

fécond. Ils rencontreront toujours auprès de nos membres l'accueil cordial qui est dans la tradition de la Société.

Mes chers collègues, j'ai été long, trop long, et je suis persuadé que votre déception a été grande car vous n'ignoriez rien de tout ce que je vous ai dit. Mais ces réflexions restent dans la vieille tradition de notre Société tout comme l'a été votre patience à m'écouter.

E7000



BULLETIN & ANNALES

DE LA

**SOCIÉTÉ ROYALE D'ENTOMOLOGIE
DE BELGIQUE**

Association sans but lucratif, fondée le 9 avril 1855

Publié avec le concours du Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture
et de la Fondation Universitaire de Belgique

LE PARASITISME
DES ACARIENS VIS-A-VIS DES INVERTEBRÉS ⁽¹⁾

par J. COOREMAN (Bruxelles)

Si la notion de parasitisme, en général, est parfois imprécise, voire même subjective, elle est particulièrement incertaine lorsque l'on considère, dans son ensemble, cet important chapitre de la biologie des Acariens dans leurs relations avec les Invertébrés.

Les diverses catégories de parasitisme n'ont pas toujours des limites bien définies et parfois, faute d'informations détaillées concernant les relations réciproques qui existent dans telle association, il est malaisé d'assigner au parasite un statut propre, sans ambiguïté. Tel parasite entraîne à brève échéance la perte de l'hôte aux dépens duquel il se nourrit, tel autre au contraire, ménage la vie de celui-ci avec une étonnante perfection de moyens. On ne peut s'empêcher de songer ici, par exemple, au singulier comportement de *Myrmonyssus phalaenodectes*, mis admirablement en lumière par les travaux de notre collègue TREAT, et à certains parasites des formes larvaires d'Insectes.

Il est difficile d'attribuer à tels Acariens, qui se nourrissent aux dépens des œufs d'Insectes ou au cours de leur stase nymphale, un rôle parasitaire ou prédateur; la différence entre ces

(1) Rapport présenté au Premier Congrès International de Parasitologie, à Rome (21-26 septembre 1964).

catégories paraît bien n'être qu'une question de moment du parasitisme, en fin de compte, une fonction du temps et une relation particulière avec le développement ontologique de l'hôte.

Nous trouvons les mêmes imprécisions dans la distinction établie, chez les Acariens, entre l'endoparasitisme, l'ectoparasitisme, l'hyperparasitisme. La première de ces notions semble bien trop étendue, si elle n'est pas restreinte à la vie intratissulaire proprement-dite. Il n'y a, en effet, aucune différence fondamentale de comportement ou de processus physiologiques chez l'Acarien vivant dans la trachée d'un Insecte ou à la surface de l'épiderme d'une larve, si l'un et l'autre prélèvent également le liquide lymphatique de leur hôte. Tout au plus, verrons-nous apparaître des particularités de la morphologie externe du parasite, en réponse à une adaptation exigée par l'habitat singulier qui lui est propre.

L'usage des termes de parasitisme permanent ou temporaire ne s'applique avec rigueur que dans bien peu de cas dans ce domaine, où, très souvent, nous voyons un Acarien pratiquer la vie parasitaire pendant la durée de telle stase de son développement, tandis qu'il mènera une vie libre aux autres stases. Ici, en réalité, chaque stase constitue une entité ayant une vie propre, qui n'a parfois aucun rapport commun, *sur le plan biologique*, avec les autres moments de l'évolution ontologique de l'espèce.

Quoi qu'il en soit, considérant cette notion du parasitisme dans son sens large, communément adopté, on constate que ce mode de vie est très répandu parmi les Acariens et existe vis-à-vis de la plupart des Ordres d'Animaux.

En demeurant strictement sur le plan de la biologie, l'examen des différents types de parasitisme, avec les implications complexes qui leur sont propres, devrait faire l'objet d'une étude extensive qui déborderait de loin le cadre de cet exposé, encore qu'une telle synthèse présentât un très grand intérêt au point de vue parasitologique.

