





# Parasitisme

Écologie et évolution  
des interactions durables

**Claude Combes**

Professeur émérite à l'université de Perpignan  
et membre de l'Académie des Sciences

**Laurent Gavotte**

Maître de conférences à l'université de Montpellier

**Catherine Moulia**

Professeure à l'université de Montpellier

**Mathieu Sicard**

Professeur à l'université de Montpellier

**DUNOD**

## Crédits des illustrations

Illustration de couverture: © Bruno Guénard/Biosphoto ;  
page 12: lucaar/Fotolia.com ; page 16: Mine Altinli/Marc Ravallec ;  
page 116: Nelson Sirlin/Shutterstock.com ; page 135: image tirée  
du film de Gilles San Martin/Wikipédia ; page 156: Jubal Harshaw/  
Shutterstock.com ; page 159: Petr Bonek/Fotolia.com ;  
page 168: Kateryna Kon/Shutterstock.com ;  
page 197: Nik Bruining/Shutterstock.com

Les cycles en fin d'ouvrage ont été réalisés par **Manon Villa**.

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 2018, 2023 pour la nouvelle présentation  
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff  
[www.dunod.com](http://www.dunod.com)  
ISBN 978-2-10-085746-3

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2<sup>o</sup> et 3<sup>o</sup> a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

# Avant-propos

La révolution génétique a largement laissé de côté les êtres parasites, au point qu'ils ont été quasi-ignorés par les plus grands ouvrages sur l'évolution du Vivant. Oh ! Bien sûr, quelques groupes présentant une menace immédiate pour la santé humaine ou pour celle des espèces domestiquées ont fait l'objet de recherches approfondies (et riches de résultats !) de la part des médecins et des vétérinaires. Toutefois, à ces exceptions près, les recherches sur le monde des parasites n'ont révélé que depuis très peu de temps pourquoi ils représentent une dimension fascinante de la vie.

Lorsqu'on se penche sur le passé de notre planète, il est impressionnant de réaliser à quel point les parasites ont « éclaboussé » le monde vivant par leur propre diversité, mais également en s'agrippant à des branches diverses de leurs arbres phylogénétiques... pour y trouver des hôtes. Certains sont restés très longtemps liés à ces hôtes chez lesquels ils ont suivi leur propre évolution, d'autres ont saisi les occasions d'aller prospérer sur d'autres branches phylogénétiquement éloignées mais écologiquement proches !

Les parasites impressionnent par bien des aspects qui sont inattendus pour des êtres aussi peu « visibles » : par exemple leurs taux de multiplication souvent extraordinaire, leurs modes de circulation efficaces dans tous les écosystèmes, leurs stratégies « gagnant-gagnant » avec les hôtes, les échanges de gènes avec ces derniers. On peut même se demander si le nombre d'espèces n'est pas quelquefois plus riche en espèces parasites qu'en espèces libres, et si autant de processus sont à l'œuvre, sinon plus, que ceux qui gouvernent les systèmes proies-prédateurs. S'ils en avaient eu connaissance, les plus grands philosophes des Lumières auraient été découragés par les « inventions » de la sélection naturelle chez les parasites, ces penseurs pour qui la nature était « bonne »...

Dans le monde contemporain, à l'opposé des rêveries de Rousseau, la biosphère est chaque jour davantage agressée. Lorsque les écosystèmes se modifient, à la suite par exemple de migrations ou de changements climatiques, les populations d'hôtes et de parasites sont confrontées à de nouvelles pressions sélectives. Les conséquences sont toujours difficiles à prévoir, aussi bien pour les hôtes que pour les parasites. Pourtant, cette prédiction est un enjeu considérable pour l'espèce humaine. Certes, il ne faut pas perdre de vue que des changements majeurs se sont déjà produits au cours de l'évolution des primates, lorsque les Hommes modernes ont quitté l'Afrique pour se répandre en Eurasie. La confrontation avec des parasites « nouveaux » a pu redistribuer les cartes (les gènes...) au moins localement. Les conséquences du parasitisme sur les populations de notre époque sont certainement amplifiées par les changements globaux de l'environnement tandis que les procédés d'édition récents de l'ADN offrent de nouvelles et excitantes dimensions aux recherches. L'écologie et la biologie moléculaire se retrouvent...

Le présent ouvrage est une synthèse entre les connaissances déjà acquises vers l'an 2000 et celles qui ont été publiées depuis lors. Il rendra un grand service aux biologistes de formations très diverses car il ouvrira de nouvelles portes à la réflexion, aussi

bien sur le monde des virus, des bactéries ou des métazoaires parasites, que de ceux de la coopération et du mutualisme, et sur le fonctionnement et l'évolution du monde vivant dans son ensemble. Le lecteur comme l'étudiant ou l'enseignant, découvrira ainsi l'incroyable « ingéniosité » de la sélection naturelle dans le monde des interactions durables, et son rôle dans les aventures de la planète bleue.

Claude Combes

## Remerciements

Nous remercions très chaleureusement les collègues qui ont relu des parties conséquentes du manuscrit et nous ont apporté de précieux commentaires :

Sophie Beltran-Bech, Maître de conférences à l'Université de Poitiers

Christine Braquart-Varnier, Professeure à l'Université de Poitiers

Chantal Kleman, Professeure agrégée de SVT Académie de Grenoble

Anne-Sophie Gosselin-Grenet, Maître de conférences à l'Université de Montpellier

Coralie Martin, Chargée de recherche à l'INSERM (MNHN-Paris)

Carole Smadja, Chargée de recherche au CNRS (Montpellier)

Frédéric Thomas, Directeur de recherche au CNRS (Montpellier)

Nous remercions également Manon Villa (Doctorante à l'Université de Montpellier) pour la réalisation de tous les cycles en annexes et Karine Gavotte-Ballanéda pour ses nombreuses corrections et relectures.

# Table des matières

<b>Avant-propos</b>	3
<b>Introduction. L'interaction durable</b>	11
<b>1 L'univers des parasites</b>	17
1. Qu'est-ce qu'un parasite ?	17
1.1 Pourquoi parasiter ?	17
1.2 Comment parasiter ?	21
1.3 Qui parasite et qui est parasité ?	23
2. Un parasite doit se transmettre	26
2.1 Le cycle parasitaire	26
2.2 Notion de succession d'hôtes dans le cycle	32
3. Diversité des routes	36
4. L'identité des partenaires	37
4.1 Les hôtes vus par les parasites: l'identification	37
4.2 Les parasites vus par les parasitologues: la nomenclature	41
<b>2 L'écologie des parasites</b>	47
1. Niche écologique et spécificité	47
1.1 La niche des parasites	47
1.2 La dimension « espèce hôte » de la niche parasitaire	50
1.3 Contraintes et avantages de la spécificité	57
2. Populations, communautés et distributions des parasites	62
2.1 Fragmentation par les populations hôtes	62
2.2 Fragmentation par les individus hôtes	63
2.3 Fragmentation des espèces hôtes	64
2.4 Les termes d'écologie parasitaire	64
2.5 Les distributions parasitaires: sous le signe de l'hétérogénéité	66
3. Compétitions et interactions complexes	72
3.1 La compétition intraspécifique	72
3.2 La compétition interspécifique	77
3.3 Des interactions interspécifiques complexes	80
<b>3 Parasites, populations et écosystèmes hôtes</b>	83
1. L'impact des parasites sur les populations hôtes: mortalité additive <i>versus</i> compensation	84

