

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES AU PARASITISME CHEZ LES ACARIENS

(A. FAIN)

Les acariens sont des arthropodes doués d'une grande plasticité et ils constituent de ce fait un matériel d'un intérêt considérable dans l'étude des phénomènes d'adaptation, en particulier ceux qui accompagnent le passage de la vie libre à la vie parasitaire. Les acariens sont en effet capables de s'adapter à des conditions de vie extrêmement variées. La plupart des espèces sont libres mais il existe aussi une faune parasitaire très nombreuse, aussi bien ectoparasitaire que endoparasitaire. Signalons aussi qu'il existe des familles d'acariens qui comprennent des espèces libres à côté d'espèces parasites. Par ailleurs, certains endoparasites très évolués semblent dériver des formes ectoparasites vivant sur le même hôte. On peut donc dans certains cas reconstituer de véritables lignées phylogénétiques qui sont d'un très grand intérêt dans l'étude des phénomènes d'adaptation (Fain, 1965 c).

Je traiterai ici des adaptations morphologiques et biologiques qui accompagnent le passage de la vie libre à la vie parasitaire ainsi que de celles que l'on observe lorsqu'un ectoparasite devient endoparasite. Mais avant d'étudier ces différentes adaptations parasitaires, il me paraît utile de préciser certains aspects du parasitisme en relation avec ces adaptations et notamment l'ancienneté et l'origine du parasitisme chez les acariens, la spécificité de ces parasites et les moyens utilisés par ceux-ci pour rester attachés à leurs hôtes.

ANCIENNETE DES ACARIENS PARASITES

En l'absence de fossiles il n'est évidemment pas possible de démontrer de façon certaine que les acariens sont des parasites anciens mais on possède un certain nombre d'arguments indirects qui tendent à montrer qu'il en est bien ainsi (Fain, 1976 a). L'un de ces arguments est la multiplicité des hôtes et des niches parasitaires occupés par les acariens. Un autre argument est constitué par les importantes modifications morphologiques que l'on observe chez beaucoup de ces parasites, les uns étant devenus très régressés, les autres ayant acquis de nouveaux caractères très spécialisés. Bien souvent il n'est plus possible de reconnaître dans ces formes très évoluées les ancêtres libres dont ils sont issus. On peut raisonnablement supposer qu'il a fallu un temps considérable pour aboutir à de tels résultats.

Un troisième argument qui va dans le même sens est celui qui nous est fourni par la grande spécificité que montrent certains acariens parasites. La spécificité est en général plus marquée chez les parasites permanents. La permanence du parasitisme et la spécificité qui en découle indique que l'hôte et son parasite ont vécu dans une étroite intimité pendant une longue période, ce qui plaide également en faveur de l'ancienneté des acariens parasites.

Enfin, un dernier argument nous est apporté par l'étude de l'évolution parallèle hôte-parasite qui a montré que dans certains groupes les parasites sont presque aussi anciens que leurs hôtes. C'est le cas en particulier pour les familles Sarcoptidae et Gastronyssidae et les Mesostigmates parasites de chiroptères. On observe en effet que les espèces qui vivent sur les Megachiroptères sont plus primitives que celles qui vivent sur les Microchiroptères, ce qui semblerait indiquer que les acariens ont envahi les chiroptères avant que ce groupe ne se soit scindé en Mega et Microchiroptères, c'est-à-dire à une période très ancienne (Fain, 1976 b et 1977; Rudnick, 1960; Radovsky, 1967, 1969).

ORIGINE DU PARASITISME ET DE LA SPECIFICITE DES ACARIENS

Tous les acariens parasites ne sont pas également spécifiques. Ceux qui montrent la plus grande spécificité sont les parasites permanents, c'est-à-dire ceux qui passent toute leur vie sur leur hôte. C'est le cas notamment des acariens pilicoles, Myobiidae et Listrophoroidea. La spécialisation pilicole semble particulièrement favorable au développement d'une haute spécificité car elle est observée aussi chez certains insectes comme les poux qui ont la réputation d'être particulièrement spécifiques.

