



HAL
open science

Les acariens phorétiques de bousiers comme agents de biocontrôle d'*Haemonchus contortus*: étude expérimentale

Maÿliss Bégou

► **To cite this version:**

Maÿliss Bégou. Les acariens phorétiques de bousiers comme agents de biocontrôle d'*Haemonchus contortus*: étude expérimentale. Médecine vétérinaire et santé animale. 2022. dumas-04008693

HAL Id: dumas-04008693

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04008693v1>

Submitted on 28 Feb 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES ACARIENS PHORETIQUES DE BOUSIERS COMME AGENTS DE BIO-CONTROLE *D'HAEMONCHUS* *CONTORTUS* : ETUDE EXPERIMENTALE

THESE D'EXERCICE

pour obtenir le titre de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

BÉGOU Maÿliss, Fleur

Directeur de thèse : M. Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :
M. Alain DUCOS

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Philippe JACQUIET
M. Fabien CORBIERE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :
Mme Christelle GRISEZ
M. William PERRIN

Ingénieure de Recherche à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Post-doctorant au CEFE à MONTPELLIER

LES ACARIENS PHORETIQUES DE BOUSIERS COMME AGENTS DE BIO-CONTROLE *D'HAEMONCHUS CONTORTUS* : ETUDE EXPERIMENTALE

THESE D'EXERCICE

pour obtenir le titre de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

BÉGOU Maÿliss, Fleur

Née le 31/08/1997 à SAINT-MARTIN-D'HERES (38)

Directeur de thèse : M. Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :
M. Alain DUCOS

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Philippe JACQUIET
M. Fabien CORBIERE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :
Mme Christelle GRISEZ
M. William PERRIN

Ingénieure de Recherche à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Post-doctorant au CEFE à MONTPELLIER

**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Liste des directeurs/assesseurs de thèse de doctorat vétérinaire

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie, thérapeutique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et industrie des aliments d'origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, statistiques, modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la reproduction, endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie médicale animale et comparée*

PROFESSEURS 1^{ère} CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et industrie des aliments*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, anatomie pathologique*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et thérapeutique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des ruminants*

PROFESSEURS 2^{ème} CLASSE

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des équidés et des carnivores*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation animale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, imagerie médicale*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles*
- M. **RABOISSON Didier**, *Médecine de population et économie de la santé animale*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et infectiologie*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la reproduction*
- Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et industrie des denrées alimentaires d'origine animale*
- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et mathématiques*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
- Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **BRET Lydie**, *Physique et chimie biologiques et médicales*
- Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
- M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie, imagerie médicale*
- M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
- Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie, bactériologie, pathologie infectieuse*
- Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et industrie des aliments*
- M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et industrie des aliments*
- M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophtalmologie vétérinaire et comparée*
- Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
- Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*
- Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie, analgésie*
- M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des équidés*
- Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
- M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
- M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire, maladies animales règlementées*
- Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*
- Mme **PALIERNE Sophie**, *Pathologie chirurgicale*
- M. **GAIDE Nicolas**, *Anatomie Pathologique*

INGENIEURS DE RECHERCHE

- M. **AUMANN Marcel**, *Urgences, soins intensifs*
- M. **AUVRAY Frédéric**, *Santé digestive, pathogénie et commensalisme des entérobactéries*
- M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie des ruminants*
- M. **CROVILLE Guillaume**, *Virologie et génomique cliniques*
- Mme **DEBREUQUE Maud**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- Mme **DIDIER Caroline**, *Anesthésie, analgésie*
- Mme **DUPOUY GUIRAUTE Véronique**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
- Mme **GAILLARD Elodie**, *Urgences, soins intensifs*
- Mme **GEFFRE Anne**, *Biologie médicale animale et comparée*
- Mme **GRISEZ Christelle**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **JEUNESSE Elisabeth**, *Bonnes pratiques de laboratoire*
- Mme **PRESSANTI Charline**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **RAMON PORTUGAL Félipe**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
- M. **REYNOLDS Brice**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- Mme **ROUCH BUCK Pétra**, *Médecine préventive*
- M. **DELPONT Mattias**, *Clinique Aviaire*
- Mme **POUJADE Agnès**, *Anatomie pathologique Vétérinaire*
- Mme **LAYSSOL-LAMOUR Catherine**, *Imagerie Médicale*
- Mme **SAADA Chloé**, *Gestion intégrée de la santé des ruminants*

REMERCIEMENTS

Au président du jury,

À Monsieur le Professeur Alain DUCOS
Professeur de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Zootchnie

*Merci de m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider le jury de cette thèse.
Mes hommages respectueux.*

Au jury de thèse,

À Monsieur le Professeur Philippe JACQUIET
Professeur de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Parasitologie et maladies parasitaires

*Merci de m'avoir accordé votre confiance en me proposant ce projet et d'avoir dirigé ce travail.
Sincères remerciements.*

À Monsieur le Professeur Fabien CORBIERE
Professeur de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Pathologie des ruminants

*Merci pour votre disponibilité, de votre aide pour les statistiques, et d'avoir accepté de faire parti de ce jury.
Mes hommages respectueux.*

À Madame Christelle GRISEZ
Ingénieurs de recherche de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse
Parasitologie et maladies parasitaires

*Merci pour tes précieux conseils, ta gentillesse et ta grande contribution à ce projet.
Profonde gratitude.*

À Monsieur William PERRIN
Post-doctorant au Centre D'Écologie Fonctionnelle et Évolutive de Montpellier III

*Merci pour ta disponibilité et ton soutien.
Sincères remerciements.*

**À l'équipe qui m'a encadrée sur ce projet,
À Monsieur Pierre JAY-ROBERT**
Professeur à l'université Montpellier III

*Merci pour vos conseils et votre disponibilité.
Mes hommages respectueux.*

À ma famille et mes amis,

Table des matières

Index des figures.....	9
Index des tableaux.....	9
I Introduction	11
II État des connaissances.....	13
II.1 Un mésocosme éphémère : la bouse.....	13
II.1.1 Les bousiers.....	13
II.1.1.1 Endocoprides.....	14
II.1.1.2 Paracoprides.....	14
II.1.1.3 Télécoprides.....	14
II.1.2 Les services écosystémiques des Coléoptères coprophages.....	15
II.1.2.1 Sols.....	15
II.1.2.2 Les bousiers comme agents de biocontrôle (Nématodes et mouches).....	17
II.1.2.2.1 Impact physique.....	17
II.1.2.2.2 Changement des caractéristiques de l'environnement.....	18
II.1.2.3 Le transport des prédateurs sur l'exocuticule dont <i>Macrocheles sp.</i> et <i>Parasitus sp.</i>	19
II.2 Les acariens phorétiques des Coléoptères coprophages appartenant aux genres <i>Macrocheles</i> et <i>Parasitus</i>	20
II.2.1 Genre <i>Macrocheles</i>	20
II.2.1.1 Description morphologique des espèces du genre <i>Macrocheles</i> associées aux bousiers.....	21
II.2.1.1.1 Adultes.....	21
II.2.1.1.2 Œufs.....	24
II.2.1.1.3 Larves.....	25
II.2.1.1.4 Protonymphes.....	26
II.2.1.1.5 Deutonymphes.....	26
II.2.1.2 Un acarien phorétique.....	27
II.2.1.2.1 Habitat et phorésie.....	27
II.2.1.2.2 La spécificité d'hôte.....	28
II.2.1.2.3 Le choix de l'hôte.....	29
II.2.1.3 Biologie.....	30
II.2.1.3.1 Alimentation et rôle d'agent de biocontrôle.....	30
II.2.1.3.2 Reproduction.....	33
II.2.1.3.3 Impact du régime alimentaire et de l'environnement.....	36
II.2.1.3.4 Comportement parental.....	37
II.2.2 Genre <i>Parasitus</i> s. l. (famille : Parasitidae Oudemans 1901).....	38
II.2.2.1 Description physique.....	38
II.2.2.2 Habitat et phorésie.....	42
II.2.2.3 Biologie.....	43
II.2.2.3.1 Cycle.....	43
II.2.2.3.2 Alimentation.....	43
II.2.2.3.3 Reproduction.....	44
II.2.2.3.4 Impact de l'alimentation et des liens sociaux sur le cycle.....	44
Vitesse de développement et régime alimentaire.....	44
Liens sociaux, alimentation et ponte.....	45
La deutonymphe : stade fortement dépendant des liens sociaux.....	45
Liens sociaux, alimentation et fécondité.....	46
Longévité.....	46
II.2.2.3.5 Alimentation et rôle d'agent de biocontrôle.....	47

II.2.2.4 Associations entre acariens.....	48
II.3 Les antiparasitaires internes et conséquences de leur utilisation.....	49
II.3.1 Les antiparasitaires internes.....	49
II.3.1.1 Les lactones macrocycliques.....	49
II.3.1.2 Les benzimidazoles et probenzimidazoles.....	50
II.3.1.3 Les imidazothiazoles.....	50
II.3.1.4 Les salicylanilides.....	51
II.3.1.5 Dérivés d' aminoacétonitrile.....	51
II.3.1.6 Formes galéniques disponibles.....	51
II.3.2 L'impact des antiparasitaires internes sur les bousiers.....	53
II.3.3 L'impact des anthelminthiques sur <i>Haemonchus contortus</i>	56
II.3.3.1 Cycle d' <i>Haemonchus contortus</i>	56
II.3.3.2 Résistance.....	57
II.3.4 Impact des endectocides sur les acariens.....	58
III Étude expérimentale.....	59
III.1 Présentation du projet Placenett.....	59
III.2 Observation en boîte de pétri.....	60
III.2.1 Mise en place du protocole.....	60
III.2.2 Observations :.....	62
III.3 Évaluation de la prédation des acariens sur les stades libres d' <i>Haemonchus contortus</i> (de l'œuf à la larve L3).....	63
III.3.1 Matériel et méthode.....	63
III.3.1.1 Élevage de bousiers et d'acariens.....	63
III.3.1.2 Prélèvements des fèces infestées.....	63
III.3.1.3 Montage des unités expérimentales.....	64
III.3.1.4 Évaluation du nombre de L3.....	65
III.3.2 Logiciel utilisé.....	66
III.3.3 Élaboration d'un protocole.....	67
III.3.3.1 Vérification de l'évolution des œufs.....	67
III.3.3.2 Élaboration d'un protocole avec acariens.....	68
III.3.3.2.1 Intégration des acariens au système.....	68
III.3.3.2.2 Séries en chambre noire.....	68
III.3.3.2.3 Ensemble des résultats.....	69
III.4 Discussion et perspectives.....	69
IV Conclusion.....	73
Agrément scientifique.....	74
Bibliographie.....	75
ANNEXES.....	93
Annexe 1 : Principaux antiparasitaires vétérinaires (Antiparasitaires internes et externes LMV).....	93
Annexe 2 : Répartition des données des séries de mise au point du protocole et d'expérimentation avec acariens :.....	94

Index des figures

Figure 1: Acarien phorétique (<i>Glyphtholaspis</i> sp. (Macrochelidae)) prédatant une larve de <i>Musca domestica</i> (Azevedo et al. 2015).....	20
Figure 2: Schéma en face dorsale de la protonympe de <i>Macrocheles mycotrupetes</i> (Krantz, Royce 1992).....	21
Figure 3: Œuf de <i>Macrocheles boudreauxi</i> (Kinn et Witcosky, 1977).....	24
Figure 4: Schéma en face dorsale de la larve de <i>Macrocheles mycotrupetes</i> (Krantz, Royce, 1992).....	25
Figure 5: <i>Macrocheles embersoni</i> (Azevedo et al. 2018).....	27
Figure 6: Bousier avec acariens phorétiques (<i>Macrocheles</i>) (photo personnelle).....	28
Figure 7: Schéma d'une femelle Parasitinae en face ventrale (Hyatt 1980).....	38
Figure 8: Idiosome dorsal de la larve de <i>P. fimetorum</i> (Hyatt 1980).....	39
Figure 9: Idiosome dorsal de la protonympe de <i>P. fimetorum</i> (Hyatt 1980).....	39
Figure 10: Idiosome dorsal deutonympe <i>P. coleopratorum</i> (Hyatt 1980).....	40
Figure 11: Idiosome dorsal de la femelle <i>P. coleopratorum</i> (Hyatt 1980).....	41
Figure 12: Idiosome dorsal du mâle <i>O. coleopratorum</i> (Hyatt 1980).....	41
Figure 13: Montage boîte de pétri (photo personnelle).....	61
Figure 14: Acarien du genre <i>Parasitus</i> sur gélose avec une L3 (photo personnelle).....	62
Figure 15: Binôme de <i>Macrocheles</i> sur une gélose avec L3 (photo personnelle).....	63
Figure 16: Tube falcon avec filtre au contact de l'eau contenant les fèces (photo personnelle).....	65
Figure 17: Montage refermé avec le deuxième filtre (photo personnelle).....	65
Figure 18: Tube Falcon fermé avant d'être mis au réfrigérateur pour laisser les larves sédimenter (photo personnelle).....	66
Figure 19: Première série de mise au point du protocole.....	67
Figure 20: Deuxième série de mise au point du protocole.....	67
Figure 21: Boxplots des 5 séries.....	69

Index des tableaux

Tableau 1: Taille de l'adulte de différentes espèces du genre <i>Macrocheles</i>	23
Tableau 2: Taille des œufs de différentes espèces de <i>Macrocheles</i>	24
Tableau 3: Taille des larves de différentes espèces de <i>Macrocheles</i>	25
Tableau 4: Taille des protonymphes de différentes espèces de <i>Macrocheles</i>	26
Tableau 5: Taille des deutonymphes de différentes espèces de <i>Macrocheles</i>	26
Tableau 6: Longévité des adultes de différentes espèces de <i>Macrocheles</i>	35
Tableau 7: Durée de développement des différents stades de <i>Macrocheles</i>	36
Tableau 8: Taille des différents stades de certaines espèces de <i>Parasitus</i> (taille de l'idiosome).....	42
Tableau 9: Liste des molécules disponibles dans l'index des médicaments vétérinaires (consulté en 2022) disponibles en France disposant d'un AMM "ovin" et contenant " <i>Haemonchus</i> " dans leur RCP (Index des RCP 2022).....	52
Tableau 10: Répartition du cheptel de brebis laitière par département en région Nouvelle-Aquitaine en 2020 (Agreste Statistique agricole annuelle) (DRAAF, 2021).....	59

I Introduction

En médecine vétérinaire, de nombreux antiparasitaires sont utilisés pour lutter contre les parasites internes et externes des animaux de production. Nous avons à disposition un large choix de molécules (Antiparasitaires internes et externes | LMV , annexe 1):

- les anthelminthiques qui ciblent les parasites internes (digestifs et respiratoires) comme les benzimidazoles et probenzimidazoles, pipérazine, pyrantel, lévamisole, emodepside, praziquantel ou encore closantel.
- les ectocides qui luttent contre les acariens, les poux, les mouches et les tiques comme les organophosphorés, les pyréthrinoides, les phénylpyrazolés, les néonicotinoïdes, les oxadiazines, les spinosoides, les isoxazolines, les inhibiteurs de croissance des insectes et l'amitraz.
- les endectocides qui visent les parasites externes et internes telles les lactones macrocycliques (avermectines, milbémycines).

Les résidus chimiques de ces traitements sont en grande partie éliminés dans les déjections des animaux sous forme encore active ou métabolisée (Wardhaugh 2005; Floate et al. 2005). Dans les systèmes où les animaux pâturent, ou lorsque le fumier est épandu, ces molécules se retrouvent dans l'environnement où œuvre toute une variété d'espèces de la faune du sol, impliquée dans la dégradation des matières fécales. Les espèces de nos écosystèmes, non-cibles de ces produits, mais tout de même sensibles, sont alors mises en danger. À cela s'ajoutent les problématiques de l'émergence de chimiorésistances des parasites ciblés par ces produits. Autant d'éléments qui viennent questionner nos protocoles de traitements et remettre en question nos pratiques par rapport à leur efficacité et leurs conséquences environnementales, notamment lorsque celles-ci nous privent de nombreux services écosystémiques.

De nombreux parasites internes ont un cycle biologique avec une phase parasitaire chez l'hôte et une phase extérieure dans les déjections en réalisant un cycle direct ou indirect. Nous retrouvons dans les matières fécales notamment les premiers stades de développement des mouches ainsi que les stades à vie libre des Nématodes. Pour gérer ces derniers, deux approches, synthétisées par Stear et al. (2007), sont possibles : la gestion des stades parasites, dans l'hôte, qui va concerner les traitements anthelminthiques, ainsi que tout ce qui va

optimiser les défenses immunitaires de l'hôte (sélection génétique, nutrition, vaccination) et la gestion des stades à vie libre, ce qui comprend la gestion des pâtures avec également les mesures de biocontrôle.

Les Coléoptères coprophages, ou bousiers, font partie intégrante de l'écosystème des pâtures où ils remplissent de nombreux services écosystémiques tout en subissant l'impact des résidus d'antiparasitaires excrétés par le bétail. Ils transportent sur leur cuticule des acariens dits phorétiques, notamment ceux des genres *Macrocheles* et *Parasitus* qui sont des prédateurs d'une grande variété d'organismes. Dans ce travail, nous avons étudié la prédation de ces derniers sur les stades à vie libre d'*Haemonchus contortus*, Nématode parasite de la caillette des ovins et présentant de plus en plus de résistances aux traitements antiparasitaires.

II État des connaissances

II.1 Un mésocosme éphémère : la bouse

Les bouses sont soumises aux conditions environnementales qui vont influencer leur vitesse de dégradation ainsi que les populations d'organismes qui vont les coloniser. En effet, l'humidité et la chaleur sont des facteurs favorisant pour le développement de la faune coprophage (Floate et al. 2005). Les bouses sont colonisées dans les premières minutes par des Diptères (notamment les *Scatophaga*) puis dans les jours qui suivent, par les Coléoptères coprophages. Ensuite, arrivent les Nématodes et les acariens souvent transportés par les insectes coprophages (Magis 1988; Floate et al. 2005). Les derniers arrivants sont les organismes du sol comme les lombrics. Les bouses hébergent une diversité d'organismes qui sont associés les uns aux autres par des relations trophiques (Floate et al. 2005). Cette chaîne alimentaire part des micro-organismes qui sont consommés par divers insectes, notamment par les stades immatures des mouches coprophages, et qui s'étend jusqu'aux oiseaux et autres mammifères entomophages. Tous ces acteurs participent à la dégradation de la déjection. L'équilibre de cet écosystème est fragile. Si une espèce est atteinte, l'ensemble des espèces le sera par effet papillon.

Même si certaines espèces se développant dans les bouses sont des parasites du bétail, comme par exemple *Stomoxys calcitrans* ou encore *Haematobia irritans*, dont les stades adultes prennent des repas sanguins sur les mammifères, la grande majorité de ces espèces fumiicoles sont inoffensives pour le bétail et participent activement à la dégradation des déjections (Floate et al. 2005).

II.1.1 Les bousiers

Les bousiers sont des insectes Coléoptères de la famille des *Scarabaeidae*. Leur taille est variée, allant de quelques millimètres à plusieurs centimètres. Ils sont coprophages et plus ou moins spécialisés pour un type de déjection. Leur période d'activité dans la journée est également variée : certaines espèces sont diurnes, d'autres nocturnes. Ils sont en général attirés par des déjections qui sont âgées de 12 à 48 heures et ne sont donc pas les premiers arrivants (Lequet 2022).

Les bousiers peuvent être catégorisés suivant leurs comportements alimentaire, reproductif... Deux terminologies sont notamment disponibles, parfois associées ou confondues. La première de Bornemissza (1969) se base sur le comportement de reproduction des bousiers. Il y a trois catégories : les endocoprïdes, les paracoprïdes et les télécoprïdes. La deuxième terminologie de Hanski et Cambefort (1991), très proche, consiste à les classer comme « tunneliers », « fouisseurs » ou « résidents », suivant leur comportement dans les bouses.

II.1.1.1 Endocoprïdes

Les endocoprïdes déroulent leur cycle entièrement dans les déjections. Ils construisent une chambre pour nicher et se nourrissent au sein des matières fécales. Les *Aphodiidae* sont leurs représentants. Ils sont plutôt de petite taille et sont la catégorie regroupant le plus d'espèces spécialistes (Lequet 2022). Tonelli (2021) remarque cependant que certaines espèces d'*Aphodius* ne nichent pas, ou encore nicheraient sous la bouse, et cite donc les genres *Oniticellus* et *Tragiscus* comme endocoprïdes « vrais ».

Les endocoprïdes ont un fort impact sur le développement des parasites (Sands, Wall, 2017).

II.1.1.2 Paracoprïdes

Les paracoprïdes enterrent des fractions de la déjection au-dessous d'elle-même, dans des galeries, pour y pondre. Leurs représentants sont les *Geotrupidae*, les *Coprinae* (Jacq 2007) et les *Onthophagus* (Lequet 2022). Ces derniers sont de petite taille comme les endocoprïdes (maximum 1cm) mais sont plus larges (Lequet 2022). Tandis que les *Coprinae* et les *Geotrupidae* sont de taille supérieure (pouvant atteindre 1 à 3 cm). L'espèce est un des facteurs influençant la profondeur des galeries avec le type de sol : elle peut aller de quelques centimètres à un mètre de profondeur (Lequet 2022; Bang et al. 2005).

II.1.1.3 Télécoprïdes

Les télécoprïdes représentés par les *Scarabaeinae*, prélèvent de la déjection qu'ils roulent et déplacent sous forme de petites boules (pilules), pour nourrir leurs larves (Jacq 2007).

Cette classification oublie les bousiers non nicheurs. Pour éviter toutes confusions, Tonelli (2021) suggère l'utilisation de cette classification (endo-, para- et télé-copride) avec ajout de la section des non-nicheurs.

II.1.2 Les services écosystémiques des Coléoptères coprophages

Les Coléoptères coprophages rendent différents services écosystémiques en participant activement à la dégradation des déjections (Fincher 1975). L'ensemble de leurs services écosystémiques représenterait une économie d'au moins 380 millions de dollars par an aux États-Unis (Losey, Vaughan 2006).

II.1.2.1 Sols

Tout d'abord, en enfouissant les déjections, les Coléoptères coprophages intègrent des nutriments dans le sol. Plusieurs études ont démontré une augmentation des concentrations en phosphore, potassium, azote, calcium et magnésium dans les sols (Nichols et al., 2008). *Onthophagus lenzii* Harold (paracopride) est un bousier qui influence la population bactérienne du sol en apportant des conditions aérobiques. Ceci crée un environnement favorable au développement des bactéries nécessaires à la minéralisation de l'azote et à la nitrification limitant les pertes d'ammoniac gazeux. Les bousiers peuvent augmenter le processus de dénitrification (Yokoyama et al., 1991a; Yokoyama et al., 1991b).

Les Coléoptères, notamment les tunneliers, ont une action de bioturbation. Plusieurs études ont évalué leur rôle dans la perméabilité des sols. Leurs galeries peuvent descendre à plusieurs mètres dans le sol mais leur effet sur la perméabilité des sols n'est pas significatif en dessous des 10 premiers centimètres (Bang et al., 2005). Les auteurs ont observé une relation de proportionnalité entre la taille des bousiers testés (tous paracoprides) et la profondeur de leur galeries (Gregory et al., 2015).

