraal [38]).

Rhipicephalus microplus (sous le nom de *Boophilus fallax*) fut signalé à Madagascar pour la première fois par Minning (48). Selon Hoogstraal (37), G. Theiler (correspondance) pensait que la tique a été introduite à Madagascar à partir de l'Afrique, à peu près en même temps qu'*A. variegatum* (Neumann indique cette dernière à Madagascar en 1899 [54]). La tique *R. microplus* y est maintenant bien implantée ; elle est également présente aux Comores : Anjouan, Mohéli, Grandes Comores (68 et F. Stachurski, communication personnelle, 2010).

Il est raisonnable de penser que les Mascareignes ont été infestées depuis Madagascar avec l'introduction de bœufs « moka », mais cela signifierait que la Grande Île a été infestée plus tôt que l'attestation de Minning (48) ne le laisse supposer. *Boophilus decoloratus* est signalé à l'île Maurice en 1915 (18) et à la Réunion en 1949 (34). Il faut noter que Neumann considérait en 1901 *R. decoloratus*, *R. australis* et « *Haemaphysalis micropla* » comme synonymes de *R. annulatus* (55) et considérait même en 1911 aussi bien *B. microplus* (sous le nom d'*australis*) que *B. decoloratus* comme sous-espèces de *B. annulatus* (56). Par ailleurs, Hoogstraal (37) dit aussi que *Boophilus caudatus* (= *B. microplus*) a été rapporté à la Réunion déjà en 1897 par Neumann. Outre sur le bétail de ces îles, nous l'avons aussi récolté à Rodrigues (9).

Des bovins en provenance d'Afrique du Sud et des zébus originaires de l'Inde ont été introduits dans le New South Wales, un État du Sud-Est de l'Australie – en grande partie impropre au développement de *R. microplus* – à la fin du ^{xviii}^e siècle (60). Le même auteur évoque aussi l'introduction dans le nord de l'Australie de buffles (*Bubalus bubalis*) en provenance des Indes néerlandaises en 1824, et de bantengs (*Bos javanicus*) entre 1829 et 1849, qui ont pu introduire la tique (44). Des bovins indiens ont également été transportés à cette époque vers le nord de

l'Australie. Mais ce n'est peut-être pas dans ces circonstances que la tique est entrée. Selon Parsonson (60), il est plus probable que la tique fut introduite sur des zébus importés de Java en 1872 dans le nord de l'Australie, car ce n'est qu'à partir de 1881 environ que des pertes sévères par « la fièvre à tiques » auraient été remarquées. Un historique détaillé de l'arrivée en Australie de *R. microplus* et de la babésiose (« *redwater* ») dont elle est vectrice, puis de leur propagation est également fourni par Angus (3) qui pense que les épizooties de babésiose y ont été plus précoces. Selon elle, et se basant sur le texte de Letts (44), la tique a très probablement été introduite avec les bovins banteng (*Bos sondaicus*) importés à Darwin de Timor et peut-être de Bali entre 1829 et 1849, et des cas de « *redwater* » y sont signalés dès 1870 (J.A.G. Little, cité par Angus [3]). Depuis la région de Darwin, la tique et la babésiose ont gagné le nord du Kimberley (dans l'ouest de l'Australie) entre 1879 et 1885 et à l'est le golfe de Carpentaria en 1891 où elle s'est à nouveau manifestée par des pertes sévères dues à la babésiose. Elle a rapidement envahi le Queensland malgré des barrières sanitaires établies sur le 20^e parallèle puis déplacées au sud sur le 22^e parallèle en 1892 et sur le 24^e parallèle l'année suivante. En 1897, elle est à l'extrême sud du Queensland et en 1907, elle entre au New South Wales (voir aussi Rainbow [67]), dont le nord reste actuellement sa limite la plus australe (3, 71, 86). En 1926 elle occupe à l'ouest tout le Kimberley (3). En 100 ans, et malgré des mesures pour la contenir, elle aura parcouru 4 500 km (45 km par an !) et conquis toutes les zones favorables de l'île-continent.

Rhipicephalus (B.) microplus a été introduit d'Australie en Nouvelle-Calédonie pendant la seconde guerre mondiale (en 1942) par les troupes américaines avec des équidés, dont 1 384 – certains avec des tiques au départ – embarqués à Brisbane (11, 66, 81). De là elle s'est propagée à toute l'île en quelques années malgré les tentatives d'éradication. Cette tique a aussi été introduite dans plusieurs îles de Polynésie française avec du bétail de provenance américaine (66), ainsi qu'à Guam en 1912 (40) et aux Salomons sur des bovins apportés du nord de l'Australie (11).