Il est probable que dans beaucoup de cas le parasitisme a pris naissance dans le nid et qu'au début il a commencé par être occasionnel et temporaire. Dans la suite le parasite s'est adapté de plus en plus étroitement à la vie parasitaire pour arriver finalement à un point de non retour c'est-à-dire où la vie libre est devenue impossible.

Les acariens de la famille Pyroglyphidae sont un bon exemple d'un groupe d'acariens nidicoles sur le point de passer de la vie libre à la vie parasitaire. Cette famille contient 14 genres et 35 espèces. La plupart de ces espèces vivent dans les nids d'oiseaux ou de mammifères, un petit nombre d'espèces sont rencontrées dans d'autres habitats, principalement dans la poussière de maison. Ecologiquement les Pyroglyphidae se comportent comme des acariens libres. Cependant sur le plan morphologique ils montrent tous les caractères des Psoroptida parasites (Fain, 1963). Ils présentent en effet des ventouses sexuelles vestigiales, les tarsi sont terminés par des ventouses, la chaetotaxie est fortement réduite sur les pattes et sur l'idiosoma.

Il est possible et même probable que les Psoroptidae parasites de mammifères et les Epidermoptidae qui sont leurs homologues chez les oiseaux, dérivent directement de ces Pyroglyphidae nidicoles (Fain, 1963 p. 41). La transmission des parasites permanents n'est possible que

par le contact direct avec l'hôte. Un tel contact ne se réalise en pratique qu'entre les animaux adultes et leurs jeunes pendant que ceux-ci sont encore dans le nid. Il existe cependant une exception à cette règle chez les animaux grégaires et en particulier chez les oiseaux aquatiques, surtout les Anseriformes. Ces oiseaux ont l'habitude de se réunir en grand nombre pour former des bandes où des genres et des espèces sont confondus. Les parasites peuvent aisément passer d'un oiseau à l'autre à la faveur de ces contacts. Ce mécanisme permet d'expliquer pourquoi beaucoup d'acariens parasites d'Anseriformes présentent une spécificité aussi peu marquée.

FIXATION DES PARASITES SUR LEURS HOTES

Un acarien parasite peut se maintenir et se fixer sur un hôte de diverses façons. A cet égard on peut distinguer deux grands modes de fixation, le premier est l'attache à la surface externe du corps, par exemple sur les poils, les plumes ou la peau (ectoparasitisme), le second est la pénétration dans la profondeur de la peau ou à l'intérieur des cavités naturelles (endoparasitisme) (Fain, 1976 b). La plupart des acariens parasites ont adopté la première méthode, c'est-à-dire la fixation sur la surface externe du corps. Les organes qui sont utilisés à cette fin sont variables.

Chez les tiques c'est le gnathosoma qui joue ce rôle. Chez les Speleorhynchidae et les Chirorhynchobiidae la fixation s'effectue grâce aux chélicères qui sont très développés. Chez certains Psoroptidae les pattes et l'idiosoma portent des crochets qui s'ancrent solidement dans la peau. Dans d'autres groupes, comme les Myobiidae et les Linstrophoroides qui sont des acariens pilicoles, de nouveaux organes en forme de pinces ou de gouttières chitineuses apparaissent sur les pattes ou sur le corps et sont destinés à agripper les poils de l'hôte. Nous étudierons plus en détail ces structures lorsque nous parlerons de l'adaptation au parasitisme.

Les parasites qui ont choisi le second mode de fixation, c'est-à-dire, la pénétration dans ou sous la peau ou encore dans les cavités naturelles, sont moins nombreux. Ce sont notamment les Sarcoptidae et les Psorergatidae qui vivent complètement enfouis dans l'épaisseur des couches superficielles de la peau. D'autres groupes ont envahi les cavités naturelles du corps, principalement les voies respiratoires, mais aussi le tube digestif. La plupart de ces acariens endoparasites sont dépourvus d'organes de fixation et ont subi une réduction plus ou moins forte de la plupart de leurs structures.

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES A LA VIE PARASITAIRE CHEZ LES ACARIENS

Comme je l'ai déjà noté l'adaptation au parasitisme intéresse à la morphologie et la biologie de l'acarien. Etudions tout d'abord les adaptations morphologiques.

I. ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES

L'étude des lignées d'acariens comprenant à la fois des formes libres, des ecto- et des endoparasites nous a montré que deux ordres de phénomènes, indépendants l'un de l'autre, entrent en jeu dans l'adaptation au parasitisme. L'un est du type régressif, l'autre du type constructif (Fain, 1969 b).

Les phénomènes régressifs sont essentiellement caractérisés par une réduction ou la disparition de certains organes. Le résultat final est une extrême simplification des différentes structures. Tous les organes peuvent être intéressés par ce processus. On assiste à la réduction ou à la disparition des écussons chitineux, des griffes des pattes, de la chaetotaxie, etc.

Indépendamment de ces phénomènes régressifs et en même temps que ceux-ci on peut voir apparaître chez certains parasites, principalement les ectoparasites, des structures nouvelles. Celles-ci consistent essentiellement dans l'hypertrophie d'organes existants, plus rarement dans l'apparition d'organes nouveaux. Ces productions sont toujours des adaptations secondaires ou spécialisations destinées à répondre à une fonction nouvelle en rapport avec la vie parasitaire.

La fonction qui a induit les spécialisations les plus importantes est la fonction d'attache à l'hôte. C'est une fonction très importante car c'est d'elle que dépend le maintien du parasite sur son hôte. Certains de ces acariens présentent un mélange de caractères les uns très régressés, les autres (organes d'attache) très spécialisés, ce qui montre que ces deux groupes de caractères relèvent de mécanismes différentes. Nous allons voir maintenant en détail ces diverses adaptations en relation avec la vie parasitaire et nous commencerons par les adaptations constructives :

A. Adaptations constructives ou spécialisations :

Pour qu'un parasite puisse se développer et se reproduire sur un hôte il est indispensable qu'il trouve d'abord le moyen de rester attaché à celui-ci. Le problème de la fixation sur l'hôte a été résolu chez les acariens de diverses manières. C'est la fixation à la peau et aux poils qui a induit les structures les plus complexes et les plus puissantes. Chez certains groupes d'acariens pilicoles, comme par exemple les Linstrophoroidea, ces organes sont devenus tellement importants qu'ils ont fini masquer la plupart des autres caractères. Dans ce groupe d'acariens toute la classification supragénérique est basée sur ces organes d'attache qui ne sont, en somme, que des organes de spécialisation, sujets à la convergence. Voici maintenant quelques exemples d'organes d'attache chez différents groupes de parasites.

1. Tout d'abord chez les acariens pilicoles

La spécialisation pilicole est observée principalement chez les Myobiidae (Prostigmates) et les Linstrophoroidea (Astigmates). Chez les Myobiidae les organes d'attache sont situés généralement sur la pre-

mière paire de pattes qui sont fortement modifiées. Elles sont plus courtes et plus épaisses que les autres pattes et le fémur et le genu portent chacun une petite plaque garnie de crêtes qui fonctionnent comme les deux mors d'une pince. C'est par l'intermédiaire de cette pince que l'acararien s'attache aux poils de son hôte (Fain, 1977).

Chez les Listrophoroidea le mode de fixation diffère suivant la famille à laquelle appartient l'acararien. Dans la famille Chirodiscidae l'organe de fixation consiste dans des membranes chitineuses striées prolongeant les pattes I et II et qui s'enroulent autour du poil de l'hôte. Chez les Listrophoridae les pattes sont normales et le poil de l'hôte est serré dans une gouttière membraneuse située sur la face ventrale du gnathosoma. Chez les Myocoptidae, les pattes I et II et le gnathosoma sont normaux et la fixation est réalisée par les pattes postérieures transformées en de fortes pinces. Chez les Atopomelidae il n'existe pas d'organe de fixation bien défini; l'acararien reste fixé par ses pattes antérieures qui s'enroulent en quelque sorte autour du poil de l'hôte. Chez les hypopes des Glycyphagidae le poil de l'hôte est serré dans un organe complexe qui est formé en profondeur des deux paires de petites massues garnies de crêtes et en surface de deux lobes musculaires.

