



107931

CO-ÉVOLUTION DES ACARIENS SARCOPTIFORMES PLUMICOLES  
ET DE LEURS HÔTES

PAR

J. GAUD et W. T. ATYEO \*

RÉSUMÉ

Les Acariens Sarcoptiformes plumicoles (SP) sont des parasites permanents, transmis par contact direct entre oiseaux de même espèce, généralement de parent à enfant. Les SP montrent une grande spécificité parasitaire. Les conditions semblent réunies pour que leur évolution se soit calquée sur celle de leurs hôtes. Les AA donnent des exemples d'associations SP-oiseaux qui paraissent effectivement dues à une co-évolution. Ils citent aussi des faits prouvant que le parallélisme évolutif entre phylum des SP et phylum des oiseaux-hôtes n'a pas été parfait ; il comporte même des exceptions manifestes. Ces exceptions apparaîtront sans doute moins surprenantes lorsque nous aurons une meilleure connaissance de la biologie des SP.

SUMMARY

Feather mites are obligatory parasites of birds ; they are transmitted by direct contact between birds of the same species, generally from parents to offspring. Feather mites show a wide range of parasitic specificities, but in general the host specificities are marked with each order of birds having a distinct acarofauna. We present examples of host-parasite associations that demonstrate co-evolution, facts showing that co-evolution has been imperfect and finally we give some obvious exceptions which may appear less astonishing when we have a better understanding of the biology of feather mites.

INTRODUCTION

Les Sarcoptiformes plumicoles (SP) sont des parasites obligatoires et permanents. Ils vivent normalement sur un seul et même hôte toute la durée de toutes leurs stases. Ils se propagent par contact direct entre oiseaux d'une même espèce. En général, les poussins sont contaminés par leurs parents avant d'avoir quitté le nid. La spécificité parasitaire des SP est très marquée, témoignant d'une étroite adaptation à leurs hôtes, même si l'expression morphologique de cette adaptation n'est pas toujours évidente. Toutes les conditions semblent réunies pour que les nombreuses espèces actuelles de SP et leurs associations avec les espèces aviaires soient essentiellement le résultat d'une co-évolution. Le phylum des SP serait un calque du phylum des oiseaux.

\* Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, Nice, France et Department of Entomology, University of Georgia, Athens, Georgia. Travail subventionné par la National Sciences Foundation (DEB 76-8208).

Effectivement, familles et genres de SP ne sont pas répartis au hasard sur les ordres et familles d'oiseaux. Sauf rares exceptions, à chaque ordre aviaire correspond un type défini d'acarofaune plumicole, comportant un nombre remarquablement restreint de formes de base. Le nombre d'espèces de SP recensées sur l'ensemble des oiseaux de l'ordre est parfois énorme ; mais ces espèces appartiennent à un petit nombre de genres ; souvent certains de ces genres sont proches les uns des autres, appartenant à une même sous-famille par exemple. Ainsi on a trouvé sur les Passeriformes plusieurs milliers d'espèces de SP, la moitié environ du total des espèces de SP communes ; mais ces espèces se rangent dans 62 genres seulement, sur près de 400 connus, et plus de la moitié de ces genres (35) appartiennent à 3 sous-familles seulement (Anaginae, Proctophylloinae, Pterodectinae) sur les 56 sous-familles admises aujourd'hui.

Est-il certain pour autant que l'évolution phylétique des SP ait été parallèle à celle des oiseaux ? Ce parallélisme a été affirmé dès 1950 par DUBININ (6). Depuis, les conceptions sur la systématique des SP ont beaucoup évolué et les exemples que donne DUBININ pour prouver ce parallélisme nous paraissent aujourd'hui peu convaincants. ČERNÝ a été plus loin (3-4). Il voit dans l'acarofaune plumicole un moyen d'éclairer la phylogénie de groupes aviaires dont la position systématique est encore discutée.

Pour nous, bien que les SP soient l'objet de notre étude depuis de longues années, nous avons évité d'aborder les problèmes de l'adaptation de ces acariens à leur hôtes et, singulièrement, celui de l'éventuel parallélisme entre évolution de ces parasites et évolution de leurs hôtes. Il y a au moins trois raisons à cette abstention.

D'abord, la connaissance des relations hôtes-parasites chez les SP a été longtemps obscurcie par des erreurs liées aux contaminations accidentelles. Un SP peut s'égarer sur un oiseau autre que son hôte normal. Rares entre oiseaux vivants, de telles contaminations sont fréquentes entre oiseaux fraîchement tués et réunis dans la même gibecière ou sur la même table de travail. Nous ignorons combien de temps après la mort de l'hôte les acariens restent actifs et capables de telles migrations. Une chose est certaine : les contaminations accidentelles sont une source d'erreurs lorsqu'on étudie les SP sur des peaux conservées en musée. Les auteurs anciens ont souvent été abusés ainsi. *Protalges robini* Trt 1885, type du genre *Protalges* a été décrit comme parasite de perroquet alors que, nous le savons aujourd'hui (15), le genre *Protalges* est inféodé aux colibris (Trochilidae). *Pterolichus serrativentris* Trt 1886 a été décrit comme parasite du marabout *Leptoptilus crumeniferus* (Ciconiiforme) ; pour cette raison, DUBININ, faisant à juste titre de cette espèce le type d'un genre nouveau, a nommé ce genre *Ciconiacarus* ; mais ce genre *Ciconiacarus* s'est révélé (14) être inféodé aux calaos (Bucerotidae, Coraciiformes). *Protolichus casuarinus*, parasite de loris (Psittaciformes) a d'abord été décrit comme parasite du casoar ! Etc., etc. Il a fallu dépister et élucider les cas de ce genre avant de pouvoir parler avec sécurité des associations hôtes-parasites chez les SP.

D'autre part, il nous a paru prématuré d'envisager les relations évolutives entre phylum des SP et phylum des oiseaux avant d'avoir acquis une connaissance suffisante du premier. Or, la systématique des SP est encore en gestation et personne, jusqu'ici, ne semble s'être préoccupé de rechercher à cette systématique des bases phylétiques. Dans leur conception actuelle, les SP constituent un groupe défini uniquement par son habitat. Des phénomènes de convergence adaptative ont pu faire rassembler dans ce groupe des acariens issus de formes libres différentes<sup>1</sup>. A l'intérieur même du groupe, des critères morphologiques plus frappants que significatifs ont pu inciter à rapprocher artificiellement des formes phylétiquement éloignées. Nous connaissons

1. Aussi nous refusons-nous à désigner l'ensemble des SP par le nom d'Analgoidea, qui suggère faussement une certaine unité phylétique.

des exemples relativement récents d'erreurs de ce genre. DUBININ (8) a ainsi réuni dans sa famille des Freyanidae des représentants de chacune des trois superfamilles que nous distinguons aujourd'hui (20) parmi les SP. Que peut valoir, tant que de telles erreurs n'ont pas été redressées, une comparaison entre phylum des parasites et phylum de leurs hôtes ?