Aire d'extension potentielle

Rhipicephalus (B.) microplus a une telle capacité de dissémination que l'on peut penser que la quasi-totalité de son aire favorable potentielle a été colonisée, hormis peut-être en Afrique occidentale (45) et centrale, du moins si d'autres *Rhipicephalus (Boophilus)* indigènes n'entravent pas son installation. Il reste des sites isolés, en particulier des îles qui, en respectant des précautions à l'importation de bétail, peuvent être épargnées (Loyauté, Vanuatu, Tonga et Fidji au moins dans le Pacifique). La tique pourrait aussi regagner des zones du sud des États-Unis où elle était établie au début du xx^e siècle (13), si l'effort pour contrôler son expansion depuis le Mexique se relâchait. Pour

l'Amérique latine, des simulations prédisant une augmentation de la température laissent penser que des zones actuellement trop froides du continent dans les parties les plus australes ainsi que sur les contreforts des Andes et au Mexique pourraient un jour lui convenir. En contrepartie, des zones devenues trop arides pourraient être désertées (25, 28).

Amblyomma variegatum

Distribution initiale

Amblyomma variegatum est présent dans plus de trente pays d'Afrique depuis le sud du 17^e de latitude nord pratiquement superposé à l'isohyète 500 mm et qui correspond à la limite des savanes sèches, jusqu'au nord du 20^e de latitude sud (Fig. 2). C'est l'espèce du genre ayant la plus large répartition dans ce continent (22, 29, 52, 83). Avec 2 586 localités dans la base de données de Cumming (21), elle est au troisième rang des dix espèces les plus collectées en Afrique. Elle occupe toutes les zones climatologiques, seulement limitée au nord et dans la Corne de l'Afrique par des conditions arides (< 400 mm) rencontrées en bordure du Sahel, et par les températures plus fraîches qui prévalent en région pré-tropicale tempérée d'Afrique australe. *Amblyomma variegatum* a une distribution clairsemée et reste confiné aux clairières dans les régions équatoriales où le seuil supérieur de pluviométrie tolérée se situe vers l'isohyète 2 750 mm (88). En altitude, il ne s'est établi que sur les plateaux chauds et bien arrosés (51). Son absence de certaines régions en limite d'aire apparemment favorable serait due à une



Fig. 2
***Amblyomma variegatum* est la tique africaine ayant la plus large distribution sur ce continent**

Avec du bétail du Sénégal ou de Gambie elle a été transportée dans les Petites Antilles – d'où elle pourrait atteindre et s'établir dans les Grandes Antilles et sur le continent. Depuis l'Afrique de l'Est, elle a gagné les Comores, Madagascar et les Mascareignes (29). Elle est vectrice de la cowdriose qu'elle a apportée partout avec elle

compétition avec une tique déjà en place, comme ce pourrait être le cas avec *A. hebraeum* en Afrique australe ou *A. pomposum* dans les savanes angolaises (57). Dans toute son aire d'extension africaine, ainsi qu'au Yémen dans la pointe sud de la péninsule arabe, *A. variegatum* occupe une grande diversité d'habitats, depuis les steppes herbacées xérophiles et les prairies de montagne, jusqu'aux savanes arborées humides en bordure de forêt équatoriale.

Cette grande ubiquité, jointe à un tropisme marqué pour les grands herbivores, dont le bétail, fait d'*A. variegatum* une espèce dont la dissémination et l'implantation hors de son aire d'origine seront facilitées. L'histoire de son expansion récente le confirme.

Transport hors de son aire et distribution secondaire

Depuis l'Afrique, deux zones ont été colonisées : les Antilles d'une part et Madagascar et les Mascareignes d'autre part.

La contamination des Antilles par la tique « sénégalaise » – comme elle y est dénommée – est une histoire ancienne qui résulte d'un commerce triangulaire florissant, entre les ports d'Europe, les comptoirs d'Afrique et les colonies américaines. Initié dès le XVI^e siècle, développé par la Compagnie des Indes occidentales, il consistait, outre le trafic d'esclaves – aboli en 1848 – dans le transport de bétail depuis l'Europe et surtout l'Afrique de l'Ouest (Sénégal, Gambie, Guinée) vers les Antilles. Il s'est perpétué jusqu'au XIX^e siècle pour l'importation de bétail africain et le transport des migrants européens (46).

