OISEAUX, PARASITES ET INSULARISATION : LE BIOTOPE ROCHEUX. LE PIGEON BISET, *COLUMBA LIVIA*, HÔTE PRIMITIF DE DIVERSES BIOCÉNOSES?

C. GUIGUEN, J.-C. BEAUCOURNU

RÉSUMÉ

Les auteurs essaient de montrer le rôle plausible du Pigeon biset *Columba livia* dans la spéciation de parasites hématophages (*Siphonaptera* et *Ixodoidea*) inféodés, comme leurs hôtes de capture,

au substrat rocheux, considéré ici comme biotope insularisé. Dans cette hypothèse il s'agirait d'une spéciation sympatrique alloxénique.

SUMMARY : Birds, parasites and insularisation: rock substrate biotope. The Rock Dove, *Columba livia*, primitive host of different biocenosis ?

The authors aim to discuss the possible role of the Rock Dove *Columba livia* in blood sucking parasites speciation (*Siphonaptera* and *Ixodoidea*) which depend as their hosts, from the rock sub-

strate, which is then considered as an insular biotope. Under such hypothesis it would be an alloxenic sympatric speciation.

INTRODUCTION

La notion d'insularisation, en Parasitologie, a repris ces dernières années une nouvelle vigueur.

Si l'îlot, orné des deux cocotiers chers aux dessinateurs humoristiques, peut, et doit, conserver son intérêt, nous devons évidemment admettre le terme d'insularisation dans un sens beaucoup plus large et, écologiquement, peut-être plus riche d'enseignements.

Est insulaire (et nous nous excusons de le préciser en quelques mots), tout ce qui est géographiquement, phylétiquement, climatiquement, physiologiquement, éthologiquement, ... isolé : les phytophages de l'Arbre du Ténére, comme les ciliés d'*Okapia johnstoni*, en font partie.

Pour ce qui est de l'ectoparasitisme, il est évident que, parmi les facteurs importants en ce domaine, il faut noter le *dermecos*¹, *dermecos* éventuellement associé au biotope du « nid » pour les stades immatures si le parasite est un insecte holométabole ou un acarien (à l'exception, ni générale, ni limitative, des Sarcoptiformes). Nous prenons ici le terme de nid dans un sens très large : il concerne donc tous les abris édifiés, construits, creusés, aménagés où l'hôte

va vivre, régulièrement, occasionnellement ou périodiquement, par exemple pour y élever ses jeunes.

La roche, ou plutôt, le rocher en tant que paroi ou surface est un bon milieu pour favoriser, sinon étudier, ce facteur d'insularisation.

Sur le plan des hôtes, le rocher fissuré (du grand éboulis d'altitude, au muret de pierres sèches qui en est écologiquement proche par bien des aspects, en passant par la diaclase de quelques centimètres de largeur) va à lui seul représenter le biotope d'un grand nombre d'espèces, tant animales que végétales d'ailleurs. L'un des mammifères les plus représentatifs de ce milieu est, dans nos régions, l'arvicolidé *Microtus nivalis*, le campagnol des neiges. Contrairement à son nom spécifique, ce n'est pas la neige que ce campagnol recherche, mais des biotopes de roches fissurées à faible hygrométrie, depuis la haute altitude (de 2 500 à plus de 3 000 m sous nos climats) jusqu'à quelques cent mètres au-dessus de la mer, en zone méditerranéenne. Par contre, ses puces spécifiques (*Ctenophthalmus* du complexe *nivalis*, *Callopsylla* (*Callopsylla*) *saxatilis*) ont besoin, pendant au moins leur vie larvaire, de variations thermiques importantes et en l'occurrence d'altitude : elles abandonneront leur hôte en dessous de 1 600-1 800 m.

Il aurait pu être intéressant de comparer sous cet angle divers mammifères chasmobiotes : *Marmota marmota*, la marmote des Alpes (*Sciuridae*) et *Microtus nivalis*; *Ctenodactylus*, *Massoutiera* (*Ctenodactylidae*) et les *Procavia* (*Hyracoidae*). Malheureusement *M. marmota* n'a pas de puces, *Procavia* est très mal étudié sous cet angle et les *Ctenodactylidae*, bien que pourvus en puces oïoxènes, lais-

1. *Dermecos*: microhabitat créé par la peau de l'hôte et ses phanères (Smit, 1972, *Folia Parasitologica* (Praha), 19, 6).

Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée, Faculté de Médecine, avenue du Professeur Léon-Bernard, F 35043 Rennes Cedex.

Accepté le : 29 juin 1992.

sent l'écologiste perplexe car, au vu des travaux de Gouat (1988), tout semble se conjuguer dans le comportement de ces rongeurs pour que les puces qui les parasitent ne puissent exister !

Le cas des oiseaux nichant en falaise, pourrait, à première vue, être encore moins favorable étant donné l'erraticisme ou la brève présence annuelle des espèces concernées : le gypaète barbu *Gypaetus barbatus*, le balbuzard pêcheur *Pandion haliaetus*², l'aigle royal *Aquila chrysaetos* par exemple ont plusieurs aires de nidification et établissent un *turn-over* chaque année. Le retour sur les sites de nidification s'accompagne souvent d'une courte visite à l'ancien nid chez certaines espèces comme l'hirondelle de fenêtre *Delichon urbica*. Ceci est suffisant pour qu'une partie des parasites se trouve transférée dans le nouveau site.

De plus, la plupart des puces d'oiseaux étant liées au gîte de nidification (où elles passeront l'hivernage en diapause nymphale) et la très grande majorité des tiques d'oiseaux étant des pholéophiles, ou des chasmophiles, stricts, cette réticence doit encore faiblir. D'autres hôtes d'ailleurs, comme le biset *Columba livia*, le grand corbeau *Corvus corax*, le crabe *Pyrhacorax pyrrhacorax* ou le chocard *Pyrhacorax graculus*, le cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis*, la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*, ... semblent relativement fidèles à leurs points de nidification. Ceci peut expliquer les convergences observées entre certains ectoparasites d'oiseaux taxonomiquement éloignés, mais écologiquement rapprochés par le choix d'un même type de site de reproduction : la falaise, voire l'à-pic de haute altitude.

A TITRE D'EXEMPLE : *COLUMBA LIVIA*,
LE PIGEON BISET

A — SIPHONAPTÈRES (fig. 1)

Sur les oiseaux ouest-européens utilisant les anfractuosités rocheuses pour nicher³, les 3 genres *Frontopsylla*, *Ceratophyllus* et *Callopsylla* (appartenant aux *Ceratophyllidae* s. l.) vont se rencontrer :

— *Frontopsylla* (s. g. *Orfrontia*), semble le plus eurytope puisqu'en dehors de *F. laeta*, parasite de *Delichon*

2. Le balbuzard niche sur substrat rocheux dans « des isolats » de son aire de distribution (Méditerranée, Californie), ailleurs, il niche dans des arbres.

3. Bien qu'intéressant, nous n'envisagerons pas ici le cas de *Delichon urbica*, qui, dans nos contrées, suivant qu'elle niche en sites urbains ou sur parois rocheuses (maritimes ou de montagne) hébergera 3 puces (genre *Ceratophyllus*) ou 5 (les mêmes que précédemment plus une *Frontopsylla* s. g. *Orfrontia*, et une *Callopsylla* s. g. *Orneacus*). Le problème est ici biaisé par le fait que l'hirondelle, si elle utilise l'envers des surplombs pour nidifier, y construit son nid et n'utilise ni fissures, ni cavités naturelles de petites tailles.

FIG. 1. — Convergence du parasitisme par les Siphonaptères, sur quelques oiseaux de paroi rocheuse. * L'astérisque indique, dans l'état actuel de nos données, les parasites oïoxènes.

urbica, l'hirondelle de fenêtre, *F. frontalis* va se rencontrer, seulement en altitude, sur divers oiseaux de falaises (chocard, par exemple) et *F. lapponica* dans les terriers, de basse altitude mais en Europe toute septentrionale, de *Riparia riparia* l'hirondelle de rivage. Nous n'en parlerons pas davantage pour l'exemple que nous avons choisi.