Enfin, nous étant fixé pour tâche de revoir entièrement la systématique des SP, il nous a paru inopportun de nous préoccuper trop tôt des relations entre phylum de ces acariens et phylum de leurs hôtes. Cette préoccupation nous aurait exposé à introduire un biais dans le choix des caractères servant à définir les taxons ou dans l'établissement d'une hiérarchie entre ces caractères. En effet, une différence une fois perçue entre deux formes de SP parasitant chacune un oiseau distinct, il est tentant de surestimer l'intérêt taxonomique de cette différence lorsque ces deux hôtes sont des oiseaux phylétiquement éloignés ; de sous-estimer au contraire l'intérêt taxonomique de la différence si les hôtes sont des oiseaux proches parents l'un de l'autre.

Des inconnues et des incertitudes nombreuses persistent encore aujourd'hui dans notre conception phylétique des SP. L'origine polyphylétique de ces acariens nous paraît maintenant certaine. La famille des Pyroglyphidae nous montre simultanément (14) les différentes étapes de l'adaptation d'un groupe d'acariens Sarcoptiformes depuis la vie libre jusqu'au parasitisme dans le plumage des oiseaux. On trouve dans cette famille des genres détriticoles (*Dermatophagoïdes*), des genres nidicoles (*Sturnophagoïdes*), des genres phorétiques (*Hirstia*), des genres plumicoles (*Onychalges*) et même un genre syrinxicole (*Paralgopsis*). Un processus évolutif analogue à celui dont les Pyroglyphidae nous offrent l'image est vraisemblablement à l'origine des autres groupes de SP et un tel processus a dû se dérouler non pas une mais plusieurs fois au cours des âges. Les SP constituent de ce fait un ensemble inhomogène.

Toutefois, dans cet ensemble hétérogène, nous sommes aujourd'hui capables de discerner des blocs homogènes d'une certaine étendue (20). C'est sur de tels groupes que sera basé le présent travail. Des traces d'une co-évolution des SP et de leurs hôtes existent. Nous en donnerons des exemples. Par ailleurs, des faits bien établis montrent que le parallélisme évolutif entre phylum des parasites et phylum des oiseaux n'a pas été constant. Il est plus facile de citer et de classer ces faits que de formuler une hypothèse (ou des hypothèses) qui les explique de façon satisfaisante.

#### FAITS EN ACCORD AVEC LA THÈSE DU PARALLÉLISME ÉVOLUTIF

La thèse du rôle essentiel de la co-évolution du phylum des SP et du phylum des oiseaux dans la genèse des formes et des associations actuelles peut être étayée directement. Il existe, nous le verrons, des exemples d'exact recouvrement d'un rameau phylétique aviaire par un rameau phylétique parasitaire. Par ailleurs, toute preuve de la très grande difficulté, pour un oiseau donné, d'acquérir des SP différents de ceux qu'hébergent ses géniteurs constitue un argument indirect en faveur de la thèse du rôle essentiel de la co-évolution.

#### PREUVES DIRECTES

##### *Les parasites des guépiers (Meropidae).*

Un exemple de recouvrement presque parfait d'un rameau phylétique aviaire par un rameau phylétique parasitaire est fourni par les guépiers du genre *Merops*<sup>1</sup> et les SP du genre *Pseudalges*

1. Nous entendons *Merops sensu lato*, rassemblant la presque totalité des espèces de Meropidae.

(Trouessartiidae). Ce dernier genre est inféodé aux Meropidae et ne se rencontre chez aucun autre oiseau. Chaque espèce de guépier paraît héberger une espèce de *Pseudalges* et une seule. Six espèces du genre *Pseudalges* sont actuellement connues. Les six premières colonnes du tableau I montrent comment ces six espèces se distribuent parmi les *Merops* dont nous avons pu (17) examiner les parasites. Or, C. H. FRY (12) a consacré un important mémoire à l'évolution et à la systématique des Meropidae. Il résume ses conclusions dans un diagramme exprimant le degré de parenté entre elles qu'il attribue aux différentes espèces. Sur ce diagramme, nous avons (fig. 1) rapporté les associations *Merops-Pseudalges*. La confrontation des résultats obtenus par l'acarologiste avec la conception de l'ornithologiste est extrêmement satisfaisante. On peut parler de co-spéciation des parasites et des hôtes. Il est intéressant de souligner que la division en espèces du genre *Pseudalges* établie par Gaud a été faite dans l'ignorance de la conception de FRY. Au moment où il a étudié les parasites des Meropidae, Gaud pensait valable la division de cette famille entre les genres *Aerops*, *Bombylonax*, *Dicrocercus*, *Melittophagus* et *Merops*, tous genres confondus aujourd'hui sous le nom de *Merops sensu lato*. Aucun de ces genres aujourd'hui contestés ne constitue un groupe de guépiers hébergeant le même *Pseudalges*.

En dehors des *Pseudalges* chaque espèce de *Merops* héberge habituellement deux autres SP de la famille des Gabuciniidae : une espèce du genre *Anepigynia* et une espèce du genre *Coraciacarus*. Nous connaissons (17), pour l'ensemble des guépiers, trois espèces du genre *Anepigynia* et une espèce, divisible en deux sous-espèces, du genre *Coraciacarus*. Les cinq dernières colonnes du tableau I montrent comment ces diverses formes parasitaires se répartissent parmi les différentes espèces de *Merops*, celles, du moins, dont nous avons eu en mains les parasites. Cette répartition est en bon accord avec l'évolution des *Merops* telle que la conçoit FRY (12).

#### *La famille des Freyanidae.*

A une toute autre échelle que l'exemple précédent, la répartition des différents genres de la famille des Freyanidae parmi les ordres d'oiseaux-hôtes (fig. 2) montre un ensemble d'associations SP-hôtes paraissant bien résulter d'une co-évolution. La famille des Freyanidae réunit des Acariens tous parasites d'oiseaux aquatiques. Elle compte actuellement onze genres répartis en trois sous-familles, plus un genre assez aberrant : *Diomedacarus* Dubinin. Ce dernier est parasite de Procellariiformes, ordre ancien d'oiseaux aquatiques. Les genres *Michaelichus* et *Sulanyssus*, formant la sous-famille des Michaelichinae, sont parasites de Pelecaniformes ; ces genres montrent simultanément des caractères archaïques et une grande spécialisation. Les six genres de la sous-famille des Freyaninae sont parasites d'Anatiformes, sauf *Halleria* qui parasite les Phaenicoptériformes ; ces genres comptent d'assez nombreuses espèces et nous ne connaissons pas d'Anatiforme, l'eider excepté, qui n'héberge une ou plusieurs espèces de Freyaninae. Enfin, une sous-famille qui n'a pas encore fait l'objet de publication réunit les formes les moins spécialisées de la famille des Freyaninae. Elle comporte deux genres parasites de Gruiformes et un troisième, *Freyanomorpha*, groupant plusieurs espèces parasites des Charadriiformes, les plus modernes des oiseaux aquatiques.