Curasson (23) indique que des zébus du Sénégal furent importés aux Antilles françaises et en Guyane en 1828 et 1830. Il précise (p. 272) qu'ils amenèrent d'ailleurs aussi aux Antilles la piroplasmose, et la « tique sénégalaise qui est maintenant un des fléaux de la Guadeloupe ». Le transport de bétail est incriminé et ne fait guère de doute pour expliquer la présence de cette tique africaine dans la Caraïbe. Cette date de 1828-1830 est la première dont il est fait mention pour la Guadeloupe et celle communément retenue (6), mais vu la fréquence et l'ancienneté des échanges, l'introduction pourrait être plus ancienne (46). Compte tenu de la durée du voyage sur les voiliers (1 mois environ) et de la durée maximum de la phase parasitaire (18 jours pour les femelles : Barré [non publié] ; 7), la contamination de la Guadeloupe peut résulter soit du débarquement de litière infestée, soit de l'infestation du bétail en cale par des tiques détachées au stade précédent et ayant mué dans la litière pendant le transport (6). Depuis la Guadeloupe, Marie-Galante est infestée vers 1835 (6), Antigua avant 1895 (5) et la Martinique en 1948 où un foyer au Lamentin eut pour origine l'introduction de 6 taureaux en provenance de Guadeloupe (50). Ensuite, la contamination des Antilles s'amplifie avec 14 îles atteintes, de Sainte-Croix en

1967 jusqu'à Saint-Vincent en 1988. Le transport, légal ou non, de bovins (Désirade, Sainte-Lucie, Saint-Kitts, Anguilla), de chèvres (Dominique), de chiens (Barbade), de peaux de bovins (Saint-Martin) est parfois incriminé. Mais l'accélération de la propagation d'*A. variegatum* est aussi à mettre en relation avec l'arrivée dans les années 1950, l'extension rapide et l'accroissement ensuite de populations sédentaires et migratrices de héron garde-bœuf *Bubulcus ibis* (4), un hôte habituel des immatures de la tique (6, 8, 20). Du fait du rôle de cette tique comme agent favorisant la dermatophilose clinique, mais surtout en raison de son rôle de vecteur de la cowdriose et de la démonstration que des *Amblyomma* américains avaient cette même compétence et pouvaient relayer la maladie (78), cette progression suscita une vive inquiétude. Un programme d'éradication (Caribbean Amblyomma Programme, CAP) coordonné par l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) fut mis en place en 1994 dans les Petites Antilles (62, 63, 64) mais dut être abandonné en 2006 en raison de son coût (il avait coûté 24 millions de US\$), de l'échec des objectifs fixés et des difficultés rencontrées dans son exécution (61).

Dans l'océan Indien, et probablement depuis l'Afrique orientale, *A. variegatum* a colonisé les îles proches dont les Comores (Anjouan) et Madagascar (54, 68 – pour cette dernière île peut-être déjà anciennement – F. Stachurski, communication personnelle, 2010), et de là les Mascareignes. Les premières mentions pour l'île Maurice sont de Neumann (54, 56) et de de Charmoy (17), et pour la Réunion, de Gillard (34). Le transport de la tique avec des animaux sur pied amenés par bateau fait peu de doute. À la Réunion, le zébu « moka » d'origine malgache a été anciennement importé comme animal de trait, à une époque où les produits de détiage n'existaient pas. Autre exemple, Uilenberg *et al.* (79) ont récolté cette tique à Madagascar sur des cerfs rusa (*Cervus timorensis rusa*) en provenance de Maurice. À Madagascar (79) et dans les Mascareignes (9), la tique est confinée aux régions de savanes relativement sèches de basse altitude. Si quelques récoltes furent faites sur les plateaux malgaches (1 000 m à 1 400 m) (79), les auteurs incriminaient le bétail transhumant pour expliquer la pérennité des *Amblyomma* en altitude et doutaient de leur implantation durable sans les apports continus par les zébus venant des régions côtières.

