

596

A. FAIN

ANCIENNETÉ ET SPÉCIFICITÉ
DES ACARIENS PARASITES
ÉVOLUTION PARALLÈLE HOTES-PARASITES

Extrait de
ACAROLOGIA
Tome XVII, fasc. 3, 1975

DIRECTION

61, rue de Buffon — 75005 Paris — France

ANCIENNETÉ ET SPÉCIFICITÉ DES ACARIENS PARASITES ÉVOLUTION PARALLÈLE HÔTES-PARASITES *

PAR

A. FAIN.

RÉSUMÉ.

L'étude des acariens parasites peut fournir des données très importantes sur la systématique et la phylogénie de leurs hôtes. Les acariens sont en effet des parasites très anciens et souvent très spécifiques. Le degré de spécificité des acariens parasites peut nous renseigner sur la parenté des hôtes sur lesquels ils vivent. La spécificité est plus marquée chez les parasites permanents que chez les parasites temporaires.

La famille Myobiidae se prête particulièrement bien à l'étude de l'évolution parallèle hôtes-parasites.

SUMMARY.

The study of the parasitic mites provides interesting data concerning the systematic and the phylogeny of their hosts. As a matter of fact mites are very old parasites and often very specific. Specificity is more marked in permanent than in temporary parasites. The degree of specificity may be utilized in the study of the phylogeny of their hosts.

Among the parasitic mites, the family Myobiidae is especially suitable for the study of the parallel evolution hosts-parasites.

INTRODUCTION

L'étude des parasites peut fournir des données d'un grand intérêt sur la systématique et la phylogénie de leurs hôtes.

Non seulement elle nous éclaire sur le degré d'affinité existant entre certains groupes d'hôtes mais elle nous donne en outre des indications très précieuses sur l'origine et l'évolution de ceux-ci.

Je voudrais faire ici quelques remarques sur ces questions basées en grande partie sur mon expérience personnelle du groupe des Acariens parasites.

Avant d'aborder ce sujet je pense qu'il n'est pas inutile de rappeler ici certains arguments qui tendent à montrer que les Acariens, à l'instar de certains autres groupes parasitaires sont des parasites très anciens et probablement dans beaucoup de cas presque aussi anciens que les hôtes sur lesquels ils vivent.

PREUVES DE L'ANCIENNETÉ DU PARASITISME PAR LES ACARIENS.

L'absence de fossiles chez les parasites ne nous autorise pas de dire avec certitude que les

* Communication présentée à la 8^e réunion de la Société des Acarologues de Langue Française, tenue à Banyuls-sur-Mer, 19-21 avril 1975.

Acariens sont des parasites très anciens mais il y a toutefois des arguments indirects mais néanmoins convaincants qui tendent à montrer qu'il en est bien ainsi.

1) *Un premier argument qui plaide pour cette hypothèse est la parfaite adaptation anatomique de la plupart des espèces à leur habitat parasitaire.*

Cette adaptation s'est réalisée soit dans le sens régressif soit dans le sens constructif (FAIN, 1969).

La régression des structures est observée principalement chez les endoparasites, p. ex. chez les Acariens qui vivent dans les voies respiratoires, dans les follicules pileux ou sous la peau.

Les adaptations constructives allant jusqu'à la création d'organes nouveaux sont fréquentes chez les ectoparasites. On les observe surtout chez les Acariens pilicoles de la famille des Myobiiidae et de la superfamille des Listrophoroidea.

Pour répondre parfaitement aux exigences de son biotope parasitaire le parasite a du subir de nombreuses transformations physiologiques et anatomiques. Celles-ci ont parfois été tellement importantes qu'il est devenu impossible dans certains cas, de reconnaître dans le nouveau phénotype ainsi créé la forme ancestrale libre qui lui a donné naissance. La classification de ces formes d'après des normes phylogénétiques est impossible. On doit donc se contenter de les classer d'après des organes qui sont purement adaptatifs et donc liés à la convergence.

C'est ainsi que toute la superfamille des Listrophoroidea, avec ses 4 familles, ses 89 genres et ses quelques 500 espèces est établie complètement sur des caractères de convergence.

On peut raisonnablement estimer que des adaptations anatomiques aussi importantes n'ont pu s'installer que très progressivement et qu'elles ont du s'étaler sur une très longue période. Cela impliquerait donc que le parasitisme est très ancien.

2) *Un deuxième argument en faveur de l'ancienneté des Acariens parasites est leur spécificité.*

Il existe une relation très étroite entre le fait qu'un parasite est permanent et sa spécificité. On constate en effet que c'est parmi les Acariens parasites permanents, c'est-à-dire ceux qui ne quittent leur hôte à aucun moment de leur développement, que l'on rencontre le plus de formes spécifiques. Ce fait se vérifie également chez les Insectes et notamment chez les Poux et les Mallophages qui sont à la fois permanents et hautement spécifiques. Par contre chez les Acariens parasites non permanents, comme les Tiques et beaucoup de Mesostigmates la spécificité est peu ou très peu marquée.