#### PREUVES INDIRECTES

##### *Les parasites des rapaces.*

L'étude des parasites de oiseaux de proie nous fournit une démonstration de la difficulté, pour un SP donné, de s'implanter sur un hôte différent de celui auquel il est adapté.

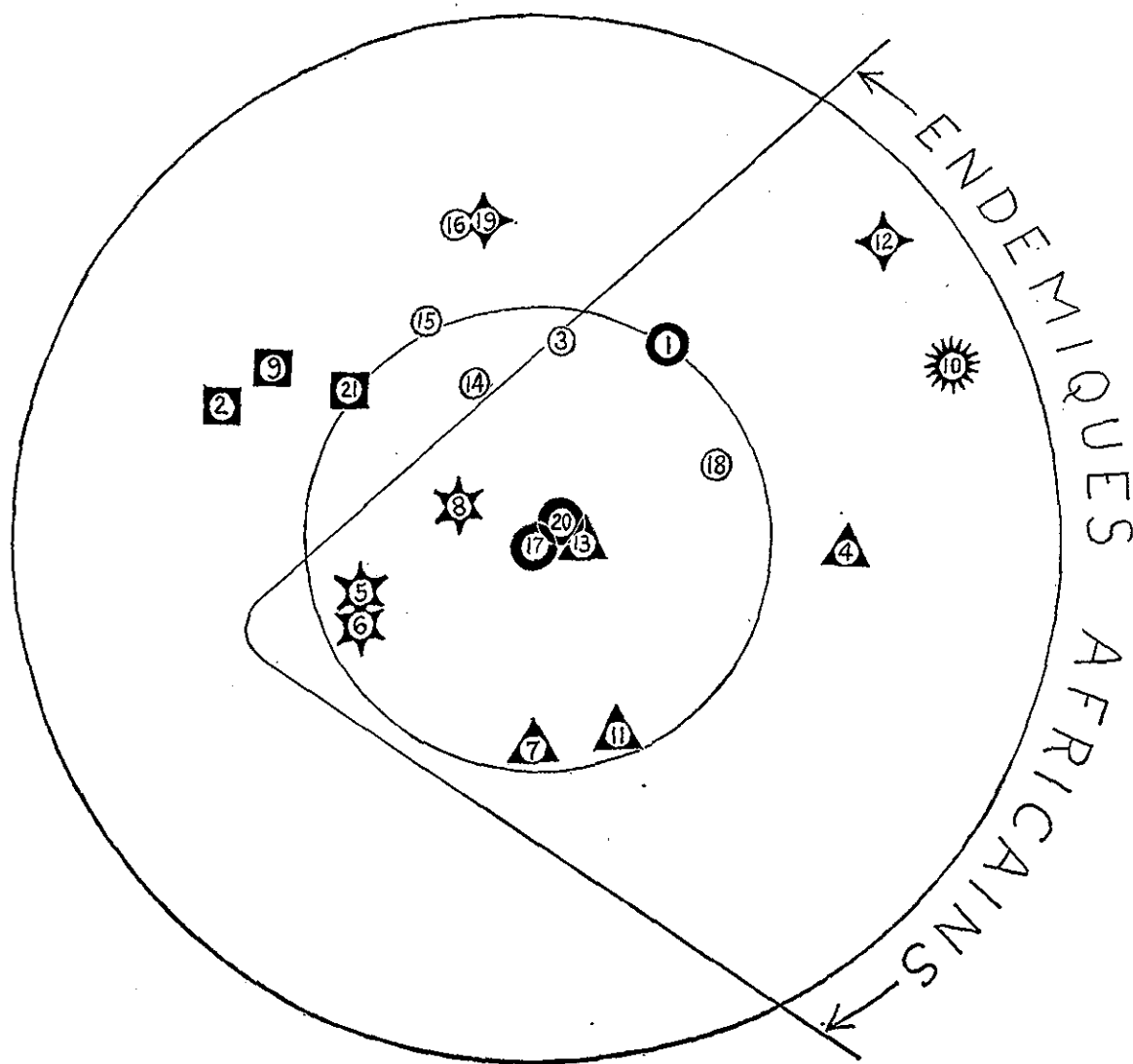


FIG. 1. — *Pseudalgae* parasites des *Merops*.

Chaque cercle numéroté représente une espèce du genre *Merops*, la place de ce cercle traduisant les affinités de l'espèce à l'intérieur du genre selon Fry. Les cercles entourés d'une figure noire correspondent à des associations hôtes-parasites connues. La forme de chaque figure noire correspond à une espèce donnée du genre *Pseudalgae* : carré = *P. analgoides* ; étoile à 4 branches = *P. mimus* ; étoile à 6 branches = *P. fal-lax* ; cercles = *P. brachylobus* ; étoile à 6 branches = *P. inchoatarcus* ; triangle = *P. orwigi*. Les chiffres à l'intérieur des cercles correspondent aux noms d'espèce des hôtes, rangés par ordre alphabétique : 1 = *M. albicollis* ; 2 = *M. apiaster* ; 3 = *M. boehmi* ; 4 = *M. breweri* ; 5 = *M. bullockoides* ; 6 = *M. bulocki* ; 7 = *M. gularis* ; 8 = *M. hirundineus* ; 9 = *M. leschenaulti* ; 10 = *M. malimbicus* ; 11 = *M. mulleri* ; 12 = *M. nubicus* ; 13 = *M. oreobates* ; 14 = *M. orientalis* ; 15 = *M. ornatus* ; 16 = *M. philippinus* ; 17 = *M. pusillus* ; 18 = *M. revoilii* ; 19 = *M. superciliosus* ; 20 = *M. variegatus* ; 21 = *M. viridis*.

TABLEAU I. — SP parasites des *Merops*.

Espèces aviaires	Parasites										
	Pseudalges analgoides	mimus	fallax	brachylobus	inchoatarcus	orwigi	Anepigynia anaphylla	hypophyllatta	leptonota	Coraciacarus meropis meropis	meropis leptus
<i>Merops apiaster</i>	+						+			+	
- <i>leschenaulti</i>	+										
- <i>viridis</i>	+										
- <i>superciliosus</i>		+					+			+	
- <i>nubicus</i>		+					+			+	
- <i>malimbicus</i>			+				+			+	
- <i>albicollis</i>		⊕		+						+	
- <i>variegatus</i>				+			+				+
- <i>pusillus</i>				+			+				+
- <i>hirundineus</i>					+						+
- <i>bullockoides</i>					+					⊕	
- <i>bulocki</i>					+			+			+
- <i>gularis</i>						+					+
- <i>mulleri</i>						+					
- <i>breweri</i>						+					
- <i>oreobates</i>						+		+			+

Les croix encadrées marquent les discordances constatées. L'infection de *Merops albicollis* par *Pseudalges mimus* est peut-être due à une contamination accidentelle. La présence de *Coraciacarus meropis meropis* sur *Merops bullockoides* est un phénomène maintes fois vérifié.