Aire d'extension potentielle

Des simulations ont été faites depuis 1985 pour évaluer en priorité les zones du continent américain favorables à *A. variegatum*, celles qui pourraient être frappées par la cowdriose et où pourraient se développer des formes sévères de dermatophilose. Les premiers modèles prédictifs étaient manifestement trop lâches (75), avec des zones potentielles très vastes, climatiquement certainement impropres à la tique. Récemment, et basés sur les

conditions climatiques rencontrées dans son aire d'extension aux Antilles, d'autres modèles ont restreint cette zone à Hispaniola au nord, au Yucatan et jusqu'à Panama à l'est, aux zones côtières de Colombie et du Venezuela au sud (29). Il n'existe pas d'évaluations récentes pour le reste du monde. On peut cependant penser qu'*A. variegatum* trouverait des conditions écologiques adéquates au moins dans le sud de la péninsule indienne, en Asie continentale et insulaire du Sud-Est, en Papouasie et dans les Territoires du Nord et le Queensland australien. C'est dire l'étendue géographique du risque qu'elle fait peser.

Conclusion

Nous espérons avoir montré à l'aide de ces deux exemples que des parasites peuvent très facilement se répandre dans le monde avec leurs hôtes, partout où les conditions écologiques et climatologiques leur conviennent. Ces dernières n'ont évidemment aucune influence sur les parasites internes, sauf pour leurs stades à l'extérieur de l'hôte (œufs et larves d'helminthes, oocystes de coccidies...). Par contre elles ont une grande influence

sur les ectoparasites, sur les stades parasitaires, et encore plus sur les stades non parasitaires. Un exemple de l'influence climatologique est le fait que le bétail qui a introduit *A. variegatum* à partir du Sénégal et/ou la Gambie aux Antilles a dû être infesté également par des tiques du genre *Hyalomma* (xérophiles), mais qui n'ont pas réussi à s'y implanter, n'ayant pas trouvé à l'époque des conditions climatologiques favorables dans leurs aires de destination.

Les aires d'extension des parasites ne sont pas définitivement établies et un effort particulier tendant à une amélioration des connaissances et à la mise en œuvre de dispositions réglementaires de biosécurité adaptées est nécessaire pour éviter leur propagation vers des zones encore indemnes.

Remerciements

Les auteurs remercient Frédéric Stachurski et Thomas Hübner pour leur relecture critique du texte.



Propagación de parásitos transportados con sus hospedadores: casos ejemplares de dos especies de garrapatas del ganado

N. Barré & G. Uilenberg

Resumen

Las garrapatas, como todo parásito, pueden diseminarse fácilmente junto con los organismos que las hospedan. Siendo parásitos obligados de vertebrados, a los que se adhieren durante un periodo más o menos largo, están bien adaptadas a este modo de transporte. Una vez cumplida esta etapa, y tras desprenderse en el medio externo de destino, las garrapatas tienen también la facultad de esperar varios meses la llegada de un nuevo hospedador en el que van a proseguir su ciclo. Es así como se fundará una población secundaria. Dos especies de garrapatas tropicales del ganado, *Rhipicephalus microplus* y *Amblyomma variegatum*, aplican a la perfección esta estrategia de colonización y ocupación de espacios favorables. La primera es originaria del Sur y el Sudeste asiáticos y muy específica de los ungulados. Gracias a los desplazamientos de ganado, se ha extendido por casi todo el cinturón intertropical, con la salvedad de las tierras más aisladas. La segunda, africana, fue transportada a Madagascar y las islas Mascareñas, así como a las Antillas, en la época del comercio triangular. Estas dos garrapatas vehiculan enfermedades del ganado especialmente graves: babesiosis y anaplasmosis la primera, y cowdriosis la segunda. Los cambios climáticos que se avecinan pueden modificar la posible área de distribución de ambas, al igual que la de

otras muchas especies de parásitos. Todavía hoy, *A. variegatum* está lejos de haber alcanzado todas las zonas que podrían serle propicias en América, Asia y Oceanía. Además del transporte de ganado, la migración de algunos de sus hospedadores, como las aves, podría facilitar su diseminación. Se requiere vigilancia (amén de conocimientos) para identificar a estos parásitos en cuanto aparecen y acotar rápidamente los nuevos focos. También hay que hacer lo posible para sensibilizar a los profesionales de la ganadería acerca del riesgo ligado al transporte de ganado. Además, conviene adoptar precauciones y medidas reglamentarias para impedir que de la mano del hombre se vaya ampliando el área de distribución de las garrapatas y las enfermedades que transmiten.

Palabras clave

Amblyomma variegatum – Área de distribución – Cambio climático – Enfermedad transmitida – Garrapata – Hospedador – Parásito – *Rhipicephalus microplus* – Transporte.