— *Ceratophyllus* comprend divers sous-genres qui dans la faune européenne peuvent, pour la plupart, se rencontrer à toutes altitudes : *Emmareus* avec le complexe « *columbae* » (Beaucournu et coll., 1982) va seul nous retenir. Trois espèces le composent, toutes liées à des nidifications en zones rocheuses : *C. (E.) columbae*, largement répandu en Europe, est inféodé au pigeon biset et avec lui occupe aussi bien les sites sauvages que les biotopes urbains (clochers, par exemple); *C. (E.) spinosus*, pour le moment seulement observé en Russie, dans le Nord de l'Iran et en Chine, parasite divers rapaces nichant dans des fissures rocheuses; *C. (E.) chasteli*, abondant en Corse, mais trouvé aussi en Bretagne et en Irlande (Beaucournu et Launay, 1990), occupe les mêmes types de sites que les précédents, mais seulement à proximité de la mer puisque son hôte est le cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis*, exclusivement marin à l'inverse de son proche parent *P. carbo*, le grand cormoran. Tout récemment, Wu et Li (1990) viennent de décrire de Chine *Ceratophyllus (E.) liae* inféodé à *Columba rupestris*, espèce vicariante de *C. livia* de l'Est paléarctique. D'après les dessins, incomplets malheureusement de ces auteurs, *C. liae* semble appartenir au complexe « *spinosus* ».

— *Callopsylla*, déjà cité à propos d'un rongeur, présente deux sous-genres liés aux oiseaux, *Orneacus* évoqué à propos de l'hirondelle *D. urbica* et *Geminopsylla*, érigé pour 2 espèces⁴ de même habitat : *gemina*, parasite du pigeon biset (déjà cité et que nous aurons encore à évoquer) et *gypaetina*, inféodé au gypaète barbu, grand rapace dont

4. Et non 3 comme nous le fait dire Lewis (1990), puisque le troisième taxon qu'il y place a été décrit en 1986 après la création de *Geminopsylla* (Beaucournu et Aeschlimann, 1985)! Cette 3^e espèce (*C. beishanensis*) est insuffisamment décrite et connue pour que nous sachions où la placer.

la nidification est liée aux parois rocheuses. *C. gemina*, en dehors d'une capture en Suisse, est surtout connue de la Russie à la Chine et il semble qu'elle remplace sur le pigeon *Ceratophyllus columbae* qui est plus occidental. *C. gypaetina* a, sans doute, la distribution paléarctique de son hôte mais les aires du gypaète étant d'accès malaisé les stations de la puce sont rares. A l'heure actuelle, 4 sont connues : une en Espagne (station-type), une en Chine, une en Afghanistan et une en Corse (Guiguen et coll., 1990).

B — TIQUES (fig. 2)

1 — Ixodidae

Les deux hôtes *Columba livia* - *Phalacrocorax aristotelis* vont de nouveau se retrouver. Deux *Ixodes* (*Scaphixodes*) leur sont respectivement inféodés : *caledonicus* au premier, *unicavatus* (= *tauricus*) au second. Le groupe est mal connu (le mâle d'*I. unicavatus* ne fut décrit que récemment par Guiguen et Beauclerc, 1984) et il est difficile de commenter plus avant ces espèces. Notons que *I. caledonicus* a été signalé une fois sur *Falco peregrinus* par Schulze (1930) : hôte contaminé par prédation... ou par nidification en falaise!

FIG. 2. — Convergence du parasitisme par les Ixodoidea, sur quelques oiseaux de paroi rocheuse. * L'astérisque indique, dans l'état actuel de nos données, les parasites oïoxènes.

2 — Argasidae

Les *Argas* de nos régions, sont pour les espèces inféodées aux oiseaux, placés dans 2 sous-genres, *Argas* s. sto. et *Persicargas*. Nombre de ces derniers sont parasites d'oiseaux nichant ou dormant dans les arbres, au moins primitivement comme la poule domestique. Cependant certains se rencontrent sur des rapaces rupicoles, *Gyps* par exemple. Avec les *Argas* s. sto nous trouvons seulement des espèces rupicoles, fissuricoles et, de nouveau, ce sont les seules espèces d'Europe concernant le couple pigeon biset-cormoran huppé.