Beaucoup d'oiseaux rapaces ont pour victimes d'autres oiseaux. Il n'est pas rare de trouver sur des Falconiformes ou sur des Strigiformes des SP provenant manifestement de leurs proies. Ainsi des *Pterolichus* parasites de Galliformes ou des Falculiferidae parasites de Columbiformes ont été souvent trouvés sur des faucons. Aucun de ces parasites ne s'est jamais implanté sur l'espèce prédatrice. Il existe, à notre connaissance, un seul genre, *Hieracolichus* Gaud et Atyeo (Gabuciniidae) commun à des oiseaux rapaces (Falconiformes) et à une proie éventuelle de ceux-ci (Gruiformes de la famille des Otitidae) ; mais rien ne fait penser que les *Hieracolichus* soient des parasites des Otitidae secondairement adaptés aux Falconiformes, au contraire. Il existe en effet trois autres genres de Gabuciniidae parasites de Falconiformes : *Aetacarus*, *Aposolenidia* et *Ramogabucinia*. *Hieracolichus* est par contre le seul genre de Gabuciniidae connu pour parasiter des Gruiformes.

Le phénomène de la prédation d'une espèce aviaire par une autre a donc offert aux SP de nombreuses occasions de coloniser des hôtes nouveaux. Aucune de ces possibilités n'a eu d'aboutissement positif. Ces échecs peuvent être imputés au fait que les oiseaux prédateurs étaient déjà parasités par leurs propres SP. Les niches écologiques susceptibles de convenir aux nouveaux arrivants étaient déjà occupées. Cette explication, satisfaisante dans le cas des prédateurs, n'est pas valable dans le cas des coucous, ci-après évoqué.

#### *Les parasites des coucous.*

En règle générale, les jeunes oiseaux acquièrent leurs parasites plumicoles au contact de leurs parents, au cours de leur vie au nid, dès la pousse des premières plumes et, en tout cas, avant le premier envol. Leurs SP sont acquis par contamination familiale.

Dans ces conditions, intéressant et instructif nous a paru le cas des Cuculiformes dits « coucous parasites » qui pondent leur œuf dans le nid de divers petits passeriformes. Les jeunes coucous, entièrement élevés par leurs parents adoptifs, restent sans contact avec des individus de leur espèce jusqu'à la maturité sexuelle. Toutes les circonstances semblent réunies pour que les jeunes coucous acquièrent les SP de leurs parents adoptifs. Or, un tel transfert n'a jamais été observé. GAUD (13) a noté sur les peaux de Cuculiformes à mœurs parasites conservées en musée la présence de SP parasites habituels de Passeriformes (genres *Analgés*, *Proctophyllodes*, *Montesauria* et *Trouessartia*) ; mais pas plus fréquemment que sur les peaux de Cuculiformes élevant eux-mêmes leurs jeunes ou sur celles d'oiseaux non Passeriformes quelconques.

En fait, les jeunes coucous élevés par des parents adoptifs n'hébergent pratiquement pas de SP jusqu'à leur maturité sexuelle. A ce moment seulement, ils acquièrent — par contamination vénérienne pourrait-on dire — les SP parasites de leur lignée. Il est remarquable que les SP vivant sur les coucous à mœurs parasites sont très proches des SP parasitant les Cuculiformes qui élèvent eux-mêmes leur progéniture. Le genre *Scutalges* (Analgidae) se rencontre chez les coucous parasites : *Cuculus*, *Cacomantis*, *Chalcites*, *Caliechthrus*, comme sur les coucous non parasites *Centropus*, *Ceuthmochares*, *Saurothera*. Le genre *Coraciacarus* (Gabuciniidae) se rencontre sur des coucous parasites (*Clamator*, *Cuculus*, *Chryzococcyx*) comme sur des coucous non parasites (*Centropus*, *Ceuthmochares*)... et aussi sur les Musophagiadae. Le genre *Xolalges* (Xolalgidae) a été trouvé sur un coucou parasite (*Cuculus canorus*) et sur un coucou nidificateur (*Ceuthmochares aereus*). Le genre *Coccylichus* a été trouvé sur le seul *Cercococcyx olivinus* (parasite), mais jamais sur quelque Passeriforme que ce soit. Finalement, seuls les SP phylétiquement adaptés aux Cuculiformes s'avèrent aptes à contaminer les jeunes coucous.