Bibliographie

- Allan S.A., Simmons L.A. & Burrridge M.J. (1998). – Establishment of the tortoise tick *Amblyomma marmoratum* (Acari: Ixodidae) on a reptile breeding facility in Florida. *J. med. Entomol.*, **35**, 621-624.
- Anastos G. (1950). – The scutate ticks, or Ixodidae, of Indonesia. *Entomol. am.*, **30**, 1-144.
- Angus B.M. (1996). – The history of the cattle tick *Boophilus microplus* in Australia and achievements in its control. *Int. J. Parasitol.*, **26**, 1341-1355.
- Arendt W.J. (1988). – Range expansion of cattle egret (*Bubulcus ibis*) in the Greater Caribbean Basin. *Colonial Waterbirds*, **11**, 252-262.
- Barber C.A. (1895). – The tick pest in the tropics. *Agric. J. (Cape Town)*, **8**, 419-421.
- Barré N. & Camus E. (1995). – Propagation of the tick *Amblyomma variegatum* in the Caribbean. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, **14** (3), 841-855.
- Barré N. & Garris G.I. (1990). – Biology and ecology of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in the Caribbean: implications for a regional eradication program. *J. agric. Entomol.*, **7**, 1-9.
- Barré N., Garris G.I., Borel G. & Camus E. (1988). – Hosts and population dynamics of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) on Guadeloupe, French West Indies. *J. med. Entomol.*, **25** (2), 111-115.
- Barré N. & Morel P.C. (1983). – Tiques (Acariens, Ixodoidea) des Mascareignes (océan Indien) et maladies transmises. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **36**, 371-377.
- Barré N., Uilenberg G., Morel P.C. & Camus E. (1987). – Danger of introducing heartwater onto the American mainland: potential role of indigenous and exotic *Amblyomma* ticks. *Onderstepoort J. vet. Res.*, **54**, 405-417.
- Bennett J.A. (2004). – Pests and disease in the Pacific War: crossing the line. In *Natural enemy, natural ally: toward an environmental history of warfare* (R.P. Tucker & E. Russel, édit.). Corvallis, Oregon State University Press, 217-252.
- Bodaan C., Nijhof A.M., Postigo M., Nieuwenhuijs H., Opsteegh M., Franssen L., Jebbink F., Jansen S. & Jongejan F. (2007). – Ticks and tick borne pathogens of companion animals in the Netherlands. *Tijdschr. Diergeneesk.*, **132**, 517-523.