Les bousiers ont également un impact sur l'infiltration de l'eau et l'érosion des sols. Lors des pluies « naturelles » et « extrêmes », le ruissellement est diminué en leur présence car ils augmentent la porosité des sols et donc l'infiltration de l'eau. De plus, lors de pluies plutôt faibles, la présence de bousiers permet de limiter la quantité de sédiments dans les ruissellements (Forgie et al., 2018).

Par l'enrichissement et la modification de la structure des sols, les bousiers améliorent le rendement des pâtures en augmentant la hauteur et la richesse en nutriments des végétaux (Bang et al., 2005). Nichols et al. (2008) ont synthétisé les études qui montrent l'apport positif

des bousiers à la fertilité des sols, qui peut rivaliser avec certains engrais. Cependant, ils soulèvent l'intérêt d'un approfondissement des recherches, car la plupart des études se sont concentrées sur une unique espèce végétale associée à une seule espèce de bousier. Cependant, leur effet sur la production de matière sèche n'est pas toujours significatif en comparaison à la simple présence de bouse (Doube 2008).

En ce qui concerne le devenir des graines, les bousiers favorisent leur dispersion sans obligatoirement augmenter la probabilité de ces dernières à germer (Urrea-Galeano et al., 2019). En effet, il arrive qu'ils trient la déjection, en retirant les graines car ces dernières ne représentent pas un apport nutritif pour leur larve. Cependant, ils trient les graines parfois à la surface ou parfois dans la chambre après avoir enfoui leur pilule (Nichols et al. 2008). À la surface du sol, les graines sont exposées aux prédateurs comme les rongeurs. En profondeur, elles seront protégées mais suivant les espèces, certaines seront trop profondes pour pouvoir émerger (Andresen, Levey 2004; Andresen 2001).

Les bousiers permettent de diminuer l'espace occupé par les bouses sur le pâturage, favorisant l'exploitation de ce dernier par les herbivores. En effet, McKinney et Morley (1975) ont montré qu'ils diminuent de 4 % la surface occupée par les bouses ce qui permet une augmentation de 6 à 12 % de l'espace disponible pour pâturer, lorsqu'on prend en compte l'anneau de répugnance autour de la déjection, zone où les animaux refusent de brouter (Nichols et al., 2008). Leur action n'est donc pas négligeable, comme en témoignent les événements en Australie où suite à l'introduction des bovins en 1788 et à l'augmentation de leur nombre, la gestion des bouses est devenue problématique. En effet, l'entomofaune locale, plus précisément les coprophages, n'étaient pas adaptés aux bouses de bovins (larges et abondantes) et ces dernières s'accumulaient sur les pâtures et diminuaient l'espace disponible pour faire pâturer les animaux. Des bousiers plus adaptés ont donc été introduits avec un premier lâché en 1967 dans le cadre du « Dung Beetle Project », mené notamment par l'entomologiste George Bornemissza (1924-2014) et le CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation) (*Dung beetle program* 2011). Les premiers bousiers introduits provenaient d'Hawaï, qui avait eu recours à la même stratégie au début du XX^{ème} siècle. En 1978, la Nouvelle Calédonie et le Vanuatu ont également introduit des bousiers d'Australie sur leur territoire (Gutierrez et al., 1988). Ces introductions ont nécessité des protocoles particuliers (notamment des quarantaines) et ne se sont pas toujours soldées d'un même succès.

Les bousiers permettent également l'augmentation des populations de vers de terre qui sont eux même à l'origine de nombreux services écosystémiques en accélérant la destruction des fèces (Holter 1979). De plus, les lombrics participent à la réduction de l'émergence des larves infestantes de *Haemonchus contortus* et de *Trichostrongylus colubriformis* (D'Alexis et al. 2009).

II.1.2.2 Les bousiers comme agents de biocontrôle (Nématodes et mouches)

Les bousiers introduits dans différentes régions du monde pour recycler les bouses comme expliqué ci-dessus, ont également permis de gérer les populations de mouches dans ces régions (Oyarzún et al., 2008).

Un biocontrôle se définit comme l'ensemble « des agents et produits utilisant des mécanismes naturels dans le cadre de la lutte intégrée contre les ennemis des cultures », ceci comprend notamment les macro-organismes et les produits phytopharmaceutiques (« micro-organismes, médiateurs chimiques comme les phéromones, kairomones, et les substances naturelles d'origine végétale, animale ou minérale ») (*Article L253-6 - Code rural et de la pêche maritime – Légifrance*).

Plusieurs études ont démontré la diminution du nombre de parasites dans les bouses de bovins lorsque les Coléoptères coprophages étaient présents. Fincher (1975) a comparé l'effet d'une population naturelle, augmentée ou inexistante de bousiers sur la contamination de veaux par *Ostertagia ostertagi* et *Haemonchus contortus*, en les mettant sur des parcelles contaminées par ces parasites. Les veaux en présence de bousiers, ont présenté un parasitisme moins élevé que sur la pâture sans ces derniers. Il a été observé également une infestation plus faible des veaux par *Cooperia sp* et *Oesophagostomum radiatum* lorsque des bousiers étaient présents sur la pâture. Les bousiers permettent également de diminuer les populations de mouches lors de leur stade de développement dans les bouses (Blume et al. 1973).

II.1.2.2.1 Impact physique

Les bousiers auraient d'abord un impact physique sur les Nématodes gastro-intestinaux. Premièrement grâce à la mastication, ils peuvent détruire ou endommager les œufs. L'impact est variable selon l'espèce de coprophage. Les mandibules sont les pièces buccales responsables du broyage des particules alimentaires dont les œufs de Nématodes font partie. Elles sont constituées d'une partie molaire dont la surface est recouverte de crêtes

parallèles, elles-mêmes crénelées plus ou moins finement selon les espèces (Miller 1961). Les rouleurs ingèrent des particules de taille supérieure à celles ingérées par les tunneliers (Holter et al., 2002; Holter, Scholtz 2005). À contrario, les groupes écologiques des résidents et tunneliers ne présentent pas de différence : seul le poids corporel rentre en jeu (Holter et al., 2002). La taille maximale des particules ingérées et leur niveau de broyage sont corrélés à la taille des pièces buccales, elle-même proportionnelle au poids corporel du bousier. Par exemple, le bousier *Pinotus* est plus grand que le *Canthon*, et possède donc des pièces buccales plus larges. Un œuf d'*Ascaris* (<100 µm) recouvre alors moins de structures cuticulaires des crêtes des molaires de *Pinotus* (76) que de *Canthon* (166). Les œufs d'*Ascaris* qui transitent dans le tube digestif des bousiers du genre *Canthon* ne sont donc pas viables car broyés plus finement, contrairement à ceux excrétés par *Pinotus*. Il est important de noter que d'autres critères, non dépendants du bousier, entrent également en compte dans l'efficacité du broyage, comme la solidité des œufs ou encore la nature de la matière ingérée (Miller 1961). Plus l'œuf est petit, plus il sera propice à passer sans encombre l'épreuve de l'ingestion. Ceci est un avantage si le bousier joue un rôle d'hôte intermédiaire comme pour *Spirocerca sanguinolenta* ou *Spirocerca lupi*, parasites des carnivores (Miller 1961 ; Nichols et al. 2017).

Secondairement, lors de la formation et de l'enfouissement des boules de déjections, les bousiers empêchent la réalisation de la phase externe du cycle des Nématodes gastro-intestinaux, qui consiste à partir de l'éclosion des œufs du parasite dans les fèces à l'évolution des larves jusqu'au stade larvaire, dit infestant, qui va migrer sur l'herbe, hors de la déjection pour être ingéré par un nouvel hôte. En effet, même si on pourrait penser que les larves de ces derniers sont protégées de la dessiccation quand elles sont prises dans ces boules, il est souvent impossible pour elles de migrer après avoir été enfouies en profondeur (Szewc et al., 2021). Les paracoprides et télécoprides sont les principaux responsables de ces activités de construction de galeries et de déplacement de la déjection (Nichols et al. 2017). En travaillant les fèces, les bousiers réduisent le temps accordé aux parasites pour évoluer en larve infestante (Bryan, Kerr 1989).

II.1.2.2.2 Changement des caractéristiques de l'environnement

Les bousiers, associés aux différentes conditions climatiques, modifient les caractéristiques physico-chimiques des déjections. En creusant dans ces dernières, les endocoprides apportent de l'oxygène qui est nécessaire au développement des larves de Nématodes. Cependant, cette action a un effet positif uniquement si l'hygrométrie reste élevée (pluies marquées) puisque les œufs et les larves ont besoin d'un taux minimum d'humidité et d'oxygène pour se développer (Sands, Wall 2017). Hors, en région sèche, cette action accélère

la dessiccation des déjections, ce qui empêche le développement des larves. L'apport supérieur en oxygène favorise alors le développement des larves seulement dans un premier temps et est vite contrebalancé par la dessiccation. Ce qui résulte, finalement, en un plus faible développement des larves. De plus, l'activité des bousiers est diminuée en temps de pluie, ce qui limite l'association de l'augmentation des concentrations en oxygène des bouses à un fort taux d'humidité, favorable au développement des larves.

II.1.2.3 Le transport des prédateurs sur l'exocuticule dont *Macrocheles sp.* et *Parasitus sp.*

Les bousiers transportent de nombreux acariens (Lequet 2022), en leur permettant de passer d'une bouse à l'autre pour y dérouler leur cycle biologique. Ces acariens sont qualifiés de phorétiques. La phorésie se définit comme « un phénomène dans lequel un animal recherche activement et s'attache à un autre animal pour une durée limitée pendant laquelle, l'animal attaché (le phorétique) cesse toutes activités d'alimentation et d'ontogenèse, tel que l'attachement est à l'origine d'une dispersion à partir d'un environnement devenu non adapté au développement de l'individu ou de sa descendance » (Farish, Axtell 1971). Certains acariens interagissent avec les bousiers à un niveau supérieur à celui d'un simple transporteur entre bouses. Par exemple, *Copris lunaris* est un bousier appartenant aux Coprinae. Ces derniers sont connus pour présenter un comportement parental assez développé (entretien et défense des pilules contenant les larves) (Klemperer 1982a; 1982b). Les acariens les plus associés aux adultes de cette espèce, en Slovaquie, sont *Parasitus copridis*, *Macrocheles copridis* et *Pelethiphis opacus*. Ils ne quittent pas le bousier lorsqu'il arrive sur la déjection, mais le suivent dans son nid. En effet, *Pelethiphis opacus* et *Macrocheles copridis* restent sur les pilules jusqu'à l'émergence de la nouvelle génération qui deviendra leur hôte, tandis que *Parasitus copris* préfère, lui, rester sur les adultes même dans les nids (Mašán, Halliday 2009). Le transport d'acariens prédateurs sur la cuticule des Coléoptères est un avantage pour ces derniers puisqu'ils protègent leur larves lorsqu'ils sont dans les nids (Wilson, Knollenberg 1987) et consomment certains stades d'espèces qui sont en concurrence pour les ressources alimentaires (Tyndale-Biscoe et al., 1981). Cependant il se pourrait qu'ils abîment les œufs des Coléoptères. Ceci n'a pas encore été beaucoup étudié mais les Parasitidae qui sont reconnus comme utiles aux Coléoptères charognards Silphidae, peuvent attaquer les œufs de ces derniers lorsqu'ils sont trop nombreux (Wilson, Knollenberg 1987).



Figure 1: Acarien phorétique (*Glyptholaspsis* sp. (*Macrochelidae*)) prédatant une larve de *Musca domestica* (Azevedo et al. 2015)

II.2 Les acariens phorétiques des Coléoptères coprophages appartenant aux genres *Macrocheles* et *Parasitus*

Un peu de taxonomie (GBIF):

Règne : Animalia

└ Phylum : Arthropoda

└ Classe : Arachnida

└ Ordre : Mesostigmata

└ Famille : Macrochelidae

└ Genre : *Macrocheles* Latreille, 1829

└ Famille : Parasitidae = Gamasidae = Poecilochiridae

└ Genre : *Parasitus* Latreille

II.2.1 Genre *Macrocheles*

Les acariens du genre *Macrocheles* Latreille 1829 font partie de la famille des Macrochelidae Vitzthum 1930. Ils peuvent être classés en groupes comprenant des espèces

ayant des caractéristiques communes. Par exemple, *M. glaber*, *M. perglaber*, *M. falsiglaber*, *M. scutatus* et *M. craspedochetes* appartiennent au groupe *Glaber* et *M. pisentii* et *M. saceri* au groupe *Pisentii*. Le groupe *Glaber* domine les peuplements en France méridionale (Glida, Bertrand 2003, Niogret et al. 2006). Cependant de nombreuses espèces ont été découvertes récemment et nous pouvons imaginer qu'il en reste autant d'inconnues.

II.2.1.1 Description morphologique des espèces du genre *Macrocheles* associées aux bousiers

II.2.1.1.1 Adultes

Les *Macrocheles* sont des acarïens : ils sont donc munis de 4 paires de pattes à l'état adulte, 1 paire de palpes, et de chélicères (figure 2). Leur corps est divisé en 2 parties : le gnathosome et l'idiosome (figure 2). Les différentes espèces sont identifiées grâce à leur soies (chétotaxie) et leurs boucliers (Knee 2017). Les *Macrocheles* présentent un dimorphisme sexuel au stade adulte (Hyatt, Emberson 1988). Les mâles sont plus petits que les femelles (Tableau 1). Du fait de leur phorésie, les femelles sont plus souvent décrites que les mâles (cf. II.2.1.2.1).

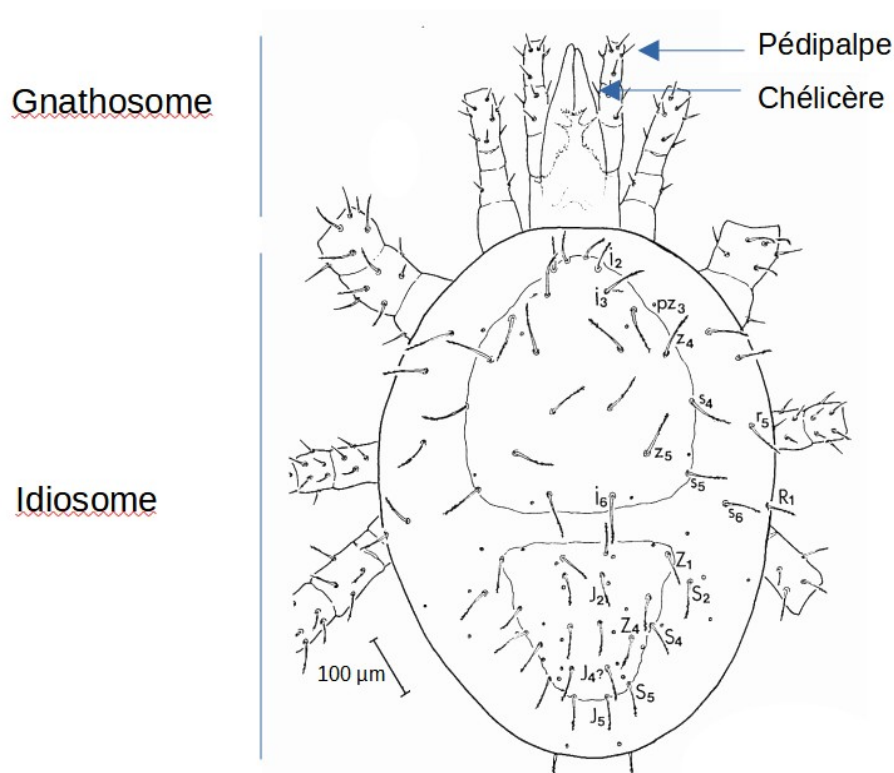


Figure 2: Schéma en face dorsale de la protonympe de *Macrocheles mycotrupetes* (Krantz, Royce 1992)

Idiosome : il est de forme ovale (Wade, Rodriguez 1961). Le bouclier dorsal a habituellement 22 pores dont certains ont un rôle de glandes excrétrices et entre 28 et 30 paires de soies (Hyatt, Emberson 1988). Les femelles *Macrocheles* ont plusieurs boucliers ventraux : un sternal, deux métasternaux et un ventrianal. Parfois il y a présence de plaques épigyniale et métapodale plus ou moins développées (Knee 2017; Niogret, Nicot, Bertrand 2006; Glida, Bertrand 2003; Krantz 2007). Le mâle peut présenter soit un bouclier ventrianal et sternogénital, soit un bouclier holoventral (Krantz 2007). Les lignes et les soies du bouclier sternal qui permettent de différencier les espèces du genre *Macrocheles*, participent au dimorphisme sexuel. Par exemple, les mâles *M. dimidiatus* ont leur bouclier dorsal plus arrondi et plus de soies que les femelles de la même espèce (Krantz 2007).

Gnathosome : il comprend le capitulum basal, les palpes, les chélicères, l'épistome et le tritosternum. L'hypostome comprend des rangés de denticules ou de crêtes sans denticules. La chélicère est formée d'un doigt fixe avec un *pilus dentilis* et d'un doigt mobile (Knee 2017; Niogret, Nicot, Bertrand 2006; Glida, Bertrand 2003). Chez le mâle, ce doigt mobile présente un organe permettant le transfert de sperme : le spermodactyle (Krantz, Mellott 1968).

Pattes : sur les quatre paires de pattes, seulement les pattes II à IV servent à la locomotion. Elles sont munies de griffes et de soies et sont divisées en 6 parties : coxae, trochanter, fémur, genou, tibia et tarse (Knee 2017; Niogret, Nicot, Bertrand 2006). Les mâles *M. muscaedomesticae* possèdent deux paires d'éperons sur chacune de leurs quatre paires de pattes (Wade, Rodriguez 1961). Selon Hyatt et Emberson (1988), « les mâles ont des éperons sur les pattes II et souvent IV », contrairement aux femelles. Les mâles *M. mycotrupetes* ont des éperons sur le fémur, genou et tibia II (Krantz, Mellott 1968).

Ces acariens sont de couleur brune avec des variations entre les espèces. Les femelles *M. muscaedomesticae*, *M. falsiglaber* et *M. craspedochetes* sont brunes (Wade, Rodriguez 1961; Glida, Bertrand 2003). Les femelles *M. lisae* sont de couleur jaune brun (Niogret, Nicot, Bertrand 2006).

Les femelles *M. falsiglaber* et *craspedochetes* ont une spermathèque avec un *sacculus foemineus* (Glida, Bertrand 2003). Cette structure est courante chez les *Macrocheles* (Krantz 2007).

Tableau 1: Taille de l'adulte de différentes espèces du genre *Macrocheles*

Espèce	Longueur corps en μm	Largeur corps en μm	Longueur patte I (PI) en μm	Longueur pédipalpe en μm	Source
<i>M. saceri</i>	908 \pm 12	513 \pm 8	676 \pm 15	393 \pm 8	Niogret et al., 2009
<i>M. glaber</i>	756 \pm 11	433 \pm 14	558 \pm 6	323 \pm 8	
<i>M. perglaber</i>	705 \pm 22	419 \pm 3	459 \pm 19	312 \pm 21	
<i>M. muscaedomesticae</i>	♀ : [1010 - 1300] ♂ : [600 - 900]	♀ : [680 - 790] ♂ : [380 - 560]			Wade, Rodriguez 1961
<i>M. medarius</i>	Bouclier dorsal 480				Halliday, Holm 1987
<i>M. robustulus</i>	Bouclier dorsal 722				
<i>M. vernalis</i>	726 \pm 21	400 \pm 8	490 \pm 8	312 \pm 6	Niogret et al., 2009
<i>M. lisae</i>	♀ : bouclier dorsal : 782	♀ : bouclier dorsal : 519			Niogret, Nicot, Bertrand 2006
<i>M. craspedochetes</i>	Bouclier dorsal : 670	Bouclier dorsal 390			Glida, Bertrand 2003
<i>M. falsiglaber</i>	♀ : bouclier dorsal : 970	♀ : bouclier dorsal : 660			
<i>M. paucipectinatus</i>	♀ : bouclier dorsal : 716	♀ : bouclier dorsal : 450			Niogret, Nicot, Bertrand 2006
<i>M. peregrinus</i>	Idiosome : ♀ : [788-882] bouclier dorsal : 844 ♂ : [486 - 630]	Idiosome : ♀ : [486 - 540] ♂ : [311 - 405]			Halliday, Holm 1987 Krantz 1981
<i>M. dimidiatus</i>	♀ : bouclier dorsal : [855-912]	♀ : bouclier dorsal : [546-591]			Krantz 2007
<i>M. willowae</i> sp. n.	♀ : bouclier dorsal : [526-572]	♀ : bouclier dorsal : [344-372]	[409-430]		Knee 2017
<i>M. pratum</i> sp. n.	♀ : bouclier dorsal : [469-547]	♀ : bouclier dorsal : [323-379]	[409-432]		Knee 2017
<i>M. kaiju</i> sp. n.	♀ : bouclier dorsal : [647-812]	♀ : bouclier dorsal : [421-547]	[488-527]		Knee 2017
<i>M. eurygaster</i> n. sp.	Idiosome : ♀ : [900-1058] ♂ : [652 - 810]	Idiosome ♀ : [562-892] ♂ : [427 - 549]			Krantz 1981

II.2.1.1.2 Œufs

Les œufs de *M. muscaedomesticae* et de *M. boudreauxi* sont ovales et de couleur blanc nacré avec un chorion lisse (Wade, Rodriguez 1961; Kinn, Witcosky 1977). Les œufs de *M. muscaedomesticae* sont de taille inférieure s'ils ne sont pas fécondés (Wade, Rodriguez 1961).

Tableau 2: Taille des œufs de différentes espèces de *Macrocheles*

Espèce	Taille en μm	Source
<i>M. muscaedomesticae</i>	Longueur : [338-413] Largeur : [225-263]	Wade, Rodriguez 1961



Figure 3: Œuf de *Macrocheles boudreauxi* (Kinn et Witcosky, 1977)

II.2.1.1.3 Larves

Tableau 3: Taille des larves de différentes espèces de *Macrocheles*

Espèce	Taille en μm	Source
<i>M. macrocheles</i>	Longueur : [380 - 450] Largeur : [260 - 300]	Wade, Rodriguez 1961
<i>M. boudreauxi</i>	Idiosome : Longueur [265 - 336] Largeur [240 - 265]	Kinn, Witcosky 1977
<i>M. peregrinus</i>	Idiosome : Longueur [302 - 382] Largeur [194 - 198]	Krantz 1981
<i>M. eurygaster</i>	Idiosome : Longueur [383 - 419] Largeur [270 - 311]	Krantz 1981

La larve de *M. boudreauxi* est ovale et ne possède pas de bouclier dorsal. Les pattes sont courtes et fines (Kinn, Witcosky 1977). La larve est le seul stade à posséder 3 paires de pattes (Figure 4).