Une simple énumération des Acariens parasites des seuls Invertébrés constituerait un rapport fastidieux. Et cependant, si l'on tentait d'établir le point de nos connaissances actuelles dans ce domaine, relativement restreint, on ne manquerait pas de s'apercevoir que les énigmes qui restent posées sont légions et qu'en définitive, cela reviendrait à établir un répertoire des problèmes à résoudre.

D'autre part, considérant les nombreuses espèces d'Acariens

recensées comme parasites, on constate que, dans beaucoup de cas, nous ne sommes nullement informés des modes précis du comportement des animaux en présence, si bien que l'inclusion de certains d'entre eux dans cette catégorie éthologique demeure assez arbitraire. Souvent, on a fait appel à des raisons analogiques, soit que telles particularités morphologiques inclinent à un rapprochement logique avec des représentants d'un groupe dont on connaît, par ailleurs, plus exactement le rôle parasitaire, soit que l'espèce considérée fasse partie d'une collection systématiquement homogène, dans laquelle des cas de parasitisme ont été dûment constatés. Mais de tels raisonnements restent néanmoins sujets à caution et ne peuvent, en tout état de cause, que servir d'hypothèses de travail aux chercheurs.

Ces considérations préliminaires et ces réticences m'ont paru nécessaires. Car l'Acarologie est une science jeune encore et si sa systématique est l'objet de remaniements constants, que dire des autres disciplines qui la concernent et, tout particulièrement, de la biologie et de l'éthologie, qui n'en sont qu'à leur commencement.

Le parasitisme des Spongillides d'eau douce par des Acariens est connu depuis 1927. Il s'agit de représentants de deux genres d'*Hydrachnellae*: *Unionicola crassipes* (MÜLLER) et *Torrenticola spongicola* (VIETS), dont les stases jeunes vivent dans les tissus des Éponges. Ce sont donc des endoparasites vrais, pendant cette période de leur cycle. Cependant la vie parasitaire de ces Acariens laisse encore sans réponse un certain nombre de questions. On ne connaît pas la nature exacte de la substance nutritive prélevée par les larves pendant leur séjour dans les tissus de l'hôte. On ne peut pas dire non plus si les Spongillides représentent pour ces Acariens un hôte obligatoire ou facultatif. Enfin, le mode de migration de ces Hydrachnelles et leurs déplacements d'un biotope à l'autre n'ont pas davantage été précisés.

C'est à une découverte très récente de Lucien LAUBIER (1960) que nous devons la connaissance d'un Acarien *Halacaridae* qui serait un véritable ectoparasite d'un Némertien. Ce *Parhalixodes travéi* LAUBIER, dont on ne connaît encore qu'une larve et un adulte du sexe ♂, fut trouvé solidement fixé par ses chélicères dans le tissu de la face dorsale d'un *Cerebratulus* vivant sur des fonds coralligènes, en Méditerranée. La biologie de cet Acarien et les autres stases de son cycle restent encore à être connus.

On connaît aussi un Halacaride, *Enterohalacarus minutipalpus* VIETS, vivant dans la cavité intestinale d'un Echinoderme (*Plesiodiadema indicum* DÖDERLEIN). Malheureusement, ici encore, sa biologie n'est pas connue; seules les stases de nymphes et de ♀♀ ont été découvertes. Celles-ci ne sont pas fixées aux parois intestinales, mais semblent se déplacer librement dans ce milieu. Par suite de sa localisation singulière, on le range habituellement parmi les endoparasites. Mais, s'agit-il bien d'une parasite vrai? Quoi qu'il en soit, de nouvelles recherches sont nécessaires pour préciser le cycle de développement de cet Acarien, ainsi que la nature exacte de ses relations avec les Echinodermes.