13. Bram R.A. & Gray J.H. (1979). – Eradication – an alternative to tick and tick-borne disease control. *FAO World Anim. Rev.*, **30**, 30-35.
14. BurrIDGE M.J. (2001). – Ticks (Acari: Ixodidae) spread by the international trade in reptiles and their potential roles in dissemination of diseases. *Bull. entomol. Res.*, **91**, 3-23.
15. BurrIDGE M.J., Simmons L.A., Peter T.F. & Mahan S.M. (2002). – Increasing risk of introduction of heartwater onto the American Mainland associated with animal movements. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **969**, 269-274.
16. Callow L.L. (1983). – Ticks and tick-borne diseases as a barrier to the introduction of exotic cattle to the tropics. *FAO anim. Prod. Hlth Pap.*, **36**. Page Web : <http://www.fao.org/docrep/004/X6538E/X6538E05.htm> (consultée le 29 janvier 2010).
17. Charmoy D. de (1914). – Report of the Division of Entomology. Report of the Department of Agriculture of Mauritius. Mauritius Department of Agriculture, Division of Entomology.
18. Charmoy D. de (1915). – Summary of investigation on insect pests during the five months. Mauritius Department of Agriculture, Division of Entomology, 2 pp.
19. Combs G.P. (1987). – History of tick eradication in Puerto Rico. In The eradication of ticks. *FAO anim. Prod. Hlth Pap.*, **75**, 8-15.
20. Corn J., Barré N., Thiébot B., Creekmore T.E., Garris G.I. & Nettle V.F. (1993). – A study of the potential role of cattle egrets *Bubulcus ibis* (Ciconiformes: Ardeidae) in the dissemination of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in the Eastern Caribbean. *J. med. Entomol.*, **30**, 1029-1037.
21. Cumming G.S. (1999). – Host distributions do not limit the species ranges of most African ticks (Acari: Ixodida). *Bull. entomol. Res.*, **89**, 303-327.
22. Cumming G.S. (2000). – Using habitat models to map diversity: pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). *J. Biogeogr.*, **27**, 425-440.
23. Curasson G. (1943). – *Trypanosoma vivax* et variétés. In *Traité de protozoologie humaine et comparée*. Tome I. Vigot, Paris.
24. Di Giulio B. (2003). – Controversial issue. *ICTTD Newsl.*, **22**, 34-35.
25. Estrada-Peña A. (2001). – Climate warming and changes in habitat suitability for *Boophilus microplus* (Acari: Ixodidae) in Central America. *J. Parasitol.*, **87**, 978-987.
26. Estrada-Peña A. (2001). – Forecasting habitat suitability for ticks and prevention of tick-borne diseases. *Vet. Parasitol.*, **98**, 111-132.
27. Estrada-Peña A., Bouattour A., Camicas J.L., Guglielmone A., Horak I., Jongejan F., Latif A., Pegram R. & Walker A.R. (2006). – The known distribution of the tick subgenus *Boophilus* (Acari: Ixodidae) in Africa and Latin America. *Experim. appl. Acarol.*, **38**, 219-235.
28. Estrada-Peña A., Corson M., Venzal J.M., Mangold A.J. & Guglielmone A. (2006). – Changes in climate and habitat suitability for the cattle tick *Boophilus microplus* in its southern neotropical distribution range. *J. Vect. Ecol.*, **31**, 158-167.
29. Estrada-Peña A., Pegram R.G., Barré N. & Venzal J.M. (2007). – Using invaded range data to model the climate suitability for *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in the New World. *Experim. appl. Acarol.*, **41**, 203-214.
30. Evans D.E. (1989). – Epidemiologia do carrapato de bovinos, *Boophilus microplus*, no Brasil. In *Curso de Parasitologia Animal 2*, Bagé-RS, 72-103.
31. Floch H. & Fauran P. (1958). – Ixodes de la Guyane et des Antilles françaises. *Arch. Inst. Pasteur Guyane fr. Inini*, **446**, 94 pp.
32. George J.E. (1987). – Cattle fever tick eradication programme in the USA: history, achievements, problems and implications for other countries. In The eradication of ticks. *FAO anim. Prod. Hlth Pap.*, **75**, 1-7.
33. George J.E., Pound J.M. & Davey R.B. (2004). – Chemical control of ticks on cattle and the resistance of these parasites to acaricides. *Parasitology*, **129**, S353-S366.
34. Gillard A. (1949). – Étude des tiques et de la babesiellose bovine à la Réunion. *Rev. Agric. Ile de la Réunion*, 49 pp.
35. Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) (2007). – Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Sous la direction de R.K. Pachauri et A. Reisinger. Organisation météorologique mondiale & Programme des Nations unies pour l'environnement (OMM/PNUÉ), Genève, Suisse, 103 pp.
36. Hassanin A. & Ropiquet A. (2004). – Molecular phylogeny of the tribe Bovini (Bovidae, Bovinae) and the taxonomic status of the Kouprey, *Bos sauveli* Urbain 1937. *Molec. Phylogenet. Evol.*, **33**, 896-907.
37. Hoogstraal H. (1953). – Ticks (Ixodoidea) of the Malagasy Faunal Region (excepting the Seychelles). Their origins and host relationships; with descriptions of five new species. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **111** (2), 37-113.
38. Hoogstraal H. (1956). – African Ixodoidea. Volume I. Ticks of the Sudan. US-NAMRU-3, Le Caire, Égypte. Rapport de recherche n° 005 050.29.07, 1 101 pp.
39. Kaiser M.N., Hoogstraal H. & Watson G.E. (1974). – Ticks (Ixodoidea) on migrating birds in Cyprus, fall 1967 and spring 1968, and epidemiological considerations. *Bull. entomol. Res.*, **64**, 97-110.