2.	L'impact des parasites sur la compétition interspécifique hôte : l'arbitrage parasitaire	87
3.	Migrations : les « chocs d'hôtes »	88
3.1	Le principe de « choc d'hôtes »	88
3.2	Les parasites : une aide à l'invasion	90
3.3	Les parasites des autres : une barrière à l'invasion	91
4.	Colonisation : la dimension de l'écosystème	92
4.1	Les îles	92
4.2	Les écosystèmes en rétrécissement	93
5.	Spéciation : des parasites et des espèces hôtes	94
6.	Prédation : les parasites des aiguilleurs des réseaux trophiques	96
6.1	Les équilibres au sein des interactions prédateurs/proies	96
6.2	L'orientation de la relation prédateur/proie	98
7.	Stabilité : la connectance	100
<b>4</b>	<b>La diversification des parasites</b>	102
1.	Quels moteurs pour la diversification ?	102
2.	Spéciation des parasites sur des hôtes allopatriques	104
3.	Spéciation des parasites sur des hôtes sympatriques : la spéciation alloxénique	107
4.	Spéciation des parasites à l'intérieur d'un seul hôte : la spéciation synxénique	111
5.	La co-diversification ou co-spéciation	112
<b>5</b>	<b>Les courses aux armements</b>	117
1.	La Reine Rouge	117
1.1	Le paysage adaptatif de Sewall Wright	118
1.2	La théorie de la Reine Rouge de Leigh Van Valen	119
2.	L'évolution c'est les autres : la co-évolution hôte-parasite	120
2.1	Éviter ou éliminer les parasites représente un coût pour l'hôte	120
2.2	La course ne se fait jamais à deux	122
2.3	Le jeu des gendarmes et des voleurs	123
<b>6</b>	<b>Les gènes pour rencontrer</b>	124
1.	Produire plus : augmenter la fécondité	124
2.	Produire mieux : les notions de favorisation et de manipulation	128

3. Des parasites qui trouvent le lieu de « rendez-vous »	131
4. Des parasites qui attirent les hôtes vers le lieu du « rendez-vous »	134
5. Des parasites toujours à l'heure « du rendez-vous »	135
6. La manipulation	142
6.1 Faire déplacer l'hôte-amont vers l'hôte-aval	142
6.2 Modifier des caractères de l'hôte-amont susceptibles de faire déplacer l'hôte-aval vers lui	145
6.3 Les microparasites manipulent également leurs hôtes!	149
6.4 La manipulation par les parasitoïdes: les marionnettistes	151
7. La favorisation en question	152
7.1 Le changement n'a de valeur adaptative ni pour le parasite, ni pour l'hôte	153
7.2 Le changement est une « réponse adaptative » avantageuse seulement pour l'hôte	154
7.3 Le changement avantage la transmission du parasite mais pas seulement...	155
7.4 Le changement est dû au parasite mais n'est pas avantageux pour lui	155
<b>7 Les gènes pour éviter</b>	157
1. Éviter les insectes parasites ou vecteurs de parasites: apparences et comportements	158
1.1 Les rayures du zèbre	158
1.2 Le groupe fait la force, ou pas...	160
2. L'« hygiène »: un rempart contre les parasites	161
2.1 Le bétail choisit le lieu de son repas	161
2.2 La propreté des chiens	162
2.3 Construire un nouveau nid ou en réutiliser un usagé	162
3. Mises en quarantaine et sacrifices	163
3.1 Se méfier des inconnus: la mise en quarantaine	163
3.2 Donner la mort ou se la donner	164
4. Le recours aux mercenaires	166
5. L'utilisation de « médicaments »	166
6. La maison des Hommes	167
<b>8 Les gènes pour tuer</b>	169
1. Les armes comportementales	170
1.1 L'épouillage chez les antilopes et les abeilles	170
1.2 Médicaments et potions	171

2. Les armes immunitaires	172
2.1 Que faut-il pour faire un système immunitaire ?	172
2.1 Les deux composantes de l'immunité induite	173
3. Tuer tous les parasites serait trop « coûteux » : faire la part du feu	177
<b>9 Les gènes pour survivre</b>	179
1. Le parasitisme de nid	179
1.1 Le nid des autres	179
1.2 La chenille et la fourmi	184
2. Les stratégies de discrétion	186
2.1 Les molécules de camouflage	186
2.2 Les stratégies d'abri	188
3. Les stratégies de confrontation	190
3.1 Les trypanosomes face au système immunitaire	190
3.2 Les stratégies de combat	192
4. Les stratégies de manipulation	193
5. Les stratégies de collaboration	194
5.1 Collaboration procaryote-eucaryote	194
5.2 Collaboration virus-eucaryote	195
6. Les stratégies de prise d'otage	196
<b>10 Les gènes pour exploiter</b>	198
1. Exploiter une cellule	198
1.1 Exploiter la machinerie moléculaire existante	198
1.2 Réaménager la cellule à sa convenance	199
1.3 Détourner les spécialisations cellulaires à son avantage	203
1.4 Exploiter sans pénétrer	205
2. Exploiter un organisme	206
2.1 Les trématodes et la redistribution des ressources	206
2.2 Le sexe revu et corrigé	209
3. Exploiter un super-organisme	212
4. Exploiter une population	213
<b>11 L'évolution de la virulence</b>	216
1. Virulence, résistance et filtres	216
1.1 L'histoire ne se termine pas toujours bien	217
2. Les différentes facettes de la virulence	221
2.1 Mort de l'hôte et valeur sélective du parasite	222

2.2	État de santé de l'hôte et valeur sélective du parasite	223
2.3	Fécondité de l'hôte et valeur sélective du parasite	224
2.4	Fécondité/multiplication du parasite et valeur sélective du parasite	225
2.5	Influence de l'environnement sur la valeur sélective du parasite	226
<b>12</b>	<b>Parasitisme et évolution</b>	228
1.	Parasitisme et biodiversité	228
2.	L'origine et le maintien de la reproduction sexuée	231
3.	La sélection sexuelle	236
3.1	La sélection sexuelle chez les parasites	237
3.2	La sélection sexuelle chez les hôtes	237
<b>13</b>	<b>Parasitisme et humanité</b>	241
1.	L'espèce humaine : une espèce hôte particulière	241
2.	Les rencontres entre Hommes et parasites	243
2.1	Nouveaux mondes, nouveaux parasites	243
2.2	Plus le monde est anthropisé, plus l'Homme est parasité	244
3.	Les grandes endémies	248
3.1	La tuberculose	249
3.2	Le paludisme ou malaria	250
3.3	La schistosomose ou bilharziose	252
4.	Pressions de sélection et fardeaux parasitaires	256
4.1	Les coûts sociaux directs et indirects	256
4.2	La sélection de résistances contre les parasites	257
4.3	Les zoonoses : en expansion ?	258
4.4	« Fin de l'humanité » : faut-il craindre les parasites ?	261
	<b>Les cycles parasitaires</b>	265
	<b>Bibliographie</b>	311
	<b>Index des organismes</b>	315
	<b>Index thématique</b>	321



# Introduction

## L'interaction durable

Les richesses produites par les êtres vivants peuvent être regroupées en quatre types :

- la matière (molécules, cellules, organes, organismes...);
- les procédés (réactions chimiques, enzymatiques...);
- le travail au sens physique (déplacement, soin aux juvéniles...);
- les réalisations physiques modifiant l'environnement (nids, galeries, maisons...).