2. Voyons comment sont constitués les organes d'attache chez les acariens endofolliculaires, c'est-à-dire vivant dans les follicules pileux ou le follicule plumeux. C'est le cas notamment de certains hypopes des Glycyphagidae, des genres Rodentopus et Cryptomyopus. Ces hypopes sont complètement enfouis dans le follicule pileux de rongeurs. Les organes d'attache sont représentés par des poils modifiés en forme de mains situés sur les tibias postérieurs. Grâce à ces poils modifiés l'acararien peut monter ou descendre le long du poil de l'hôte (Fain, 1969 a).

Dans le genre Microlichus, parasite des follicules plumeux les organes d'attache consistent en des prolongements recourbés situés à l'extrémité des tarsi antérieurs. Grâce à ces crochets l'acararien peut se maintenir dans le follicule plumeux (Fain, 1965 b).

3. Les acariens plumicoles vivent entre les barbules des plumes. Ils s'attachent principalement par les ventouses tarsales qui sont souvent modifiées.

4. Voyons maintenant comment s'attachent les acariens qui vivent à la surface de la peau chez les mammifères. Les tiques s'attachent grâce à leur rostre denté qu'elles enfoncent profondément dans la peau de l'hôte. Chez certaines espèces un ciment est sécrété et contribue à la fixation du gnathosoma à la peau.

Chez les Mesostigmates les organes de fixation sont variablement développés. Chez la plupart des Dermanyssidae ils sont représentés seulement par les ventouses tarsales. Il y a cependant des exceptions et notamment celle du genre Ancoranyssus où il existe sur les genu I de très forts crochets destinés à harponner la peau de l'hôte (Evans et Fain, 1968). Chez certains Laelapidae, comme par exemple les Ixodo-

rhynchinae parasites des serpents, les cornicules sont très allongées et parfois se terminent par une ou deux barbes. Chez d'autres espèces (par exemple Asiatolaelaps) la coxa I porte un grand crochet recourbé servant de harpon (Fain, 1962 a). Chez les Omentolaelapidae, représenté par un genre et une espèce (Omentolaelaps mehelyae) vivant sur un serpent africain l'organe de fixation est extraordinairement compliqué. Il consiste en une volumineuse poche membraneuse couvrant tout l'opisthogaster et faisant fonction de ventouse. Cette poche, en effet, est bordée en arrière par une frange formée de poils modifiés reliés à des petits muscles qui contrôlent les mouvements de cette poche.

Un autre adaptation qui est observée fréquemment chez les acariens vivant sous les écailles des reptiles est l'élargissement de l'idiosoma. Cet élargissement assure probablement une meilleure contention de l'acarien sous les écailles (Fain, 1961). Cet élargissement est particulièrement prononcé chez Omentolaelaps mehelyae qui est un Mesostigmaté. Il est observé également chez les Metastigmatés du genre Aponomma vivant sur les reptiles ainsi que chez les Prostigmatés de la famille Pterygosomidae, parasites des lézards. L'apparition d'un même caractère chez des acariens appartenant à 3 ordres différents s'explique par la similitude des habitats et relève donc de la simple convergence. La convergence n'est d'ailleurs pas rare chez les acariens parasites et nous en avons observé de nombreux exemples chez divers groupes d'acariens.

Chez certains Mesostigmatés et Astigmatés, la fixation à la peau est réalisée exclusivement par les chélicères fortement hypertrophiés. C'est le cas chez les Spelaeorhynchidae (Mesostigmatés) et les Chiro-rhynchobiidae (Astigmatés) parasites des chauves-souris. Les Prostigmatés renferment plusieurs groupes de parasites cuticoles. Le plus nombreux est celui des Trombiculidae dont les larves s'attachent à la peau par l'intermédiaire de leurs chélicères. C'est chez les Astigmatés cuticoles que les organes d'attache sont les plus fortement développés. Ils consistent principalement en de forts crochets qui s'enfoncent dans la peau comme des harpons. Ces crochets sont situés sur la face ventrale de l'idiosoma, du gnathosoma ou des pattes. Ils sont particulièrement développés chez les Galagalgidae et chez certains Psoroptidae parasites de mammifères ainsi que chez les Epidermoptidae vivant sur les oiseaux.

5. Acariens s'attachant à la cornée oculaire

Une très curieuse forme de parasitisme est observée chez les chauves-souris du groupe des roussettes, c'est l'acariase cornéenne. Ce parasitisme est produit par de très petits acariens des genres Opsonyssus et Rodhainyssus de la famille Gastronyssidae. Ces acariens s'attachent à la cornée au moyen de très délicates petites pinces situées sur les tarses postérieurs (Fain, 1964).