40. Kohls G.M. (1953). – Notes on the ticks of Guam with the description of *Amblyomma squamosum* n.sp. (Acarina: Ixodida). *J. Parasitol.*, **39** (3), 264-267.
41. Kolonin G.V. (2009). – Fauna of Ixodid ticks of the World, Moscow. Acari, Ixodidae. Site web: www.kolonin.org.
42. Kunz S.E. & Kemp D.H. (1994). – Insecticides and acaricides: resistance and environmental impact. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, **13** (4), 1249-1286.
43. Labruna M.B., Naranjo V., Mangold A.J., Thompson C., Estrada-Peña A., Guglielme A.A., Jongejan F. & de la Fuente J. (2009). – Allopatric speciation in ticks: genetic and reproductive divergence between geographic strains of *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. *BMC evolution. Biol.*, **9**, 46.
44. Letts G.A. (1964). – Feral animals in the Northern Territory. *Aust. vet. J.*, **40**, 84-87.
45. Madder M., Thys E., Geysen D., Baudoux C. & Horak I. (2007). – *Boophilus microplus* ticks found in West Africa. *Experim. appl. Acarol.*, **43**, 233-234.
46. Maillard J.C. & Maillard N. (1998). – Historique du peuplement bovin et de l'introduction de la tique *Amblyomma variegatum* dans les îles françaises des Antilles : synthèse bibliographique. *Ethnozootecnie*, **61**, 19-36.
47. Maule J.P. (1990). – The cattle of the tropics. University of Edinburgh, Centre for Tropical Veterinary Medicine, 225 pp.
48. Minning W. (1934). – Beiträge zur Systematik und Morphologie der Zeckengattung *Boophilus* Curtice. *Zeitschr. Parasitenkd.*, **7**, 1-43.
49. Monti D.J. (2000). – Florida not tickled by threat of infestation. *J. Am. vet. med. Assoc.*, **216**, 651-655.
50. Morel P.C. (1966). – Étude sur les tiques du bétail en Guadeloupe et Martinique. I. Les tiques et leur distribution (Acariens, Ixodoidea). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **19**, 307-321.
51. Morel P.C. (1980). – Study on Ethiopian ticks. Rapport IEMVT/Ministère des Affaires étrangères, 332 pp.
52. Morel P.C. (2000). – Maladies à tiques du bétail en Afrique. In Précis de parasitologie vétérinaire tropicale (C. Chartier, J. Itard, P.C. Morel & P.M. Troncy, édit.). EMinter Éditions & TEC & DOC, Londres, Paris, New York.
53. Murrell A. & Barker S.C. (2003). – Synonymy of *Boophilus* Curtice, 1891 with *Rhipicephalus* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). *Syst. Parasitol.*, **56**, 169-172.
54. Neumann L.G. (1899). – Révision de la famille des Ixodidés. 3^e Mémoire. Ixodidae. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **12**, 107-294.
55. Neumann G. (1901). – Révision de la famille des Ixodidés. 4^e Mémoire. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **14**, 249-372.
56. Neumann L.G. (1911). – Ixodidae. *Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen*, **26**, 1-169.
57. Norval R.A.I., Perry B.D., Krusha R. & Kundert K. (1991). – The use of climate data interpolation in estimating the distribution of *Amblyomma variegatum* in Africa. *Prev. vet. Med.*, **11**, 365-366.
58. Ogden N.H., Bigras-Poulin M., O'Callaghan C.J., Barker I.K., Lindsay L.R., Maarouf A., Smoyer-Tomic K.E., Waltner-Toews D. & Charron D. (2005). – A dynamic population model to investigate effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes scapularis*. *Int. J. Parasitol.*, **35**, 375-389.
59. Olwoch J.M., Van Jaarsveld A.S., Scholtz C.H. & Horak I.G. (2007). – Climate change and the genus *Rhipicephalus* in Africa. *Onderstepoort J. vet. Res.*, **74**, 45-72.
60. Parsonson I. (1998). – The Australian ark. A history of domesticated animals in Australia. CSIRO Publ., Collingwood, Victoria, Australie, 296 pp.
61. Pegram R.G. (2006). – End of the Caribbean Amblyomma Programme. *ICTTD Newsl.*, **30**, 4-6.
62. Pegram R.G., de Castro J.J. & Wilson D.D. (1997). – The CARICOM/FAO/IICA Caribbean Amblyomma Programme. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **849**, 343-348.
63. Pegram R.G., Gersabeck E.F., Wilson D. & Hansen J.W. (2002). – Eradication of the tropical bont tick in the Caribbean. Is the Caribbean Amblyomma Program in a crisis? *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **969**, 297-305.
64. Pegram R.G., Indar L., Eddi C. & George J. (2004). – The Caribbean Amblyomma Program: some ecologic factors affecting its success. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **1026**, 302-311.
65. Peter T.F., Burridge M.J. & Mahan S.M. (2000). – Competence of the African tortoise tick, *Amblyomma marmoratum* (Acari: Ixodidae) as a vector of the agent of heartwater (*Cowdria ruminantium*). *J. Parasitol.*, **86**, 438-441.
66. Rageau J. & Vervent G. (1959). – Les tiques (Acariens Ixodoidea) des îles françaises du Pacifique. *Bull. Soc. Pathol. exot.*, **52** (6), 819-835.
67. Rainbow W.J. (1906). – A synopsis of Australian Acarina. *Rec. Aust. Mus.*, **6**, 145-193.
68. Raynaud J.P. & Uilenberg G. (1962). – Prospection des hématozoaires et tiques de bovins à Madagascar. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **15** (2), 147-153.
69. Robbins R.G. (2005). – The ticks (Acari: Ixodida: Argasidae, Ixodidae) of Taiwan: a synonymic checklist. *Proc. entomol. Soc. Wash.*, **107**, 245-253.