C'est encore à un Halacarien du genre *Halixodes* que se rapporte l'*Agave chitonis* BRUCKER, 1897, découvert par P. PELSENER. Les Acariens étaient solidement fixés par leur rostre sur les branchies d'un Chiton de Nouvelle-Zélande. Récemment, en 1959, K. VIETS décrivait une forme très voisine, *Halixodes chitonis stoutae*, provenant cette fois de la cavité palléale d'un Gastéropode Prosobranchie du genre *Sigapatella*, également en Nouvelle-Zélande. Dans les deux cas, encore une fois, seules les stases jeunes sont connues, mais il apparaît qu'à cette période de leur développement du moins, ces espèces sont réellement parasites, si l'on s'en rapporte à la structure très particulière de leurs pièces buccales.

Cependant, c'est parmi les animaux appartenant à l'embranchement des Arthropodes que les cas de parasitisme par les Acariens sont les plus fréquents et les mieux connus.

Nous passerons, sans nous y arrêter, sur les parasites des Crustacés: des Acariens appartenant aux Halacarides, aux Hydrachnelles, ainsi qu'un représentant des Acaridiae se fixent sur les branchies de leurs hôtes, emplacement de choix pour des parasites hématophages.

Nous ne citerons également ici que pour mémoire les Myriopodes et les Arachnoïdes qui ne font pas exception à la règle et possèdent leurs parasites propres.

Mais c'est incontestablement la classe des Insectes, parmi tous les Invertébrés, qui représentent les hôtes de choix pour les Acariens parasites. Tous les modes de relations parasitaires se retrouvent ici, depuis le cas le plus simple de parasitisme externe temporaire jusqu'aux intrications les plus complexes que condi-

tionne une étroite corrélation entre les cycles de développements du parasite et de son parasite. Tous ces types d'associations mériteraient qu'on s'y attarde, qu'on en étudie un cas exemplaire, qu'on essayât d'en souligner les étonnantes adaptations, exigées par la biologie propre des animaux en présence, et d'en dégager quelques lois essentielles. Cela est évidemment impossible au cours de ce bref exposé.

Je voudrais cependant m'arrêter un instant sur un exemple, pris au hasard, le plus connu peut-être de tous les cas de parasitisme d'Insectes par un Acarien, en raison de l'importance économique des dégâts qui lui sont imputés. Je veux parler de l'*Acarapis woodi* (RENNIE) qui parasite les Abeilles, en pénétrant dans les troncs trachéens de l'Insecte, où il vit et accomplit tout le cycle de son développement.

On a beaucoup écrit au sujet de cet Acarien, au point qu'il y a eu un véritable « problème de l'*Acarapis* », sur lequel d'ailleurs l'accord n'est pas complètement réalisé.

Nous plaçant au point de vue purement biologique, le seul qui nous intéresse ici, permettez-moi de vous rappeler brièvement les données établies à ce sujet.

L'*Acarapis woodi* est un Acarien Tarsonémide, généralement considéré comme un véritable endoparasite, parce qu'il se fixe à l'intérieur des trachées de son hôte, l'*Apis mellifica* L. Chose curieuse, il semble que la pénétration du parasite dans les premières trachées thoraciques ne soit possible qu'au cours des tout premiers jours qui suivent l'éclosion de l'Insecte adulte. On a constaté, en effet, qu'après 9 jours chez l'ouvrière, et 12 jours chez les Reines, l'Insecte acquiert une sorte d'immunité ou de résistance, qui le met à l'abri d'une contamination trachéenne ultérieure. La raison de cette immunité, conférée par l'âge de l'Abeille, n'est pas élucidée, mais il semble logique de penser à une action mécanique s'opposant au passage de l'Acarien à travers les orifices stigmatiques.

Lorsqu'une femelle d'*Acarapis* a réussi à s'introduire dans la trachée d'une jeune Abeille, elle pond 5 à 7 œufs dans les trois jours qui suivent et dès lors le développement des parasites s'effectue très rapidement: l'apparition des ♂♂ de la deuxième génération a lieu au bout de 8 à 10 jours, précédant celle des ♀♀ de 2 à 3 jours. On comprend qu'à ce rythme, les Acariens ne tardent pas à envahir, nombreux, les trachées de leur hôte.