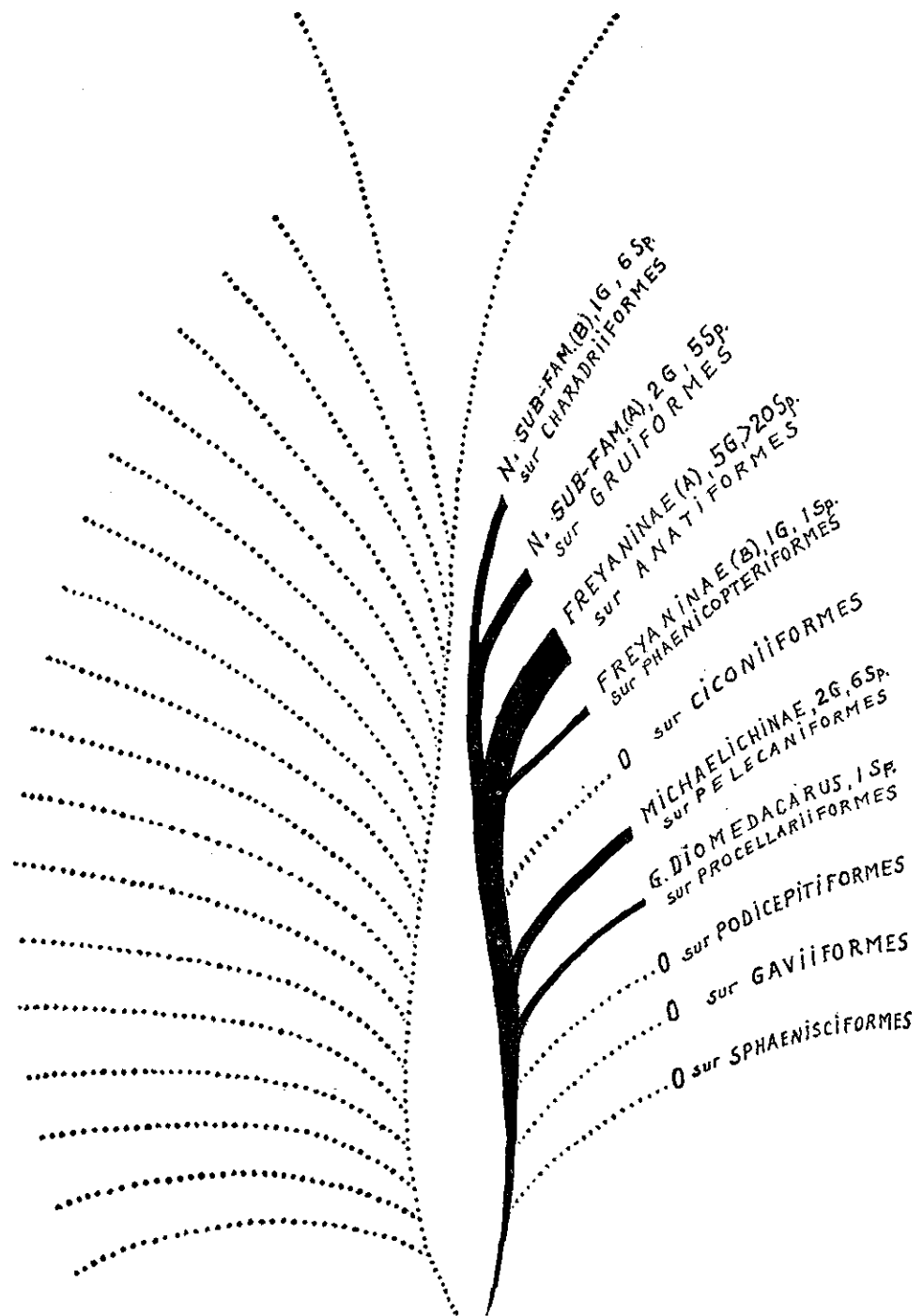


FIG. 2. — Répartition des sous-familles,  
genres et espèces de Freyanidae parmi les ordres aviaires.

#### FAITS EN DÉSACCORD AVEC LA THÈSE DU PARALLÉLISME ÉVOLUTIF

Nous les classerons en trois catégories : *a*) les imperfections du parallélisme entre évolution du phylum des parasites et évolution du phylum des oiseaux ; *b*) les faits montrant que la spéciation des SP peut se faire indépendamment de celle de leurs hôtes ; *c*) les exceptions flagrantes à la règle du parallélisme.

#### IMPERFECTIONS DU PARALLÉLISME

Si le parallélisme était demeuré parfait, au cours des âges, entre évolution du phylum des SP et évolution du phylum des oiseaux, le premier recouvrirait le second de façon à peu près régulière. Deux familles de SP de même étendue, c'est-à-dire réunissant des nombres comparables de genres et d'espèces, devraient avoir chacune un éventail d'hôtes de même ampleur. Une famille de SP ayant une assez large distribution (plusieurs ordres d'oiseaux) devrait avoir des représentants dans à peu près toutes les familles aviaires de l'un au moins de ces ordres. En fait, nous observons au contraire une dispersion irrégulière et lacunaire.

Le groupe homogène le plus étendu que nous connaissions parmi les SP est celui des Pterolichoidea (20). Il réunit dix familles, groupant 16 sous-familles<sup>1</sup>. Nous trouvons parmi ces familles, sur le plan des associations hôtes-parasites, les situations les plus différentes. Certaines familles de Pterolichoidea sont étroitement inféodées à une seule famille d'oiseaux. C'est le cas des Crypturoptidae (9 genres, tous parasites de Tinamidae) ; des Eustathiidae (18 genres, tous parasites d'Apodidae). Certaines familles de Pterolichoidea, au contraire, ont un éventail d'hôtes très ouvert : Gabuciniidae, Pterolichidae. En ce qui concerne la dernière de ces deux familles, elle comporte un très grand nombre de genres (64) et son homogénéité peut prêter à discussion. Il n'en est pas de même des Gabuciniidae ; ceux-ci constituent un exemple privilégié de dispersion étendue et lacunaire (tableau II), exemple d'autant plus démonstratif que le phénomène de dispersion irrégulière, observé au niveau de la famille dans son ensemble, se retrouve au niveau de plusieurs des 13 genres composant celle-ci. Le genre *Anepigynia* G. et A. parasite des Coraciiformes (Meropidae) mais aussi un Passeriforme (Prionopidae). Le genre *Capitolichus* G. et A. se rencontre sur des Piciformes (Bucconidae, Capitonidae, Rhamphastidae) et sur des Passeriformes (Campehagidae, Cotingidae). Le genre *Coraciacarus* Dubinin parasite des Coraciiformes (Meropidae) et des Cuculiformes (Cuculidae et Musophagidae). Le genre *Hieracolichus* G. et A. se retrouve sur divers Falconiformes, mais aussi sur des Gruiformes (Otitidae).

#### SPÉCIATION PARASITAIRE INDÉPENDANTE DE LA SPÉCIATION AVIAIRE

##### *Adaptation à des niches écologiques distinctes.*

La spéciation parasitaire peut correspondre à l'occupation par les deux espèces divergentes de deux niches écologiques offertes par le même hôte. Ce type de spéciation a été particulièrement bien étudié par DUBININ (6) à propos des *Freyana* parasites d'Anatiformes. Chez beaucoup de ces oiseaux, chaque rémige primaire présente une zone centrale où les baricules se rejoignent, transformant l'espace entre deux barbes en couloir clos, et une zone périphérique où les espaces

1. Neuf familles et 14 sous-familles si nous excluons des comparaisons la famille des Syringobiidae, dont l'habitat spécial (Syrinxicole) suppose des phénomènes d'adaptation particuliers.

TABLEAU II. — Répartition des genres de la famille des Gabuciniidae  
 parmi les ordres aviaires.

	Aetacus	Hieracolithus	ApoSolentia	Ramegabucinia	Coraciacus	Paragabucinia	Coraciibia	Anepigynia	Tocolichus	Piciformobia	Capitolichus	Artamacarus	Gabucinia
Struthioniformes													
Rheiformes													
Casuariformes													
Apterygiformes													
Tinamiformes													
Gaviiformes													
Podiceptiformes													
Procellariiformes													
Pelecaniformes													
Ciconiiformes													
Anatiformes													
Gruiformes	X												
Charadriiformes													
Falconiformes	X	X	X	X	X								
Galliformes													
Columbiformes													
Psittaciformes													
Cuculiformes					X								
Strigiformes													
Caprimulgiformes						X							
Apodiformes													
Coliiformes													
Coraciiformes					X		X	X					
Piciformes								X	X	X	X	X	X
Passeriformes								X	X	X	X	X	X

entre deux barbes constituent un canal clos sur trois faces seulement, la quatrième demeurant ouverte. Toutes les espèces d'Anatidae présentant cette structure de rémiges sont parasitées par deux espèces du genre *Freyana* : l'une à soies de contour médiocrement développées habitant les couloirs clos, l'autre à soies de contour plus développées habitant les couloirs largement ouverts. C'est un des rares cas où les différences morphologiques séparant deux espèces congénères parasitant simultanément un même hôte trouvent une explication satisfaisante dans l'adaptation aux conditions particulières offertes par des niches écologiques différentes.

A une autre échelle, la famille des Syringobiidae, dont les représentants vivent non pas à la surface des plumes mais dans le calamus de celles-ci, est séparée des autres familles de Pterolichoidea par une adaptation à cet habitat spécial plutôt que par son adaptation à un groupe quelconque d'oiseaux.