Ces richesses, sans exception, sont codées par le génome des organismes (c'est-à-dire par leur génotype) et constituent au sens littéral leur phénotype. Dans ce livre, le phénotype sera entendu dans le sens proposé par Richard Dawkins, à savoir l'ensemble des manifestations anatomiques, physiologiques et comportementales du génotype d'un organisme : i) dans ses propres limites physiques (l'individu lui-même) et ii) dans ses interactions avec l'environnement abiotique et biotique (dans les limites physiques des autres organismes). Il s'agit donc du **phénotype étendu** à toutes ses manifestations.

Les richesses ainsi produites par chaque organisme suscitent les convoitises d'autres êtres vivants qui vont utiliser différentes stratégies pour se les approprier.

La plus simple et « pacifique » consiste à recycler les richesses des organismes morts : c'est la stratégie des détritivores et des charognards qui utilisent cette voie, tout comme celle du bernard-l'hermite qui va occuper les coquilles de gastéropodes morts et donc utiliser une part des richesses produites.

La **prédation** sera une seconde expression bien plus « violente » d'appropriation d'énergie. Ainsi, à chaque instant, sur l'ensemble de notre planète, dans les prairies et les forêts, dans les lacs et les rivières, à la surface des mers et au plus profond des océans, des milliards d'êtres vivants sont les proies d'autres êtres vivants. On parle de **systèmes prédateurs-proies**.

Parfois les appropriations de matière se font en « bonne entente » entre deux organismes d'espèces différentes qui trouvent un intérêt réciproque à échanger des richesses, c'est ainsi que fonctionnent les **mutualismes** (par exemple, l'algue et le champignon du lichen échangent des éléments qui sont indispensables à leur survie commune).

Enfin, il existe une quatrième voie possible qui consiste à retirer de l'énergie d'un autre organisme sans pour autant qu'il soit mort, qu'il soit une proie ou qu'il en retire lui-même un quelconque avantage : il s'agit du **parasitisme**.

Quand on se place à l'échelle des individus, les différences fondamentales entre les systèmes prédateurs-proies et hôtes-parasites peuvent être résumées comme suit :

- l'interaction entre le prédateur et la proie (quand un chat attrape une souris ou quand la grenouille capture un insecte) est instantanée ou quasi instantanée. Tout au plus, elle se prolonge le temps d'une poursuite et de la digestion de la matière organique.

Dans tous les cas, le prédateur n'exploite que la première des quatre richesses du vivant : la matière de sa proie.

- l'interaction du parasite avec l'hôte s'installe dans la durée, le plus souvent jusqu'à ce que la mort d'un des deux protagonistes vienne l'interrompre. Grâce à cette prolongation dans le temps de l'interaction, le parasite est en mesure d'exploiter non seulement la matière de son hôte, mais également les trois autres richesses du vivant : procédés, travail et réalisations. La matière organique elle-même ne constitue plus uniquement une source d'énergie, mais devient l'habitat même du parasite. À l'échelle de la **biosphère**, on considère souvent le passage global d'énergie des hôtes vers les parasites comme négligeable par rapport au passage global d'énergie des proies vers les prédateurs. Mais une chose est sûre, c'est que ce type d'interaction, parce qu'elle se prolonge à l'échelle des individus, devient infiniment riche de conséquences sur le fonctionnement et l'**évolution** du monde vivant.

**Remarque** Notons qu'à l'inverse des prédateurs qui sont bien visibles, au moins au moment de s'attaquer à leur proie, les parasites sont des acteurs de l'ombre. Bien que certains d'entre eux puissent être de grande taille et parfaitement visibles, leurs interactions avec leurs hôtes sont, elles, beaucoup plus difficiles à observer. C'est la raison pour laquelle la première illustration de cet ouvrage ne représente pas les parasites présents dans le pelage d'un impala mais l'impala lui-même tandis qu'il s'épouille avec ses incisives pour se débarrasser d'une partie de ces intrus indésirables.



Dans la suite de cet ouvrage, nous définirons le parasitisme et le mutualisme comme deux formes de **symbiose** : au sens premier du grec *sumbiôsis* (vivre ensemble), cette notion impliquant une vie commune s'installant dans la durée entre organismes d'espèces différentes.

**ATTENTION !**

Outre son sens premier, le terme « symbiose » est quelque fois utilisé à tort comme synonyme de « mutualisme », mais plus fréquemment et de manière plus partagée, la « symbiose » qualifie une association où les partenaires vivent une proximité physique étroite, du type « l'un dans l'autre » : le plus petit des deux partenaires peut ainsi vivre à l'intérieur du plus grand. La symbiose peut alors être mutualiste (l'algue dans les cellules du champignon des lichens) ou parasitaire (le *Plasmodium*, agent du paludisme, dans les globules rouges de l'Homme).

Étant donné i) les dérives d'emploi du terme de symbiose dans la littérature scientifique comme dans le vocabulaire courant et ii) les besoins de précision de la notion de parasitisme, Claude Combes, en 1995, a proposé de remplacer le qualificatif de « symbiose » par celui d'« **interactions durables** » qui s'applique aux relations inter-organismes inscrites dans la durée qu'elles soient de type mutualiste (existence de bénéfices pour les deux partenaires) ou qu'elles soient de type parasitaire (seul le parasite retire un bénéfice de l'association).

**Remarque** Les nombreux organismes qui s'associent durablement à d'autres appartiennent à des groupes taxonomiques très différents et l'association revêt une infinité de modalités distinctes. Au premier abord, on peut avoir l'impression qu'il n'existe rien de commun entre un virus, une bactérie symbiotique, une mitochondrie, un trypanosome, une douve du foie, une tique et le poussin du coucou. Pourtant tous ces organismes réalisent une interaction durable avec un hôte, ce qui leur donne une unité conceptuelle et les place sous des auspices évolutifs communs. Peu importe la position taxonomique des partenaires, peu importe la manière dont est réalisée l'interaction, peu importe même que les bénéfices et les coûts de l'association puissent se répartir très inégalement.

L'interaction durable entre organismes, qu'elle soit mutualiste ou parasitaire, présente quatre conséquences majeures, liées au fait que des génomes existent côte à côte, faisant du système un **super-organisme**, possédant un **super-génome** et donc un phénotype étendu.

- Première conséquence des interactions durables : par l'intermédiaire de molécules ou de structures plus complexes, le **génome** du **symbiote** (le plus petit, souvent hébergé physiquement, parasite ou mutualiste) peut modifier le phénotype de l'**hôte** (le plus grand, souvent hébergeur physiquement, à son total désavantage ou à son propre profit).

L'un de ces phénotypes étendus les plus élaborés et les plus fascinants au sein des interactions durables, a lieu dans les associations hôtes-parasites. Il met à profit un échange de **signaux** entre partenaires, échange rendu possible par la formidable unicité de la chimie du vivant, aboutissant à ce que nous appellerons la **manipulation** de l'hôte, c'est-à-dire la modification de la physiologie et le comportement de cet hôte au profit de la réalisation du cycle de vie du parasite. On identifie et caractérise de plus en plus finement les influences des **gènes** de parasites sur ces aspects de la biologie des hôtes (pour favoriser la transmission d'hôte à hôte, l'exploitation de l'hôte, l'évasion du système immunitaire...).