6. Organes d'attache chez les acariens endoparasites

D'une façon générale les organes d'attache sont peu développés chez

les acariens endoparasites. Cela s'explique probablement par le fait que ces organes sont moins nécessaires que chez les ectoparasites du fait que le danger de se détacher accidentellement de l'hôte est moins grand dans les niches internes qu'à la surface du corps. Notons cependant que chez les Turbinoptidae qui vivent dans les fosses nasales d'oiseaux il existe à l'extrémité des tarse des puissants crochets qui font fonction d'organes d'attache. On peut expliquer cette anomalie par le fait que ces acariens vivent habituellement dans la région superficielle ou épidermique des fosses nasales où le danger d'être éliminé est plus grand que dans la profondeur des fosses nasales. Chez tous les autres groupes d'acariens vivant dans les fosses nasales ou dans les voies respiratoires inférieures il n'existe pas d'organes d'attache spécialisés.

7. Signalons encore un autre et curieux mode d'attache à la peau c'est celui qu'utilisent les Psoroptidae parasites des animaux domestiques. Chez ces acariens les tarse antérieurs sont terminés par des prolongements pointus grâce auxquels ils produisent des petites abrasions de la peau de leur hôte. L'hôte réagit à ces irritations en sécrétant des liquides réactionnels. Ceux-ci en séchant deviennent des croûtes adhérentes qui aident à maintenir les acariens sur la peau (Fain, 1963).

Après cette revue des plus importants types d'organes d'attache chez les acariens parasites, je voudrais maintenant dire quelques mots des modifications regressives en relation avec la vie parasitaire.

B. Modifications regressives en relation avec la vie parasitaire :

D'une façon générale les phénomènes regressifs sont plus marqués chez les endoparasites que chez les ectoparasites. C'est donc l'inverse de ce que l'on observe pour les phénomènes constructifs qui sont plus importants chez les ectoparasites. On observe aussi que la régression est habituellement plus importante lorsque l'hôte appartient à un groupe zoologique plus évolué. L'endoparasitisme est observé chez 3 ordres d'acariens : les Mesostigmates, les Prostigmates et les Astigmates. C'est chez les Astigmates que l'on observe les cas de régression les plus prononcés.

Considérons d'abord les Mesostigmates endoparasites.

Chez les Rhinonyssidae, parasites des voies respiratoires des oiseaux, tous les organes sont plus fortement regressés que chez les Macronyssidae dont très probablement ils dérivent et qui vivent sur la peau de divers vertébrés. La régression intéresse notamment la chaetotaxie, le tritosternum, les chélicères, etc. Les Entonyssidae parasites du poumon des serpents présentent également une notable régression des structures si on les compare avec les Mesostigmates ectoparasites vivant sur ces mêmes serpents. C'est chez les Halarachnidae, qui vivent en parasites dans les voies respiratoires des mammifères que la réduction des structures est la plus importante. Chez beaucoup d'espèces le péritrème et l'écusson génital sont complètement absents et la

chaetotaxie idiosomale est très réduite.

Chez les Astigmatés, la régression des organes est particulièrement marquée. Ainsi par exemple, dans la famille Teinocoptidae, parasites cuticules des chauves-souris, la quatrième paire de pattes est soit vestigiale soit complètement absente. La femelle est plus fortement régressée que le mâle et elle présente une forme qui peut être globuleuse ou longuement cylindrique. Dans certains cas le mâle est fortement neoténique et ne se distingue de la larve ou de la protonymphé que par la présence du pénis. C'est le cas par exemple pour Bakero-coptes cynopteri (Fain, 1962 b) un parasite de Megachiroptera.

Evolution régressive des parasites expliquée par les réactions immunitaires de leurs hôtes.

On peut se demander pourquoi chez les parasites l'évolution est pratiquement toujours du type régressif alors que chez les animaux libres l'évolution a suivi dans son ensemble la voie de la complication des structures. On ignore la cause de cette évolution à rebours chez les parasites mais on peut présumer que les réactions immunitaires de défense de l'hôte y jouent un rôle important.