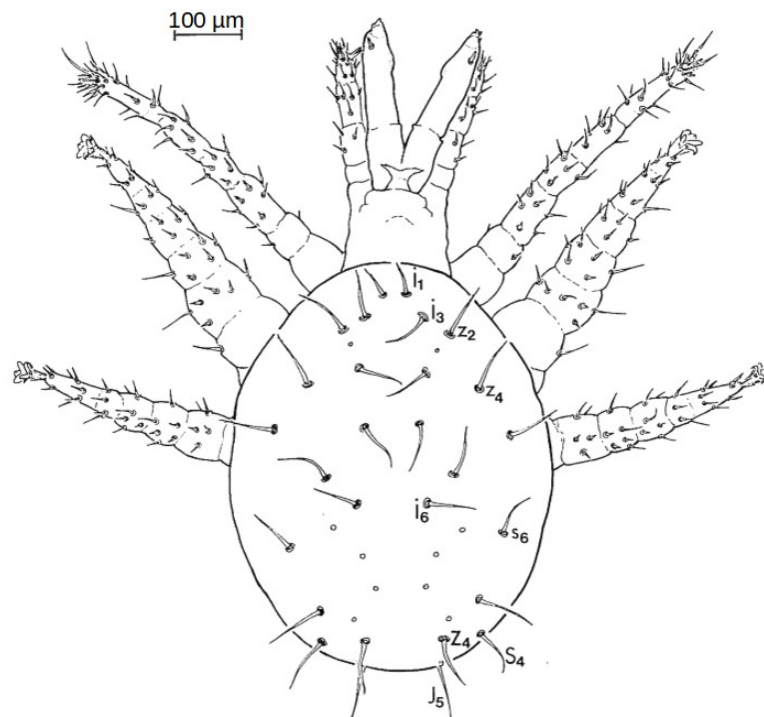


Figure 4: Schéma en face dorsale de la larve de *Macrocheles mycotrupetes* (Krantz, Royce, 1992)

II.2.1.1.4 Protonymphes

Tableau 4: Taille des protonymphes de différentes espèces de *Macrocheles*

Espèce	Taille en μm	Source
<i>M. muscaedomesticae</i>	Longueur [450 - 630] Largeur [260 - 380]	Wade, Rodriguez 1961
<i>M. peregrinus</i>	Idiosome : Longueur 428 Largeur 293	Krantz 1981
<i>M. eurygaster</i>	Idiosome : Longueur [428 - 666] Largeur [261 - 382]	Krantz 1981

Les protonymphes de *M. muscaedomesticae* sont de couleur blanche opaque (Wade, Rodriguez 1961).

II.2.1.1.5 Deutonymphes

Tableau 5: Taille des deutonymphes de différentes espèces de *Macrocheles*

Espèce	Taille en μm	Source
<i>M. muscaedomesticae</i>	♀ : Longueur [750-900] Largeur [450 - 560] ♂ : Longueur [560 - 750] Largeur [340 - 450]	Wade, Rodriguez 1961
<i>M. peregrinus</i>	Idiosome : Longueur [495 - 590] Largeur [252 - 360]	Krantz 1981
<i>M. eurygaster</i>	Idiosome : Longueur [652 - 707] Largeur [360 - 428]	Krantz 1981

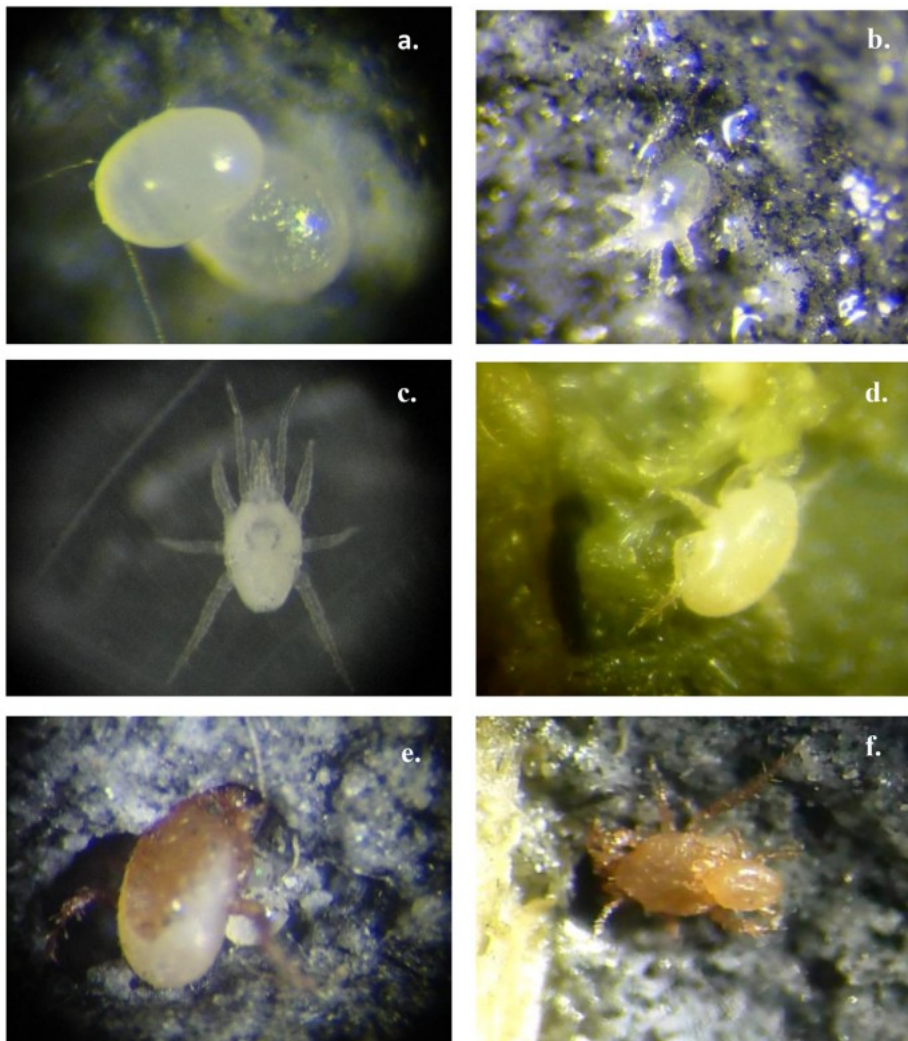


Figure 5: *Macrocheles embersoni* (Azevedo et al. 2018)

a : œuf, b : larve, c : protonympe, d : deutonympe, e : adulte femelle avec un œuf, f : copulation

II.2.1.2 Un acarien phorétique

II.2.1.2.1 Habitat et phorésie

Les *Macrocheles* ont plusieurs types d'habitats possibles. Certaines espèces vivent dans les couches supérieures du sol ou dans les nids d'animaux (comme *M. decoloratus*, *M. punctoscutatus*) ; ceux qui nous intéressent plus particulièrement vivent en étroite collaboration avec les insectes coprophages, comme *M. muscaedomesticae*, *M. robustulus* ou les groupes *glaber* et *subbadius*, et qui se différencient, le plus souvent, morphologiquement des premiers (Hyatt, Emberson 1988). Les espèces *M. matrius* et *M. penicilliger* sont des espèces intermédiaires car bien que phorétiques des insectes coprophages, elles ne répondent

pas aux caractéristiques morphologiques de cette catégorie notamment en présentant peu de dimorphisme sexuel (Hyatt, Emberson 1988).

Ces acariens se développent dans les déjections ou sur les charognes (Niogret et al., 2004; Barton et al., 2014) où ils consomment des larves de mouches et de Nématodes. Leur habitat est donc dispersé et instable dans le temps (Azevedo et al., 2015). Il est donc nécessaire pour ces acariens de changer régulièrement d'habitat pour être dans un milieu dont les caractéristiques physico-chimiques répondent à leur besoin et où les ressources alimentaires sont suffisantes et adaptées pour dérouler leur cycle. Ils sont donc, pour de nombreuses espèces de ce genre (280 selon le bilan d'Azevedo et al. (2015)), phorétiques de Coléoptères.

Dans le genre *Macrocheles*, ce sont les femelles qui sont phorétiques : elles changent d'habitat pour se nourrir et pondre (Farish, Axtell 1971; Costa 1969) tandis que les mâles (étude pour *Macrocheles boudreauxi*) restent sur la déjection pour fertiliser un maximum de femelles (Kinn, Witcosky 1977). Cependant, dans de rares cas, des mâles de l'espèce *Macrocheles saceri* ont été retrouvés sur un insecte (Costa 1969). Keum et al. (2016) ont également trouvé un mâle *Macrocheles* sur *Copris tripartitus*, en compagnie de 12 femelles.



Figure 6: Bousier avec acariens phorétiques (*Macrocheles*) (photo personnelle)

II.2.1.2.2 La spécificité d'hôte

La spécificité d'hôte est variable selon les espèces tout comme la spécificité d'habitat (Niogret et al., 2006a). Ce choix se fait selon les caractéristiques de l'hôte qui doivent

répondre aux besoins de l'acarien. Parmi les paramètres pouvant entrer en jeu, nous pouvons citer : le temps passé dans la déjection, l'abondance de l'hôte, sa période d'activité, sa taille... (Niogret et al., 2006a; Glida, Bertrand 2000). L'association entre Coléoptères et acariens résulte donc de paramètres communs de leur niche écologique (température, type de sol) (Krantz 1991). Une étude menée par Niogret, Lumaret et Bertrand sur le choix d'hôte par les femelles *Macrocheles saceri* naïves (c'est-à-dire n'ayant jamais eu de contact avec des adultes) montre un déterminisme génétique, résultat d'une sélection naturelle et non d'un apprentissage de la part des acariens (Niogret et al., 2006b).

De manière générale, les acariens sont soit généralistes comme *Macrocheles glaber* soit spécialistes comme *Macrocheles muscaedomesticae* (Haloti et al. 2005), cette dernière espèce est phorétique de Diptères dont *Musca domestica* (dont elle consomme les œufs), ou comme *M. pisentii* (Krantz, 1991) qui déroule son cycle dans les nids des bousiers et reste plus longtemps sur son hôte. Le groupe généraliste *Glaber* accepte des hôtes Coléoptères coprophages des tribus Geotrupine, Aphodiine et Coprine (Walter, Krantz 1986). Le caractère de spécialiste permet de limiter la compétition entre acariens (Niogret et al., 2006b) tandis que le caractère généraliste apporte un avantage à l'acarien dans des conditions climatiques changeantes, avec la possibilité de s'adapter et de changer d'hôte (Krantz 1991). Par exemple, *Macrocheles glaber*, généraliste, a une répartition cosmopolite avec une période d'activité sur toute l'année (Niogret et al., 2006a; 2009).

II.2.1.2.3 Le choix de l'hôte

Les acariens du genre *Macrocheles* peuvent reconnaître leur hôte aux composants de la cuticule (Niogret et al. 2018; 2006b; Niogret et al. 2004) et possiblement aussi grâce aux glandes des bousiers qui joueraient un rôle d'attraction à longue distance, mais cette hypothèse doit encore faire l'objet de recherches (Niogret et al. 2006b). Ces kairomones peuvent avoir un effet attractif ou répulsif (Niogret et al., 2018) et sont identifiées à l'aide des soies de la première paire de pattes, notamment grâce à la longue soie apicale qui est le récepteur olfactif principal (Jalil, Rodriguez 1970; Niogret et al. 2004). L'acarien choisit de quitter ou non la déjection en fonction de l'attractivité respective du bousier et de la déjection (Niogret et al. 2004). Selon les auteurs, l'attirance pour la déjection dépend de l'âge de cette dernière et donc de son humidité : les plus attractives sont celles âgées de 30 à 80 heures. Ceci dépend une fois de plus de l'espèce d'acarien : les généralistes, moins sensibles à leur hôte, sont plus exigeants pour la qualité de la déjection : ils la quittent dès qu'elle ne répond plus à leurs attentes (Niogret et al., 2009). Alors que les spécialistes sont plus tolérants à la qualité de la déjection pour pouvoir sélectionner leur hôte. Les spécialistes ont des organes de recherche

de l'hôte plus développés (Niogret et al., 2009) et sont plus rapides pour s'y attacher (Niogret et al., 2006b; Niogret et al. 2004). En effet, ces derniers doivent se dépêcher de trouver leurs hôtes qui sont souvent des rouleurs. Les bousiers rouleurs sont peu nombreux et restent peu de temps sur les déjections contrairement aux résidents et tunneliers qui ont un contact plus long avec la déjection (Niogret et al., 2006b).

Les différentes espèces d'acariens se succèdent dans le temps (Axtell 1969). Par exemple, une étude sur les populations d'acariens sur des carcasses de kangourou a démontré que *Macrocheles muscaedomesticae* était très présent la première semaine, puis *Macrocheles glaber* et *Macrocheles peniculatus* étaient plutôt présents à la semaine 6 (Bartonet al., 2014).

La charge en acariens du bousier n'est pas un facteur discriminant pour le choix de l'hôte (Niogret et al. 2004). Un hôte en mouvement sera plus attractif qu'un hôte immobile (Farish, Axtell 1971; Niogret, Lumaret 2009).

II.2.1.3 Biologie

II.2.1.3.1 Alimentation et rôle d'agent de biocontrôle

Les *Macrocheles* ont un régime alimentaire varié. Ils peuvent consommer des éléments semi-solides de leur environnement mais sont également des prédateurs, parfois même cannibales (Wade, Rodriguez 1961; Marquardt et al., 2015; Rodriguez, Wade 1961). Les *Macrocheles* s'attaquent aux Diptères, Thrips, Collembolés ainsi qu'aux Nématodes à vie libre ou dans certains cas parasites (Azevedo et al. 2015; Al-Dulaimi 2002; Tyndale-Biscoe et al., 1981; Halliday, Holm 1987; Wen et al. 2019; Jalil, Rodriguez 1970; Ito 1971; 1973a; Zriki et al., 2020; Pasquier et al. 2021; Pozzebon et al., 2015; Polak 1996; El-Nasharty et al. 2014). Par exemple, *M. glaber* peut être élevé sur les œufs et larves des Diptères *Lucilia* sp., *Musca domestica*, *M. vetustissima* et *Haematobia irritans exigua* ainsi que sur des Phoridés, Collembolés et des Nématodes (Wen et al. 2019; Al-Dulaimi 2002; Azevedo et al. 2015; Halliday, Holm 1987). On peut encore noter que les acariens appartenant aux espèces *M. embersoni*, *M. muscaedomesticae*, *M. robustulus* font tous de la prédation sur *S. calcitrans*, *M. domestica*, *H. irritans*, *Bradysia matogrossensis*, *Rhizoglyphus echinopus*, *Rhabditella axei* (Azevedo et al. 2018). *M. muscaedomesticae* fait de la prédation sur les Nématodes à vie libre (Ito 1971).

Certaines espèces de *Macrocheles* font du parasitisme facultatif de Diptères et agissent comme contrôle sur les mouches nuisibles. C'est notamment le cas de *Macrocheles*

muscaedomesticae et *Macrocheles subbadius* (Jalil, Rodriguez 1970; Polak 1996). Les mouches *Musca domestica* perdent du poids lorsqu'elles sont exposées à l'acarien. Cette perte de poids est proportionnelle au temps d'exposition et peut être attribuée à une perte d'hémolymphe. La durée de vie des mouches est également réduite et cette diminution peut être corrélée au nombre d'acariens présents.

M. subbadius participe à la régulation de *Drosophila nigrosperacula*. En effet, l'acarien est un ectoparasite qui consomme l'hémolymphe de la drosophile, au stade adulte, en se fixant sous son abdomen. Ceci contribue à réduire l'espérance de vie de cette dernière (corrélée à la charge en acariens). Les femelles exposées aux acariens mettent plus longtemps à commencer à pondre que les non exposées. Le nombre d'œufs pondus est également diminué. Cependant, les drosophiles peuvent contrer cet effet lorsqu'elles sont soumises à une alimentation enrichie. Le parasitisme de *M. subbadius* engendre un effet similaire à un jeûne (Polak 1996).

Macrocheles merdarius réduit de 15,4 jours, soit environ de 20 %, la vie adulte de leur hôte *Onthophagus binodis* qui est un bousier d'Afrique faisant partie des espèces introduites en Australie (Kotiahoo, Simmons 2001).

Les protonymphes et deutonymphes n'ont pas le même régime alimentaire que les adultes. Elles paraissent préférer les œufs de mouches et les larves déjà attaquées par les acariens adultes. Selon Filipponi (1964), lorsque les adultes préfèrent consommer les œufs de mouches, les nymphes semblent préférer les Nématodes. Par exemple, les adultes femelles *Macrocheles muscaedomesticae* choisissent les œufs de mouches et délaissent les Nématodes à l'inverse des stades nymphaux de cette espèce (Rodriguez et al., 1962). Chez cet acarien, les adultes préfèrent d'abord se nourrir de la mouche adulte (en s'y fixant par la membrane interségementaire) puis des œufs notamment lorsqu'ils viennent d'être déposés (Jalil, Rodriguez 1970). Les larves de *M. glaber* et de *M. boudreauxi* ne se nourrissent pas et ont une activité minimale (Wen et al. 2019, Kinn, Witcosky 1977). Les protonymphes de cette dernière espèce se nourrissent de Nématodes rhabditoïdes et de proies alternatives comme les premiers stades larvaires du Coléoptère *Dendroctonus frontalis*, mais ne sont pas cannibales contrairement aux deutonymphes et aux adultes de cette espèce (Kinn, Witcosky 1977).

La position des proies conditionne la prédation. En effet cette dernière est plus forte sur les œufs lorsqu'ils sont en surface (Roth et al., 1988). Les paramètres de l'environnement jouent un rôle important sur la prédation (Rodriguez, Wade 1961).

La prise alimentaire se fait en continu sauf pour les mâles de *Macrocheles muscaedomesticae* qui s'interrompent plusieurs fois dans la recherche de proie (Ito 1971). Une comparaison de la prédation entre les mâles et les femelles de *Macrocheles glaber* sur *Musca domestica* montre qu'elle est plus faible pour les mâles à raison d'environ de 3 œufs / jour / acarien mâle contre 18 œufs / jour / acarien femelle (Al-Dulaimi 2002). Plusieurs études soulèvent l'intérêt de l'introduction des *Macrocheles* pour la gestion des populations de mouches (Azevedo et al. 2015; Axtell 1969).

Les Nématodes à vie libre sont des proies alternatives dont la présence pourrait diminuer la prédation des acariens sur les espèces parasites. Cependant, même si au début s'observe une diminution de la prédation sur les espèces parasites, par la suite, en permettant une augmentation des populations d'acariens, elles favorisent le rôle de biocontrôle de ces derniers. Ceci a été démontré pour le prédateur *Macrocheles embersoni* sur la proie *Musca domestica* mis en contact dans des pots : à la troisième semaine d'observation, les pots supplémentés en Nématodes *Rhabditella axei* présentaient plus d'éclosion d'œufs de mouches que les non supplémentés. Cependant lors de la 4ème semaine, le taux d'éclosion a continué à augmenter dans les non supplémentés alors qu'il a diminué fortement chez les supplémentés. De plus il y a avait 3 fois plus d'acariens chez les supplémentés à ce moment là (Azevedo et al. 2019). Sur 4 jours, *Macrocheles muscaedomesticae* voit également son taux de prédation sur *Musca domestica* se réduire lorsque *Rhabditis elongata* Schneider est ajouté comme proie alternative (Ito 1973a). Cependant sa capacité de reproduction est améliorée dès que les Nématodes sont présents (Ito 1973a).

Macrocheles robustulus a été reconnu comme permettant de maintenir des niveaux bas de thrips quelque soit le niveau d'infestation avec des résultats encore plus concluants lors de son association à des Nématodes du sol. Ces recherches ont été menées dans un contexte de résistance du thrips aux antiparasitaires (Pozzebon et al., 2015). Ceci montre que ces acariens peuvent avoir un rôle à jouer dans ce contexte général de résistance. Ils sont commercialisés et utilisés comme agents de biocontrôle pour lutter contre les Thrips, *Lyprauta* et les Sciarides depuis 2010 (Pasquier et al. 2021; Knapp et al. 2018; Azevedo et al. 2018). *Macrocheles robustulus* était le seul représentant des Macrochelidae parmi les 230 espèces que comptait le marché des agents de biocontrôle en 2010. 95,2 % de ces espèces (soit 219) sont des arthropodes dont la répartition se fait à 52,2 % pour les Hyménoptères, 13,1 % pour les acariens, 12,2 % pour les Coléoptères et 8,3 % pour les Hétéroptères (van Lenteren 2012).

Le rôle de biocontrôle des *Macrocheles* est remis en cause par certains auteurs qui rapportent que sur le terrain, il n'y a pas été montré d'impact significatif contrairement aux études de laboratoire. Par exemple, *Macrocheles peregrinus* introduit en Australie, n'a pas eu l'effet escompté pour gérer les populations d'*Haematobia irritans exigua*, à cause de la présence de proies alternatives plus attractives (Roth et al., 1988). Tandis que d'autres études, en laboratoire, ont cherché à évaluer les capacités de prédation d'acariens du genre *Macrocheles* sur *Musca domestica*. C'est ainsi qu'Al-Dulaimi (2002) a montré que les femelles adultes de *Macrocheles glaber* peuvent détruire en moyenne 185,6 œufs de mouches dans leur vie adulte avec une durée de vie moyenne de 27,8 jours. Ou encore, Halliday et Holm (1987) ont démontré que *M. « glaber »*, *Macrocheles aestivus*, *Macrocheles mammifer*, *Macrocheles peniculatus*, *M. robustulus*, *M. merdarius*, *M. peregrinus* et *M. eurygaster* attaquent les œufs et les premiers stades larvaires de *Musca vetustissima* et de *Haematobia irritans*. Cette étude a permis de mettre en évidence des différences entre les acariens sur les stades prédatés et les niveaux de prédation. En effet, les acariens les plus gros avaient plus de facilité à attaquer les œufs et présentaient des niveaux de prédation supérieurs aux plus petits. Roth et al. (1988) ont montré que *M. peregrinus* a la capacité de prédater *Haematobia irritans exigua* en laboratoire mais que sur le terrain son impact sur les populations de cette proie n'est pas significatif. L'impact réel des *Macrocheles* est donc encore incertain (Oyarzún et al., 2008) : même si la prédation est souvent mise en évidence en condition expérimentale, il est important de se rapprocher des conditions naturelles pour évaluer leur rôle dans la gestion des populations de diptères.

Ces acariens peuvent refuser de s'alimenter d'une proie comme cela est arrivé dans le cadre d'une recherche d'un agent de biocontrôle contre la teigne de la pomme de terre (*Phthorimaea operculella*). Plusieurs hypothèses ont été soulevées par les auteurs pour justifier cet échec : proie non présente dans le milieu naturel de *M. robustulus*, stade de l'acarien non adapté ou encore des conditions expérimentales défavorables au comportement de prédation (Gallego et al. 2020).

