

## Analyse de la spécificité parasitaire des tiques. Intérêt de la situation de Madagascar et des échantillonnages approfondis

Randimby F<sup>1</sup>, Duplantier JM<sup>2</sup>, Ratovonjato J<sup>1</sup>, Goodman SM<sup>3</sup>, Ramilijaona O<sup>4</sup>, Duchemin JB<sup>1</sup>

**RESUME** □ *Les tiques sont des ectoparasites dont l'adaptation aux hôtes est souvent soulignée. L'analyse des données de bibliographie sur les tiques de micromammifères de Madagascar et celles de récoltes récentes montre que la définition du spectre d'hôtes doit suivre un échantillonnage approfondi, aussi bien en terme de nombre de captures que de nombre de sites. Une fois ces impératifs respectés, certaines espèces peuvent être considérées comme ayant un spectre d'hôtes large, et d'autres un spectre d'hôtes étroit. Ces caractéristiques peuvent servir de données de base à des études de phylogénie comparée en s'appuyant sur l'histoire géologique de Madagascar et sur sa faune endémique.*

**Mots-clés** □ Tiques - Ixodidae - Ecologie - Echantillonnage - Phylogénie - Madagascar.

**ABSTRACT** □ *"Tick - host specificity. Results of an intense sampling study in Madagascar" : Ticks are traditionally considered being host-specific parasites. The pattern of tick-host relationship was elucidated by exhaustive collection from a considerable number of potential hosts from numerous sites in the Malagasy mid-altitude forest. It can from the findings be concluded that the Malagasy ticks found on small mammals may be distinguished as either having a broad host-specificity or being highly host-specific. The results may provide important information in respect to phylogenetic studies with regards to the geological history of Madagascar and its endemic fauna.*

**Key-words** : Ticks - Ixodidae - Ecology - Sampling - Phylogeny - Madagascar.

### INTRODUCTION

Les tiques sont des arthropodes dont l'étude présente un double intérêt scientifique. D'une part, elles sont susceptibles de transmettre aux vertébrés, par l'intermédiaire de leurs repas sanguins ou leurs sécrétions coxales, des agents pathogènes (parasites, bactéries ou virus) [1]; d'autre part, leur statut d'ectoparasite permet d'étudier les relations hôtes-parasites [2]. Un des moyens d'apprécier la spécificité parasitaire est l'étude du spectre d'hôtes. Les espèces ayant un grand nombre d'hôtes sont considérées comme opportunistes ou généralistes. Celles ayant un spectre étroit, c'est-à-dire avec peu d'espèces hôtes, sont considérées comme spécialistes. Les tiques sont plutôt considérées comme des parasites ayant un spectre d'hôtes étroits [3]. *Klompen* et *Black* [4] émettent l'hypothèse que cette spécificité est un artefact consécutif à un échantillonnage insuffisant. En effet, le nombre de collectes effectuées est crucial pour définir le spectre d'hôtes. Les espèces rares sont, par définition peu capturées, de ce fait les données concernant leurs hôtes sont limitées et le caractère de parasite spécifique pourrait être indûment attribué. La rareté de certaines espèces

de tiques peut être liée à une spécificité de biotope, dont certains facteurs abiotiques peuvent être limitants, plus qu'à une spécificité d'hôtes.

La situation de Madagascar paraît être favorable pour étudier cette question. L'endémisme y est en effet très élevé à la fois au niveau des tiques et au niveau des vertébrés. La dernière revue concernant les tiques de Madagascar date d'une vingtaine d'années; et depuis, elle n'a pratiquement pas été complétée [5].

Plusieurs prospections faunistiques récentes réalisées dans le cadre de collaborations entre l'Institut Pasteur de Madagascar (IPM), l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et le Wild World Fund (WWF) ont permis la collecte d'un grand nombre de spécimens de tiques et de données nouvelles concernant leurs hôtes mammifères [6]. L'objectif de cette étude est de tester l'hypothèse de *Klompen* et *Black* [4], et de comparer le spectre d'espèces hôtes et le nombre de récoltes.

### MATERIEL ET METHODES

Les données sont issues de la revue de *Uilenberg et al* [5]. Pour chaque espèce de tiques, ont été retenus : le nombre d'espèces hôtes, le nombre de tiques et le nombre de collectes. A ces données publiées ont été ajoutées celles des prospections des forêts d'altitude. Les biotopes

<sup>1</sup>Institut Pasteur de Madagascar, BP 1274 □ 101 Antananarivo □ Madagascar.