Les parasites se nourrissent en perçant la mince paroi trachéenne à l'aide de leurs chélicères en stylets et en absorbant l'hémolymphe de l'Insecte.

Cependant on trouve également des *Acarapis* circulant parmi les poils de l'Abeille et vivant en ectoparasites typiques, aux dépens de l'hémolymphe qu'ils prélèvent en perçant de leurs stylets les membranes intersegmentaires de leur hôte. Ces Acariens « externes » déposent leurs œufs en des endroits divers où une certaine protection leur paraît assurée; c'est ainsi que le sillon entre le mésoscutum et le mésoscutellum, l'espace entre la tête et le thorax, et les ailes antérieures elles-mêmes, semblent constituer des emplacements privilégiés. Ces œufs donnent naissance à des larves qui, pour des raisons de protection encore, resteront en partie logées dans l'œuf et effectueront leur transformation en nymphes sans se nourrir activement, vivant cette stase de leur développement aux dépens des substances nutritives contenues dans l'œuf lui-même.

Quoi qu'il en soit, certains auteurs ont distingué les *Acarapis* vivant dans les trachées de ceux qui se conduisent en ectoparasites. Les arguments morphologiques ne sont pas absolument convainquants, comme le signalait déjà H.G. VITZTHUM, et plus d'un systématicien considère qu'il s'agit d'une seule espèce dont les représentants sont tantôt parasites intratrachéens, tantôt ectoparasites. D'autre part, j'ajouterai qu'il me semble n'y avoir aucune distinction profonde dans le comportement de ces *Acarapis*, qu'elle que soit leur localisation sur leur hôte.

L'entrée d'un parasite dans la trachée, tout en n'étant pas, à proprement parler, fortuite, semble conditionnée plutôt par l'hôte lui-même que par l'Acarien. La trachée ne représente probablement qu'un endroit protégé que recherche la femelle gravide pour y déposer ses œufs, pour autant que le stigmate ne constitue pas, à ce moment, une barrière infranchissable. D'autre part, les générations issues de ces œufs intra-trachéens sont peut-être empêchées de sortir de cet espace si une raison mécanique s'oppose à cette évation. Et il serait assez plausible que cette occlusion trachéenne elle-même ait un rôle déterminant dans le processus de défense mis en œuvre par l'Insecte parasité. Cette hypothèse demanderait des observations précises, mais elle semble en partie corroborée par ce qui suit.

Lorsque des Acariens ont envahi une trachée et s'y multiplient, celle-ci subit une modification très apparente. On voit y apparaître des incrustations brunâtres, d'abord déposées sous forme de traits courts, le long des spirales du tissu élastique; bientôt ces taches deviennent confluentes et, finalement, la trachée entière prend un aspect noirâtre caractéristique.

La cause et le mécanisme de cette transformation sont restés obscurs jusqu'à ces derniers temps et de nombreuses hypothèses avaient été avancées pour expliquer ce phénomène.

Or, comme l'ont montré des travaux récents, mais, plus particulièrement dans le cas de l'*Acarapis*, les recherches précises de M^{me} GIORDANI (1964), il s'agit d'un remarquable mécanisme de défense de l'hôte par mélanisation. Ce processus est bien connu chez les Insectes comme réaction à l'intrusion d'œufs ou de larves parasites intratrachéens. Ici, l'Abeille réagit à la présence de l'*Acarapis* dans ses trachées, comme s'il s'agissait réellement d'un endoparasite, mais c'est la paroi de la trachée elle-même qui est le siège des dépôts mélaniques. Or, cette mélanisation des trachées apparaît immédiatement comme étonnamment efficace: le durcissement des tissus qui en résulte s'oppose à la pénétration des stylets de l'Acarien et, en se généralisant, provoque la mort des parasites eux-mêmes. Dans les cas d'infestations déjà anciennes, en effet, les trachées ne contiennent plus que des Acariens morts.