L'existence de réactions immunitaires de l'hôte est bien démontrée pour de nombreuses espèces d'ectoparasites producteurs de gale ainsi que pour certains endoparasites. Il est probable que ces réactions existent à l'égard de tous les parasites mais que dans la plupart des cas leur intensité reste trop faible pour être perçue cliniquement.

Les parasites disposent de divers moyens pour neutraliser les réactions de rejet de l'hôte. Certains, comme les Schistosomes, sont capables de se camoufler en s'entourant d'antigènes empruntés à leurs hôtes ou encore en incorporant des protéines de l'hôte à leur propre substance. Un autre moyen pour un parasite de se faire tolérer par l'hôte serait de diminuer le plus possible la surface avec laquelle il entre en contact avec celui-ci, par exemple en réduisant la plupart de ses structures externes (poils, griffes, pattes, etc.).

L'hypothèse que nous avançons ici et suivant laquelle la régression des structures du parasite serait imposée par l'hôte et contrôlée grâce à la sélection naturelle, rend bien compte des faits observés. En effet, c'est chez les hôtes les plus évolués, donc ceux qui présentent les systèmes immunitaires les plus perfectionnés, que l'on observe les parasites les plus régressés.

Un autre argument en faveur de cette hypothèse est fourni par l'étude des lignées phylogénétiques de Mesostigmatés parasites d'oiseaux. Nous y voyons en effet que les acariens qui vivent dans les voies respiratoires (Rhinonyssidae), et qui présentent donc un contact très intime avec les muqueuses de l'hôte, sont nettement plus régressés que ceux qui vivent sur la peau de ces mêmes hôtes (Macronyssidae) et qui n'ont donc avec ces derniers qu'un contact moins étroit.

On observe un phénomène similaire chez les vers du groupe des Nématodes où les parasites tissulaires ou sanguicoles comme les Filaires sont plus évolués que les Nématodes vivant dans les cavités en communication avec le milieu extérieur. Le mécanisme par lequel les réactions immunitaires de l'hôte influencent l'évolution de ses parasites est inconnu mais c'est probablement en augmentant la pression de sélection sur le parasite, l'obligeant à sélectionner toujours la forme la plus régressée (Fain, 1979).

II. ADAPTATIONS BIOLOGIQUES

Après les adaptations morphologiques, étudions maintenant les adaptations d'ordre biologique en rapport avec le parasitisme. Pour ne pas allonger cet exposé je me contenterai de parler des modifications du cycle de développement produites par la vie parasitaire. D'une façon générale la vie parasitaire entraîne une accélération du développement postembryonnaire.

Les acariens libres et les ectoparasites sont dans la majorité des cas ovipares. Chez les endoparasites au contraire l'ovoviviparité est la règle. La suite du cycle est également accélérée chez les endoparasites au point que certains ou tous les stades nymphaux peuvent disparaître complètement. Il est intéressant de signaler ici que l'accélération du développement postembryonnaire est également observée chez certains groupes d'acariens qui ne sont parasites que pendant leur stade larvaire ou nymphal. C'est le cas notamment pour les Trombiculidae et les Hypoderidae (Fain & Bafort, 1967).

L'accélération du développement en relation avec la vie parasitaire est particulièrement bien marquée chez les Prostigmates de la famille Ereyneidae qui comprend des espèces libres et des espèces parasites. Toutes les espèces libres de cette famille de même que l'unique espèce parasitant le poumon de mollusques sont ovipares. Le cycle comprend l'oeuf, la larve, 3 stades nymphaux et les adultes. Chez les espèces qui vivent dans les fosses nasales des batraciens le cycle est accéléré. La femelle est ovovivipare et il n'y a plus que deux stades nymphaux. Le cycle est encore plus fortement raccourci chez les espèces qui vivent dans les fosses nasales d'animaux à sang chaud, c'est-à-dire les oiseaux et les mammifères. Ces espèces sont également ovovivipares. Il existe une prélarve et une larve mais pas de stade nymphal et l'adulte prend naissance directement dans la dépouille larvaire. Les stades nymphaux n'ont cependant pas complètement disparu mais ils sont vestigiaux et représentés seulement par des membranes transparentes et quelques petits vestiges chitineux des pharynx (Fain, 1963 b).