II.2.1.3.2 Reproduction

En ce qui concerne la reproduction, ces acariens ont un temps de génération court avec une parthénogenèse arrhénotoque. C'est à dire que les femelles pondent des mâles haploïdes au début et à la fin de leur période d'oviposition et des femelles diploïdes, grâce à la fécondation de l'ovocyte, au milieu de celle-ci (Costa 1969). La parthénogenèse peut aussi être thélytoque : la femelle engendre des femelles à partir d'ovules diploïdes non fécondés (clonage) (Haloti et al. 2005; Azevedo et al. 2015). Les femelles fécondées ou non sont

phorétiques et peuvent engendrer rapidement une nouvelle génération (Haloti et al. 2005; Halliday, Holm 1985).

Les acariens du genre *Macrocheles* ont un stade larvaire et deux stades nymphaux (protonympe et deutonympe) (pour *M. glaber* (Al-Dulaimi 2002)) et peuvent être ovipares (pondent des œufs) ou ovovivipares (les œufs éclosent dans la femelles). Le choix entre ces modes de reproduction dépend de l'espèce (*M. boudreauxi* et *M. mycotrupetes* sont exclusivement ovipares), des conditions environnementales, du régime alimentaire, de la ventilation et même de la densité de population (on pourra citer *M. robustulus* pour le régime alimentaire et la ventilation et *M. penicaltus* pour ces trois dernières conditions).

Les femelles arrhénotoques de *M. boudreauxi* peuvent pondre des œufs mais sont aussi capables d'ovoviviparité facultative. Une différence entre le développement des mâles et des femelles a été observée : les mâles deviennent matures plus vite (Kinn, Witcosky 1977). Les mâles *M. vernalis* et *M. subbadius* se développent plus vite que les femelles (Cicolani 1983) et les stades larvaires des futurs mâles de *M. muscaedomesticae* se développent plus vite que les stades larvaires des femelles (Wade, Rodriguez 1961). Les femelles *M. boudreauxi* sont fécondables durant les 40 premières heures de vie adulte, ensuite la période de pré-oviposition dure environ 50h et elles pondent pendant 20 à 37 jours. Ces résultats ont été obtenus en condition de laboratoire sans phorésie, mais les femelles, affamées (pour mimer la période phorétique) pendant 7 à 14 jours puis réalimentées, ont pondu un nombre d'œufs similaire aux femelles nourries tout du long (Kinn, Witcosky 1977).

Le temps de génération moyen pour *M. glaber* est de $32,83 \pm 1,97$ jours à 25°C, 90 % d'humidité relative et avec une alimentation à base de *Coboldia fuscipes* (diptera : Scatopsidae) (Wen et al. 2019).

En terme de longévité, les mâles de *M. boudreauxi* vivent plus longtemps que les femelles (Kinn, Witcosky 1977). Ce qui n'est pas vrai pour les mâles de *M. glaber* et *M. embersoni*, qui vivent moins longtemps que les femelles (Wen et al. 2019; Azevedo et al. 2018).

Tableau 6: Longévité des adultes de différentes espèces de *Macrocheles*

Espèce	Longévité en jours	Source
<i>M. glaber</i>	Femelle : [17 – 51]	Al-Dulaimi 2002
	Femelle : 79,69 ± 5,22 Mâle : 29,25 ± 2,35	Wen et al. 2019
<i>M. muscaedomesticae</i>	Femelle fertilisée : [11 - 58] Femelle vierge [13 - 36]	Wade, Rodriguez 1961
	Mâle : env. 15 jours Femelle 23,5 à 29,3 Mâle 8,8 à 17,4 (dépendant des proies)	Azevedo et al. 2018
<i>M. boudreauxi</i>	Femelle fertilisée : [31 - 47] Femelle vierge : [32 - 49] Femelle phorétique : [10 – 33]	Kinn, Witcosky 1977
	Mâle : [41 - 55]	

Tableau 7: Durée de développement des différents stades de *Macrocheles*

Espèce	Œuf	Larve	Protonympe	Deutonymphe	Cycle	Conditions	Source
<i>M. glaber</i>	♀: [1 à 1,75 jours]	♀: [0,25 à 0,5 jours]	♀: [0,5 à 1,0 jours]	♀: [1 à 2 jours]	Œuf à l'adulte (♀): [2 - 3,25 jours]	Alimentation : œufs congelés de <i>Musca domestica</i> ; 90 % d'humidité relative (RH), substrat : crottin de cheval stérilisé	Al-Dulaimi 2002
	1,09 j ± 0,4	1,85 j ± 0,12	1,48 j ± 0,09 Préadulte : 4,4 j ± 0,17 Adulte : 55,88 j ± 4,78			Alimentation sur <i>Coboldia fuscipes</i> (diptera:Scatopsidae) 25°C 90% RH ± 10 %	Wen et al. 2019
<i>M. muscaedomesticae</i>	[4,3 -14 h]	[5,3 – 13,0 h]	♀: 18,35 h ♂(de mère fécondée): 15,99 h ♂(mère vierge): 22,30 h	♀ (de mère fécondée) : 23,02 h ♂ (mère fécondée): 23,43 h ♂ (mère vierge) : 19,64 h	♂ (mère fécondée) : 54,1 h ♂ (mère vierge) : 58,34 h ♀: 56,35 h	80°F (26,6°C) Oeufs de <i>M. domestica</i> congelés	Wade, Rodriguez 1961
<i>M. embersoni</i>	0,3 jour	0,2 jour	[0,3 – 0,4] jour (dépend de la proie)	[0,4 – 0,7 jour] (dépend de la proie)	Œuf à l'adulte : 1,5 j pour <i>R. axei</i> 1,3 j <i>S. calcitrans</i> et <i>M domestica</i>	30°C ± 2 95 % RH ± 5 Dans le noir	Azevedo et al. 2018
<i>M. boudreauxi</i>	[24 – 30 h]	[6,5 – 8,5 h]	[25 – 35,5 h]	[28 -29 h]	[88,5 – 110 h]	20°C 65 % RH	Kinn, Witcosky 1977

II.2.1.3.3 Impact du régime alimentaire et de l'environnement

Le régime alimentaire influence non seulement le mode de reproduction (ovipare ou ovovivipare) mais également le succès de reproduction. En effet, les Rhabditidae (Nématodes) ou les œufs de mouches, comme source alimentaire, sont à l'origine d'un haut taux de

fécondité contrairement aux levures. Un régime associant œufs de mouches et Nématodes donne également de meilleurs résultats en terme de prolificité de *M. muscaedomesticae* qu'un régime de Nématodes seuls (respectivement $23,11 \pm 5,58$ progénitures / femelle / jour contre $12,11 \pm 1,42$ progénitures / femelle / jour (Rodriguez et al., 1962)). Il y a également des différences entre les espèces de Nématodes (Ito 1971; Rodriguez et al., 1962) ainsi que dans le régime alimentaire de ces derniers (Azevedo et al. 2019). Mais dans l'environnement naturel, les acariens ne seront pas soumis à un régime alimentaire réduit à une espèce de proies qui est elle même soumise à un seul type d'alimentation. Ceci est cependant à prendre en compte pour les protocoles en laboratoire puisque les Nématodes nourris avec de la levure entraînent une moins bonne fécondité que ceux nourris avec des haricots (Azevedo et al. 2019).

Dans une étude visant à évaluer la prédation d'acariens du genre *Macrocheles* sur 6 différentes proies (*S. calcitrans*, *M. domestica*, *H. irritans*, *Bradysia matogrossensis*, *Rhizoglyphus echinopus*, *Rhabditella axei*), les auteurs ont montré une variation du taux de reproduction selon la proie pour de nombreuses espèces d'acariens. Ainsi, *Macrocheles muscaedomesticae* a des meilleurs taux de reproduction lorsqu'elle prédate *R. axei* et *M. domestica* ; *Macrocheles robustulus* en prédatant *B. matogrossensis* et *S. calcitrans*. *Macrocheles embersoni* a présenté le meilleur taux d'oviposition (et de prédation) sur *S. calcitrans* (Azevedo et al. 2018).

L'environnement a également une influence sur le mode de reproduction : par exemple, si l'oxygénation est insuffisante, les femelles garderont au maximum les œufs dans l'utérus et feront donc de l'ovoviviparité selon Filipponi (1964).

II.2.1.3.4 Comportement parental

Une étude a été menée sur le comportement de ponte de *M. glaber* sur un substrat et avec une alimentation non favorable : la ponte se fait en trois étapes qui se déroulent entre quelques minutes et un quart d'heure. Tout commence avec un comportement d'avant ponte qui comprend des mouvements de la femelle associés à ceux des œufs dans son organisme, le gnathosome est alors baissé vers la partie ventrale du corps. La deuxième étape est la levée du gnathosome avec l'œuf récupéré par les palpes et les chélicères. Enfin la dernière étape est l'aide à l'éclosion de l'œuf. Elle est précédée par la rotation de celui-ci dans l'axe du corps de la femelle (Marquardt et al., 2015). Le comportement cannibale des femelles sur leurs œufs et leurs larves est observé lorsque la femelle subit un stress environnemental comme un manque

de proies où lorsque les œufs sont mal formés, difficiles à enterrer ou n'éclosent pas (Marquardt et al., 2015 ; Rodriguez et al., 1962). Les œufs sont enterrés en conditions défavorables uniquement (Marquardt et al., 2015). Les femelles *M. boudreauxi* manipulent aussi leurs œufs (Kinn, Witcosky 1977).

II.2.2 Genre *Parasitus* s. l. (famille : Parasitidae Oudemans 1901)

II.2.2.1 Description physique

Le corps de ces acariens est également composé d'un gnathosome et d'un idiosome (Figure 7).

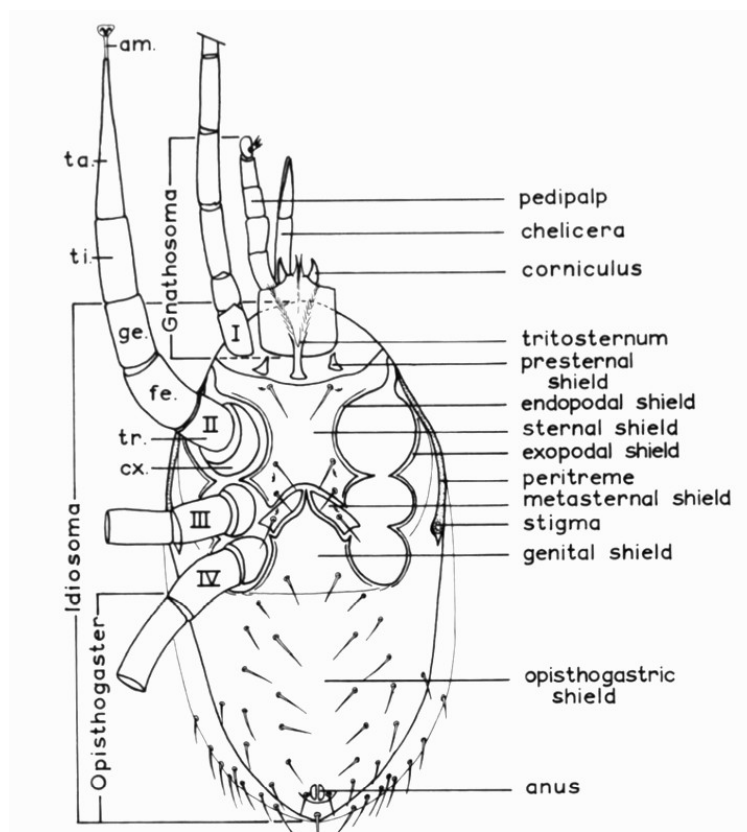


Figure 7: Schéma d'une femelle Parasitinae en face ventrale (Hyatt 1980)

Le gnathosome est la partie antérieure du corps qui porte les pédipalpes et les chélicères (Figure 7). Les chélicères sont par paires et sont divisées en trois segments. Le doigt mobile est le dernier segment : chez le mâle il est fusionné avec le spermodactyle qui permet le transfert de sperme à la femelle pendant la copulation. Les pédipalpes sont divisés en cinq segments : le trochanter, le fémur, la patelle, le tibia et le tarse. La chétotaxie des

palpes évolue aussi avec les stades. Les différents stades sont identifiables grâce à la variation du nombre de soies présentes sur le gnathosome.

L'idiosome porte les paires de pattes servant à la locomotion sauf la première paire qui est un organe sensoriel. Ces pattes sont divisées en 6 segments : coxa, trochanter, fémur, patelle, tibia et tarse. Chez les *Parasitinae*, l'idiosome est généralement divisé en deux boucliers dorsaux : podonotal et opisthonotal (Hrúzová, Fend'a, 2018). Lorsqu'ils sont fusionnés en un bouclier schizodorsal, il y a deux petites encoches latérales qui remplacent la séparation nette.

L'idiosome ventral comprend deux boucliers endopodal et exopodal qui sont très peu développés voir absents chez les stades immatures.

La larve porte 3 paires de pattes. Les boucliers sont peu sclérifiés à absents (et seront de plus en plus sclérifiés au fil des stades). Le nombre de soies est diminué par rapport aux stades matures. Les stigmates et pérित्रèmes sont absents.

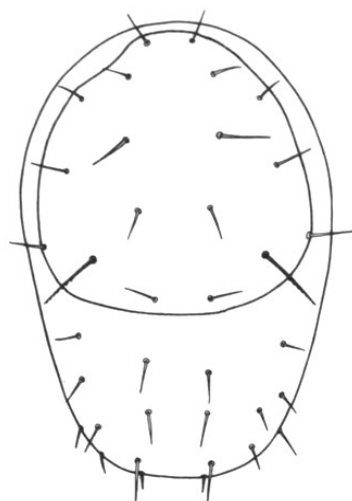


Figure 8: Idiosome dorsal de la larve de *P. fimetorum* (Hyatt 1980)

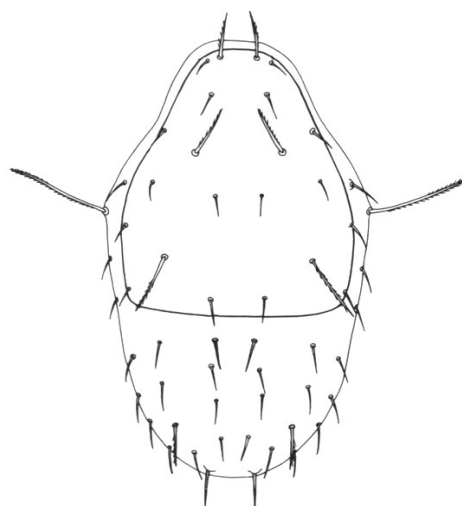
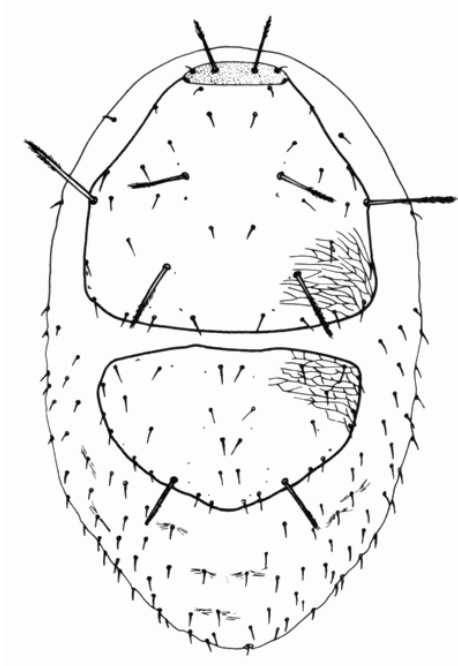


Figure 9: Idiosome dorsal de la protonympe de *P. fimetorum* (Hyatt 1980)

La protonympe est le premier stade à présenter les 4 paires de pattes. Les paires de soies paranales et postanales, qui sont présentes chez la larve, sont moins longues. Une paire de stigmates avec pérित्रèmes est présente.

La deutonympe présente des boucliers dorsaux bien sclérifiés. Les pérित्रèmes sont très développés. La deutonympe est généralement de couleur jaune à brune, plus ou moins terne (Hyatt 1980).



*Figure 10: Idiosome dorsal
deutonymphe P. coleopratorum (Hyatt
1980)*

Les mâles ont l'idiosome entièrement sclérifié en partie dorsale. Leur orifice génital se situe antérieurement au bouclier sternogénital. Leur deuxième paire de pattes est modifiée pour pouvoir s'accrocher à la femelle et est donc munie d'éperons ou de soies hypertrophiées. Les femelles ont l'idiosome divisé en deux boucliers (Hyatt 1980).

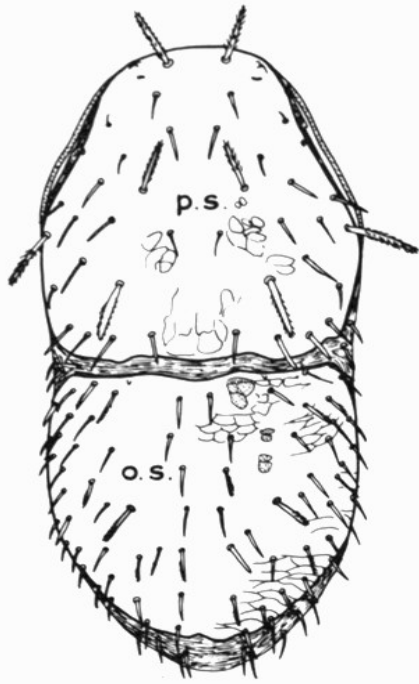


Figure 11: Idiosome dorsal de la femelle *P. coleopratorum* (Hyatt 1980)

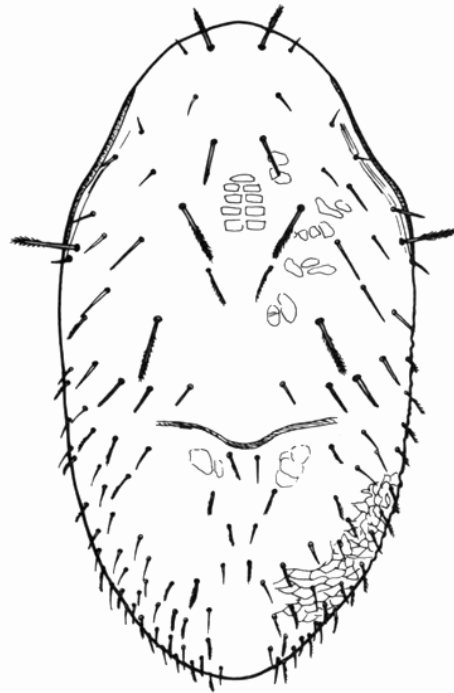


Figure 12: Idiosome dorsal du mâle *O. coleopratorum* (Hyatt 1980)

La sous famille des Parasitinae, Oudemans 1901 se définit ainsi, pour les adultes : « Les femelles ont deux boucliers dorsaux séparés (podonotal ou opisthonotal) ou occasionnellement un unique bouclier schizodorsal ; le tritosternum des mâles est normal et similaire à celui des femelles ou modifié ou absent ; la soie z5 de l'hexagone dorsal des adultes et deutonymphes peut être totalement ou sensiblement différente ou homogène aux soies j5 et j6 » (Hyatt 1980).

Le genre *Parasitus* Latreille se définit, pour les adultes, comme : « la soie z5 est généralement épaisse et soyeuse ; le tritosternum des mâles est absent ou très modifié. Les mâles ont un unique bouclier dorsal contrairement aux femelles et deutonymphes qui en ont deux, distinctement séparés » (Hyatt 1980).

Tableau 8: Taille des différents stades de certaines espèces de *Parasitus* (taille de l'idiosome)

Espèces	Taille œuf en μm	Taille larve en μm	Taille protonympe en μm	Taille deutonympe en μm	Taille adulte en μm	Source
<i>Parasitus sp.</i>	377 sur 298	555 sur 338	899 sur 560	♀ : 1371 sur 878 ♂ : 1173 sur 773	♀ : 1554 sur 1005 ♂ : 1200 sur 776	Ito 1973
<i>Parasitus copridis</i>	[325-390] de long sur 250 de large	[470-500] de long sur [265-270] de large	[660-735] de long et [395-425] de large	[1080-1245] de long sur [545-630] de large	♀ : [1190-1480] de long et [750-810] de large ♂ : [1130-1295] de long et [630-710] de large	Costa 1964, 1963
<i>Parasitus coleopratorum</i>				[1120-1260] de long sur [630-730] de large		Costa 1963
<i>Parasitus hypersetosus</i>				585 de long sur 335 de large		Costa 1963
<i>Parasitus quadrichaetus</i>				[791-1176] de long sur [671-795] de large	♀ : [1394-1584] de long sur [978-1075] de large ♂ : [1158-1226] de long sur [783-872] de large	Yao et al. 2020

En ce qui concerne les adultes, les femelles sont souvent plus grandes que les mâles, comme c'est le cas chez *P. bituberosus* (Rueda-Ramírez et al. 2019).

II.2.2.2 Habitat et phorésie

Le genre *Parasitus* est également phorétique des Coléoptères coprophages mais au stade deutonympe (Farish, Axtell 1971; Keum et al. 2016; Hyatt 1980). Szlendak et Lewandowski (2009) le présentent comme pouvant vivre dans de nombreux milieux riches en matières organiques. On le retrouve notamment dans les déjections, du compost, de l'humus, dans des nids de petits mammifères ou d'oiseaux et sur les carcasses en décomposition (Barton et al., 2014; Hyatt 1980).

Parasitus copridis qui préfère rester sur les adultes *Copris lunaris* plutôt que dans les pilules, est très mobile. En effet, ceci permet aux deutonymphes de s'associer rapidement aux nouveaux *Copris lunaris* lorsque ces derniers émergent en présence des adultes dans le nid

(Mašán, Halliday 2009). Le bousier est nécessaire au développement de l'acarien jusqu'au stade adulte, notamment en le préservant de la moisissure (Costa 1964).

II.2.2.3 Biologie

II.2.2.3.1 Cycle

Les *Parasitus* sp. comprennent 5 stades de développement, comme les *Macrocheles* : l'œuf, la larve, la protonympe, la deutonympe et l'adulte. Ito (1973b) a étudié leur développement à 26-28°C avec une humidité relative entre 65 et 75 %. L'œuf fécondé se développe en larve en 24h en moyenne. Cette durée est également observée pour *Parasitus bituberosus* en condition de laboratoire (21°C, 65 % d'humidité relative) par Rueda-Ramírez et al. (2019). Szlendak et Lewandowski (2009) ont démontré que les œufs de *Parasitus consanguineus* Oudemans et Voigts, 1904 mettent entre 1,3 et 1,5 jours à éclore, dans des conditions de laboratoire (24°C). Les stades de la larve à la deutonympe sont très actifs et se nourrissent de Nématodes (Ito 1973b; Rueda-Ramírez et al. 2019). Le stade larvaire dure une journée à 1 jour et demi (Rueda-Ramírez et al. 2019; Ito 1973b). La mue en protonympe est rapide. Ce stade dure le même temps que celui de la larve. La deutonympe est le stade le plus long où l'acarien devient semblable aux adultes et atteint un dimorphisme sexuel (Rueda-Ramírez et al. 2019). Elle est capable de jeûner même si ceci a pour effet d'inhiber temporairement sa mue en adulte (Ito 1973b). Ce stade résiste à la famine et à la dessiccation (Yasui 1997, données non publiées). Le développement de l'œuf à la larve prend environ 60h (Yasui 1997, pour *Parasitus fimetorum*).