70. Robbins R.G. & Robbins E.M. (2003). – An indexed, annotated bibliography of the Chinese- and Japanese-language papers on ticks and tick-borne diseases translated under the editorship of the late Harry Hoogstraal (1917-1986). *Syst. appl. Acarol.* (Special Publications), **17**, 1-12.
71. Roberts F.H.S. (1970). – Australian ticks. CSIRO, Melbourne, 267 pp.
72. Rogers D.J. & Randolph S.E. (2006). – Climate change and vector-borne diseases. *Adv. Parasitol.*, **62**, 345-381.
73. Rose-Rosette F, Barré N. & Fourgeaud P. (1998). – Success and failures in the tropical bont tick eradication campaigns in the French Antilles. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **849**, 349-354.
74. Sutherst R.W. (2001). – The vulnerability of animal and human health to parasites under global change. *Int. J. Parasitol.*, **31**, 933-948.
75. Sutherst R.W. & Maywald G.F. (1985). – A computerised system for matching climates in ecology. *Agric. Ecosyst. Environ.*, **13**, 281-299.
76. Sutherst R.W., Maywald G.F. & Bourne A.S. (2007). – Including species interactions in risk assessments for global change. *Global Change Biol.*, **13**, 1843-1859.
77. Toumanoff C. (1944). – Les tiques (Ixodoidea) de l'Indochine. Institut Pasteur de l'Indochine, Saigon, 220 pp.
78. Uilenberg G. (1982). – Experimental transmission of *Cowdria ruminantium* by the Gulf Coast tick *Amblyomma maculatum*: danger of introducing heartwater and benign African theileriasis onto the American mainland. *Am. J. vet. Res.*, **43**, 1279-1282.
79. Uilenberg G., Hoogstraal H. & Klein J.M. (1979). – Les tiques (Ixodoidea) de Madagascar et leur rôle vecteur. *Arch. Inst. Pasteur Madagascar* (numéro spécial), 153 pp.
80. Utech K.B.W., Sutherst R.W., Dallwitz M.J., Wharton R.H., Maywald G.F. & Sutherland I.D. (1983). – A model of the survival of larvae of the cattle tick, *Boophilus microplus*, on pasture. *Aust. J. agric. Res.*, **34**, 63-72.
81. Vergès J. (1944). – Les tiques du bétail. Méthodes d'éradication. Imprimeries réunies, Nouméa, 72 pp.
82. Walker A. (2001). – Book review : Remote sensing and geographical information systems in epidemiology (S.I. Hay, S.E. Randolph & D.J. Rogers). *Advances in Parasitology*, Vol. 47, 2000, Academic Press, London. *ICTTD Newsl.*, **17**, 8-9.
83. Walker J.B. & Olwage A. (1987). – The tick vectors of *Cowdria ruminantium* (Ixodoidea, Ixodidae, genus *Amblyomma*) and their distribution. *Onderstepoort J. vet. Res.*, **54**, 353-379.
84. Whalon M.E., Mota-Sanchez D. & Hollingworth R.M. (2008). – Global pesticide resistance in arthropods. CAB International, British Library, Londres, Royaume-Uni.
85. Wharton R.H. (1974). – The current status and prospectus for the control of ixodid ticks with special emphasis on *Boophilus microplus*. *Bull. Off. int. Epiz.*, **81**, 65-85.
86. Wharton R.H. (1974). – Ticks with special emphasis on *Boophilus microplus*. In *Control of arthropods of medical and veterinary importance* (R. Pal & R.H. Wharton, édit.). Plenum Publishing Corp., New York, 36-52.
87. White N., Sutherst R.W., Hall N. & Whish-Wilson P. (2003). – The vulnerability of the Australian beef industry to impacts of the cattle tick (*Boophilus microplus*) under climate change. *Climat. Change*, **61**, 157-190.
88. Yeoman G.H. & Walker J.B. (1967). – The ixodid ticks of Tanzania. Commonwealth Institute of Entomology, Londres.