**Remarque** On peut se demander s'il existe une seule interaction durable, parasitaire comme mutualiste, qui n'implique pas une manipulation, fut-elle subtile, par le ou les symbiotes, c'est-à-dire s'il existe un seul animal libre qui ne doive sa physiologie ou ses comportements qu'à ses propres gènes.

- Deuxième conséquence de l'interaction durable : toute interaction entre des organismes **hétérospécifiques** s'installant dans la durée induit une forte probabilité pour que, dans le super-génome ainsi assemblé, certaines fonctions soient codées en double (par un gène ou un ensemble de gènes).

Lorsque ces redondances de gènes existent, si l'une des copies dans un des génomes en interaction subit une **mutation délétère**, celle-ci ne sera pas forcément contre-sélectionnée (c'est-à-dire éliminée) puisque la fonction codée est assurée par l'autre partenaire. Les gènes affectés par ce type de sélection ne codent évidemment pas pour des fonctions nécessaires en dehors de toute interaction durable. Ainsi, ne seront pas concernées de nombreuses fonctions hôtes qui doivent être remplies en absence d'interaction, ou certaines fonctions des parasites nécessaires à la réalisation des phases du cycle de vie qui se déroulent en dehors de l'hôte. D'une manière générale, si l'inactivation d'une des copies du gène ne modifie pas la valeur sélective de celui qui le porte ou mieux, si elle l'augmente (ne plus fabriquer une protéine tout en maintenant la fonction, *via* celle du partenaire, permet au minimum une économie métabolique), aucune **pression de sélection** ne contre-sélectionnera la mutation. Les gènes ainsi perdus deviendront des pseudogènes (présentant la structure générale du gène mais ne permettant plus d'expression à cause de mutations) ; ils pourront même complètement disparaître du génome à terme.

D'une manière générale, ce sont les organismes symbiotiques, abrités dans leurs hôtes, qu'ils soient mutualistes ou parasites, qui perdent les gènes, du simple fait que la symbiose est obligatoire pour eux et donc que l'absence de fonction est systématiquement compensée par l'hôte qui les abrite. Pour ce dernier, seuls les individus « infectés » pourraient compter sur cette compensation. Et ce n'est que dans le cas des symbioses obligatoires fixées (primaires) dans une population voire dans une espèce hôte, que de tels phénomènes de perte de fonction existeront, de manière similaire aux **micro-organismes**, chez le partenaire qui héberge. En effet, toutes les études portant sur les symbiotes mutualistes ou parasitaires mettent en avant des simplifications morpho-anatomiques (régression des appareils locomoteurs, digestifs...) ou biochimiques (inactivation/disparition de voies métaboliques, enzymes, hormones...). C'est ainsi que *Taenia solium*, le ver solitaire, a perdu son tube digestif (il ne produit plus d'endoderme) et sa voie de biosynthèse de la lysine (un acide aminé) : pourquoi dépenser de l'énergie pour construire une machinerie complexe avec des cellules spécialisées et des enzymes associées lorsque l'hôte se charge de la fonction ?

- **Exemples** Ce mécanisme évolutif est poussé à l'extrême chez certains organismes (en dehors des virus dont le génome est, par origine et par essence, réduit au minimum). C'est le cas par exemple chez *Buchnera aphidicola* (bactérie symbiotique mutualiste des pucerons). Elle possède un génome de 640 000 paires de bases

- codant pour quelque 583 gènes là où une bactérie standard comme *Escherichia coli*
- affiche plus de 4,6 millions de nucléotides codant pour plus de 4 200 gènes. Ce phéno-
- mène a été poussé à l'extrême chez les **mitochondries**, passées du statut de bactéries
- symbiotiques à celui d'**organites** totalement intégrés dans la cellule eucaryote, à la
- fois totalement dépendantes et totalement indispensables à cette dernière.

Quel que soit le partenaire de l'interaction durable qui est porteur du gène perdu, ceci a pour conséquence de le rendre complètement tributaire de cette interaction et l'engage sur une voie évolutive sans retour que l'on appelle la **dépendance**.

- Troisième conséquence de l'interaction durable : le partenaire symbiotique peut apporter dans l'association une fonction (codée par un gène ou un ensemble de gènes) que l'hôte réalise de manière moins performante ou qu'il ne possède pas, mais qui est avantageuse pour ce dernier.

Qu'il perde sa propre capacité à assurer seul la fonction ou qu'il en acquière une nouvelle qu'il ne possédait pas, l'hôte devient alors dépendant du symbiote. C'est cette caractéristique d'obligation qui fera souvent classer l'association dans un cadre mutualiste, davantage que l'absence de **coûts** associés à l'interaction ou de désavantages pour l'hôte.

### ATTENTION !

Si l'on qualifie souvent le mutualisme d'« association à bénéfices réciproques », on voit qu'il s'agirait plutôt d'une « association à parasitisme réciproque ».

- Quatrième conséquence de l'interaction durable : l'association prolongée intime entre deux génomes est le lieu le plus privilégié qui puisse se concevoir pour des échanges de gènes entre organismes.

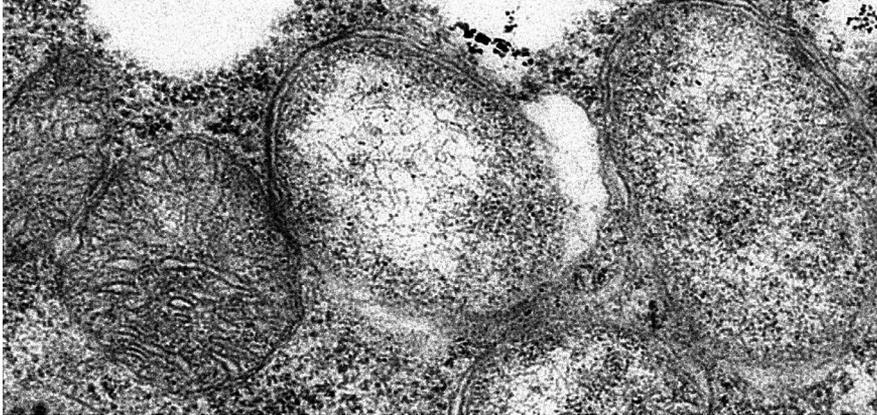
Les **transferts horizontaux** de gènes entre organismes d'espèces différentes (en opposition avec les transferts verticaux qui se produisent lors la reproduction sexuée) constituent une des découvertes les plus intrigantes et excitantes en génétique, et par conséquent en évolution, depuis le milieu du siècle dernier. Tout d'abord mis en évidence entre des bactéries, de tels phénomènes ont été depuis identifiés chez tous les groupes d'organismes. Un des exemples les plus avancés concerne toutes les espèces eucaryotes (et donc nous-mêmes) et les petits organites qui leur servent de centrale à énergie : les mitochondries. Ces organites essentiels de la cellule eucaryote actuelle ont pour ancêtre une  $\alpha$ -protéobactérie qui est devenue symbiotique. Au cours du milliard et demi d'années qui se sont écoulées depuis cette « fusion » (endosymbiose) entre deux organismes issus de branches éloignées de l'arbre du vivant, au sein de l'interaction durable ainsi formée, le génome de la bactérie a subi une importante réduction en devenant un organite, et certains gènes codants pour des fonctions mitochondriales sont à présent localisés non plus dans le génome mitochondrial mais dans le génome nucléaire de la cellule « hôte ».