On peut imaginer que le parasitisme a pris naissance dans le nid et qu'il était d'abord temporaire avant de devenir permanent. Cette adaptation à l'hôte s'est opérée très graduellement. A un moment donné elle est devenue tellement étroite que toute vie libre est devenue impossible.

A partir du moment où le parasite est devenu permanent il ne peut plus être transmis que par contact direct et seulement dans la même lignée d'hôtes ce qui revient à dire qu'il restera pratiquement confiné dans la même espèce d'hôtes. La spécificité dans ce cas est d'ordre écologique. On peut toutefois concevoir un certain nombre d'exceptions, p. ex. dans le cas où des hôtes d'espèces différentes viennent en contact. Une telle éventualité se réalise chez des Oiseaux aquatiques. Et de fait, on constate que chez beaucoup d'Oiseaux aquatiques et principalement des Anseriformes la spécificité de certains groupes d'Acariens parasites est beaucoup moins stricte que chez d'autres groupes d'Oiseaux où ces contacts sont inexistantes.

La spécificité peut aussi être déterminée par l'hôte lui-même. Elle est alors d'ordre anatomique ou physiologique. Je n'envisagerai ici que les causes anatomiques. Ces dernières sont surtout évidentes chez les Acariens pilicoles qui ont développé des organes de préhension très

spécialisés. La présence de tels organes condamne évidemment ces Acariens à demeurer pilicoles mais de plus à côté de cette ségrégation dans l'habitat il s'est créé une sélection dans les hôtes. En effet, tous les Mammifères ne possèdent pas les mêmes types de poils et d'autre part la pince pilicole est tellement élaborée qu'elle ne peut probablement servir que pour un type particulier de poils d'où l'existence d'une spécificité liée à ce type de poil et par conséquent à un type d'hôte.

L'installation de la spécificité s'est effectuée très progressivement et elle constitue donc une preuve de l'ancienneté du parasitisme.

3) *Le troisième argument en faveur de l'ancienneté des parasites est l'endémisme que l'on observe chez certaines faunes parasitaires.*

Récemment j'ai eu l'occasion d'étudier une collection de Listrophoroides en provenance de Mammifères malgaches (FAIN, sous presse). Sur les 54 espèces récoltées 53 provenaient de familles d'hôtes endémiques pour Madagascar, et notamment les Centetidae (Insectivores), les Nesomyidae (Rongeurs) et les Lemuridae (Primates). Toutes ces espèces, tout comme leurs hôtes, sont strictement endémiques. A l'échelle du genre, l'endémisme est légèrement moins marqué mais encore évident, en effet sur les 5 genres représentés 3 sont complètement endémiques (*Centetesia*, *Tenrecobia* et *Lemuroecius*). Le quatrième genre (*Pteropiella*) parasite d'un genre de Chiroptère non endémique est représenté également par une espèce en Nouvelle-Guinée. Enfin le cinquième genre, *Listrophoroides* n'est que partiellement endémique. Il comprend quinze sous-genres dont sept sont rencontrés à Madagascar. Parmi ces derniers, six totalisant 40 espèces, sont strictement endémiques. Notons encore que la sous-famille Centetesiinae, avec ses deux genres et ses quatre espèces, toutes parasites de Tenrecinae, est complètement endémiques pour Madagascar.

L'endémisme des parasites n'est en somme qu'un aspect particulier de la spécificité. L'existence d'un endémisme à la fois chez l'hôte et son parasite indique qu'il y a eu un parallélisme dans l'évolution des deux, ce qui est un argument de plus en faveur de l'ancienneté du parasitisme.

LA SPÉCIFICITÉ DES ACARIENS PARASITES COMME PREUVE DE LA PARENTÉ DE LEURS HÔTES.

Lors d'un symposium organisé à l'Université de Neuchâtel, en 1957 sur la spécificité parasitaire il est clairement apparu que les parasites pouvaient fournir des indications de grande valeur sur la position systématique des hôtes sur lesquels ils vivent (Neuchâtel, 1957).

Le degré de spécificité d'un groupe d'Acariens peut nous renseigner sur la parenté qui existe entre les hôtes sur lesquels il vivent.

On constate en effet que des hôtes zoologiquement voisins hébergent les mêmes espèces de parasites ou du moins des espèces très voisines.