#### *Spéciation et géographie.*

GAUD et ATYEO (19) ont montré qu'une espèce de SP parasitant, dans une aire géographique donnée, certaines espèces aviaires peut éventuellement, dans une autre aire géographique, être remplacée sur les mêmes hôtes par une espèce congénère mais nettement différente. Ainsi, *Falculifer rostratus* et *Pterophagus strictus* qui, dans les régions tempérées, parasitent pigeons et tourterelles des genres *Columba* et *Streptopelia* sont remplacés sur les mêmes hôtes, dans les régions intertropicales, par *Falculifer lacertosus* et *Pterophagus columbae*. De même, *Proctophyllodes truncatus* qui parasite dans les régions tempérées divers moineaux du genre *Passer*, est remplacé, dans les régions intertropicales, par *Proctophyllodes orientalis*.

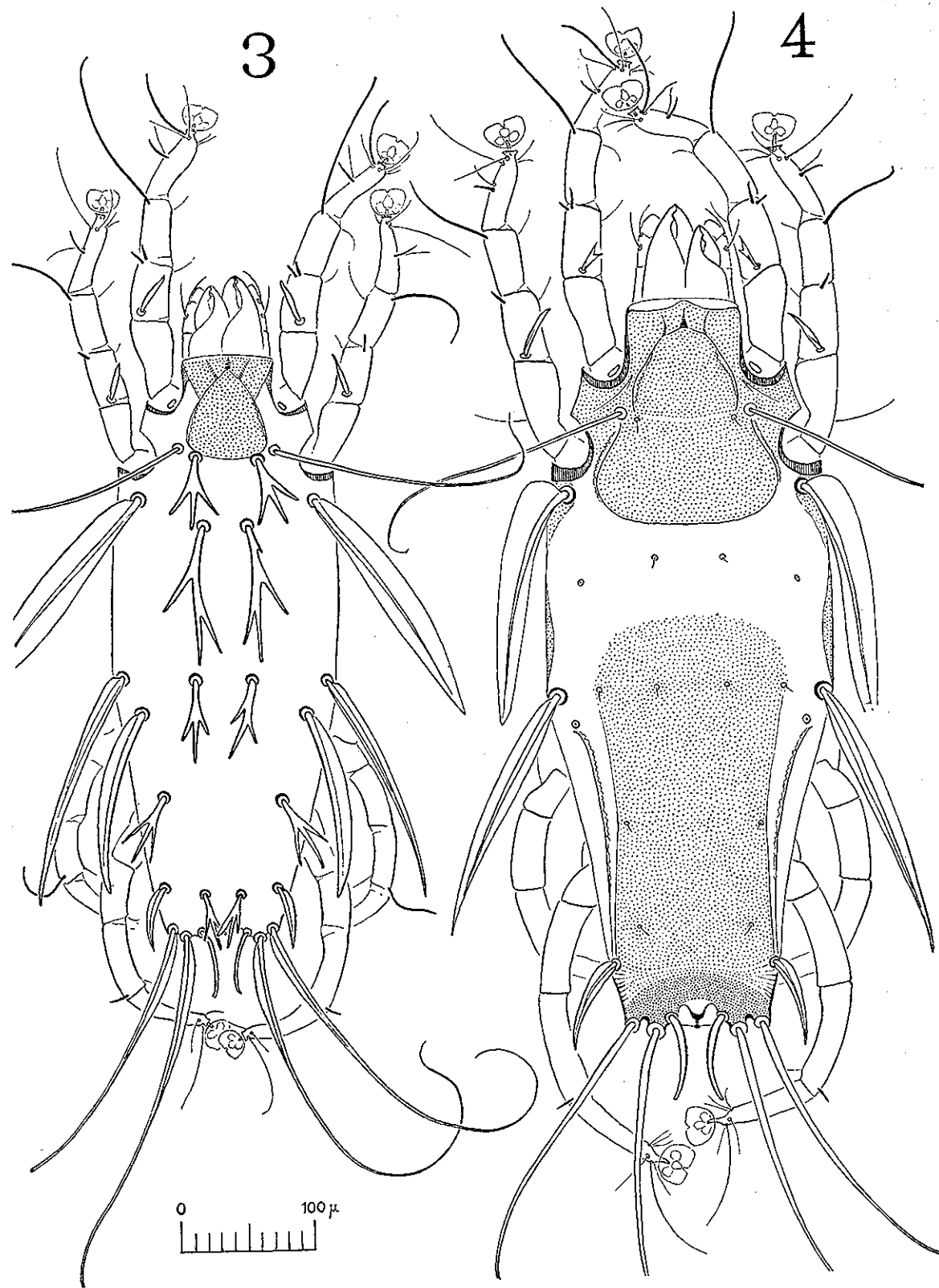
### EXCEPTIONS FLAGRANTES

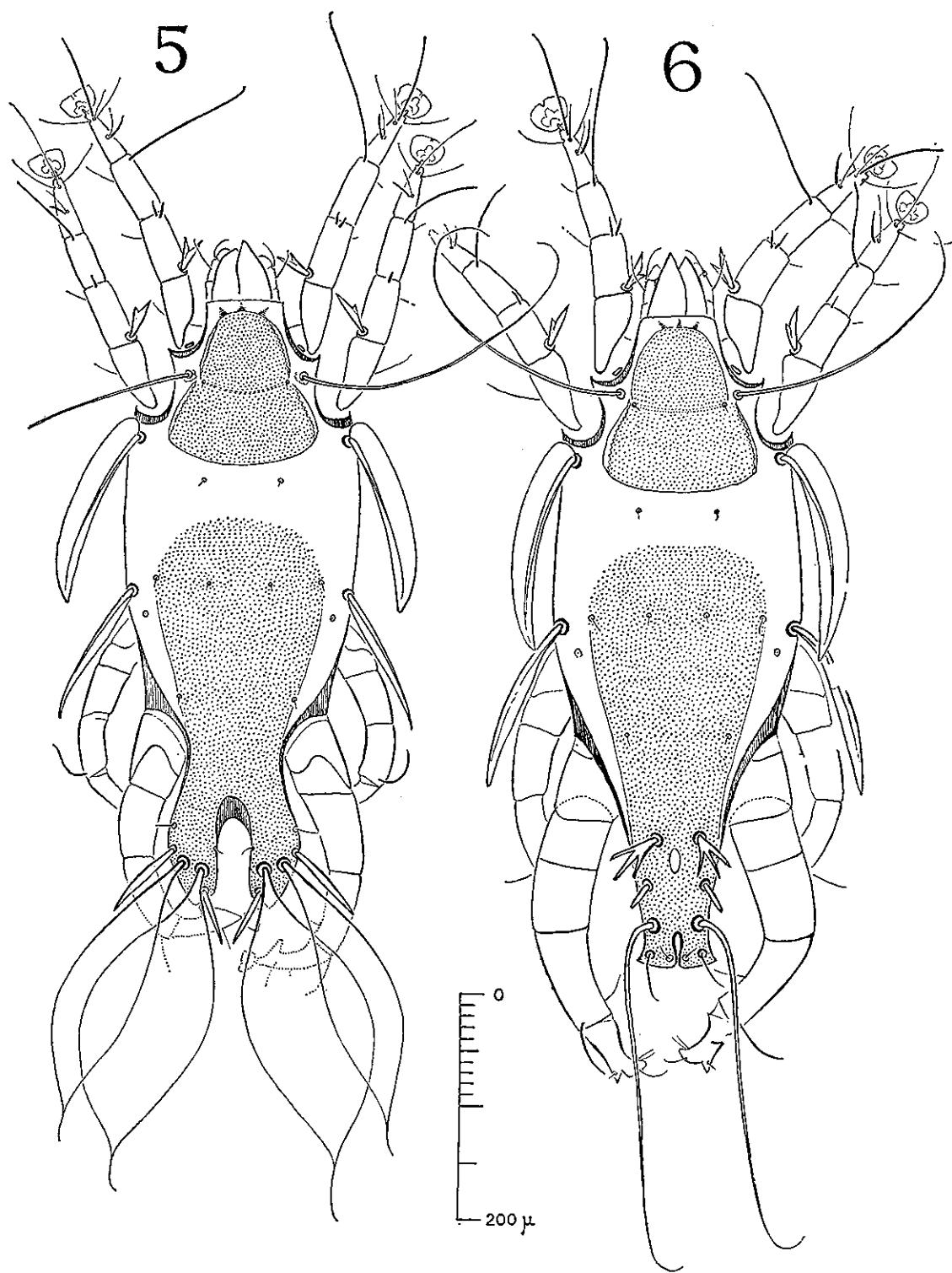
#### *Le cas des Pandionidae.*

L'ordre des Falconiformes comprend cinq familles. Quatre d'entre elles, Accipitridae, Cathartidae, Falconidae et Sagittariidae, montrent pratiquement tous la même acarofaune plumicole composée essentiellement d'un représentant de la famille des Gabuciidae (genres *Aetacarus*, *Hieracolichus* ou *Ramogabucinia*) d'un représentant de la famille des Pterolichidae (genre *Pseudaloptinus*) et d'un représentant de la famille des Xolalgidae (genre *Dubininia*). Mais *Pandion haliaetus*, qui compose seul la famille des Pandionidae, héberge des SP complètement différents : *Bonnetella fusca* et *Analloptes* sp. *B. fusca* est la seule espèce du genre *Bonnetella* (Pteronyssidae), genre très original dont les plus proches parents (*Promegnina*, *Scutomegnina*, *Zachvatkinia*) sont parasites d'oiseaux aquatiques. Le genre *Analloptes* comprend différentes espèces, parasites des oiseaux les plus divers : Fregatidae, Threskiornithidae, Psophiidae, Rallidae, et aussi Bucerotidae.

#### *Le cas de la bécasse commune.*

Les membres de la famille des Scolopacidae (Charadriiformes) hébergent une acarofaune remarquablement abondante, tant en nombre d'individus qu'en nombre d'espèces. Mais, au sein de cette famille aviaire, la structure de l'acarofaune varie peu d'une espèce à l'autre ou d'un genre à l'autre. Cette acarofaune est essentiellement constituée d'acariens de la famille des Allopidae (*Alloptes* et genres voisins, *Brephosceles* et genres voisins) ; d'acariens de la famille des Avenzoariidae (*Avenzoaria* et genres apparentés) ; d'acariens de la famille des Pterolichidae (*Magimelia* et genres voisins) ; d'acariens de la famille des Xolalgidae (*Ingrassia* et genres voisins) ; d'acariens de la famille des Syringobiidae (dans le calamus des plumes : *Syringobia* et genres appa-





Figs. 3-6. — Dans l'ordre : tritonymphe, femelle, première forme de mâle (*Vexillaria*) et deuxième forme de mâle (*Pterocolurus*), d'une même espèce de SP : *Vexillaria intermedia* Gaud 1969, parasite des Calaos terrestres du genre *Bucorvus*.