II.2.2.3.2 Alimentation

Ces acariens sont des prédateurs généralistes. Ils sont très rapides pour trouver leurs proies (Ito 1971). Les Nématodes sont une ressource alimentaire importante qui permet le développement des *Parasitus* sp. au cours des différents stades (Ito 1971). Ce type de proie est souvent utilisé pour l'élevage en captivité de ces acariens. Par exemple, Yasui (1997) a utilisé le Nématode à vie libre *Diplogasteroides spenfelii* Mann (Rhabditida, Diplogasteridae) pour élever *P. fimetorum*.

Si l'élevage de *Parasitus copridis* est facile sur des petits Nématodes (*Panagrellus* sp.), ce n'est pas le cas pour *Parasitus coleopratorum* qui présente un comportement cannibale. Cette prédation intraspécifique s'illustre notamment dans la compétition entre mâles : les mâles adultes ont été observés tuant ceux au stade deutonympe (Costa 1969). Rueda-Ramírez et al. (2019) ont également observé du cannibalisme chez *Parasitus bituberosus* : les œufs et les larves étaient fréquemment attaqués par les stades plus âgés.

Les *Parasitidae* ont été observés en train de se nourrir de larves et de protonymphes de macrochélides par Axtell (1969).

II.2.2.3.3 Reproduction

Les femelles sont fécondées directement après leur mue. La copulation rapide, dure une dizaine de secondes chez *Parasitus fimetorum* (Yasui 1997). Contrairement aux *Macrocheles*, les femelles non fécondées ne pondent pas d'œuf (Ito 1973b). Cette fois, similairement aux *Macrocheles*, les *Parasitus* sont capables de « soins parentaux » en recouvrant leurs œufs de particules trouvées aux alentours (Rueda-Ramírez et al. 2019). Les femelles *Parasitus fimetorum* peuvent être fécondées par plusieurs mâles, ceci permet une meilleure fécondité. En effet, lorsqu'elles rencontrent plusieurs mâles, elles pondent plus d'œufs sans que leur longévité ne soit impactée (Yasui 1997). La production d'une femelle fécondée est en moyenne de 66,8 œufs avec une période d'oviposition de 3,1 jours (Ito 1973). Les femelles *Parasitus consanguineus* ont une période d'oviposition de 4,9 jours (Szlendak, Lewandowski 2009).

II.2.2.3.4 Impact de l'alimentation et des liens sociaux sur le cycle

La reproduction des *Parasitus* est fortement conditionnée par leur régime alimentaire. Parmi le large panel de proies acceptées par l'acararien, certaines vont diminuer ou augmenter ses capacités de reproduction notamment en modifiant les vitesses de développement et la fécondité des femelles. Les liens sociaux sont également un élément à prendre en compte dans le déroulement du cycle.

Vitesse de développement et régime alimentaire

Le régime alimentaire impacte la vitesse de développement des premiers stades. Par exemple, pour *Parasitus bituberosus*, un régime à base de Nématodes *Rhabditidae* permet un développement rapide en comparaison à un régime à base d'acariens *Pygmephoridae* ou de larves Sciarides. Tandis qu'un régime à base de larves de mouches *Phoridae* bloque le développement au stade deutonymphe (Szafrank et al., 2013). Pour *Parasitus consanguineus*, le développement de l'œuf à l'adulte est plus long s'ils sont élevés uniquement avec des larves de *Lycoriella ingenua* (Diptera : Sciaridae) (8,3 jours) que s'ils sont élevés avec des larves de *Megaselia halterata* (Diptera : Phoridae) comme unique source alimentaire (7,9 jours) (Szlendak, Lewandowski 2009). Il est important de noter que le régime alimentaire des adultes n'impacte pas la vitesse d'éclosion des œufs (Szlendak, Lewandowski 2009).

Liens sociaux, alimentation et ponte

L'isolement est un facteur supplémentaire qui vient s'associer à l'influence du régime alimentaire sur le cycle de développement et la reproduction. Rueda-Ramírez et al. (2019) ont étudié le déroulement du cycle de *Parasitus bituberosus* en laboratoire, à 21°C avec une humidité relative de 65 % ($\pm 10\%$) en fonction de deux types de proies : les Nématodes rhabditides et les Thrips (*Frankliniella occidentalis*) au stade de puppe ou de pré-puppe, sur des acariens élevés seuls ou par paire. Tout d'abord, la durée de pré-oviposition est courte mais conditionnée par l'entourage de la femelle : les femelles isolées à tous les stades sauf au stade deutonymphe ont une période de pré-oviposition de 1,2 à 2,1 jours alors que les femelles toujours associées à un acarien (mâle dès que le sexe était identifiable) en ont une, nettement plus courte : de 0,1 jour.

Pour les femelles constamment isolées (sauf pour la saillie), le régime alimentaire entre en compte pour la durée de pré-oviposition : elle est raccourcie lorsque le régime alimentaire comprend des Nématodes.

De manière générale, la période d'oviposition est toujours courte (maximum une semaine). Elle est cependant plus longue pour les femelles élevées en paire avec le sexe opposé ou lorsque le régime alimentaire comprend des Nématodes. Cependant, l'influence du régime alimentaire est espèce dépendant. Certains auteurs n'ont pas noté d'impact de ce dernier sur la période d'oviposition comme chez *P. consanguineus* (Szlendak, Lewandowski 2009) ou chez *P. bituberosus* lorsque les proies proposées sont des *Rhabditidae*, des *Pygmephoridae* ou des *Sciridae* (Szafranek et al., 2013). Enfin, la période de post-oviposition est plus courte pour les femelles *P. bituberosus* élevées en paire avec un mâle (Rueda-Ramírez et al. 2019).

La deutonymphe : stade fortement dépendant des liens sociaux

La mue de la deutonymphe en adulte est retardée voir bloquée par l'isolement de la deutonymphe et à l'inverse, accélérée lorsque cette dernière est associée à un autre acarien (Ito 1973b; Rueda-Ramírez et al. 2019). En effet, les deutonymphes *Parasitus* sp. isolées sont observables pendant plus de 50 jours alors que les deutonymphes regroupées par 3 muent, en moyenne, en 9 jours (entre 3 et 16 jours) (Ito 1973b). Yasui (1997) a observé que les deutonymphes de *Parasitus fimetorum* isolées demeurent à ce stade approximativement 28 jours, alors que lorsqu'elles sont associées à d'autres deutonymphes de sexes différents, elles muent en 64h. Rueda-Ramírez et al. (2019) ont mis en évidence l'impact de l'agrégation sur

la rapidité d'évolution de la deutonymphe mais également sur sa survie. En effet, lorsque *P. bituberosus* a été isolé à tous les stades jusqu'à la deutonymphe, il met environ 6,9 jours à évoluer, avec une survie de 38 % alors que s'il est mis par paire (avec le sexe opposé dès que ce dernier est identifiable), il évolue en 3,5 jours avec une survie de 92 %. Ceci entraîne un temps de passage de l'œuf à l'adulte de 7,5 jours en moyenne pour les individus élevés par paire contre 10,4 jours pour les individus isolés. La survie totale est de 79 % dans le premier cas contre 23 % dans le deuxième. L'agrégation permet donc d'avoir un développement plus rapide mais également un meilleur taux de survie des acariens lors du stade deutonymphe. Les auteurs ont remarqué que les femelles étaient plus sensibles à l'impact de la présence d'un autre acarien. En effet, 4 à 5 fois plus de mâles isolés que de femelles isolées ont atteint l'âge adulte. De plus, le sexe de l'acarien associé a une importance : si une femelle deutonymphe est associée à un mâle au même stade, le taux d'émergence sera plus élevé que s'ils sont du même sexe ou s'ils sont avec un adulte (du sexe opposé ou non) (Ito 1973b; 1976). Ito (1976) a démontré que le taux de métamorphoses en deutonymphe de *Parasitus gregarius* est supérieur lorsque les protonymphes sont élevées en contact du sexe opposé et ce, dans la durée. L'espèce est également importante : les associations de *P. gregarius* avec des *Macrocheles muscaedomesticae* ou des *Parasitus* sp (nr. *P. fimetorum*) ont donné lieu à des taux très bas de métamorphose.

Une forte densité d'acarien stimule donc le passage de nymphe à adulte (Costa 1969).

Liens sociaux, alimentation et fécondité

La fécondité totale est plus élevée pour les femelles *P. bituberosus* élevées par paire et nourries avec des Nématodes (Rueda-Ramírez et al. 2019). Szafranek et al. (2013) ont, eux, noté que les femelles *P. bituberosus* nourries avec des acariens *Pygmephoridae* ont une fécondité plus basse que celles nourries avec des *Rhabditidae* ou des larves *Sciridae*. Elles ont aussi présenté un temps moyen de génération plus court avec une alimentation à base de *Rhabditidae* qu'à base de *Pygmephoridae* ou de *Sciridae*. La fécondité de *P. consanguineus* est supérieure lorsqu'ils sont nourris de larves de *L. ingenua* que lorsqu'ils sont nourris de larves de *M. halterata* (respectivement en moyenne 17,8 œufs / femelle contre 12,3 œufs / femelle) (Szlendak, Lewandowski 2009).

Longévité

Ito (1973b) a observé une durée moyenne de vie de 10 jours. La longévité de *P. bituberosus* ne paraît pas influencée par le régime alimentaire (Szafranek et al., 2013). Au

contraire, la survie des adultes *Parasitus consanguineus* diffère suivant leur alimentation : elle est supérieure s'ils sont nourris uniquement de larves de *Lycoriella ingenua* que s'ils sont nourris avec seulement des larves de *Megaselia halterata* (Szlendak, Lewandowski 2009). Dans cette étude, les mâles ont vécu environ 1 jour de moins que les femelles (femelles entre 5,7 et 6,9 jours et mâles entre 4,6 et 5,6 jours).

II.2.2.3.5 Alimentation et rôle d'agent de biocontrôle

Parasitus consanguineus est un potentiel agent de biocontrôle des diptères *M. halterata* et de *L. ingenua* car il peut effectuer son cycle avec cette source d'alimentation (Szlendak, Lewandowski 2009). Les auteurs de cette étude ont remarqué pendant leurs essais de laboratoire (données non publiées) que les acariens avaient réduit de 86 % les populations de *L. ingenua* et de 65 % de *M. halterata*. Ceci paraît être leur capacité maximale puisqu'ils avaient à disposition seulement ces proies.

Rueda-Ramírez et al. (2019) ont étudié *Parasitus bituberosus* comme potentiel agent de biocontrôle des Thrips *Frankliniella occidentalis*. Les stades de la larve à la deutonymphe se nourrissent essentiellement de Nématodes et n'arrivent pas à attaquer les pupes et pré-pupes de Thrips. Cependant, ils peuvent s'y attaquer lorsque ces dernières ont été tuées récemment et partiellement écrasées. Les adultes s'attaquent à ces stades mais ne les consomment souvent que partiellement. Lors de l'étude, plusieurs conditions variaient : la présence ou non de Nématodes comme ressource alimentaire en plus des Thrips et l'élevage des acariens seuls, par paire ou par paire seulement à partir du stade deutonymphe (paire avec le sexe opposé dès que l'identification était possible). Les femelles ont toujours eu des taux de prédation entre 4,6 à 10,2 fois supérieur à celui des mâles. Les mâles avec le plus haut taux de prédation sont ceux qui ont toujours été mis par paire avec une femelle et qui étaient nourris uniquement à partir de thrips. Lorsque les Nématodes étaient présents, le taux de prédation sur les thrips était inférieur.

Al-Amidi et Downes (1990) ont également étudié différents stades de *P. bituberosus* comme prédateur de *Heteropeza pygmaea* Winnertz (Diptera: Cecidomyiidae) et de *Lycoriella solani* Winnertz (Diptera : Sciaridae) en association ou non avec des Nématodes de compost et des Collembolés. Le choix des proies est différent selon le stade de l'acarien. Les deutonymphes consomment les premiers stades de *H. pygmaea* ainsi que les œufs et les deux premiers stades de *L. solani*. Les adultes femelles consomment plus que les stades plus jeunes. Les mâles adultes ont une prédation intermédiaire. Cependant lors des premières 24h des femelles adultes et des deutonymphes, la prédation est assez basse (de l'ordre de 4,3 premiers

stades de *H. pygmea* pour les femelles adultes contre 9,9 pour les mâles). *P. bituberosus* permet de contrôler les populations de *H. pygmea* : en conditions expérimentales, lorsque l'acarien est absent, les populations de ces dernières augmentent fortement. Cet impact n'est pas immédiat, les auteurs ont visualisé une stabilisation à partir de 65 jours.

En ce qui concerne *Lycoriella solani* Winnertz (Diptera : Sciaridae), Al-Amidi, Dunne, Downes (1991) ont observé une réduction de la croissance de la population du nuisible mais à partir de 80 jours. La présence de l'acarien permet quand même une différence par rapport au contrôle (sans acarien) dès les premières observations (au 42^{ème} jour). *L. solani* attaque les champignons. La présence de *P. bituberosus* permet donc d'augmenter le rendement en cas d'infestation grâce à sa prédation.

II.2.2.4 Associations entre acariens

Dans les bouses, les acariens du genre *Parasitus* et *Macrocheles*, ainsi que les bousiers agissent simultanément. La prise alimentaire se fait en continu sauf pour les mâles de *Parasitus sp.* et de *Macrocheles muscaedomesticae* qui s'interrompent plusieurs fois.

Heikal (2020) a étudié la prédation de *Parasitus fimetorum* et de *Macrocheles muscaedomesticae* sur le Nématode *Maloidogyne javanica* en conditions de laboratoire (boîtes de pétri) et sous serre (pot avec 2kg de sol et un plant de tomates). Les observations ont été menées tous les 10 jours pendant 1 mois en laboratoire et au 30^{ème} et au 60^{ème} jour dans la serre. Bien que les deux espèces d'acariens aient permis séparément de réduire les populations de Nématodes, de meilleurs résultats ont été observés lorsque les deux espèces se sont retrouvées associées : avec un ratio de 50 acariens par espèce pour 1000 Nématodes dans les boîtes de pétri. Sous serre, les *Parasitus* semblent plus efficaces que les *Macrocheles*. En effet, pour 5000 Nématodes et 100 acariens, *Parasitus* réduit de 44,3 % les Nématodes contre 30 % pour *Macrocheles*. L'association des deux espèces (100 acariens de chaque) a donné un taux de réduction de 56,3 %. On retrouve également la différence d'efficacité des deux espèces d'acariens en conditions de laboratoire. Cependant l'association des deux espèces n'est pas toujours un apport positif puisque sous les conditions de laboratoire, *Parasitus* seul était plus efficace à 20 acariens face à 1000 Nématodes (réduction de 70,61 % à j 20) par rapport à 20 *Macrocheles* (56,32 %) et l'association de 10 de chaque espèce (54,44 %) (Heikal 2020). On remarque qu'il n'y a pas de proportionnalité entre le nombre d'acariens et le taux de prédation.

Zriki et al. (2020) ont étudié des prédateurs potentiels de *Dermanyssus gallinae* (le poux rouge du poulailler) dont faisaient partie *Macrocheles penicilliger*, *Macrocheles muscaedomesticae* et *Parasitus fimetorum* (*Gamasus fimetorum*). *M. penicilliger* a montré un taux de prédation de 95 %, *M. muscaedomesticae* de 49 % et *P. fimetorum* de 42 %. *M. muscaedomesticae* n'a pas montré de préférence entre les stades de parasites proposés. Ce dernier peut être un bon agent de biocontrôle, car contrairement au deux autres, il est déjà présent dans les poulaillers.

II.3 Les antiparasitaires internes et conséquences de leur utilisation

II.3.1 Les antiparasitaires internes

Les antiparasitaires internes utilisables chez les animaux de production ruminants sont les lactones macrocycliques (divisées en deux sous familles avec les avermectines et les milbémycines), les benzimidazoles et probenzimidazoles, les salicylanilides (closantel, nitroxylin), les imidazothiazoles (lévamisole) et le monépantel.

II.3.1.1 Les lactones macrocycliques

Les lactones macrocycliques (LM) sont des endectocides, elles ciblent les parasites internes (nématocides, « end- ») et les parasites externes (acaricides, insecticides, « ecto- »). Elles sont lipophiles et se fixent dans le tissu adipeux de l'animal traité (Afzal et al. 1994; Zulalian et al. 1994). Cette famille agit en se liant aux canaux chlorures glutamate-dépendants des invertébrés. Il en résulte une hyperpolarisation des cellules musculaires et nerveuses provoquant une paralysie du pharynx du Nématode puis sa mort. Ces molécules sont largement excrétées par voie fécale sous forme non métabolisées (Afzal et al. 1994; Zulalian et al. 1994; EMA 1996) et diffusent dans le sol et dans les plantes autour des bouses (Iglesias et al. 2018). Une petite fraction sera cependant métabolisée avant d'être excrétée (Afzal et al. 1994; Zulalian et al. 1994; EMA 1996). C'est actuellement la famille d'anthelminthiques la plus utilisée chez les bovins et les petits ruminants.

II.3.1.2 Les benzimidazoles et probenzimidazoles

Les benzimidazoles (BZD) et probenzimidazoles sont essentiellement nématocides sur les adultes et larves L4. L'albendazole et le fenbendazole sont des benzimidazoles, le nétobimin et le fébantel sont leur probenzimidazole respectif. Ces derniers n'ont pas d'activité antiparasitaire mais l'obtiennent suite à leur métabolisation en molécule active chez l'animal traité. Leur intérêt est d'être plus hydrosolubles que les lactones macrocycliques. Un transit lent augmente l'absorption de ces molécules et donc leur biodisponibilité (Ali, Hennessy 1995). L'alimentation de l'animal traité est un paramètre important à prendre en compte.

Cette famille agit en inhibant la polymérisation de la tubuline ce qui empêche la formation de microtubules et entraîne la mort cellulaire (Lacey 1990). Ce système de microtubules est commun à tous les eucaryotes. Cependant les benzimidazoles ont une très faible toxicité pour les animaux traités car leur affinité pour la tubuline des helminthes est bien plus supérieure (Lacey 1990).

Ils sont éliminés, sous forme originale ou métabolisée (par exemple en métabolites sulfones, sulfoxydes ou amines (*RCP Valbazen ND 2022; RCP Panacur 2,5% ND 2022; Myers et al., 2021*), souvent par voie fécale mais possiblement par voie urinaire en proportion variable suivant la molécule (Gottschall et al., 1990). Par exemple, le fenbendazole, l'oxfendazole et l'albendazole sont essentiellement éliminés dans les fèces (*RCP Valbazen ND 2022; RCP Panacur 2,5% ND 2022; Hennessy et al. 1993*).

II.3.1.3 Les imidazothiazoles

Les imidazothiazoles (lévamisole) sont des nématocides. Ils agissent comme agonistes cholinergiques ce qui entraîne une paralysie spastique des Nématodes. Le lévamisole est spécifique d'un des sous-types de récepteurs à l'acétylcholine des Nématodes et est donc peu toxique pour les animaux (Martin, Robertson 2007). Il n'a pas d'activité ovicide (*RCP lévamisole 3,75% 2022*). Il est majoritairement éliminé par voie urinaire sous forme de métabolites (McKellar 1997; *RCP lévamisole 3,75% 2022*). Sa biodisponibilité est meilleure lorsqu'il est administré par voie sous cutanée, par rapport aux voies orale et intraruminale (Bogan et al., 1982).

II.3.1.4 Les salicylanilides

Les salicylanilides sont actifs contre les Nématodes et les Trématodes hématophages. Ils atteignent *Haemonchus contortus* au stade adulte mais aussi au stade L4. Ce sont des découpleurs de la phosphorylation oxydative qui viennent perturber le mécanisme énergétique du parasite (Martin 1997). Ces molécules sont fortement liées aux protéines plasmatiques, ce qui explique qu'elles atteignent les parasites hématophages (Mohammed-Ali, Bogan 1987). Le closantel a une demi vie de 2 à 3 semaines et est excrété essentiellement par voie fécale (RCP *Flukiver ND* 2022).

II.3.1.5 Dérivés d'aminocétonitrile

Le monépantel est un dérivé d'aminocétonitrile se liant aux récepteurs nicotiques à l'acétylcholine. Cette famille de molécules entraîne une paralysie spastique d'*Haemonchus contortus*, notamment de leur pharynx jusqu'à la mort de ce dernier (Kaminsky et al. 2008). C'est le dernier anthelminthique à avoir été mis sur le marché. Il est rapidement métabolisé et est excrété essentiellement par voie fécale mais aussi par voie urinaire (sous forme métabolisée ou non) (Stuchlíková et al. 2014). Sa demi vie est de 5 jours (RCP *ZOLVIX™ 25 mg/mL Solution buvable pour ovins* 2022).

II.3.1.6 Formes galéniques disponibles

Différentes formes galéniques sont disponibles : forme injectable en sous-cutané ou en intramusculaire, voie orale, dans l'eau de boisson ou directement par drenchage et enfin, la forme pour-on, qui consiste à appliquer le produit sur le dos de l'animal afin qu'il diffuse par voie trans-cutanée. Les bolus sont des comprimés administrés par voie orale. Ils vont rester dans le rumen et ont pour objectif de libérer l'antiparasitaire de manière prolongée dans le temps, ce qui apporte un confort d'utilisation pour l'éleveur, notamment lorsque les animaux montent en alpage.

Tableau 9: Liste des molécules disponibles dans l'index des médicaments vétérinaires (consulté en 2022) disponibles en France disposant d'un AMM "ovin" et contenant "Haemonchus" dans leur RCP (Index des RCP 2022)

Famille	Molécules	Voie	Exemple de spécialité
Dérivé de l'imidazothiazole	Lévamisole	Injectable, buvable	ANTHELMINCIDE® 15 % BIAMINTHIC® 5 % CAPIZOL® IMENA L® LEVISOLE® INJECTABLE
LM	Ivermectine	Injectable, orale	CEVAMEC® BIMECTIN® BAYMEC® DIVAMECTIN® IVOMEK® ORAMEC®
BZD	Albendazole	Prémélange médicamenteux (orale)	CONCENTRAT® V064 ALBENDAZOLE 30
Salicylanilides	Closantel + Oxfendazole	Orale	VALBAZEN® DUOTECH®
LM	Eprinomectine	Injectable, pour-on	EPRECIS® EPRINEX®
Pro-benzimidazole	Nétobimin	Orale	HAPADDEX®
BZD	Oxfendazole	Orale	OXFENIL® SYNANTHIC®
BZD	Fenbendazole	Orale	PANACUR®
Salicylanilides + LM	Closantel + ivermectine	Injectable	PREVENSA® VERMAX®
Salicylanilides + BZD	Closantel + mébendazole	Orale	SUPAVERM®
LM	Moxidectine	Orale, injectable	CYDECTINE® MOXODEX® RIDAMEC®
LM + BZD	Moxidectine + triclabendazole	Orale	CYDECTINE TRICLAMOX®
LM	Doramectine	Injectable	DECTOMAX®
Salicylanilides	Nitroxinil	Injectable	DOVENIX®
Salicylanilides	Closantel	Injectable	FLUKIVER®
		Orale	SEPONVER® SUPAVERM®
BZD	Oxfendazole	Orale	OXFENIL®
Dérivé amino-acétronitrile	Monopantel	Orale	ZOLVIX®

II.3.2 L'impact des antiparasitaires internes sur les bousiers

L'impact des traitements anthelminthiques sur la faune non-cible dépend de plusieurs facteurs. Naturellement, le choix de la molécule conditionne cet impact. Par exemple, les lactones macrocycliques telles que l'ivermectine se révèlent nocives pour la faune non-cible contrairement aux benzimidazoles (comme l'abendazole ou le fenbendazole) ou au monépanel (Wardhaugh et al., 2001; Wall, Strong 1987; Skripsky, Hoffmann 2010). Ceci pourrait expliquer le fait que les conséquences des lactones macrocycliques ont été plus largement étudiées, avec une large bibliographie. Il existe des différences au sein d'une même famille de molécules. Chez les lactones macrocycliques, la moxidectine est moins toxique que l'ivermectine (Verdú et al. 2018). À contrario, la doramectine et l'ivermectine ont une écotoxicité équivalente (Suarez et al. 2003).