Chez les Mesostigmates ectoparasites l'oviparité est la règle et l'ovoviviparité ou la viviparité ne sont rencontrées que chez quelques groupes vivant dans les voies respiratoires des vertébrés (notamment les Entonyssidae, les Rhinonyssidae et les Halarachnidae). Chez deux espèces de Rhinonyssidae la femelle donne naissance non pas à une larve mais à une protonymphe complètement développée.

Une situation semblable existe chez les Astigmatés. Les ectoparasites et quelques rares groupes d'acariens endocuticules (certains Sarcoptidae et Epidermoptidae) sont ovipares. L'ovoviviparité et la viviparité sont de règle chez les Astigmatés endoparasites.

Je me suis efforcé de donner dans cet exposé une idée des divers phénomènes qui entrent en jeu dans l'adaptation à la vie parasitaire chez les acariens. Je pense que ces notions sont importantes car elles peuvent nous aider à comprendre l'origine des structures extraordinaires rencontrées chez certains parasites. Elles nous permettent aussi de discerner dans toutes ces modifications ce qui revient d'une part à l'évolution normale phylogénétique et d'autre part à la spécialisation relevant de la simple convergence.

Références :

- EVANS, G.O. & FAIN, A., 1968 : A new hirstionyssine mite from Trichys lipura Gunther.
Acarologia 10 (3) : 419-425.
- FAIN, A., 1961 : Une nouvelle famille d'acariens, parasites de serpents du genre Mehelya au Congo : Omentolaelaptidae Fam.nov. (Mesostigmata).
Rev.zool.bot.Afr. LXIV (3-4) : 283 -296.
- FAIN, A., 1962a : Les Acariens mésostigmatiques ectoparasites des serpents.
Bull.Inst.roy.Sci.nat.Belgique XXXVIII (18) : 1-149.
- FAIN, A., 1962b : Les Acariens psoriques parasites des chauves-souris. XXIII. Un nouveau genre complètement hexapode à tous les stades du développement.
Bull.Ann.Soc.roy.ent.Belgique 98 : 404-412.
- FAIN, A., 1963a : Les Acariens producteurs de gale chez les Lemuriens et les singes avec une étude des Psoroptidae (Sarcoptiformes).
Bull.Inst.roy.Sci.nat.Belgique XXXIX (32) : 1-125.
- FAIN, A., 1963b : Chaetotaxie et classification des Speleognathinae.
Bull.Inst.roy.Sci.nat.Belgique XXXIX (9) : 1-80.
- FAIN, A., 1964 : Chaetotaxie et classification des Gastronyssidae avec description d'un nouveau genre parasite nasicole d'un Ecureuil sud-africain (Acarina : Sarcoptiformes).
Rev.zool.bot.Afr. LXX (1-2) : 40-52.
- FAIN, A., 1965a : A review of the family Rhyncoptidae Lawrence parasitic on Porcupines and Monkeys (Acarina : Sarcoptiformes).
Advances in Acarology, Comstock, Publ. Ithaca N.T. Cornell Univ. press (II) : 135-159.

- FAIN, A., 1965b : A review of the family Epidermoptidae Trouessart parasitic on the skin of birds (Acarina : Sarcoptiformes).
Koninkl.Vl.Acad.Wetensch.Let.Schone Kunst,België 84 (I-II) : 1-176,
1-144.
- FAIN, A., 1965c : Quelques aspects de l'endoparasitisme par les acariens.
Ann.Parasitol. 40 (3) : 317-327.
- FAIN, A., 1969a : Les Deutonymphes hypopiales vivant en association phorétique sur les Mammifères (Acarina : Sarcoptiformes).
Bull.Inst.roy.Sci.nat.Belgique 45 (33) : 1-262.
- FAIN, A., 1969b : Adaptation to parasitism in mites. Symposium 2nd Intern. Congress Acarology (1967).
Acarologia 11 (3) : 429-449.
- FAIN, A., 1976a : Ancienneté et Spécificité des acariens parasites. Evolution parallèle. Hôtes-parasites.
Acarologia 17 (3) : 369-374.
- FAIN, A., 1976b : Les Acariens parasites des chauves-souris, biologie, rôle pathogène, spécificité, évolution parallèle parasites-hôtes.
Ann.Spéleol. 31 : 3-25.
- FAIN, A., 1977 : Observations sur la spécificité des Acariens de la famille Myobiidae. Correlation entre l'évolution des parasites et de leurs hôtes.
Ann.Parasitol. (Paris) 52 (3) : 339-351.
- FAIN, A., 1979 : Proc. 5th Int. Congr. Acarol. U.S.A. 1978, Recent Advances in Acarology Vol. II : 321-328.
- RADOVSKY, F.J., 1967 : The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina : Mesostigmata) parasitic on bats.
Univ.Calif.Publ.Ent. 46 : 1-288.
- RUDNICK, A., 1960 : A revision on the Mites of the family Spinturnicidae (Acarina).
Univ.Calif.Publ.Ent. 17 : 157-284, pl. 18-48.