D'une façon générale il existe un léger décalage entre l'évolution des Acariens et celle des hôtes correspondants, les premiers ayant évolué moins rapidement que les seconds. Cela signifie qu'une espèce de parasite vit généralement sur plusieurs genres voisins d'hôtes et qu'un genre de parasite vit sur plusieurs familles d'hôtes d'un même ordre.

La spécificité est particulièrement bien marquée chez les Acariens pilicoles, probablement à cause de l'existence chez ceux-ci d'organes d'attache hautement spécialisés et qui ne peuvent servir que dans un groupe très restreint d'hôtes (DUSBABEK, 1969, JAMESON, 1970, FAIN 1975 a). En outre, il existe des familles d'Acariens qui sont complètement inféodées à un Ordre d'hôtes. C'est le cas notamment des Spinturnicidae, des Spelaeorhynchidae (Mesostigmates) et des Chirorhynchobiidae (Astigmates) qui ne parasitent que des Chiroptères (FAIN, 1975 b).

ÉVOLUTION PARALLÈLE DES PARASITES ET DE LEURS HÔTES.

Nous avons vu que le degré de spécificité des parasites pouvait fournir des indications sur le degré de parenté des hôtes, mais généralement il s'agit d'informations partielles qui ne nous éclairent guère sur l'évolution de l'ensemble du groupe.

Je voudrais montrer maintenant qu'il existe une famille d'Acariens qui est un exemple d'évolution parallèle et qui peut donc servir à des études phylogéniques. Il s'agit des Acariens pilicoles de la famille Myobiidae. Cette famille comprend environ 200 espèces qui parasitent les Marsupiaux, les Insectivores, les Chauves-souris et les Rongeurs. Ces groupes d'hôtes sont précisément d'un grand intérêt dans l'étude des phénomènes d'évolution.

L'étude critique de tous les caractères morphologiques et chez toutes les espèces connues de Myobiidae nous a montré que 3 caractères seulement pouvaient être retenus comme critères d'évolution. Ce sont :

- 1° la structure de la première paire de pattes ;
- 2° le nombre de griffes aux pattes ;
- 3° la chaetotaxie.

L'expérience montre que ces trois caractères présentent une valeur très inégale dans l'estimation du degré d'évolution de l'Acarien.

De ces trois caractères, c'est le premier, celui de la structure de la patte I, qui est le plus important. Ce caractère a évolué plus lentement que les autres et il présente de ce fait une plus grande stabilité.

Faisons remarquer que c'est avec la patte I que l'Acarien s'attache aux poils de son hôte. C'est une fonction particulièrement importante qui a probablement influencé l'évolution de tout le groupe. Cela pourrait expliquer la grande importance de la structure de cette patte comme critère d'évolution.

Ce caractère permet de distinguer trois grands groupes parmi les Myobiidae : 1) Dans un premier groupe tous les segments de la patte I sont libres et normalement développés. Ce type de pattes est celui qui se rapproche le plus des formes ancestrales libres. On peut donc dire qu'il correspond aux espèces les plus primitives. Effectivement ce groupe comprend deux genres très primitifs *Archemyobia* et *Australomyobia* qui parasitent les Marsupiaux sudaméricains et australiens. 2) Dans un deuxième groupe la patte I représente un raccourcissement des segments apicaux et une fusion plus ou moins complète du tarse et du tibia. Ce groupe est déjà plus évolué que le précédent. Il comprend environ 25 genres qui sont inféodés aux Insectivores et aux Chauves-souris. 3) Enfin, dans le troisième groupe la patte I présente une fusion complète des trois segments apicaux. Ce groupe est représenté par 4 genres qui ne vivent que chez les Rongeurs (FAIN, 1975 a).

On voit donc par là qu'il existe un parallélisme très net entre le degré d'évolution de la patte I et le degré d'évolution des hôtes.

La structure de la patte I permet de distinguer clairement 3 grands groupes chez les parasites et chez les hôtes mais elle ne donne pas d'indication sur le degré d'évolution des différents genres au sein de chaque groupe. Pour obtenir des précisions à ce sujet il faut recourir aux deux autres caractères, c'est-à-dire le nombre de griffes aux pattes I-IV et la chaetotaxie. Ces caractères sont toutefois beaucoup moins stables que le précédent et ils ne sont utilisables qu'à l'intérieur d'un groupe d'hôtes. Ils conviennent remarquablement bien pour comparer les degrés d'évolution des genres vivant sur les différentes familles d'hôtes (p. ex. les Rongeurs ou encore les Chauves-

souris) mais ils sont sans valeur quand il s'agit d'apprécier l'ancienneté de genres vivant sur des hôtes appartenant à des ordres différents.