rentés). Cependant, un oiseau au moins de la famille des Scolopacidae échappe à ce schéma. La bécasse commune d'Europe, *Scolopax rusticola*, n'héberge aucun SP des 5 familles ci-dessus mentionnées. Son seul parasite plumicole est un *Proctophyllodes*, *Pr. scolopacinus* Koch, dont on trouve les congénères seulement sur des Passeriformes. *Proctophyllodes scolopacinus* a été retrouvé sur *Scolopax rusticola*, en Europe et en Afrique du Nord, avec une fréquence et une régularité qui excluent l'idée de contamination accidentelle. Cet acarien a été également récolté sur *Scolopax (Philohela) minor* en Louisiane. Nous ne pouvons dire si l'exception concerne le genre *Scolopax* dans son entier, mais l'exception est manifeste. Les bécasses sont les seuls Scolopacidae, les seuls Charadriiformes et même les seuls oiseaux non Passeriformes<sup>1</sup> à héberger un *Proctophyllodes*.

#### DISCUSSION

Les faits que nous avons rapportés comme arguments contre la thèse du parallélisme évolutif sont les exemples les plus démonstratifs que nous connaissions. Ils ne sont pas les seuls ; dans chacune des catégories que nous avons proposées, nous pourrions en citer d'autres. Nous ne voudrions pourtant pas minimiser le rôle de la co-évolution dans la formation et la répartition des espèces de SP. Le parallélisme évolutif entre phylum des SP et phylum des oiseaux n'a pas été parfait ; il reste cependant manifeste. La corrélation existant entre les groupes taxonomiques des SP et les groupes taxonomiques aviaires est suffisante pour que nous puissions, d'après le genre des SP trouvés sur un oiseau, déterminer l'ordre auquel appartient celui-ci et, s'il s'agit d'un non-Passeriforme, sa famille. Une telle possibilité montre que rares ont été les exceptions à la règle du parallélisme évolutif. Cette rareté apparaît remarquable quand on songe au nombre d'occasions qui se sont offertes aux oiseaux, depuis le Crétacé jusqu'à nos jours, d'acquérir des SP autres que ceux de leurs ancêtres.

Ces exceptions n'en sont pas moins intéressantes. Elles nous rappellent, entre autres, à quel point nous sommes encore ignorants des conditions de l'adaptation des SP à leurs hôtes. Seules, les adaptations morphologiques aux structures du plumage ont fait l'objet d'études et, comme il est fréquent, seules les corrélations positives ont été retenues, les corrélations négatives étant négligées. Ainsi DUBININ (6), comparant deux types de *Freyana* parasites d'Anatidae, *F. anatina* et *F. largifolia*, voit dans le grand développement des soies de contour chez la dernière espèce une adaptation permettant de mieux résister aux turbulences de l'air et ainsi de pouvoir vivre sur la partie distale des rémiges, là où les couloirs entre les barbes sont incomplètement fermés. Mais, après avoir considéré le développement « aérodynamique » des soies de contour comme une adaptation aux conditions créées par le vol rapide, DUBININ ne s'étonne pas (9) de trouver un tel développement poussé au maximum chez les deux espèces de son genre *Opisthocomacarus*. Or l'hôte de celles-ci, l'hoazin, est un oiseau qui vole très peu.