Pour conclure, les interactions durables sont infiniment nombreuses dans le monde vivant. Si certains mutualismes ont été identifiés comme fondamentales dans les **écosystèmes** qui nous entourent, le fait que les parasites soient peu ou non visibles les a longtemps fait ignorer des **écologues** et des **évolutionnistes**. Aujourd'hui, leurs

## Parasitisme

rôles essentiels dans l'équilibre et la dynamique des écosystèmes, ou comme moteurs évolutifs apparaissent clairement. Ainsi les parasites sont fortement impliqués dans des processus aussi divers que la régulation de la densité des populations, la structuration des écosystèmes, la **compétition** entre espèces ou l'acquisition de nouvelles formes de vie.

En fait il n'a certainement jamais existé depuis les premiers temps de l'histoire de la vie sur terre, d'organisme qui ne subisse ou n'établisse d'interaction durable avec un autre organisme.



Deux mitochondries (à gauche) et deux *Wolbachia* (à droite) côte à côte dans le cytoplasme d'un œuf de *Culex pipiens*. Ce cliché a été obtenu par microscopie électronique à transmission. Les mitochondries sont des organites dont les ancêtres sont des alpha-protéobactéries et les *Wolbachia* sont des alpha-protéobactéries. Le diamètre d'une *Wolbachia* est d'un peu moins d'un micromètre.

# L'univers des parasites

## Introduction

Ce premier chapitre est une introduction à l'étude des parasites, particulièrement à leur circulation dans les écosystèmes. Il expose les concepts fondamentaux qui permettent de comprendre et expliquer les caractéristiques de la vie parasitaire. Il présente donc un socle de connaissances, au niveau Licence, sur les parasites et leurs cycles de vie.

## Objectifs

**Connaître** les notions socles sur les parasites et le parasitisme.

**Définir** les particularités du mode de vie parasitaire et la notion de cycle parasitaire.

**Expliquer** en quoi les parasites sont universels dans le monde vivant et ne sont en aucun cas des « exceptions biologiques ».

## Plan

- 1 Qu'est-ce qu'un parasite ?
- 2 Un parasite doit se transmettre
- 3 L'identité des partenaires

## 1 Qu'est-ce qu'un parasite ?

### 1.1 Pourquoi parasiter ?

La vie des premières cellules a forcément débuté libre dans l'environnement, car pour parasiter un organisme, encore faut-il que ce dernier (et donc que la vie) préexiste. Au cours de l'évolution, des organismes préalablement libres dans l'environnement, se sont mis à en parasiter d'autres et ceci, a priori, dans tous les environnements, à tous les niveaux taxonomiques, dans toutes les branches de l'arbre du vivant.

#### ATTENTION !

Pourquoi ces transitions d'une vie libre à une vie parasitaire apparaissent-elles comme une règle quasi universelle dans l'espace et dans le temps ? Parce que, dans l'évolution biologique, tous les changements sont affaire d'une conjonction entre le **hasard** et la **sélection naturelle** et que cette sélection n'est finalement affaire que de **rappports coûts-bénéfices** pour les organismes. Il est donc certain que lors de l'adoption du mode de vie parasitaire, les organismes libres sont devenus parasites car il y avait plus d'avantages que d'inconvénients à cette transition. D'un autre côté, les organismes devenus hôtes ont été incapables de les éliminer à un coût moindre que celui de les tolérer.

Les avantages de la vie parasitaire sont certainement nombreux, mais ils ne doivent pas en faire oublier les inconvénients (aucun mode de vie n'est sans contrainte !). Pour permettre l'évolution vers une forme de vie parasitaire, les avantages doivent compenser les inconvénients, du moins au moment de la transition (c'est-à-dire lors de la sélection de ce mode de vie).

### Les avantages de la vie parasitaire

Quoi de plus instable que l'**environnement** dans lequel vit un organisme ? Quelle que soit l'échelle de temps envisagée, les paramètres abiotiques de l'environnement (c'est-à-dire les paramètres physico-chimiques, tels que la luminosité, la température, l'humidité...) sont par nature variables. Chaque organisme présente des mécanismes qui lui permettent de fonctionner dans des conditions environnementales changeantes que ce soit à l'échelle cellulaire ou à celle des organes. Par exemple, à des températures trop basses, les réactions biochimiques indispensables au fonctionnement des cellules sont ralenties voire stoppées. Face à ces variations de température, les bactéries entrent en **dormance** et cessent toute activité biologique : les organismes **ectothermes** limitent leur activité et recherchent des sources de chaleur, tandis que les **endothermes** tentent de maintenir leur température interne stable en convertissant des **métabolites** en calories. Pour les parasites, un des premiers avantages à parasiter un hôte réside dans le fait de se retrouver dans un environnement plus stable. En effet, les paramètres physico-chimiques d'un organisme en bon état physiologique sont globalement régulés. Ce principe, qui porte le nom d'**homéostasie**, permet par exemple de maintenir la calcémie dans notre sang entre 2,2 et 2,6 mmol·L<sup>-1</sup> ou le pH entre 7,35 et 7,45 très précisément. Les parasites occupent donc souvent un habitat plus stable que les espèces libres. La vie au sein d'un autre organisme met également le parasite à l'abri de potentiels **prédateurs** qu'il ne manquerait pas d'avoir à l'état libre (bien qu'il existe des parasites qui se mangent entre eux...). Cet avantage est discutable pour les **ectoparasites**, qui vivent à la surface de leur hôte, qui sont donc exposés au **milieu extérieur**, et qui sont souvent dévorés : par exemple, les poissons nettoyeurs se nourrissent en « gobant » les ectoparasites d'autres poissons. En dehors de ce cas particulier (où le risque de prédation paraît cependant plus limité que pour des organismes libres), la vie parasitaire met généralement le parasite à la merci d'autres prédateurs que les siens : ceux de son hôte ! Cependant, comme nous le verrons plus loin (chapitre 6), certains parasites ont « tiré profit » de cette potentielle vulnérabilité. La sécurité (habitat stable, limitant le risque de prédation) que procure l'habitat vivant est donc certainement l'un des critères qui a mené la sélection du mode de vie parasitaire chez de nombreux organismes.

#### DÉFINITIONS

Les ectothermes sont des organismes dont la température est celle du milieu extérieur contrairement aux endothermes qui régulent leur température interne grâce à leur métabolisme. Chez les vertébrés, nous pouvons citer comme exemple d'ectothermes les serpents, qui se dorment au soleil et ne s'activent qu'à la chaleur. Les mammifères constituent eux un exemple d'endothermes.

L'inféodation à un hôte semble, à première vue, priver le parasite de toute mobilité propre, contrairement à beaucoup d'organismes libres. Cependant, ce handicap peut être largement compensé par la faculté même de l'hôte à se mouvoir : ceci pourrait expliquer pourquoi des groupes/embranchements entiers de parasites sont inféodés à des hôtes « animaux » (il faudrait dire **métazoaires**) mobiles. Toutefois ne concluons pas trop vite sur le fait que la **mobilité** d'un organisme est une condition obligatoire à son élection comme hôte d'un parasite ! Les « animaux » fixés (ascidies, balanes...) et les « végétaux » (organismes de la **lignée verte**) ont eux aussi des parasites. Si on y regarde de plus près, soit le parasite utilise les moyens de transport à sa disposition dans le milieu (autres espèces, courants, vents...), soit il présente des stades libres adaptés à la **dispersion**, comme c'est également le cas des organismes libres fixés.