Il semble que la patte I n'ait plus évolué notablement depuis l'époque où se sont formés les divers ordres d'hôtes. Ce caractère est donc probablement aussi ancien que ceux-ci. Ce phénomène est particulièrement net chez les Myobiidae parasites de Rongeurs. Il est moins évident chez les espèces vivant sur les Insectivores et les Chiroptères. Enfin, chez les espèces parasitant les Marsupiaux, il y a des différences importantes dans la forme de l'organe pilicole suivant qu'il s'agit d'espèces australiennes ou d'espèces sudaméricaines.

Je terminerai cet exposé par quelques exemples d'évolution parallèle chez les Acariens de la famille Myobiidae parasites de Rongeurs ou de Marsupiaux (FAIN, 1975 a).

Voyons d'abord les Rongeurs :

Les Echimyidae qui sont des Rongeurs très primitifs sont parasités par le genre *Proradfordia* qui est le plus primitif des 4 genres connus chez les Rongeurs.

Les Anomaluridae, un autre groupe de Rongeurs très primitifs et d'affinités incertaines est parasité par le genre *Idiurobia* qui se situe près du genre *Proradfordia* sur le plan de l'évolution.

Le genre *Radfordia* est nettement plus évolué que les deux précédents. Il comprend 8 sous-genres très inégalement évolués. Les plus primitifs sont *Cryptomyobia* représenté par une espèce vivant sur un Bathyergidae et *Austromyobia* comptant 5 espèces parasitant des Gerbilles (qui sont des Cricetidae) et une espèce vivant sur un *Dendromus* qui est un Muridae.

Il est intéressant de noter que les Gerbillinae qui forment un important groupe africain de Cricetidae sont parasités par des espèces beaucoup plus primitives que celles qui vivent sur les Cricetidae de la région holarctique ou sur les Muridae. Cette constatation semblerait justifier la séparation des Gerbilles dans une famille distincte comme le proposent certains auteurs.

Signalons aussi que les 3 espèces qui vivent sur les Cricetidae d'Europe font partie du sous-genre *Graphiurobia* qui renferme aussi 4 espèces parasites de Muscardinidae (Gliridae) et une espèce parasite d'un Zapodidae américain, mais aucune espèce en provenance de Muridae. Cette constatation suggère l'existence d'affinités entre les Cricetidae, les Muscardinidae et les Zapodidae. Un argument supplémentaire en faveur de cette hypothèse est la récente découverte chez un Zapodidae américain d'une espèce du genre *Gliricoptes* (Myocoptidae) lequel n'était représenté jusqu'ici que chez les Muscardinidae (par 7 espèces) et chez un Dipodidae (par une espèce).

Enfin le genre *Myobia* le plus évolué de la famille comprend 9 espèces qui parasitent exclusivement les Muridae (Murinae et Dendromyinae) (Fain, 1957 a).

En ce qui concerne le groupe des Marsupiaux, on connaît chez ces hôtes deux genres de Myobiidae ; l'un *Archemyobia* formé de 5 espèces toutes parasites de Didelphidae américains, le second *Australomyobia* comprenant deux espèces vivant sur des Dasyuridae australiens.

Australomyobia est nettement plus évolué que *Archemyobia* mais cependant plus primitif que les autres genres de Myobiidae en provenance des Insectivores, des Chauves-souris et des Rongeurs. Or, on considère généralement les Marsupiaux américains et en particulier les Didelphidae comme étant plus primitifs que les Marsupiaux australiens et probablement les ancêtres de ceux-ci. L'étude des Acariens parasites apporte un argument très important en faveur de cette hypothèse.

RÉFÉRENCES

- DUSBABEK (F.), 1969. — To the phylogeny of genera of the family Myobiidae (Acarina). — *Acarologia*, **11** (3) : 537-574.
- FAIN (A.), 1969. — Adaptation to Parasitism in Mites. 2nd International Congress of Acarology in Sutton Bonington (England), 19-25 July 1967. — *Acarologia*, **11** (3) : 429-449.
- FAIN (A.), 1975 a. — Observations sur les Myobiidae parasites des Rongeurs. Évolution parallèle Hôtes — Parasites (Acariens : Trombidiformes). — *Acarologia*, **16** (3) : 441-475.
- FAIN (A.), 1975 b. — Les acariens parasites des chauves-souris. Biologie, Rôle pathogène. Spécificité. Évolution parallèle parasites — hôtes. — (sous presse).
- FAIN (A.), — Les Listrophoroides de Madagascar (Acarina : Astigmates). — (sous presse).
- JAMESON (E. W.), 1970. — Notes on some Myobiid Mites (Acarina : Myobiidae) from old World Insectivores (Mammalia : Soricidae and Talpidae). — *J. Med. Ent.*, **7** (1) : 79-84.
- UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL, 1957. — Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. Neuchâtel.
-