La concentration est un élément à prendre en compte. Par exemple, le monépanel est toxique à haute dose sur les bousiers *Aphodius constans* mais cette dose ne sera jamais atteinte dans des crottes d'ovins traités à dose recommandée (Skripsky, Hoffmann 2010).

Il faut aussi s'intéresser aux caractéristiques de l'excrétion : la forme chimique, la durée et l'intensité, qui sont à relier à la forme pharmaceutique et à ses caractéristiques physico-chimiques comme sa stabilité, notamment face aux différentes conditions environnementales (pluies, soleil...) (McKellar 1997; Wardhaugh et al., 2001).

Certaines molécules excrétées sous formes métabolisées sont écotoxiques. Par exemple, la dose sans effet sur les bousiers *Aphodius constant* du monépanel est de 250 mg/kg de substrat contre 125 mg/kg pour son métabolite sulfone (Skripsky, Hoffmann 2010).

La forme galénique est également à prendre en compte. L'ivermectine existait sous forme de bolus à libération continue pendant 135 jours chez les bovins mais son Autorisation de Mise sur le Marché (AMM) a été retirée en 2004 pour protéger la faune non cible (Alvinerie et al. 2021). En effet, l'impact à long terme sur la faune non-cible est plus important pour les bolus à libération prolongée et les pour-on que pour les injections (même si ces injections sont rapprochées pour comparer avec le temps de libération du bolus) (Wardhaugh et al., 2001). Les traitements par bolus (d'ivermectine) sont d'autant plus nocifs que les bouses sont contaminées plus de 30 jours après la fin théorique de l'efficacité du bolus (135 jours) avec un impact, sur l'émergence des bousiers, visible du début du traitement à plus d'une semaine après la fin de la période de libération du principe actif (Errouissi et al. 2001; Alvinerie et al. 1999). Pendant la période de libération du bolus d'ivermectine, l'émergence des larves d'*Aphodius constans* dans les bouses contaminées est totalement

empêchée (Errouissi et al. 2001). Il a également été démontré par Wall et Strong (1987) que les déjections de bovins traités avec un bolus d'ivermectine libérant 40µg / kg / jour contenaient suffisamment d'antiparasitaire pour réduire fortement voire réduire à néant les populations de Coléoptères et de diptères dans les bouses. L'ivermectine, administrée sous forme de bolus, est excrétée entre 80 et 90 % dans les bouses sous forme active, et à des concentrations beaucoup plus élevées que dans le plasma avec un pic de concentration plasmatique à 15 jours et un pic de concentration dans les bouses à 4 jours (Alvinerie et al. 1999). Alors que pour les traitements cutanés (pour-on), un pic d'excrétion est noté dans les 2 jours qui suivent le traitement puis une diminution rapide dans la semaine qui suit (Lumaret, Errouissi 2002). Cependant les pour-on sont, en réalité, quasiment une voie orale. En effet, le comportement de léchage des animaux traités avec des pour-on augmente l'excrétion fécale théorique de la molécule par cette voie (Laffont et al. 2001). Wardhaugh et al. (1993) ont montré qu'un traitement à base d'ivermectine, par voie orale, chez les ovins n'engendrait pas d'effet négatif sur *Euoniticellus fulvus* Goeze après 5 jours post-traitement (Wardhaugh et al. 1993).

Il faut s'intéresser également aux périodes et fréquences de traitement par rapport à la période d'activité et à la biologie de la faune non-cible et donc aux stades qui vont rencontrer la molécule. Les bousiers seront d'autant plus impactés quand l'excrétion de la molécule active se fera au moment de leur émergence (printemps). Les populations de bousiers à développement rapide seront très diminuées lors des traitements longue durée (bolus à libération prolongée), car plusieurs générations seront impactées (Wardhaugh et al., 2001). En effet, les larves de Coléoptères sont plus sensibles que les adultes (Wardhaugh et al., 2001; Wardhaugh et al., 1993). L'ivermectine, majoritairement éliminée dans les fèces, va avoir un effet létal sur les Coléoptères à haute concentration ou un effet sublétal, à plus basse concentration. Les effets à concentration sublétale concernent essentiellement la reproduction (production de pilule non viable, inhibition de la ponte) et ne sont pas pérennes dans le temps (Strong et al., 1996; Wardhaugh et al., 2001). Lorsque le bousier adulte n'est plus exposé à l'ivermectine, il reprend son cycle de reproduction normal (Wardhaugh et al., 2001; Wardhaugh et al. 1993). L'ivermectine bloque le développement de l'appareil reproducteur femelle (Wardhaugh et al. 1993). Sommer et Nielsen (1992) ont observé un effet létal sur les larves d'*Onthophagus gazella* pour au moins 1,6 ppm d'ivermectine dans les bouses fraîches. Cette ivermectine est encore détectable 28 jours après. Les effets sublétaux se sont traduits par un retard de développement.

Contrairement à certaines molécules, comme le fenbendazole, qui ont un faible voire aucun impact sur les populations de bousiers, l'ivermectine, impactant l'activité de ceux-ci, entraîne un retard dans la dégradation des bouses, qui peuvent rester presque intactes 100 jours après leur dépôt (Wall, Strong 1987; Strong et al. 1996). Ce retard de dégradation entraîne une perte d'espace disponible pour pâturer pour les animaux (Herd et al., 1993). Par exemple, des bouses de bovins entre 3 et 29 jours post-traitement par voie injectable avec de l'ivermectine ou de la doramectine contiennent encore ces molécules 180 jours après dépôt à, respectivement, plus de 10 ng/g et 100 ng/g (Suarez et al. 2003).

Le nombre d'animaux traités et leur régime alimentaire sont aussi des éléments déterminants. En effet plus le transit est rapide, moins les matières fécales seront chargées en antiparasitaires. Ainsi, les bovins nourris avec des concentrés ont des taux d'excrétion beaucoup plus élevés par rapport à des bovins qui pâturent. En effet, les concentrés sont pauvres en fibres et entraînent donc un transit plus lent (Cook et al., 1996). Les bouses de bovins sont plus grosses et massives que les crottes d'ovins, elles seront donc moins vite dégradées et la pluie aura plus de mal à s'immiscer en profondeur. L'impact des résidus d'antiparasitaires dans les bouses de bovins traités sera donc plus long que celui des résidus dans les crottes d'ovins traités (Wardhaugh et al. 1993 ; Suarez et al. 2003).

L'alternance des molécules qui est utile pour la lutte contre les résistances des parasites, est un potentiel risque pour la faune non-cible car les effets toxiques de certaines molécules pourront s'accumuler ou se potentialiser (Virlovet 2005).

L'attractivité des déjections traitées avec de l'ivermectine est variable suivant les espèces de Coléoptères coprophages. En effet, si certaines espèces, comme *Euoniticellus intermedius* Reiche, 1859 et *Liatongus militaris*, sont attirées par les déjections avec de l'ivermectine, certaines sont plutôt repoussées comme les espèces de la tribu des Onthophagini (Holter et al. 1993). Ceci pourrait expliquer qu'en plus de la mortalité, la désertion des déjections traitées par une partie des Coléoptères coprophages résulte en une dégradation retardée de ces dernières (Wall, Strong 1987). De manière générale, les bouses avec endectocides sont plus souvent colonisées par les adultes *Aphodius* que les bouses sans traitement. C'est l'inverse pour les larves, qui sont moins retrouvées dans les bouses traitées. Cependant pour ces dernières, ce serait plutôt une question de survie que de répulsion. Au delà de la présence ou non de ces bousiers, lorsqu'on s'intéresse à leur abondance et non simplement à leur présence, les traitements endectocides entraînent une baisse d'abondance, notamment l'ivermectine, la doramectine et l'éprinomectine (Finch et al. 2020). Strong et al. (1996) n'ont, eux, pas noté de différence d'attractivité des bouses traitées avec de

l'ivermectine ou du fenbendazole avec les bouses sans traitement. Cependant, il se peut que les bousiers refusent de s'alimenter de la bouse contaminée. Wardhaugh et al. (1993) l'ont remarqué seulement pour les fèces du lendemain du traitement (bolus d'ivermectine). Ceci a un effet dramatique sur les jeunes bousiers qui viennent d'émerger qui pourront être tués dans leur premier jour de vie (Wardhaugh, Holter, Longstaff 2001 ; Wardhaugh et al. 1993)

Pour résumer, le risque environnemental des antiparasitaires, notamment des endectocides, est dépendant de la quantité émise dans l'environnement (voie d'administration, physiologie de l'animal traité, fèces traitées par rapport aux non traitées), de l'espèce animale traitée, de la persistance dans les fèces, des facteurs environnementaux et enfin de la sensibilité et de la période d'activité des organismes non cibles (Lumaret, Errouissi 2002). L'impact des endectocides sur la dégradation des bouses sera supérieur en régions montagneuses ou méditerranéennes car les bousiers y jouent un rôle prépondérant, plutôt que dans les régions plus fraîches et humides. En effet, dans ces dernières, ce sont les lombrics, moins sensibles à ces molécules, qui sont les plus actifs (ceci est à nuancer car les populations de lombrics sont favorisées par celles des Coléoptères car ces derniers permettent l'entrée des lombrics dans les déjections) (Virlovet 2005; Jeantet 2014; Lumaret, Errouissi 2002).

II.3.3 L'impact des anthelminthiques sur *Haemonchus contortus*

II.3.3.1 Cycle d'*Haemonchus contortus*

Haemonchus contortus est un strongle digestif, situé dans la caillette des petits ruminants. Il présente un cycle monoxène (présence d'un seul hôte) avec une phase endogène (dans l'animal) et une phase exogène (dans le milieu extérieur). Les œufs sont excrétés par voie fécale dans le milieu extérieur. Il y a ensuite évolution en larve L1 puis L2 et enfin L3. La larve L3 ne se nourrit pas car elle reste protégée dans la cuticule de la L2. Cependant, ce stade va migrer de manière à quitter l'anneau de répugnance de la déjection, afin d'optimiser ses chances de rencontre avec son hôte. La L3 va donc migrer horizontalement et verticalement (en hauteur sur l'herbe). Puis, une fois ingérée par un petit ruminant, elle va muer au stade L4 dans la muqueuse de la caillette. A ce moment, deux voies sont possibles :

- de mars à novembre, la larve va ensuite évoluer en stade immature puis émerger de la muqueuse pour terminer son développement en adulte et se reproduire.

- l'hiver, la larve L4 va rentrer en hypobiose hivernale : elle va rester dans la muqueuse en inhibant son développement jusqu'au retour des beaux jours.

II.3.3.2 Résistance

Un parasite est dit résistant à un traitement lorsqu'il survit à l'administration de ce dernier à la dose recommandée. La résistance est due à un « changement de la pharmacodynamie (l'absorption, la distribution, le métabolisme, l'excrétion et le site d'action) » (Lacey 1990). Elle est classiquement évaluée par la mise en place d'un test de réduction d'excrétion fécale des œufs post-traitement qui permet d'évaluer l'impact du traitement antiparasitaire choisi sur les populations parasitaires présentes chez les animaux. A minima, deux groupes d'animaux (classe d'âge homogène) parasités sont définis. Avant traitement, une coproscopie individuelle est réalisée pour évaluer le niveau de parasitisme. Le traitement est appliqué avec soin à l'un des deux groupes, l'autre servant de contrôle. 14 jours plus tard, une seconde coproscopie est effectuée donnant l'excrétion fécale (FEC) en œuf par gramme (opg), ce qui permet de calculer le taux de réduction d'excrétion fécale (FEER) :

$$FEER = \left[1 - \frac{FEC_{traités}}{FEC_{témoins}} \right] \times 100$$

Plus on sera proche de 100 %, plus le parasite sera sensible à la molécule utilisée.

Haemonchus contortus développe de plus en plus de résistances aux antiparasitaires. Cette résistance se manifeste par la faculté de certains individus à survivre à l'application d'un traitement, alors qu'ils sont soumis à la pression de sélection. Un parasite peut être résistant pour une ou plusieurs molécules (Cazajous et al. 2018). Nous pouvons citer les lactones macrocycliques et les benzimidazoles mais également le closantel, le lévamisole et le récent monépanel contre lesquelles certaines souches d'*Haemonchus* sont résistantes (Lamb et al. 2017; Cazajous et al. 2018; Scheuerle et al., 2009; Van den Brom et al. 2015).

L'échappement à un traitement peut se faire grâce au hasard des mutations génétiques du parasite qui vont lui conférer des caractères de résistance. Ces caractères sont ensuite sélectionnés avec des mauvaises pratiques de traitement comme lorsque celui-ci est sous dosé ou sur utilisé (pas de changement de molécules sur de nombreuses années, fréquence trop élevée). De mauvaises pratiques au sein d'un élevage peuvent faire apparaître les résistances en très peu de temps. Par exemple, dans un élevage où la fréquence de traitement était élevée,

avec tous les animaux traités à chaque fois, et l'utilisation d'une seule molécule, la résistance au monépanel est apparue 3 ans après sa première utilisation (Van den Brom et al. 2015).

II.3.4 Impact des endectocides sur les acariens

Les acariens sont sensibles aux traitements en tant que faune non-cible. Axtell rapporte ses observations (non publiées) suite à l'application d'insecticides sur des fientes de poules pour réduire les populations de mouches : les populations d'acariens *M. muscaedomesticae* sont détruites. Après ces traitements, ces dernières mettent du temps à se reconstruire alors que les populations de larves de mouches augmentent rapidement (Axtell 1969). Ceci est avéré pour les endectocides par les résultats de Suarez et al. (2003) qui montrent une diminution des populations d'acariens dans les bouses de bovins traités avec de l'ivermectine ou de la doramectine.

III Étude expérimentale

III.1 Présentation du projet Placenett

La filière ovine laitière de la Région Nouvelle Aquitaine est le deuxième bassin national de production de lait de brebis derrière le bassin de Roquefort. C'est près de 780 000 hl de lait en 2020 (livrés à l'industrie, transformés à la ferme ou en vente directe et auto-consommation) et 2 154 exploitations lors du recensement agricole de 2010 (DRAAF, 2021). Le plus gros cheptel d'ovins de la région se trouve dans le département des Pyrénées Atlantiques avec 383 300 brebis laitières en 2020 (Tableau 10). Ces élevages font face à la problématique de la résistance des strongles digestifs aux antiparasitaires. De plus, cette filière est caractérisée par la montée en estive. Ceci représentait, en 2010, environ 100 000 ha de pâturages de montagne ; nous pouvons alors imaginer l'impact des traitements antiparasitaires sur les écosystèmes de montagne.

Cheptel de brebis laitières	
16 - Charente	110
17 - Charente-Maritime	190
19 - Corrèze	750
23 - Creuse	390
24 - Dordogne	3 000
33 - Gironde	1 200
40 - Landes	900
47 - Lot-et-Garonne	560
64 - Pyrénées-Atlantiques	383 300
79 - Deux-Sèvres	210
86 - Vienne	30
87 - Haute-Vienne	1 250
Nouvelle-Aquitaine	391 890
France métropolitaine	1 215 390
part de la région dans la France métropolitaine	32 %

Tableau 10: Répartition du cheptel de brebis laitière par département en région Nouvelle-Aquitaine en 2020 (Agreste Statistique agricole annuelle) (DRAAF, 2021)

Le programme PLACENETT (Pâturages Laitiers Assistés par les Coprophages Eco-NETToyeurs) est, à l'initiative de la Région Nouvelle Aquitaine, en lien avec le Centre départemental de l'élevage Ovin, la chambre d'Agriculture 64, le centre d'écologie fonctionnelle et évolutive de l'Université de Montpellier III, le laboratoire d'analyse EPIC et les laboratoires des Pyrénées et des Landes. Il s'inscrit dans la suite de deux autres programmes : Paralut et Fastoche-Bionachol. Ces deux programmes traitent respectivement de la sélection de brebis résistantes aux parasites et de l'impact des fourrages riches en

métabolites secondaires sur l'état sanitaire des animaux. Le programme PLACENETT a, quant à lui, pour objectif d'évaluer l'impact des traitements anthelminthiques conventionnels sur l'entomofaune coprophage en terme de perte en biodiversité et en services écosystémiques rendus, notamment en terme de pression parasitique d'*Haemonchus contortus*.

Les bousiers et leurs acariens phorétiques sont des cibles potentielles des antiparasitaires excrétés dans les écosystèmes. À la disparition des services écosystémiques rendus par les bousiers, vient s'ajouter celle des services, encore méconnus, que peuvent nous rendre les acariens. Les acariens du genre *Macrocheles* et *Parasitus*, transportés par les bousiers, sont des prédateurs généralistes. Ils acceptent un large panel de proies mais peuvent en refuser certaines. Dans l'hypothèse qu'ils puissent représenter un biocontrôle d'*Haemonchus contortus* dont on pourrait être privé s'ils sont éliminés par les résidus d'antiparasitaires dans les fèces, nous avons voulu visualiser l'aptitude de ces derniers à prédater et à rendre hors d'état de nuire la larve L3 car celle-ci joue un rôle majeur en ayant la capacité d'infester un nouvel hôte. Nous avons ensuite cherché à déterminer un protocole pour évaluer, en conditions expérimentales, leur impact sur la quantité de L3 d'*Haemonchus contortus* pouvant émerger des crottes initialement infestées d'œufs, puisque dans une pâte l'ensemble des stades à vie libre de ce parasite peuvent potentiellement rencontrer l'acarien.

III.2 Observation en boîte de pétri

III.2.1 Mise en place du protocole

Le protocole a été inspiré de la publication d'Aguilar-Marcelino et al. (2014) traitant de la prédation de *Lasioseius penicilliger* sur *Haemonchus contortus*.

Nous avons mis dans des boîtes de pétri coulées avec une gélose agar-agar des larves L3 vivantes d'*Haemonchus contortus* récoltées à partir de coprocultures. Dans un premier temps, elles sont restées seules pour observer leur survie sur la gélose. Ensuite, nous avons affamé pendant 24h deux acariens du genre *Macrocheles* et deux du genre *Parasitus* dans des pots secs de prélèvement. Malheureusement, les acariens du genre *Macrocheles* n'ont pas survécu à ces 24h, probablement en raison de l'absence d'humidité à laquelle ils sont très sensibles. En effet, Singh et al. (1967) ont montré qu'une faible humidité était reliée à une haute mortalité chez les espèces *M. muscaedomesticae*, *M. subbadius* et *M. merarius*. Par la suite sur gélose agar-agar sans nourriture, nous avons maintenu en vie un *Macrocheles* plusieurs jours (gardé en observation jusqu'à 3 semaines). Sa survie sur ce milieu nous a permis d'éliminer la famine dans les hypothèses de décès des autres acariens.

Nous avons ensuite mis en contact des larves L3 avec les acariens du genre *Parasitus* à jeun sur une gélose agar-agar dans une boîte de pétri (figure 14), puis dans une autre, deux *Macrocheles* fraîchement récupérés sur des bousiers, donc non à jeun. Nous avons également fait un contrôle avec uniquement des L3 et un autre avec uniquement un *Macrocheles* sur gélose. Tous les deux jours, 40 μ L d'eau contenant 10 L3 étaient déposés sur la gélose avec acariens. Les larves seules et l'acarien seul avaient, eux, seulement 40 μ L d'eau du robinet. Les boîtes de pétri étaient fermées avec un couvercle en plastique.

La prédation était observée et filmée à l'aide d'une loupe binoculaire à J0, J1, J2, J8. Les boîtes de pétri étaient conservées à température ambiante et lumière du jour dans le laboratoire. Elles étaient mises dans une plus grande boîte de pétri et sur un essuie-tout saturé en eau, de manière à garder une humidité ambiante élevée (figure 13).

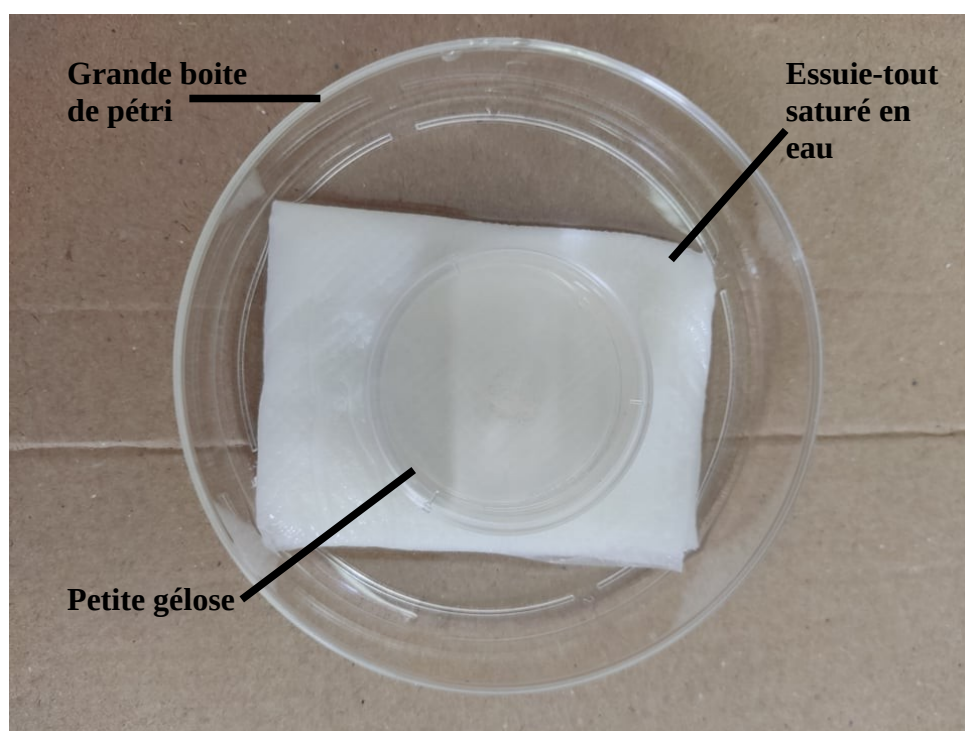


Figure 13: Montage boîte de pétri (photo personnelle)



Figure 14: Acarien du genre *Parasitus* sur gélose avec une L3 (photo personnelle)

Nous avons également fait une gélose avec un individu juvénile de genre *Macrocheles* et 10 larves L3 ainsi qu'une gélose avec 2 mâles du même genre et 10 larves L3.