En fait, faut-il attribuer aux adaptations morphologiques des SP un rôle essentiel, déterminant les rapports entre ces Acariens et leurs hôtes ? On peut en douter lorsqu'on rencontre sur un même oiseau trois ou même quatre (1) espèces parasitaires congénères. On peut en douter quand on considère l'étonnant polymorphisme intraspécifique d'un grand nombre de SP. Non seulement les mâles diffèrent considérablement des femelles, mais souvent une même espèce comporte deux types de mâles, très différents l'un de l'autre (fig. 5 et 6). Plus rarement, il existe deux types de femelles (*Proctophyllodes truncatus* Robin, *Diplaegidia columbae* Koch). Parfois, ce sont les trito-

1. VITZTHUM a décrit un *Proctophyllodes aquaticus* d'*Anas acuta*. Aucun autre *Proctophyllodes* n'a jamais été retrouvé sur aucun canard et il semble s'être agi d'une contamination accidentelle. Selon ATYEO et BRAASCH, *Pr. aquaticus* Vitzthum serait synonyme de *Pr. picae* (Koch).

nymphes qui montrent des structures extraordinaires dont les adultes sont dépourvus (excroissances tégumentaires des TN des genres *Alleustathia* ou *Tillacarus* ; soies dorsales en trident des TN de *Vexillaria* (fig. 4). Visiblement, un certain nombre des caractères morphologiques les plus frappants des SP sont sans rapports avec l'adaptation du parasite à son hôte.

Quel que soit, en tout cas, le rôle de ces adaptations morphologiques, elles ne doivent pas faire oublier les adaptations physiologiques qui ont dû jouer aussi. Les SP trouvent sur l'oiseau abri mais, de plus, nourriture. De quoi se nourrissent-ils ? débris de plumes ? sécrétions couvrant les plumes ? micro-organismes développés sur ces débris et sécrétions ? Une meilleure connaissance de la nutrition des SP éclairerait peut-être les exceptions à la règle du parallélisme évolutif entre phylum de ces acariens et phylum des oiseaux.

Enfin, même si l'oiseau-hôte représente l'essentiel des conditions écologiques dans lesquelles se développent les SP, il ne les représente pas toutes. Des facteurs climatiques extérieurs à l'oiseau agissent certainement sur les SP. DUBININ (7) a montré le rôle du froid comme entrave à la diffusion des SP. GAUD et ATYEO (19) ont noté l'influence de l'aridité comme facteur limitant le développement de ces parasites. CHEKE (5) a souligné la diminution des populations de SP en fonction de l'altitude. De telles actions climatiques ont pu perturber le jeu de la co-évolution du phylum des SP et de celui des oiseaux.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. ATYEO (W. T.), 1967. — Four new species of *Monojoubertia* from one species of bird. — *Jl Kansas entom. Soc.* **40** : 458-465.
2. ATYEO (W. T.) et N. L. BRAASCH, 1966. — The feather mite genus *Proctophyllodes*. — *Bull. Univ. Nebraska State Mus.*, **5** : 1-354.
3. ČERNÝ (V.), 1971. — Parasite-host relationship in feather mites. — *Proc. 3th intern. Congr. Acarol.*, Praha.
4. ČERNÝ (V.), 1972. — Comparison of chewing lice and feather mites as indicators of relationships in some birds suborders. — *Wiadomosci Parasit.*, **18** (4-6) : 525-529.
5. CHEKE (R.), 1972. — Birds of the Cherangani montane forest and their parasites. — *East Afr. Wildlife J.*, **10** : 245-249.
6. DUBININ (V. B.), 1950. — Au sujet de la spécificité des SP en rapport avec l'évolution de leurs hôtes. — *Usp. sovrem. Biol.*, **29** : 442-457 (en Russe).
7. DUBININ (V. B.), 1951. — *Analgoidea*, Introduction à leur étude. — *Faune URSS, Arachnides*, t. VI, vol. 5 (en Russe) 363 p.
8. DUBININ (V. B.), 1953. — *Analgoidea*. Familles *Epidermoptidae* et *Freyanidae*. — *Faune URSS, Arachnides*, t. VI, vol. 6 (en Russe) 411 p.
9. DUBININ (V. B.), 1955. — Nouveaux genres et espèces d'acariens plumicoles. — *Tr. Inst. Zool. Leningr.*, **18** : 248-286 (en Russe).
10. FAIN (A.), 1969. — Adaptation to Parasitism in mites. — *2e Congr. intern. Acarol.* — *Acarologia*, **11** (3) : 429-449.
11. FAIN (A.), 1975. — Ancienneté et spécificité des Acariens parasites. — *Acarologia*, **17** (3) 369-374.
12. FRY (C. H.), 1969. — The evolution and systematics of bea-eaters (*Meropidae*). — *Ibis*, **111** (4) : 557-592.
13. GAUD (J.), 1966. — SP parasites sur les oiseaux Cuculiformes d'Afrique. — *Rev. Zool. Bot. afric.*, **73** (3-4) : 317-338.
14. GAUD (J.), 1968. — Acariens de la sous-famille des *Dermatophagoidinae* récoltés dans les plumes des oiseaux. — *Acarologia* **10** (2) : 292-312.



15. GAUD (J.), 1973. — SP parasites des calaos terrestres du genre *Bucorvus*. — Publ. cult. Co. Diam. Angola, Lisboa, etud. divers. **34** : 167-192.
16. GAUD (J.), 1980. — SP parasites des oiseaux Psittaciformes, Strigiformes et Caprimulgiformes d'Afrique. — Ann. Mus. Roy. Afr. centr., sér. in-8°, Zool., n°
17. GAUD (J.), 1978. — SP parasites des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. I : Meropidae. — Rev. Zool. afric., **92** (4) : 1023-1052.
18. GAUD (J.) et ATYEO (W. T.), 1974. — Gabuciniidae, famille nouvelle de Sarcoptiformes plumicoles. — *Acarologia*, **16** (3) : 522-561.
19. GAUD (J.) et ATYEO (W. T.), 1976. — Discordances entre les aires de répartition géographique des parasites et celles de leurs hôtes chez les SP. — *Acarologia*, **18** (2) : 329-344.
20. GAUD (J.) et ATYEO (W. T.), 1978. — Nouvelles superfamilles pour les Acariens astigmatés parasites d'oiseaux. — *Acarologia*, **19** (4) : 678-685.
21. NUTTING (W. B.), 1968. — Host specificity in parasitic Acarines. — *Acarologia*, **10** (2) : 165-180.
22. SIBLEY (Ch. G.) et J. E. AHLQUIST, 1972. — A comparative study of the egg white proteins of non-Passerine birds. — Peabody Mus. Bull. N° 39 : 276 p.
23. WETMORE (A.), 1960. — A classification for the birds of the world. — Smithsonian Misc. Coll., **117** (4) : 1-22.

*Paru en Mai 1980.*

---