Columba livia va, suivant les régions, héberger soit *A. reflexus* (en Europe de l'Ouest par exemple), soit *A. hermanni* (en Afrique du Nord), soit *A. polonicus* (en Europe Centrale), soit *A. vulgaris* de la Crimée et d'Israël au Tadjikistan. Ces 4 espèces sont très proches et c'est surtout la larve de *A. polonicus* qui se singularise par la morphologie de son organe de Haller : dans la région paléarctique,

sa structure (fossette de l'organe non recouverte) ne se retrouve que chez la larve d'*A. (A.) macrostigmatus*, tique primitivement décrite comme simple sous-espèce d'*A. (A.) hermanni*, et inféodée à *Phalacrocorax aristotelis*⁵. A l'heure actuelle *Argas macrostigmatus* n'est connu que de 2 zones de nidification du cormoran huppé, la Crimée et surtout la Corse (Guiguen, 1990). Notons enfin que Hoogstraal et Kohls (1960) signalent de nombreuses captures de *A. hermanni* sur des rapaces nichant en sites rupestres; il en est de même pour *A. vulgaris* selon Filippova (1961).

Avec le genre *Ornithodoros* (s. g. *Alectorobius*), de nouveaux éléments viennent augmenter ces convergences dans l'ectoparasitisme. Ces tiques toutefois sont plus euryxènes, pour la plupart : quoiqu'il en soit, en zone paléarctique occidentale, des 2 espèces signalées, *O. (A.) coniceps* est inféodée au pigeon biset et *O. (A.) maritimus* aux oiseaux marins : essentiellement, mais non uniquement, ceux nichant en falaises⁶ (Guiguen et coll., 1987). Parmi ceux-ci, le cormoran huppé figure en première place, si l'on considère le rapport nombre de parasites/espèce d'oiseau.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

L'hôte « central » ou « dénominateur commun » des parasites énumérés semble être ici le pigeon biset *C. livia*.

Cet oiseau héberge 2 groupes de puces :

- *Callopsylla* (*Geminopsylla*) composé de 2 espèces, la 2^e parasitant un rapace,
- *Ceratophyllus* (*Emmureus*), complexe « *columbae* », composé de 3 espèces, dont les 2 autres parasitent respectivement un rapace et le cormoran huppé.

Parmi les Ixodidae, on ne rencontre sur le pigeon, comme tique spécifique, qu'un *Scaphixodes* (*I. (S.) caledonicus*). En Europe, une autre espèce de ce sous-genre est connue (*I. (S.) unicavatus*) inféodée au cormoran huppé.

Les *Argasidae*, enfin avec, en zone paléarctique, pour *Argas* s. sto., 4 espèces sur le pigeon, dont l'une particulièrement apparentée à celle inféodée au cormoran huppé. *Ornithodoros* (*Alectorobius*) a un représentant sur le pigeon, un autre sur les oiseaux marins nichant en falaise, dont une fois encore, le cormoran huppé.

Le mécanisme de spéciation parasitaire des parasites cités dépend du milieu extérieur ou macroenvironnement (ici la falaise) et du milieu hôte ou microenvironnement (ici

5. Il semble que l'identification de l'hôte-type comme *Phalacrocorax carbo* soit une erreur (cf. Hoogstraal et coll., 1984).

6. Mais on peut penser que l'extension de cette tique à d'autres biotopes est en relation avec l'explosion démographique du goéland argenté, *Larus argentatus*, l'un de ses hôtes, explosion qui l'oblige à coloniser pour se reproduire des sites découverts (landes, toitures) jusqu'alors inoccupés et, que peu à peu, investit à son tour le parasite; on ne sait pour le moment si ce dernier peut y survivre pendant l'hivernage.

l'oiseau) : *extra-host* et *intra-host* environnement d'Inglis, 1971. Dans le cas présent, l'isolement des parasites résulterait de l'ouverture du spectre d'hôtes dont l'aire de reproduction est obligatoirement le biotope rocheux, ce qui répondrait à la spéciation sympatrique alloxénique de la classification de Euzet et Combes (1980).