<sup>2</sup>IRD-Madagascar, adresse actuelle □ CBGP Montpellier

<sup>3</sup>WWF-Madagascar & Field Museum of Natural History □ Chicago

<sup>4</sup>Faculté des Sciences □ Antananarivo

échantillonnés appartiennent tous aux forêts d'altitude de Madagascar, situés entre 700 m et 1700 m, la récolte des tiques s'est faite uniquement en phase parasitaire après récolte des hôtes à l'aide de pièges permettant la capture de mammifères vivants. La phase libre des tiques n'a pas été échantillonnée. Après conservation en alcool 70°, les tiques ont été identifiées au laboratoire sous loupe binoculaire en utilisant la clef de *Uilenberg et al* [5].

Les résultats ont été enregistrés dans une base de données informatisée permettant une analyse et une comparaison des hôtes et des spécimens des différentes espèces. Les données n'étant pas distribuées selon la loi normale, l'analyse statistique s'est faite par le test non paramétrique de corrélation de Spearman, entre le spectre d'hôtes d'une part, et le nombre de collecte de tiques par espèce de tiques et de sites positifs d'autre part.

Les données analysées n'ont concerné que les espèces récoltées sur les petits mammifères, correspondant à la faune visée lors des dernières prospections. Ont donc été écartées les données concernant les oiseaux, les reptiles, les lémuriers qui peuvent faire l'objet d'un travail ultérieur, et les données de la faune domestique. Les deux genres *Ixodes* et *Haemaphysalis* ont été regroupés. Cette démarche est justifiée sur deux plans : d'une part, sur le plan de la systématique, ces deux genres appartiennent à la famille des **Ixodidae**; d'autre part, sur le plan écologique, ces deux espèces parasitent des petits mammifères, parfois au sein de biotopes semblables.

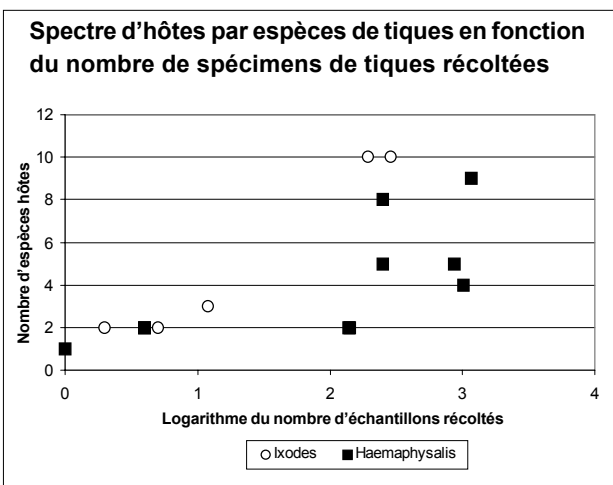
## RESULTATS

Tableau 1. **Spécimens de tiques capturés, nombre d'hôtes et nombre de sites échantillonnés (présente étude et synthèse + présente étude)**

Espèces d'Ixodidae	Forêts des Hautes Terres (présente étude)			Bilan global Madagascar (synthèse et présente étude)		
	spécimens récoltés	espèces hôtes	sites de récolte	spécimens récoltés	espèces hôtes	sites de récolte
<i>Ixodes albignaci</i>	94	9	6	195	10	9
<i>Ixodes colasbelcourii</i>	246	7	7	285	10	18
<i>Ixodes lunatus</i>	1	1	1	12	3	5
<i>Ixodes nesomys</i>	2	1	1	5	2	2
<i>Ixodes randrianasoloi</i>	0	0	0	2	2	2
<i>Haemaphysalis anoplos</i>	2	2	2	4	2	3
<i>Haemaphysalis elongata</i>	169	4	3	1154	9	32
<i>Haemaphysalis eupleres</i>	2	1	1	4	2	3
<i>Haemaphysalis nesomys</i>	0	0	0	1	1	1
<i>Haemaphysalis obtusa</i>	18	3	2	252	8	10
<i>Haemaphysalis simplex</i>	23	1	2	1007	4	22
<i>Haemaphysalis simplicima</i>	0	0	0	139	2	7
<i>Haemaphysalis subelongata</i>	27	2	3	869	5	19
<i>Haemaphysalis theilerae</i>	30	2	2	142	2	12
<i>Haemaphysalis tiptoni</i>	159	4	3	250	5	9

Quinze espèces de tiques ont été récoltées à ce jour sur les micromammifères malgaches (Tableau).