Bien entendu, l'un des principaux avantages du parasitisme reste l'obtention de métabolites et d'énergie de la part de l'hôte. Quel que soit le mode de nutrition de ce dernier (autotrophe ou hétérotrophe), le parasite sera à même de détourner à son propre usage suffisamment d'énergie ou de nutriments. Nous verrons plus loin que le parasitisme permet non seulement le détournement direct d'énergie (nutriments, fluides, matière...) mais aussi plus indirect (voies de synthèse, travail, déplacement, recherche de nourriture).

**Remarque** Si pour une espèce parasite donnée, l'avantage lié à l'habitat, à la mobilité ou à l'énergie a pu être déterminant dès l'origine de son association avec une espèce hôte, par la suite, les autres avantages ont pu être sélectionnés, de sorte que le parasitisme est clairement le résultat d'un cumul d'**avantages adaptatifs**.

## DÉFINITIONS

Les autotrophes sont des organismes capables de photosynthèse ou de chimiosynthèse, c'est-à-dire d'utiliser l'énergie lumineuse ou chimique pour produire des molécules organiques à partir d'éléments minéraux.

Les hétérotrophes sont des organismes ne pouvant produire les molécules organiques à partir d'éléments minéraux.

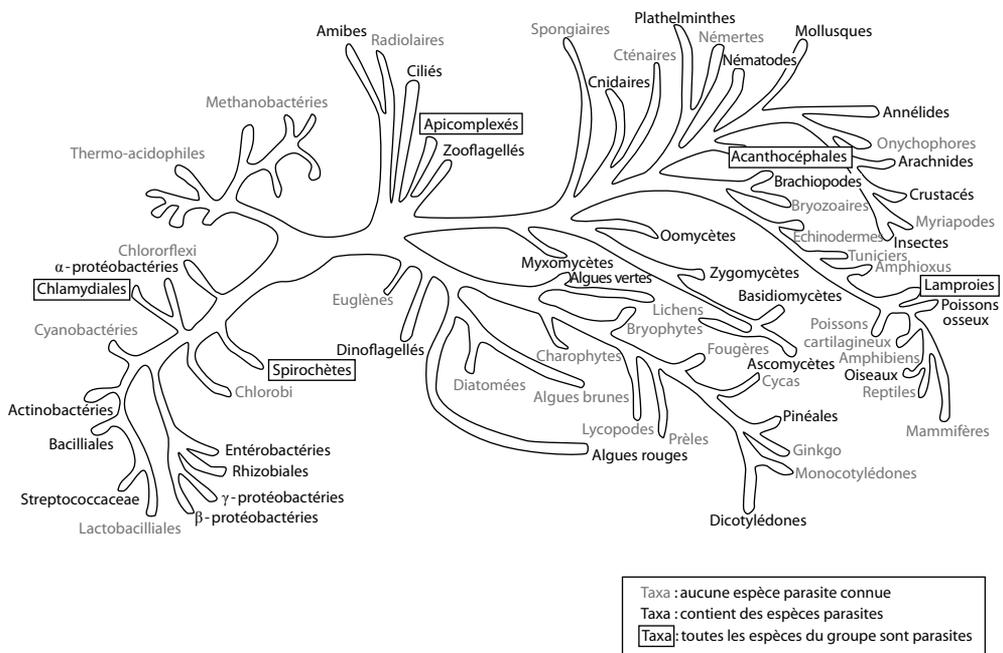
## Parasitisme inéluctable

Pourquoi parasiter ? Pour toutes les raisons exposées précédemment, bien entendu, mais peut-être plus fondamentalement parce que le parasitisme est inéluctable...

- **Exemple** Cette proposition se fonde sur de nombreux travaux réalisés en **simulation informatique**. Très tôt dans cette discipline, les **informaticiens** tentèrent en effet de simuler la vie sur un ordinateur. Les premiers pas de cette approche sont à chercher dans les années 1940 avec les travaux du mathématicien John von Neumann qui créa les premiers automates cellulaires qui fonctionnaient avec des règles basiques (cellule en vie ou morte). Des versions plus élaborées soumettent les cellules à la sélection naturelle : ces cellules simulées par des programmes informatiques se reproduisent, entrent en compétition pour les ressources et, évidemment, mutent aléatoirement

• à chaque génération. Un tel système fait rapidement apparaître d'authentiques parasites, c'est-à-dire des programmes courts et incomplets qui, pour réaliser toutes leurs fonctions, vont littéralement détourner à leur profit les instructions de programmes autonomes complets. Quant aux programmes complets (les hôtes donc), ils ont sélectionné des mutations les protégeant des programmes parasites. À leur tour, les programmes parasites capables de déjouer cette stratégie ont été sélectionnés.

De manière remarquable, le phénomène décrit dans l'exemple précédent semble tout à fait comparable aux mécanismes de **courses aux armements** entre les hôtes et les parasites que nous verrons plus loin dans ce livre (chapitre 5). De manière remarquable certes, mais nullement inattendue... Toute ressource qu'elle soit matière, énergie, espace, etc., qu'elle soit liée, produite ou partie d'un milieu physique ou d'un organisme vivant, peut être exploitée par le vivant. Il est donc inéluctable que le vivant exploite aussi le vivant et qu'il concoure à sa **dynamique évolutive** au même titre que l'environnement physique, si ce n'est davantage. Là où la vie existe, le parasitisme existe.



**Figure 1.1** – Un arbre du vivant illustrant les nombreux passages du mode de vie libre au mode de vie parasitaire au cours de l'évolution des êtres vivants.

Certains groupes phylogénétiques ne comprennent à l'heure actuelle que des espèces parasites (encadré) d'autres comprennent des espèces libres et des espèces parasites.

## 1.2 Comment parasiter ?

Si les avantages de la vie parasitaire sont multiples, la réalisation de ce mode de vie n'en est pas pour autant facile. Les inconvénients sont bien réels eux aussi, et nous en reparlerons tout au long de cet ouvrage.

### ATTENTION !

Ce que l'on appelle parfois la « difficulté » de la vie des parasites est une vision parfaitement **anthropocentrique** et naïve de la question. Car il ne fait aucun doute que, quels que soient les désavantages apparents de la vie parasitaire, le **rapport coûts-bénéfices** est tel que les avantages l'emportent sur les inconvénients. D'ailleurs, s'il n'en était pas ainsi dans les interactions durables, aucune ne pourrait se maintenir au cours de l'évolution. Un organisme devient parasite au cours de l'évolution de la même manière qu'un organisme devient marin, terrestre ou troglodyte : en s'adaptant.

Dans le cas des parasites, l'adaptation consiste principalement à répondre à quatre caractères essentiels des milieux que représentent les hôtes :

- leur **discontinuité** dans l'espace : les hôtes sont équivalents à des îles accueillantes dispersées dans un environnement inhospitalier ;
- leur discontinuité dans le temps : les hôtes sont mortels, tout se passe comme si les îles étaient englouties très régulièrement suite à des variations fréquentes du niveau des eaux... ;
- leur **hostilité** : les hôtes attaquent les parasites notamment grâce à leur **système immunitaire** ;
- leur **évolution** : comme chez tous les êtres vivants, les caractères des hôtes changent au cours du temps.