Samenvatting : Morfologische en biologische aanpassingen van de mijten aan het parasitair leven.

Mijten beschikken over een groot aanpassingsvermogen en aldus vormen zij een belangrijk onderzoeksmateriaal in de studie van de fenomenen die gepaard gaan met de overgang van een vrij leven naar een parasitair bestaan enerzijds, en de evolutie van ectoparasiet tot endoparasiet anderzijds. Hoewel fossielen ontbreken neemt men aan dat mijten evolutief gezien reeds zeer oud zijn en dit om vier redenen : het bestaan van verschillende gastheren en nestelplaatsen, belangrijke morfologische aanpassingen bij de mijten (waarvoor een lange tijdspanne nodig is), het voorkomen van mijten die niet meer zonder gastheer kunnen voortbestaan en ten slotte de relatie gast-gastheer die aantoon

dat deze relatie bijna even oud is als de gastheer zelf, en van deze laatste is de ouderdom beter vast te stellen.

Het is mogelijk dat het parasitisme in het begin slechts tijdelijk en okkasideel voorkwam maar door de verschillende aanpassingen van de mijten meer en meer permanent werd. Deze belangrijke aanpassingen zijn het best waar te nemen bij de vasthechtingsorganen van de mijt. De morfologische aanpassingen omvatten konstruktieve en regressieve veranderingen. De konstruktieve aanpassingen komen vooral voor bij de ectoparasiet. Wegens hun belangrijke rol voor de parasiet zijn het voornamelijk de aanhechtingsorganen die sterk geëvolueerd en ontwikkeld zijn. Deze organen worden dan ook als determineermiddel gebruikt. Enkele voorbeelden : Myobiidae hebben vasthechtingsorganen op het eerste paar poten en bezitten een klein schild met twee uitsteeksels die als pincet fungeren. Chirodiscidae hebben gegroefde membranen als verlengstuk van het eerste en tweede paar poten. Hierom wordt de vacht van de gastheer opgerold. Listrophoridae bezitten op de ventrale zijde van het gnathosoma een membraanachtige goot waarin het haar van de gastheer wordt vastgeklemd. Bij de Myocoptidae zijn het de achterste poten die tot pincet omgevormd zijn.

Nog andere groepen mijten bezitten o.a. haren op de tibia, verschillende vormen van zuignappen, een getande snuit, of uitsteeksels op de achterste tarsen om zich aan hun gastheer vast te hechten. Sommige mijten irriteren hun gastheer zodat deze een vocht afscheidt dat naderhand opdroogt en zo een korst vormt die de vasthechting van de mijt verzekert.

De regressieve aanpassingen vindt men vooral bij de endoparasieten waar de vasthechting minder noodzakelijk is. Hier zijn de beharing, het peritremea en de cheliceren sterk gereduceerd of volledig verdwenen. Regressieve aanpassingen worden o.a. ook veroorzaakt door immunoreakties van de gastheer, maar het juiste werkingsmechanisme hiervan is nog niet bekend.

Ten slotte zijn er ook biologische veranderingen en dit vooral in de voortplantingscyclus die korter is dan bij vrij levende soorten; dit komt omdat sommige nymfale stadia ontbreken.

A. FAIN : Instituut voor Tropische Geneeskunde, Nationalestraat 155,
B-2000 ANTWERPEN.