III.2.2 Observations :

Premièrement, les larves L3 survivent très bien dans la gélose agar-agar, supplémentées quotidiennement en eau. Deuxièmement, les *Parasitus* interagissaient beaucoup plus entre eux alors que les *Macrocheles* rentraient rarement en contact. Nous avons probablement des deutonymphes *Parasitus*, ce qui peut expliquer le haut niveau d'interaction qui est très présent pour ce genre à ce stade. Les deux espèces ont été observées, à chaque fois, en train de prédater les larves d'*Haemonchus contortus*, qu'elles aient été préalablement à jeun ou non. La figure 15 montre deux acariens du genre *Macrocheles* en train de manipuler et de manger des larves L3 d'*Haemonchus contortus*. Les *Macrocheles* sont moins rapides pour les attraper et les avaler que les *Parasitus*. Ceci confirme la rapidité des *Parasitus*, observée par Ito (1971).

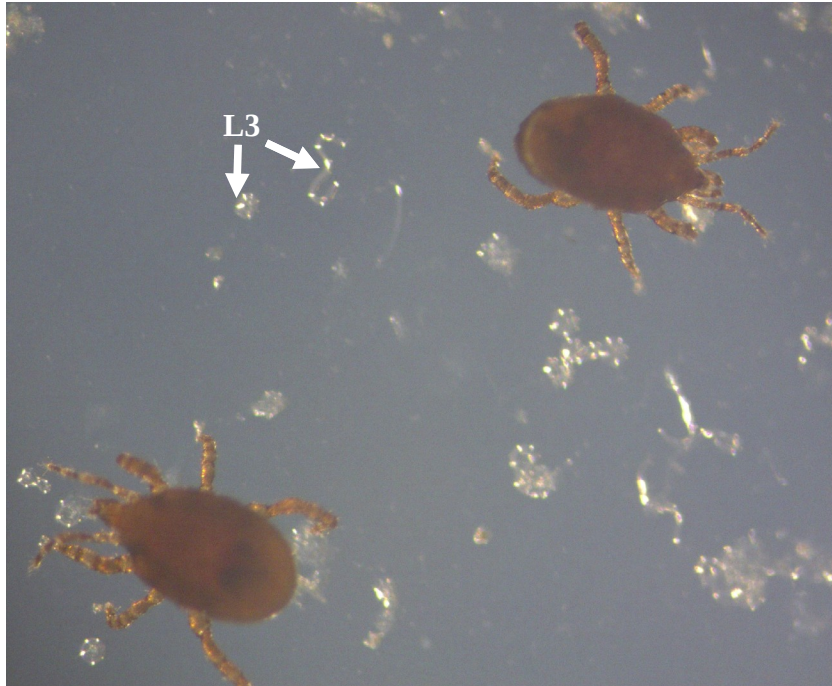


Figure 15: Binôme de *Macrocheles* sur une gélose avec L3 (photo personnelle)

III.3 Évaluation de la prédation des acariens sur les stades libres d'*Haemonchus contortus* (de l'œuf à la larve L3)

III.3.1 Matériel et méthode

III.3.1.1 Élevage de bousiers et d'acariens

Les bousiers ont été capturés par le centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive de l'Université de Montpellier III. Ils ont ensuite été répartis par couples (5 couples) dans des pots en plastique d'environ 15 cm de haut et de 15 cm de diamètre, contenant de la terre et recouverts d'un grillage fin. Nous avons des couples de *Bubas bison* et de *Geotrupes stercorarius*. Ces Coléoptères coprophages étaient tous porteurs d'acariens phorétiques du genre *Parasitus* et *Macrocheles*. Ils étaient alimentés une fois par semaine avec une boule de fèces formée à partir de crottes de moutons récupérées par voie intra-rectale.

III.3.1.2 Prélèvements des fèces infestées

Nous avons prélevé, par voie intra-rectale, les fèces des béliers de la plateforme de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse. Ces béliers avaient été préalablement, au minimum 28 jours avant, expérimentalement infestés avec 10 000 larves de troisième stade (L3) d'*Haemonchus contortus* (souche Humeau). Après coproscopie par méthode de flottation

et comptage d'œufs de nématode, les prélèvements individuels de matières fécales de cinq béliers étaient mélangés manuellement entre eux dans un sachet, de manière à ajuster le nombre d'œufs par gramme (opg) entre 2 000 à 3 000 opg. Une coproscopie était également faite sur le mélange pour contrôler que nous avons bien entre 2 000 et 3 000 opg.

Méthode de flottation pour 3g de fèces :

- Prélever 3g de fèces
- Mélanger à 42 ml de solution saturée de NaCl à densité entre 1,1 et 1,2
- Filtrer 3 fois
- Prélever à l'aide d'une pipette en homogénéisant pour remplir une cellule de MacMaster
- Lire les deux réseaux
- Résultat en œufs par gramme (opg) = nombre d'œufs x 50

III.3.1.3 Montage des unités expérimentales

Chaque unité expérimentale était constituée d'un tube Falcon de 45 ml sur lequel était positionné un filtre (maillage de 70 µm) dans lequel était déposé 1g de fèces contenant 2 000 à 3 000 opg et 10 acariens du genre *Macrocheles* ou 5 acariens du genre *Parasitus* (Figure 16). En parallèle, a été monté un même nombre d'unités témoins, c'est-à-dire sans acariens. L'ensemble a été chapeauté d'un autre filtre (maillage de 40 µm) qui permettait une ventilation suffisante au développement d'*Haemonchus contortus* tout en prévenant l'évasion des acariens (Figure 17). Ces deux filtres étaient solidarisés par de la pâte à fixe. Le tube était rempli d'eau du robinet de manière à ce que le ménisque touche le filtre pour que les larves de L3 puissent migrer, sans que soient inondées les fèces.



Figure 16: Tube falcon avec filtre au contact de l'eau contenant les fèces (photo personnelle)



Figure 17: Montage refermé avec le deuxième filtre (photo personnelle)

Chaque unité, ainsi montée, était incubée 12 jours dans une étuve à 23°C, sans lumière disponible. Tous les jours, le niveau d'eau était vérifié et ajusté au besoin. L'ajout de l'eau se faisait en soulevant les filtres. Un tube contenant de l'eau était positionné en début de chaque rangée pour éviter l'évaporation par effet bord. En effet, nous avons remarqué que le début de rangée présentait une évaporation plus rapide que les autres tubes de la rangée.

Nous avons récupéré des femelles phorétiques du genre *Macrocheles* sur les bousiers que nous avons en captivité. Pour le genre *Parasitus*, nous avons toujours le même stade : des deutonymphes. Ces derniers étaient identifiés à l'aide de leur bouclier dorsal divisé en deux parties, comme c'est le cas pour les mâles et les femelles deutonymphes de cette espèce (Hyatt 1980).

III.3.1.4 Évaluation du nombre de L3

Après l'incubation de 12 jours à l'étuve, les filtres contenant le gramme de fèces étaient récupérés. Dans chaque filtre, un maximum d'acariens étaient récupérés et plongés dans l'alcool en vue d'une identification précise à posteriori. Pour les récupérer, ils étaient d'abord visuellement repérés puis attrapés au pinceau. Ensuite, une coproscopie était faite sur ces fèces pour évaluer le nombre d'œufs restant, c'est-à-dire les œufs n'ayant pas évolué. Toutes les fèces du filtre étaient récupérées.

Les tubes Falcon étaient fermés à l'aide d'un bouchon puis placés au réfrigérateur pendant au moins 48h, de manière à ce que les larves infestantes obtenues sédimentent au

fond (Figure 18). Ensuite, le maximum de surnageant était retiré à l'aide d'une pipette de manière à ne conserver que 5 ml de liquide. À l'aide d'une micropipette manuelle, en faisant bien attention à ne pas resuspendre le culot, 1 ml de celui-ci était prélevé au fond et au centre du tube et mis dans un tube Eppendorf, puis conservé au réfrigérateur jusqu'au comptage des larves, pour chaque unité.



Figure 18: Tube Falcon fermé avant d'être mis au réfrigérateur pour laisser les larves sédimenter (photo personnelle)

Pour les comptages des larves, les tubes Eppendorf étaient sortis un à un du réfrigérateur. En effet, le maintien au frais des larves facilite leur comptage en les conservant engourdis par le froid.

Chaque tube Eppendorf était vortexé de manière à mettre en suspension les larves et 10 comptages sur 40 μ l de suspension ont été effectués entre lame et lamelle.

III.3.2 Logiciel utilisé

Pour l'analyse statistique, le logiciel Rstudio version 2022.02.2+485 a été utilisé. Le jeu de données utilisé prend les valeurs de L3 / ml des séries comprenant des témoins et des acariens (séries de mise au point exclues). Le modèle utilisé, après correction de la surdispersion, est un modèle à effets mixtes. Nous avons appliqué une loi binomiale négative.

III.3.3 Élaboration d'un protocole

III.3.3.1 Vérification de l'évolution des œufs

Nous avons réalisé deux séries de mise au point du montage, sans acarien, pour valider le développement des œufs en larves dans nos montages. La première série contenait 6 unités témoins et la deuxième, 4 unités témoins. Suite à une bonne évolution des œufs en larves, nous avons validé le modèle.

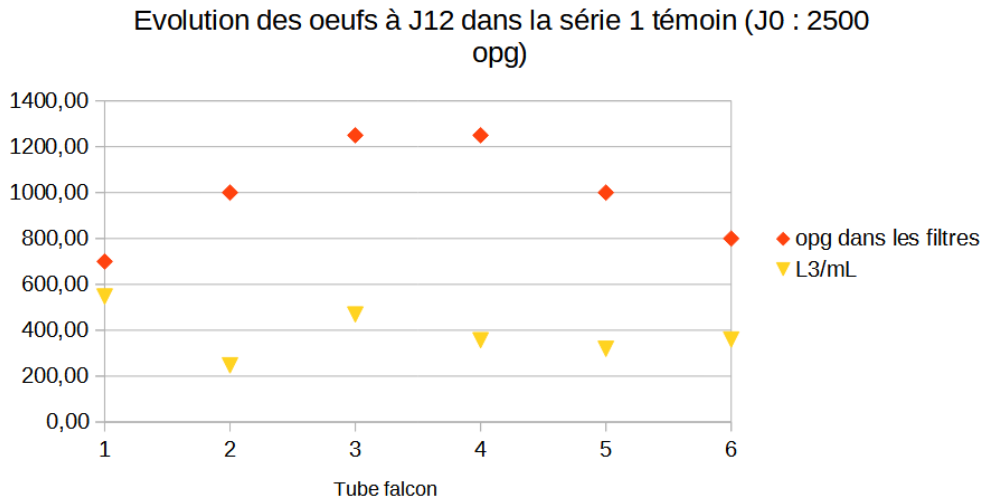


Figure 19: Première série de mise au point du protocole

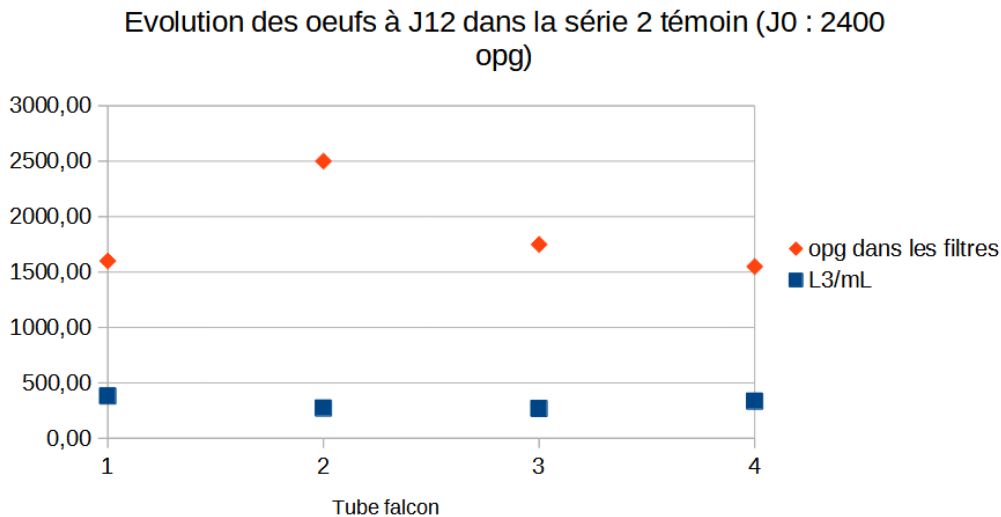


Figure 20: Deuxième série de mise au point du protocole

III.3.3.2 **Élaboration d'un protocole avec acariens**

III.3.3.2.1 **Intégration des acariens au système**

Nous avons répété le protocole original avec des acariens.

- **Série 1** : nous avons mis en place un lot témoin contenant 4 unités, un lot *Macrocheles* contenant également 4 unités avec chacune 10 acariens et une unité *Parasitus* (5 acariens). Ces unités avaient des fèces à environ 2500 opg. Les moyennes entre les unités « Témoin » et « *Macrocheles* » sont significativement différentes ($p = 0,005932$, test de Welch) 196,9 L3/ml contre 42,19 L3/ml. L'unité *Parasitus* a montré un résultat intéressant de 6,25 L3/ml.

- **Série 2** : nous avons 5 unités dans le lot témoin, 6 unités dans le lot *Macrocheles*, 1 unité de *Macrocheles* « juvéniles » et 1 unité *Parasitus*. La différence des moyennes entre le groupe « Témoin » et le groupe « *Macrocheles* » n'est pas significative ($p=0,06264$, test Welch) mais on observe quand même une tendance : en moyenne, les unités témoins contenaient 143,12 L3/ml alors que les unités *Macrocheles* en contenaient 41,875 L3/ml. L'unité de *Parasitus* a présenté 12,5 L3/ml.

Parmi les facteurs pouvant être responsables des variations dans l'évolution des œufs par rapport aux séries de mise au point, nous avons les variations de luminosité et de ventilation car l'étuve était partagée avec d'autres équipes de recherche. Il y a donc ouverture, allumage des lampes et mouvements d'air non contrôlés. Tous ces paramètres peuvent jouer sur la prédation des acariens mais également sur l'évolution des larves d'*Haemonchus contortus*. Pour la série suivante, nous avons donc décidé de mettre en place un système de « chambre noire » autour de nos unités à l'aide d'une boîte en polystyrène.

III.3.3.2.2 **Séries en chambre noire**

- **Série 3** : première série dans la « chambre noire », nous avons donc rencontré un problème d'humidité. Les fèces étaient saturées en humidité et moisies. Nous avons retrouvé peu d'acariens et ceux retrouvés étaient pour la plupart morts, englués sur la déjection. L'évolution des larves a été aussi impactée négativement : dans les unités témoins nous avons en moyenne 58,125 L3/ml. Cependant ceci reste supérieur à la moyenne des unités *Macrocheles* qui était à 16,875 L3/ml.

Nous avons donc décalé le couvercle de la boîte pour permettre une meilleure ventilation sans courant d'air.

- **Série 4** : mise en place de 8 unités témoins et de 8 unités acariens. La moyenne des unités témoins est de 428,13 L3/ml (écart type : 150,54) contre 231,25 L3/ml (écart type 137,23)

pour les unités avec *Macrocheles*. La différence entre les moyennes est significative ($p = 0,01625$ test de Welch)

- **Série 5** : La survie de nos acariens a été particulièrement bonne ici puisque nous en avons récupéré la quasi totalité (93%). Cependant la différence du nombre de larves par millilitre entre les unités témoins et *Macrocheles* n'est pas significative ($p = 0,3442$, test de Welch).

III.3.3.2.3 Ensemble des résultats

En prenant en compte les résultats de toutes les séries confondues (*Macrocheles* adultes uniquement) : le nombre de L3 était 2,4 [1,5-3,7] fois plus faible en présence d'acariens que dans les échantillons témoins, selon le modèle à effet mixte (modèle binomial négatif). L'impact des acariens est illustré sur le graphique suivant (Figure 21). En effet, pour chacune des séries réalisées, nous pouvons constater que le nombre de L3 est moindre dans les échantillons avec acariens par rapport au témoin correspondant et cela sur l'ensemble des expériences.

Le détail des résultats est donné en annexe 2.

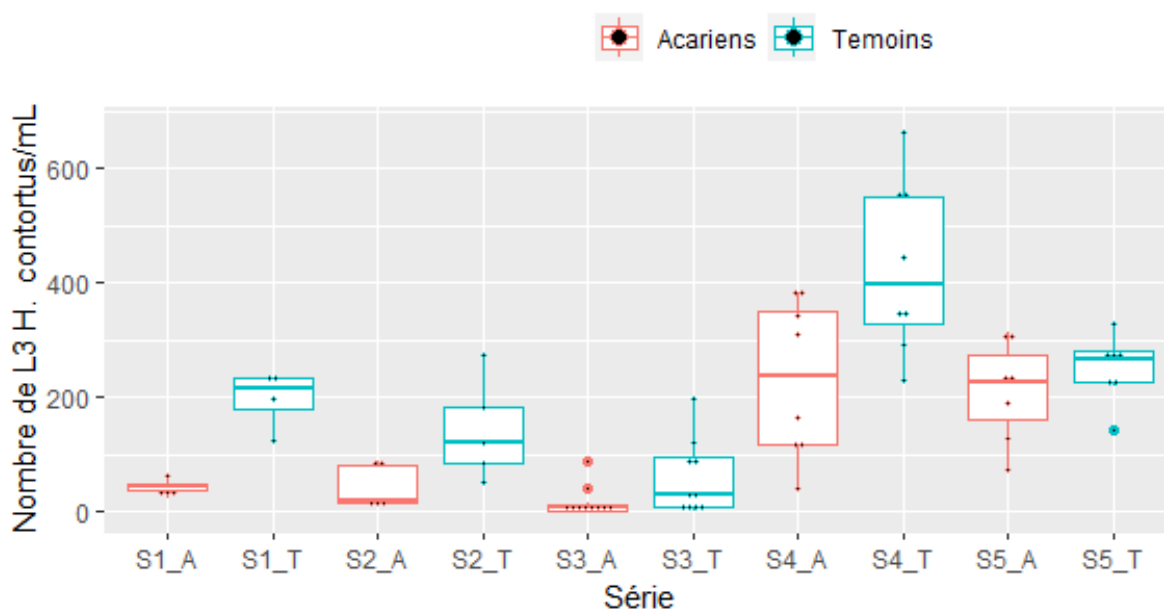


Figure 21: Boxplots des 5 séries

III.4 Discussion et perspectives

Après la diminution de la différence entre les lots témoins et acariens *Macrocheles* remarquée dans la série 2 par rapport à la série 1, plusieurs hypothèses, en plus du partage de l'étuve, ont été faites. Pour cette série, nous n'avons plus beaucoup d'acariens disponibles sur les

bousiers donc en voulant récupérer le bon nombre d'acariens pour nos unités, nous avons dû intégrer dans 3 unités sur 5 des individus non homogènes en couleur et en taille donc probablement à des stades d'évolution différents ou de sexe différent. Nous avons créé une unité « juvéniles » qui contenait des acariens du genre *Macrocheles* de très petite taille, certains clairs (probablement des protonymphes), d'autres plus foncés qui étaient probablement des mâles adultes. Nous ne l'avons donc pas été intégrée aux résultats malgré la réduction du nombre de L3 (31,25 L3/mL) par rapport aux témoins. Une des unités des *Macrocheles* contenait un *Parasitus* suite à une erreur de sélection d'acarien, elle a donc été exclue des résultats.

Dans la série 2, le nombre de *Macrocheles* récupérés a été inférieur à la première série. Les deux unités où il y en avait très peu de récupérés étaient celles avec le plus de larves d'*Haemonchus contortus* à la lecture. Y a-t-il eu une mortalité plus élevée ? Engendrée ou suivie par du cannibalisme ?

Dans certaines unités de la série 2, des larves de *Strongyloides* ont été retrouvées, sans qu'on ait vu leurs œufs à la coproscopie à J0. Nous avons alors changé les bédouilles prélevés pour les séries suivantes.

Le protocole défini suite aux séries de test d'évolution des œufs d'*Haemonchus contortus* et aux 3 premières séries avec acariens a permis d'obtenir dès la série 4 un moyen d'évaluer la prédation des acariens sur les stades d'*Haemonchus contortus* de l'œuf à la larve L3. Les paramètres importants à prendre en compte dans la réalisation de ce protocole sont une bonne gestion de l'humidité, de la ventilation et de la luminosité auxquelles ce système est très sensible. La mise en place d'une chambre noire qui isole en partie les unités est une solution mais il ne faut pas que celle-ci soit totalement hermétique, car ceci engendre une humidité trop élevée des fèces et favorise le développement de moisissures. L'homogénéité des acariens est essentielle pour pouvoir comparer les séries entre elles car le régime alimentaire de ces derniers varie selon leurs stades et leur sexe.

Les premiers résultats obtenus sont encourageants même si le temps nous a manqué pour la répétition du protocole final. En effet, il est évident que ces acariens phorétiques de bousiers présents en France métropolitaine sont des prédateurs des larves infestantes de l'espèce *Haemonchus contortus*. Les *Macrocheles*, que nous avons en assez grande quantité pour faire une analyse statistique, ont montré qu'ils pouvaient diviser par 2,5 le nombre de larves infestantes d'*Haemonchus contortus* obtenues dans nos conditions expérimentales.

Nous n'avions malheureusement pas assez de *Parasitus* sp. pour répéter les unités, cependant nous avons remarqué que ces derniers étaient de redoutables prédateurs en terme de vitesse et de nombre de larves consommées que ce soit dans les 2 unités faites avec eux ou dans les observations sur boîte de pétri. Ces acariens sont très agiles pour se déplacer entre les fibres des crottes d'ovins, comme nous avons pu l'observer à la loupe binoculaire, sur les restes des boules d'alimentation des bousiers. Nous les avons vu repérer et manipuler des larves (non identifiées) dans ce milieu.

Plusieurs expériences seraient intéressantes à mettre en place pour confirmer les résultats comme par exemple, évaluer la prédation des acariens phorétiques sur *Haemonchus contortus* en présence de proies alternatives. En effet, dans nos expériences, ils n'étaient confrontés qu'à un seul type de proie : *Haemonchus contortus* de l'œuf à la L3, excepté dans la série 2 où il y avait des larves de *Strongyloides*. Dans cette série, les résultats n'étaient pas significativement différents mais ceci n'est pas imputable, avec certitude, à la présence des *Strongyloides*.