Il se peut, bien sûr, que ces données soient faussées par des prospections insuffisantes, mais cette série de convergences nous a paru digne d'être présentée par ses phénomènes de capture en radiations successives (ou synchrones?). Il serait intéressant de rechercher des phénomènes comparables en d'autres régions biogéographiques.

RÉFÉRENCES

- Beaucournu J. C., Aeschlimann A. : Une puce nouvelle pour la région paléarctique occidentale : présence en Suisse de *Callopsylla gemina* (Ioff, 1946) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.*, 1985, 108, 55-62.
- Beaucournu J. C., Launay H. : *Faune de France 76 : Les puces* (Siphonaptera) de France et du Bassin méditerranéen occidental. Féd. Fr. Soc. Sc. Nat. éd., Paris, 1990, 548 p.
- Beaucournu J. C., Monnat J. Y., Launay H. : *Ceratophyllus* (*Ceratophyllus*) *chasteli* n. sp. parasite du Cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis* (L.) en Corse (Siphon. Ceratophyllidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1982, 97, 38-43.
- Euzet L., Combes C. : Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. Mem. Soc. Zool France*, 1980, 3, 239-285.
- Filippova N. A. : (Materials on ticks belonging to the Sufamily *Argasinae*. Part. 1 Adult ticks and larvae of the genus *Argas* Latr., group *reflexus*) (en russe, résumé anglais). *Zool. Zh.*, 1961, 40, 1815-1826.
- Gouat P. : *Étude socio-écologique de trois espèces de rongeurs Cténodactylidés d'Algérie*. Thèse Doct. État ès-Sciences nat., Lyon, 1988, 327 p. + figures, tableaux, cartes.
- Guiguen C. : Notes sur *Argas* (*Argas*) *macrostigmatus* Filippova, 1961. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.*, 1990, 8, 157-164.
- Guiguen C., Beaucournu J. C. : Description du mâle d'*Ixodes* (*Scaphixodes*) *unicavatus* Neumann, 1908 (Acarina, Ixodidae). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1984, 59, 271-275.
- Guiguen C., Monnat J. Y., Launay H., Beaucournu J. C. : Ectoparasites des oiseaux en Bretagne. III — *Ixodoidea*. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd. Parasitol.*, n° spécial, 1987, 73-81.
- Guiguen C., Thibault J. C., Torre J., Beaucournu J. C. : *Callopsylla* (*Geminopsylla*) *gypaetina* Peus, 1978 (Siphonaptera), puce du gypaète barbu, nouvelle pour la Corse. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.*, 1990, 8, 295-300.
- Hoogstraal H., Kohls G. M. : Observations of the subgenus *Argas* (*Ixodoidea*, *Argasidae*, *Argas*). 3 — A biological and systematic study of *A. reflexus hermanni* Audouin, 1827 (Revalidated), the African bird argasid. *Ann. Entom. Soc. America*, 1960, 53, 743-755.
- Hoogstraal H., Wassef H. Y., Guiguen C., Beaucournu J. C. : Observation of the subgenus *Argas* (*Ixodoidea*: *Argasidae*: *Argas*). 19. Description of the larva of the palearctic cormorant parasite *A. (A.) macrostigmatus*. *J. Parasitol.*, 1984, 70, 292-294.
- Inglis W. G. : Speciation in Parasitic Nematodes. *Adv. Parasitol.*, 1971, 9, 185-223.
- Lewis R. E. : *The Ceratophyllidae: Currently Accepted Valid Taxa* (Insecta: Siphonaptera). *Theses Zoologicae*, 1990, 13, Fricke R. ed., Koenigstein, 267 p.
- Schulze P. : Erster Beitrag zu einer Zeckenfauna Schwedens. *Göteborgs K. Vetensk.-o. Vitterh. Samh. Handl.*, 1930, 5, 3-18.
- Wu W.-Z., Li C. : (A new species of bird flea (Siphonaptera: Ceratophyllidae) from Qinghai Province, China). *Acta entom. sinica*, 1990, 33, 247-249 (en chinois, résumé anglais).