Ceci est très important, me semble-t-il, parce que, d'une part, c'est un des rares cas, dans le domaine du parasitisme des Insectes par les Acariens, où une réaction de défense de l'hôte est mise en évidence et, d'autre part, comme l'a souligné aussi M^{me} GIORDANI, parce que nous abordons, par cet exemple, un problème général d'une immense portée et encore peu étudié: celui des phénomènes pathologiques déterminés chez leurs hôtes par la présence des Acariens parasites.

Il eut été dans mes intentions de vous exposer brièvement quelques autres cas typiques des relations parasitaires entre Acariens et Insectes.

Celui des larves d'Hydrachnelles, entre autres, parasites des Odonates, où l'on voit que deux types larvaires correspondent à des localisations précises sur leur hôte, qu'elles répondent à des

stimuli différents et que leur réponse à ceux-ci est strictement imposée par le comportement spécifique de l'Insecte (2).

D'autres exemples remarquables d'adaptation parasitaire parmi les *Pygmephorus*, les *Pyemotes* et les *Tarsonemoides*, où intervient, chez les ♀♀ fondatrices, le phénomène de la physogastrie. Cette hypertrophie de l'abdomen maternel permettant les développements intra-utérins de toutes les stases juvéniles des Acariens et, par conséquent, un abrégement considérable de la durée de l'ontogenèse.

La famille des *Podapolipodidae*, d'autre part, nous fournit d'excellents exemples de néoténie, cet autre processus créé par les exigences biologiques extrêmes du parasitisme.

Enfin j'aurais aimé rappeler brièvement devant vous tel cycle parasitaire d'un tout autre type, comme on peut le suivre, par exemple, chez les *Ensliniellidae*, parasites des larves d'Hyménoptères. La biologie de ces Acariens montre, comme j'ai eu l'occasion de le souligner ailleurs, quelle indispensable perfection de corrélation synchrone doit être établie entre le développement et l'activité du parasite, d'une part, et le cycle de son hôte d'autre part, pour assurer la survivance du premier. Ces correspondances précises déterminent l'apparition d'une stase d'attente, morphologiquement et physiologiquement adaptée à cet effet, — les deutonymphes hypopiales —, et supposent, à toutes les stases ontologiques, un mécanisme sensoriel et physicochimique extraordinairement spécialisé.

Mais ces quelques exemples, choisis parmi tant d'autres, ne peuvent guère qu'être évoqués ici.

Il y a, dans ce seul domaine des relations parasitaires entre les Acariens et les Invertébrés, un monde de recherches à poursuivre.

Que ce soit à propos des phénomènes de la nutrition des parasites et des réactions qu'ils déclenchent chez l'hôte, que ce soit sur le chapitre si vaste des modifications morphologiques et physiologiques qu'entraîne leur adaptation particulière, suivant leur mode propre de parasitisme, que ce soit sous l'angle des réactions sensorielles ou des interventions hormonales qui déterminent leur comportement en fonction de leur rôle biologique, dans chaque

(2) Voir à ce sujet les importants travaux de P. MÜNCHBERG et de R.D. MITCHELL.

cas, fut-il relativement bien connu, il reste de nombreux problèmes à résoudre.

En tout état de cause, il me semble que le but à poursuivre est de réaliser une étude comparée du plus grand nombre possible de types de parasitismes et d'en dégager les lois essentielles propres à chacun d'eux. Car il y a un nombre limité de processus fondamentaux, qui comprennent les innombrables cas d'espèces que nous découvrons progressivement.

Chaque étude particulière, chaque problème résolu, est un pas dans cette direction et vers une synthèse de nos connaissances dans ce vaste champ de la biologie.

Institut royal des Sciences naturelles
de Belgique.