La discontinuité dans l'espace est directement liée au fait que chaque hôte est indépendant des autres et représente un habitat distinct au sein de sa population. La vie dans des habitats fragmentés n'est pas propre au parasite : les organismes habitant des haies, des sources ou des cavernes forment des populations dites discontinues, entre lesquelles les échanges d'individus (donc d'allèles) sont plus ou moins fréquents. Ces échanges, chez les parasites, sont presque toujours le fait de stades de **développement** spécialisés pour la transmission. Ces stades spécifiques, que l'on appelle des **propagules**, sont presque systématiquement des **œufs** ou des formes larvaires diverses, mais pratiquement jamais des adultes. Cependant, dans certains cas rares, on peut observer des changements d'hôtes au stade adulte, par exemple chez certains **ectoparasites**, tandis que dans certains cas plus rares des parasites survivent au **cannibalisme** de leurs hôtes. La discontinuité de l'habitat hôte s'accompagne, pour les parasites, à la fois d'un certain degré de reproductibilité (les hôtes qu'ils parasitent appartiennent souvent à la même espèce) mais également d'une certaine variabilité de cet habitat (les hôtes sont différents génétiquement). Comme nous le verrons plus tard, ces variabilités sont d'une importance prépondérante dans la distribution des populations de parasites et dans leurs réussites parasitaires. Ajoutons que, d'une manière générale, les **microparasites** (virus, bactéries, protozoaires...) se multiplient à l'intérieur de leur hôte et constituent ainsi une **infrapopulation parasitaire**

à partir d'individus fondateurs. Ceci est également vrai chez certains **macroparasites** (parmi les Plathelminthes, Nématodes et Arthropodes). Mais, chez d'autres, tout aussi nombreux, l'infrapopulation parasitaire se constitue à partir d'individus recrutés un par un dans le milieu extérieur.

La discontinuité dans le temps s'ajoute à celle de l'espace par le fait que l'hôte est mortel. Même un hôte à très forte **longévité** (par exemple la palourde Ming qui a vécu au moins 507 ans avant d'être tuée par erreur au cours d'une expérimentation) ne peut être qu'un habitat au mieux temporaire. Pas plus que la discontinuité dans l'espace, la discontinuité temporelle du milieu de vie n'est l'apanage des parasites. Par exemple, les mares temporaires apparaissant en saison de pluie ou les bouses de vaches sont des milieux à durée limitée à l'échelle de vie des organismes. Ainsi, les parasites sont toujours confrontés à la fois au caractère mortel et au caractère fragmenté de leur milieu hôte. Ils n'ont d'autre solution pour assurer la survie de leur descendance que la dispersion hors des hôtes actuels de reproduction afin de coloniser de nouveaux milieux hôtes. C'est cette nécessité qui est à l'origine de ce que l'on appelle les **cycles parasitaires** qui permettent à la descendance d'un parasite, de manière directe ou indirecte (parfois de manière extrêmement compliquée), de se retrouver dans un hôte similaire à celui qui hébergeait ses parents.

La notion d'hostilité du milieu hôte peut, à première vue, surprendre le lecteur. En effet, vu par un **médecin**, mais aussi de notre point de vue d'être humain hôte bien malgré lui, un parasite est un agresseur, contre lequel l'hôte se défend. Le **système immunitaire** est dédié à la protection vis-à-vis de ces parasites et il ne fait guère de doute que celui-ci a évolué sous la **pression parasitaire**, mais nous verrons ceci plus loin (chapitre 8).

### ATTENTION !

Du point de vue de l'**écologue**, l'« attaque » d'un parasite n'est pas uniquement une agression puisque celui-ci, du fait même qu'il habite son hôte, n'a le plus souvent pas « intérêt » à détruire cet abri. Que le parasite prélève sa nourriture sur place et provoque une certaine **pathologie**, voire augmente le risque de mortalité, n'en fait pas forcément un « tueur ».

Il faut donc absolument éviter tout **anthropocentrisme** dans l'étude des organismes quels qu'ils soient, et des parasites en particulier, et ne pas oublier que le parasite exploite un milieu sans « savoir » que ce milieu est vivant. Il n'a d'autre but que de se reproduire et est contre-sélectionné à chaque fois que le coût de sa fécondité réduit son succès de reproduction. Le parasite ne sera un « tueur » que dans deux cas seulement : i) si la mort de son hôte favorise, de façon directe ou indirecte, sa transmission (si par exemple une forte multiplication augmente la transmission par contact ou par un **vecteur**) ou ii) si le parasite est **mal adapté** à son hôte et produit donc des dégâts chez celui-ci sans que ce phénotype « agressif » n'ait été sélectionné, ce qui est souvent le cas quand le parasite est récemment acquis par la population ou l'espèce hôte.

En dehors de ces deux situations, qui sont d'ailleurs beaucoup plus fréquentes chez les microparasites que chez les macroparasites, c'est l'hôte qui attaque le parasite avec

son **système immunitaire**, s'il le peut, sans aucun ménagement. Les parasites ne feront donc que se défendre. Pour cela, des stratégies très élaborées ont été sélectionnées. Elles sont très variables en fonction des espèces et des groupes taxonomiques et sont regroupées sous le nom d'**évasion immunitaire** ou de **mécanismes d'échappement**. Dans ce domaine, les parasites fournissent des exemples d'**adaptations** dont l'originalité est sans limite et nous verrons comment ils se jouent des attaques de leurs hôtes grâce aux mille ressources de leurs **génomés**.

Le milieu hôte est donc changeant à l'échelle de vie de l'organisme (développement de mécanismes « hostiles » aux parasites dès leur arrivée), mais aussi à l'échelle des temps géologiques : il évolue. Soumis aux **aléas environnementaux**, au jeu du hasard, mais aussi à la sélection naturelle dans un environnement biotique où la compétition, la prédation et le parasitisme sont des contraintes fortes, les taxons hôtes s'adaptent perpétuellement ou disparaissent. En s'adaptant, ils adoptent des comportements nouveaux, présentent une physiologie nouvelle, une alimentation nouvelle, changent d'**aire de distribution**, forçant les parasites en retour à s'adapter à ces « nouveautés » ou à mourir.

**Remarque** Vous pouvez vous dire que les milieux de vie des êtres libres changent aussi puisque les parasites ne sont pas les seuls à être entraînés dans la course effrénée de l'évolution. Et vous n'auriez pas tort. Mais, d'une manière générale, un milieu de vie, hors catastrophes géologiques ou climatiques brutales (conduisant d'ailleurs à des extinctions massives) change peu ou lentement à l'échelle de vie des organismes libres.

### 1.3 Qui parasite et qui est parasité ?

Comme nous l'avons vu, l'exploitation des richesses du vivant semble conduire inéluctablement à l'émergence de formes de vie parasites, et ce depuis que la vie elle-même existe. L'existence de séquences d'**ADN parasite** que l'on observe dans tous les génomes et, à l'opposé, le « **parasitisme de nid** » réalisé par des espèces d'**insectes sociaux** qui détournent les ressources d'autres espèces d'insectes sociaux, sont la démonstration que le parasitisme s'adresse à toutes les échelles (et donc à toutes les richesses) du vivant, allant de la molécule à l'écosystème.