Le spectre d'hôtes (ou nombre d'espèces hôtes) de chaque espèce de tique **Ixodidae** est relié au nombre de spécimens de tiques récoltées (Figure), et au nombre de sites où cette espèce est récoltée. Ceci se retrouve aussi bien avec les données récentes des prospections faunistiques des forêts d'altitude (spectre/nombre site et spectre/nombre de spécimens, respectivement :  $r = 0,94$ ,  $p < 0,0001$  et  $r = 0,90$ ,  $p < 0,0001$ ), ou pour l'ensemble des données rassemblées dans une méta-analyse (spectre/nombre site et spectre/nombre de spécimens, respectivement :  $r = 0,73$ ,  $p = 0,002$  et  $r = 0,81$ ,  $p = 0,0003$ ).



## DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans cette étude une liaison entre les données d'échantillonnage, de nature extrinsèque et le spectre d'hôtes, caractère considéré comme intrinsèque, est retrouvée. Plusieurs tiques ont un spectre d'hôtes large (8 à 10 espèces hôtes retrouvées) impliquant parfois des espèces de micromammifères éloignées sur le plan systématique et phylogénétique. Certaines tiques ont été obtenues d'un nombre très limité d'espèces hôtes. Parmi celles-ci, la plupart n'ont été retrouvées que dans un nombre limité de sites, et en faible nombre.

Il est alors très difficile de parler de spectre d'hôtes étroit et donc d'adaptation parasitaire fine. Cependant il existe deux espèces pour lesquelles le nombre d'hôtes est faible ( $n=2$ ), malgré un nombre de spécimens supérieur à 100 : *Haemaphysalis simplicima* et *Haemaphysalis theilerae*. Ces espèces n'ont été trouvées chacune que dans un seul faciès écoclimatique (Sud et Sud Ouest sub-aride pour *H. simplicima*, et côte et versant orientaux humides pour *H. theilerae*). De plus,

pour chacune de ces espèces, les mammifères hôtes sont proches sur le plan de la systématique et appartiennent aux **Tenrecinae**.

Au total, sur 15 espèces étudiées ici, il paraît donc prudent de parler d'espèces de tiques à spectre étroit (sténoxènes) pour seulement deux d'entre elles. Quatre autres parasitent au moins 8 espèces de mammifères, souvent éloignées sur le plan systématique, et probablement phylogénétique. Leur classification comme ectoparasites euryxènes semble logique. Pour les neuf autres espèces, il est prudent de définir leur spectre d'hôtes uniquement si l'échantillonnage a été suffisant, tant du point de vue du nombre de spécimens récoltés que du nombre de sites échantillonnés. En effet, si le nombre de sites dans lesquels cette espèce a été retrouvée est faible, il est impossible de trancher entre une spécificité d'hôte ou une spécificité de biotope. Cette question est d'importance pour plusieurs ectoparasites qui ont une phase libre de leur cycle (tiques ou puces) pendant laquelle les facteurs abiotiques du milieu peuvent avoir une action déterminante.

La sténoxénie n'est pas la règle générale chez les tiques des micromammifères de Madagascar. Cependant au moins deux espèces endémiques du genre *Haemaphysalis*, appartenant à deux sous-genres différents, peuvent être considérées comme sténoxènes. On considère classiquement en parasitologie, que les espèces spécialisées proviendraient d'un processus de cospéciation avec leurs hôtes. En effet, d'une façon générale, la spéciation provient de l'installation d'une barrière d'isolement rompant les relations d'une population avec celles de régions voisines. De nouveaux taxons peuvent apparaître à la suite de la différenciation progressive des populations séparées. Les barrières d'isolement peuvent être d'origines diverses : géographique (montagnes, mer, etc...), écologique (climat), génétique (incompatibilité sexuelle, etc...), et pour un prédateur la modification de sa proie (nouveau taxon, disparition etc...), ou pour un parasite celle d'un de ses hôtes. *Klompen* et *Black* [4] proposent qu'en dehors du déficit d'échantillonnage, le nombre limité d'hôtes observés chez de nombreuses espèces de tiques soit expliqué par une spécificité écologique, de type microhabitat, à laquelle notamment les phases libres des tiques pourraient être sensibles et adaptées. Ils estiment également qu'une prise en compte des facteurs géographiques est indispensable pour expliquer les spectres d'hôtes que l'on observe actuellement. Leur analyse se fait principalement au niveau générique et tient compte

de la dérive des continents et des bouleversements de faunes qu'elle a entraînés. Les processus de spéciation sont alors beaucoup plus complexes que dans l'hypothèse d'un mouvement relativement linéaire de cospéciation hôte-parasite et pourraient provenir de barrières d'isolement de plusieurs natures. Il est intéressant d'étudier l'importance des différents facteurs modelant le processus de spéciation des tiques, notamment la cospéciation avec l'hôte. En situation d'échantillonnage suffisant, l'hypothèse de cospéciation peut être testée grâce à l'analyse conjointe des phylogénies des hôtes potentiels et de celles des tiques. La comparaison des deux arbres "hôtes" et "tiques" permet d'apprécier l'adéquation branche à branche de chaque espèce de tique et de chaque espèce d'hôte, de vérifier si l'évolution des deux lignées de taxons s'est faite parallèlement, soulignant alors l'effet prépondérant de la cospéciation sur les autres facteurs de différenciation, notamment écologiques.

Madagascar est considérée comme une île - continent. Du fait de sa situation géographique très privilégiée, Madagascar est le terrain de nombreuses études phylogénétiques [7]. Le processus simple d'isolement insulaire de Madagascar par la dérive des continents peut permettre de restreindre les hypothèses biogéographiques d'isolement et de colonisation, et d'utiliser la faune endémique des mammifères et celle des arthropodes pour étudier les mécanismes de spéciation [8,9]. Le modèle tiques/micromammifères à Madagascar est donc un modèle de choix du fait de l'endémisme des deux composantes du modèle. En posant l'hypothèse que les barrières d'isolement géographiques (Madagascar en tant qu'île) et écologiques (captures dans des biotopes identiques) sont identiques, la situation est idéale pour tester l'hypothèse de cospéciation.

La poursuite de travaux de faunistique et d'échantillonnage de terrain de qualité trouve ici un argument de poids. Les importants efforts de récolte sur le terrain peuvent être récompensés par l'apport immédiat de renseignements de distribution spatiale et de définition de spectre d'hôtes. Ces données de base trouvent leur prolongement dans les études de phylogénie. En outre, elles permettent de tester les hypothèses de processus de spéciation qui est à l'origine des formes de vie observées aujourd'hui.

#### **REMERCIEMENTS**

*Pour les financements : Institut Pasteur de Madagascar - IRD - WWF - Ministère français des Affaires étrangères  
A Vincent Robert pour sa lecture critique.*

## REFERENCES

- 1- **Rodhain F, Perez C.** Précis d'entomologie médicale et vétérinaire. Paris : Maloine, 1985 : 458p.
  - 2- **Combes C.** Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme. Paris : Masson, 1995 : 524p.
  - 3- **Hoogstraal H, Aeschliman A.** Tick Host Specificity. *Bull Soc Entomol Suisse* 1982; **55** : 5-32.
  - 4- **Klompen JSH, Black WCI.** Evolution of tick. *Annual Rev Entomol* 1996; **41** : 141-161.
  - 5- **Uilenberg G, Hoogstraal H, Klein JM.** Les tiques (**Ixodoidea**) de Madagascar et leur rôle vecteur. *Arch Inst Pasteur Madagascar* 1979; n°sp : 153p.
  - 6- **Randimby F.** Les tiques (**Ixodoidea**) des micromammifères des forêts d'altitude de Madagascar. [Mémoire de DEA]. Antananarivo : Faculté des Sciences, Département de Biologie Animale, 2001; 52p.
  - 7- **Lourenço WR, Goodman SM.** Diversité et endémisme à Madagascar. Paris : Société de Biogéographie, 2000 : 379p.
  - 8- **Lourenço WR.** Biogéographie de Madagascar. Paris : ORSTOM ed, 1996 : 588p.
  - 9- **Paulian R.** La zoogéographie de Madagascar et des villes voisines. Tananarive : Institut de Recherche Scientifique, 1961; Vol XIII : 485p.
-