Quelle que soit l'échelle de l'**arbre du vivant** que l'on considère (toujours au-dessus de l'espèce), il y a de fortes chances que l'on trouve, parmi un grand nombre de taxons libres, des taxons que l'évolution a mené vers un mode de vie parasitaire. Cependant, il existe une très grande hétérogénéité quant au « passage à l'acte du parasitisme » dans les différents phylums (**Fig. 1.1**). On trouve ainsi des interactions durables mettant en jeu des êtres vivants d'organisations très variées. Par exemple, des bactéries pourront aussi bien être parasites d'autres bactéries que d'eucaryotes unicellulaires ou de métazoaires, de tous niveaux de **complexité**. Dans beaucoup de cas, les **plans d'organisation** des parasites apparaissent plus « simple » que ceux de leurs hôtes, mais les exceptions sont nombreuses. On peut même mettre en parallèle de curieuses « réciprocity » : par exemple, il existe des mollusques bivalves qui parasitent des poissons téléostéens, mais il existe également des téléostéens qui parasitent des mollusques bivalves.

D'un autre côté, le parasitisme entre membres d'un même **groupe phylogénétique** n'est pas du tout une exception. En voici quelques exemples.

- Des virus qui parasitent des virus : les virus dits satellites, comme le virus de l'hépatite delta, se servent des instructions génétiques d'un autre virus (l'hépatite B) pour faire produire par la cellule hôte co-infectée les molécules que son propre génome ne code pas. La conséquence pour le virus de l'hépatite B qui est l'« hôte » de l'hépatite delta est une diminution de sa multiplication, voire même une impossibilité à se multiplier. Dans ce cas particulier, le **virus satellite** est tout autant parasite de la cellule dans laquelle il se trouve que du virus qui la co-infecte.
- Des algues rouges (rhodophytes) qui parasitent d'autres algues rouges : environ un quart des genres connus d'algues rouges parasitent d'autres algues rouges. Pour cela, elles injectent leur propre noyau dans une cellule hôte et prennent littéralement la place du noyau de l'hôte.
- Des champignons (eumycètes) qui parasitent d'autres champignons (eumycètes) : il existe très souvent chez les champignons une étroite parenté entre le parasite et l'hôte.
- Des lichens qui parasitent des lichens.

**Remarque** Les lichens ne sont en réalité pas des organismes, mais des interactions durables obligatoires et bénéfiques (dites mutualistes) entre un champignon et une algue. Dans le cas où des lichens parasitent d'autres lichens, on se retrouve avec quatre génomes différents (deux algues et deux champignons) embrigadés dans une **interaction durable complexe**.

- Des cnidaires qui parasitent des cnidaires : on connaît plus d'une douzaine d'espèces dont le stade polype est parasite de la cavité de colonies d'hydrozoaires ou de gorgones coloniales se servant de leurs hôtes comme support de croissance mais aussi de nourriture en consommant leurs tissus (par exemple *Ralpharia spp.*, *Hydrichthella...*).
- Des annélides parasitent des annélides : si le groupe phylogénétique des annélides abrite peu d'espèces parasites, un genre entier (*Labrorostratus*) est constitué d'espèces parasites d'autres genres d'annélide.
- Des crustacés qui parasitent des crustacés : l'exemple le plus connu, de par son impact sur les activités de **pêche** ou d'**aquaculture**, est celui de la sacculine (*Sacculina carcini*), un pancrustacés cirripède qui parasite les crabes.
- Des insectes qui parasitent des insectes : les insectes représentent un des groupes les plus diversifiés du monde vivant, et c'est donc logiquement qu'on y retrouve un très grand nombre d'espèces parasites. Parmi ceux-ci, une catégorie particulière et très diversifiée va parasiter spécifiquement d'autres insectes : il s'agit des insectes **parasitoïdes**. Ils vont pondre leurs œufs à l'intérieur de leurs hôtes très souvent au stade d'œuf ou de larve. Les larves parasitoïdes s'y développeront et devront dans la plupart des cas tuer leurs hôtes pour achever leur développement. On connaît d'ores et déjà plus de 100 000 espèces d'insectes parasitoïdes, ce qui ne représente probablement qu'une fraction de la totalité réellement existante.

- Des « **poissons** » qui parasitent des « poissons » : des petits téléostéens du genre *Vandellia* vivent dans la cavité branchiale d'autres poissons. Pour s'orienter, le parasite détecte dans l'eau les molécules d'urée qui sont libérées par les **branchies** des hôtes. Une fois dans la cavité de son hôte, le parasite déploie ses nageoires, terminées par des aiguilles, lui permettant de s'ancrer fermement à la cavité branchiale. Ainsi installé, le parasite absorbera le sang des vaisseaux des filaments branchiaux. Notons que ce parasite semblerait également détecter l'urée émise dans les urines humaines ce qui pourrait le conduire à se frayer un chemin jusqu'à l'urètre d'un humain et s'y fixer par erreur. Cependant, de telles erreurs sont exceptionnelles et un seul cas médicalement répertorié existe à ce jour (chez un Brésilien s'étant baigné dans l'Amazone en 1997). On connaît sûrement moins le cas étonnant de ce poisson-chat (*Synodontis multipunctatus*) du lac Tanganyika dont les juvéniles se développent dans la bouche de divers cichlidés pratiquant l'incubation buccale. Le « poisson » parasite fait en sorte que ses œufs soient « gobés » puis abrités par le « poisson » hôte dans sa cavité buccale en même temps que ses propres œufs. Les jeunes parasites se développent plus vite que leurs « frères adoptifs » dont ils se débarrassent (en les mangeant !). Ils grandissent alors à leur place dans la cavité buccale et sous la bienveillante surveillance du « parent adoptif », bien malgré lui.
- Des oiseaux qui parasitent des oiseaux : utilisant un petit peu les mêmes méthodes que le poisson-chat, les oiseaux parasites d'autres oiseaux (coucous, vachers, indicateurs, veuves...), pondent leurs œufs dans les nids de leurs hôtes déléguant ainsi l'élevage de leurs petits à ces oiseaux hôtes.

En ce qui concerne la proportion des espèces parasites et libres au sein des différents embranchements de l'**arbre du vivant**, on observe plusieurs cas (**Fig. 1.1**) :

- il existe des **groupes phylogénétiques** entièrement composés de parasites : c'est le cas d'unicellulaires eucaryotes comme les Apicomplexés ou de métazoaires comme les Acanthocéphales, sans parler bien sûr des virus ;
- à l'opposé, il existe des groupes chez lesquels aucune forme parasite n'a été trouvée : c'est le cas des échinodermes et des mammifères.

Enfin, parmi les groupes au sein desquels on trouve aussi bien des formes libres que des formes parasites, et qui représentent la très grande majorité des taxons, on trouve : des bactéries, des champignons ou des nématodes. On trouve également des groupes où les répartitions sont extrêmes, que ce soit ceux constitués majoritairement de formes libres et de quelques rares espèces parasites (par exemple chez les cnidaires) ou qu'il s'agisse, à l'opposé, des groupes constitués majoritairement de formes de vie parasites et de formes libres plus rares (par exemple les plathelminthes au sein desquels les planaires sont des espèces libres).