Nos milieux étaient à échelle très réduite, la moindre petite variation d'humidité, de luminosité ou de ventilation avait donc un fort impact sur le développement de nos larves et sur la survie de nos acariens. Un changement d'échelle pourrait alors être intéressant maintenant que la prédation sur *Haemonchus contortus* est avérée : ceci se rapprocherait des caractéristiques du terrain avec une évaluation de la prédation plus proche de la réalité.

Pour être encore plus proche des paramètres de l'écosystème pâturage, l'évaluation de l'impact de l'association bousiers-acariens sur l'évolution des parasites serait également intéressante. En effet, on sait que les bousiers diminuent les populations de ce Nématode (Fincher 1975) et nous pourrions alors espérer une synergie bousiers-acariens.

De même, il serait intéressant d'évaluer l'impact de ces acariens sur les taux d'infestation par les strongles gastro-intestinaux des cheptels, en intégrant des élevages d'animaux traités ou non traités avec des endectocides sur des parcelles. Les pâtures soumises à la pression d'antiparasitaires, et donc avec des populations de bousiers et d'acariens phorétiques très pauvres pourraient être comparés avec des prairies pâturées par des animaux non traités. La comparaison avec un milieu enrichi en acariens serait aussi judicieuse pour évaluer l'intérêt d'une supplémentation artificielle en acariens prédateurs.

IV Conclusion

De nombreuses études ont montré et confirmé que les bousiers présentent de nombreux intérêts pour l'élevage et participent aussi à la gestion du parasitisme en modifiant les caractéristiques des bouses où se développent les stades à vie libre des parasites. Nous pouvons ajouter à ces avantages le transport d'acariens sur leur cuticule. Dans ce travail, nous avons montré que ces acariens phorétiques sont de véritables prédateurs des larves d'*Haemonchus contortus* en conditions expérimentales. Ils diminuent fortement le nombre de larves L3 infestantes dans les conditions expérimentales et pourraient donc contribuer à la gestion de ce parasite dans les conditions naturelles.

Lorsqu'on regarde l'importance des services écosystémiques des bousiers et de leurs acariens phorétiques, il convient de les préserver au maximum. Malheureusement, ces organismes sont sensibles aux antiparasitaires utilisés dans le cadre de la lutte chimique contre *Haemonchus contortus*. Ces traitements, auparavant perçus comme une solution miraculeuse pour contrer le parasitisme en élevage sont aujourd'hui remis en cause non seulement suite à l'apparition de résistances des parasites cibles mais également suite à l'évaluation de leur dégâts sur la faune non-cible, conséquence de leur excrétion dans l'environnement. Face à ces problématiques de résistance des parasites et de conservation de nos écosystèmes, il est important et urgent de mettre en place une lutte raisonnée et écoresponsable. Ceci nécessite de diversifier les stratégies de lutte contre les parasites de nos cheptels tout en diminuant la part d'intrants chimiques. Plusieurs moyens sont disponibles et à utiliser de front comme le pâturage tournant ou tournant dynamique qui limite la pression d'infestation, la sélection d'animaux résistants ou de régimes alimentaires enrichis en tanins. Les acariens *Macrocheles* et *Parasitus* sont de prometteurs agents de lutte biologique et viennent compléter l'arsenal. En associant toutes ces stratégies, nous n'atteindrons pas le zéro parasitisme (qui n'a jamais été un objectif réaliste) avec les antiparasitaires. Nous voulons des animaux plus résistants, qui soient productifs même s'ils ont un faible niveau de parasitisme permettant de maintenir une immunité. Et nous pouvons compter sur l'aide d'organismes auxiliaires tels que les acariens du genre *Macrocheles* et *Parasitus*.

Bibliographie

- AFZAL, J., STOUT, S. J., DACUNHA, A. R. et MILLER, P., 1994. Moxidectin: Absorption, Tissue Distribution, Excretion, and Biotransformation of ¹⁴C-Labeled Moxidectin in Sheep. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. Vol. 42, no. 8, pp. 1767-1773. DOI 10.1021/jf00044a037.
- AGUILAR-MARCELINO, L., QUINTERO-MARTÍNEZ, M.T., MENDOZA DE GIVES, P., LÓPEZ-ARELLANO, M.E., LIÉBANO-HERNÁNDEZ, E., TORRES-HERNÁNDEZ, G., GONZÁLEZ-CAMACHO, J.M. et CID DEL PRADO, I., 2014. Evaluation of predation of the mite *Lasioseius penicilliger* (Aracnida: Mesostigmata) on *Haemonchus contortus* and bacteria-feeding nematodes. *Journal of Helminthology*. Vol. 88, no. 1, pp. 20-23. DOI 10.1017/S0022149X12000624.
- AL-AMIDI, A. H. K. et DOWNES, M. J., 1990. *Parasitus bituberosus* (Acari: Parasitidae), a possible agent for biological control of *Heteropeza pygmaea* (Diptera: Cecidomyiidae) in mushroom compost. *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 8, no. 1-2, pp. 13-25. DOI 10.1007/BF01193378.
- AL-AMIDI, A. H. K., DUNNE, R. et DOWNES, M. J., 1991. *Parasitus bituberosus* (Acari: Parasitidae): An agent for control of *Lycoriella solani* (Diptera: Sciaridae) in mushroom crops. *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 11, no. 2-3, pp. 159-166. DOI 10.1007/BF01246088.
- AL-DULAIMI, S. I., 2002. Predation by the mite *Macrocheles glaber* (MÜLLER) (Acarina: Macrochelidae) on the house fly *Musca domestica* L. with some notes on its biology. *Bulletin of the Iraq Natural History Museum* 9 (4): pp. 7-11.
- ALI, D.N. et HENNESSY, D.R., 1995. The effect of level of feed intake on the pharmacokinetic disposition of oxfendazole in sheep. *International Journal for Parasitology*. Vol. 25, no. 1, pp. 63-70. DOI 10.1016/0020-7519(94)E0054-Q.
- ALVINERIE, M., SUTRA, J.F., GALTIER, P., LIFSCHITZ, A., VIRKEL, G., SALLOVITZ, J. et LANUSSE, C., 1999. Persistence of ivermectin in plasma and faeces following administration of a sustained-release bolus to cattle. *Research in Veterinary Science*. Vol. 66, no. 1, pp. 57-61. DOI 10.1053/rvsc.1998.0240.

- ALVINERIE, M., TOUTAIN, P.L., SUTRA, J.F., LESPINE, A. et ZUNDEL, E., Ecotoxicité des antiparasitaires : optimisation de l'usage des formes pharmaceutiques de l'ivermectine et de ses analogues. [Rapport de recherche] ASI0001393, INRAE. 2021, pp.20. ⟨hal-03294640⟩
- ANDRESEN, E., 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. Vol. 17, no. 1, pp. 61-78. DOI 10.1017/S0266467401001043.
- ANDRESEN, E. et LEVEY, D. J., 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*. Vol. 139, no. 1, pp. 45-54. DOI 10.1007/s00442-003-1480-4.
- Antiparasitaires internes et externes | LMV. [en ligne]. [Consulté le 14 mars 2022]. Disponible à l'adresse: <https://lemedicamentveterinaire.simv.org/antiparasitaires-internes-et-externes>
- Article L253-6 - Code rural et de la pêche maritime - Légifrance. [en ligne]. [Consulté le 13 novembre 2021]. Disponible à l'adresse: https://www.legifrance.gouv.fr/codes/article_lc/LEGIARTI000042911985/
- AXTELL, R. C., 1969. Macrochelidae (acarina: Mesostigmata) as biological control agents for synanthropic flies.
- AZEVEDO, L. H., EMBERSON, R. M., ESTECA, F. de C. N. et DE MORAES, G. J., 2015. Macrochelid Mites (Mesostigmata: Macrochelidae) as Biological Control Agents. Dans: CARRILLO, D., DE MORAES, G.J. et PEÑA, J.E. (éd.), *Prospects for Biological Control of Plant Feeding Mites and Other Harmful Organisms*. [en ligne]. Cham: Springer International Publishing. pp. 103-132. ISBN 978-3-319-15041-3.
- AZEVEDO, L.H., FERREIRA, M.P., CASTILHO, R.D.C., CANÇADO, P.H.D. et DE MORAES, G.J., 2018. Potential of Macrocheles species (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae) as control agents of harmful flies (Diptera) and biology of *Macrocheles embersoni* Azevedo, Castilho and Berto on *Stomoxys calcitrans* (L.) and *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). *Biological Control*. Vol. 123, pp. 1-8. DOI 10.1016/j.biocontrol.2018.04.013.

- AZEVEDO, L.H., LEITE, L.G., CHACON-OROZCO, J.G., MOREIRA, M.F.P., FERREIRA, M.P., GONZÁLEZ-CANO, L.M., BORGES, V., RUEDA-RAMÍREZ, D., DE MORAES, G.J et PALEVSKY, E., 2019. Free living nematodes as alternative prey for soil predatory mites: An interdisciplinary case study of conservation biological control. *Biological Control*. Vol. 132, pp. 128-134. DOI 10.1016/j.biocontrol.2019.02.007.
- BANG, H.S., LEE, J.H, KWON, O.S., NA, Y.E., JANG, Y.S. et KIM, W.H., 2005. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*. Vol. 29, no. 2, pp. 165-171. DOI 10.1016/j.apsoil.2004.11.001.
- BARTON, P.S., WEAVER, H.J. et MANNING, A.D., 2014. Contrasting diversity dynamics of phoretic mites and beetles associated with vertebrate carrion. *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 63, no. 1, pp. 1-13. DOI 10.1007/s10493-013-9758-7.
- BLUME, R.R., MATTER, J.J. et ESCHLE, J.L., 1973. *Onthophagus gazella*: Effect on Survival of Horn Flies in the Laboratory. *Environnemental Entomology*. Vol. 2, no. 5 pp. 4.
- BOGAN, J.A., MARRINER, S.E. et GALBRAITH, E.A., 1982. Pharmacokinetics of levamisole in sheep. *Research in Veterinary Science*. Vol. 32, pp. 124-126.
- BORNEMISSZA, G.F. (1969) A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, 9, 223– 225.
- BRYAN, R.P. et KERR, J.D., 1989. Factors affecting the survival and migration of the free-living stages of gastrointestinal nematode parasites of cattle in central queensland. *Veterinary Parasitology*. Vol. 30, no. 4, pp. 315-326. DOI 10.1016/0304-4017(89)90101-5.
- CAZAJOUS, T., PREVOT, F., KERBIRIOU, A, MILHES, M., GRISEZ, C., TROPEE, A., GODART, C., ARAGON, A. et JACQUIET, P., 2018. Multiple-resistance to ivermectin and benzimidazole of a *Haemonchus contortus* population in a sheep flock from mainland France, first report. *Veterinary Parasitology : Regional Studies and Reports* 14. pp. 3.
- CICOLANI, B., 1983. Action de différentes températures constantes sur la durée de développement, de l'oeuf à l'adulte des Macrochélides fimicoles *Macrocheles subbadius* et *Macrocheles Vernalis* (Acarina : Mesostigmata). *Acarologia*. t. XXIV, fasc. 2.

- COOK, D.F., DADOUR, I.R. et ALI, D.N., 1996. Effect of diet on the excretion profile of ivermectin in cattle faeces. *International Journal for Parasitology*. Vol. 26, no. 3, pp. 291-295. DOI 10.1016/0020-7519(95)00132-8.
- COSTA, M., 1964. Descriptions of the hitherto unknown stages of *Parasitus copridis* Costa (Acari: Mesostigmata) with notes on its biology. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*. Vol. 45, no. 305, pp. 209-222. DOI 10.1111/j.1096-3642.1964.tb00496.x.
- COSTA, M., 1969. The association between mesostigmatic mites and coprid beetles. *Acarologia, t. XI, fasc. 3*, pp. 19.
- D’ALEXIS, S., LORANGER-MERCIRIS, G., MAHIEU, M. et BOVAL, M., 2009. Influence of earthworms on development of the free-living stages of gastrointestinal nematodes in goat faeces. *Veterinary Parasitology*. Vol. 163, no. 1-2, pp. 171-174. DOI 10.1016/j.vetpar.2009.03.056.
- DOUBE, B.M., 2008. The pasture growth and environmental benefits of dung beetles to the southern Australian cattle industry. Final report published by Meat & Livestock Australia Limited ABN 39 081 678 364 (MLA). [en ligne]. [Consulté le 4 mai 2022]. DOI 10.13140/RG.2.1.1025.0720.
- DRAAF (Direction Régionale de l’Alimentation, de l’Agriculture et de la Forêt) Nouvelle-Aquitaine. Étude n°24 : fiche filière ovin lait – Mise à jour avec les données disponibles au 31 juillet 2021. Disponible à l’adresse : https://draaf.nouvelle-aquitaine.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/AgresteNA_Etudes_24_septembre2021_FF_Ovin-Lait_cle4c6639.pdf
- Dung beetle program, 2011. *CSIROPedia*. [en ligne]. [Consulté le 3 mai 2022]. Disponible à l’adresse: <https://csiropedia.csiro.au/dung-beetle-program/>
- EL-NASHARTY, H.A., MAHROUS, M.E., MOSTAFA, E.M. et EL-ASHRY, R.M., 2014. Predation of Entomopathogenic Nematodes by Certain Soil Mite Species. *Zagazig Journal of Agricultural Research*. Vol. 41, no. 6 pp. 12.
- EMA, 1996. *EMEA/MRL/114/96-FINAL - Eprinomectine - Summary report (1)*. The European Agency for the Evaluation of Medicinal Product - Veterinary Medicines Evaluation Unit.

- ERROUISSI, F., ALVINERIE, M., GALTIER, P., KERBŒUF, D. et LUMARET, J.P., 2001. The negative effects of the residues of ivermectin in cattle dung using a sustained-release bolus on *Aphodius constans* (Duft.) (Coleoptera: Aphodiidae). *Veterinary Research*. Vol. 32, no. 5, pp. 421-427. DOI 10.1051/vetres:2001134.
- FARISH, D.J. et AXTELL, R.C., 1971. Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina:Macrochelidae). *Acarologia*, t. XIII, fasc. 1, pp. 15.
- FILIPPONI, A., 1964. The Feasibility of Mass Producing Macrochelid Mites for Field Trials against Houseflies. *Bulletin de l'organisation mondiale de la santé*, no 31, pp. 499-501.
- FINCH, D., SCHOFIELD, H., FLOATE, K.D., KUBASIEWICZ, L.M. et MATHEWS, F., 2020. Implications of Endectocide Residues on the Survival of Aphodiine Dung Beetles: A Meta-Analysis. *Environmental Toxicology and Chemistry*. Vol. 39, no. 4, pp. 863-872. DOI 10.1002/etc.4671.
- FINCHER, G.T., 1975. Effects of Dung Beetle Activity on the Number of Nematode Parasites Acquired by Grazing Cattle. *The Journal of Parasitology*. Vol. 61, no. 4, pp. 759. DOI 10.2307/3279480.
- FLOATE, K.D., WARDHAUGH, K.G., BOXALL, A.B.A. et SHERRATT, T.N., 2005. Fecal residues of veterinary parasiticides: Nontarget Effects in the Pasture Environment. *Annual Review of Entomology*. Vol. 50, no. 1, pp. 153-179. DOI 10.1146/annurev.ento.50.071803.130341.
- FORGIE, S.A., PAYNTER, Q., ZHAO, Z., FLOWERS, C. et FOWLER, S.V., 2018. Newly released non-native dung beetle species provide enhanced ecosystem services in New Zealand pastures: Dung beetles enhance ecosystem services. *Ecological Entomology*. Vol. 43, no. 4, pp. 431-439. DOI 10.1111/een.12513.
- GALLEGO, J.R., CAICEDO, O., GAMEZ, M., HERNANDEZ, J. et CABELLO, T., 2020. Selection of Predatory Mites for the Biological Control of Potato Tuber Moth in Stored Potatoes. *Insects*. Vol. 11, no. 3, pp. 196. DOI 10.3390/insects11030196.
- GBIF. [en ligne]. [Consulté le 14 mars 2022]. Disponible à l'adresse: <https://www.gbif.org/fr/>
- GLIDA, H. et BERTRAND, M., 2000. The occurrence of *Macrocheles* mites (Acari: Macrochelidae) in relation to the activity of dung beetles: a field study in Southern

- France. In: *Acarrid Phylogeny and Evolution: Adaptation in Mites and Ticks - Proceedings of the IV Symposium of the European Association of Acarologists*. Fabio Bernini et al. pp. 207-215.
- GLIDA, H. et BERTRAND, M., 2003. Two rare species of *Macrocheles* (groupe *glaber*). Consideration on the status of the *glaber* group (Acari: Macrochelidae). *Acarologia*, t. XLIII, fasc. 1, pp. 15-22.
- GOTTSCHALL, D.W., THEODORIDES, V.J. et WANG, R., 1990. The metabolism of benzimidazole anthelmintics. *Parasitology Today*. Vol. 6, no. 4, pp. 115-124. DOI 10.1016/0169-4758(90)90228-V.
- GREGORY, N., GÓMEZ, A., OLIVEIRA, T.M.F. de S. et NICHOLS, Elizabeth, 2015. Big dung beetles dig deeper: trait-based consequences for faecal parasite transmission. *International Journal for Parasitology*. Vol. 45, no. 2-3, pp. 101-105. DOI 10.1016/j.ijpara.2014.10.006.
- GUTIERREZ, J., MACQUEEN, A. et BRUN, L.O., 1988. Essais d'introduction de quatre espèces de bousiers *Scarabaeinae* en Nouvelle Calédonie et au Vanuatu. *Acta Oecologica / Oecologia Applicata*. Vol. 9, no. 1, pp. 39-53.
- HALLIDAY, R.B. et HOLM, E., 1985. Experimental taxonomy of Australian mites in the *Macrocheles glaber* group (Acarina: Macrochelidae). *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 1, no. 4, pp. 277-286. DOI 10.1007/BF01201568.
- HALLIDAY, R.B. et HOLM, E., 1987. Mites of the family Macrochelidae as predators of two species of dung-breeding pest flies. *Entomophaga*. 1987. Vol. 32, no. 4, pp. 333-338.
- HALOTI, S., GLIDA, H., NIOGRET, J., JANATI-IDRISSI, A. et BERTRAND, M., 2005. Acariens Macrochelidae (Acari: Mesostigmata) phorétiques d'Afrique : Macrochelides coprophiles du Maroc. *Acarologia*, t. XLV, 2-3 pp. 155-159.
- HANSKI, I., & CAMBEFORT Y. 1991. Dung beetle ecology. Princeton University Press, NJ, USA. ISBN 0-691-08739-3.
- HEIKAL, H.M., 2020. *Parasitus fimetorum* and *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina:Parasitidae, Macrochelidae) as Natural Predators of the Root Knot Nematode,

- Meloidogyne javanica* Treub. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. Vol. 30, no. 1, pp. 33. DOI 10.1186/s41938-020-00238-9.
- HENNESSY, D.R., SANGSTER, N.C., STEEL, J.W. et COLLINS, G.H., 1993. Comparative kinetic disposition of oxfendazole in sheep and goats before and during infection with *Haemonchus contortus* and *Trichostrongylus colubriformis*. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*. Vol. 16, no. 3, pp. 245-253. DOI 10.1111/j.1365-2885.1993.tb00171.x.
- HERD, R.P., STINNER, B.R. et PURRINGTON, F.F., 1993. Dung dispersal and grazing area following treatment of horses with a single dose of ivermectin. *Veterinary Parasitology*. Vol. 48, no. 1-4, pp. 229-240. DOI 10.1016/0304-4017(93)90158-J.
- HOLTER, P. et SCHOLTZ, C.H., 2005. Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunnelling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles? *Ecological Entomology*. Vol. 30, no. 6, pp. 700-705. DOI 10.1111/j.0307-6946.2005.00746.x.
- HOLTER, P., SCHOLTZ, C.H. et WARDHAUGH, K.G., 2002. Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles: Feeding in scarabaeine dung beetles. *Ecological Entomology*. Vol. 27, no. 2, pp. 169-176. DOI 10.1046/j.1365-2311.2002.00399.x.
- HOLTER, P., SOMMER, C., GRØNVOLD, J. et MADSEN, M., 1993. Effects of ivermectin treatment on the attraction of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Hydrophilidae) to cow pats. *Bulletin of Entomological Research*. Vol. 83, no. 1, pp. 53-58. DOI 10.1017/S0007485300041778.
- HOLTER, P., 1979. Effect of Dung-Beetles (*Aphodius* spp.) and Earthworms on the Disappearance of Cattle Dung. *Oikos*. Vol. 32, no. 3, pp. 393. DOI 10.2307/3544751.
- HRÚZOVÁ, K. et FENĎA, P., 2018. The family Parasitidae (Acari: Mesostigmata) - history, current problems and challenges. *Acarologia*. Vol. 58, no. Suppl, pp. 25-42. DOI 10.24349/acarologia/20184280.
- HYATT, K.H., 1980. Mites of the subfamily Parasitinae (Mesostigmata: Parasitidae) in the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*. Vol. 38, pp. 237-378. DOI 10.5962/p.12620.

- HYATT, K.H. et EMBERSON, R.M., 1988. A review of the Macrochelidae (Acarina: Mesostigmata) of the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural history)*. Vol. 54, no. 2.
- IGLESIAS, L.E., SAUMELL, C., SAGÜÉS, F., SALLOVITZ, J.M.1 et LIFSCHITZ, M.L., 2018. Ivermectin dissipation and movement from feces to soil under field conditions. *Journal of Environmental Science and Health, Part B*. Vol. 53, no. 1, pp. 42-48. DOI 10.1080/03601234.2017.1371554.
- Index des RCP, 2022. [en ligne]. [Consulté le 22 août 2022]. Disponible à l'adresse: <http://www.ircp.anmv.anses.fr/results.aspx>
- ITO, Y., 1971. Predation by Manure-Inhabiting Mesostigmatids (Acarina : Mesostigmata) on Some Free-Living Nematodes. *Applied Entomology and Zoology*. 1971. Vol. 6, no. 2, pp. 51-56. DOI 10.1303/aez.6.51.
- ITO, Y., 1973a. The effect of nematode feeding on the predatory efficiency for house fly eggs and reproduction rate of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Mesostigmata). *The Japan Society of Medical Entomology and Zoology*. Vol. 23, no. 3, pp. 209-213.
- ITO, Y., 1973b. Effect of isolation on the moult of *Parasitus* sp. deutonymphs (Acarina: Mesostigmata). *Applied Entomology and Zoology*. No. 8.
- ITO, Y., 1976. Contact stimulation by crowding for induction of molting in *Parasitus gregarius* deutonymphs (acarina: Parasitidae). *Applied Entomology and Zoology*. Vol. 11, no. 4, pp. 295-301.
- JACQ, E., 2007. Impact des produits antiparasitaires sur la faune coprophage des pâtures : bilan et préconisations. Mémoire bibliographique, université de Caen.
- JALIL, M. et RODRIGUEZ, J.G., 1970. Studies of Behavior of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae) with Emphasis on its Attraction to the House Fly1. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 63, no. 3, pp. 738-744. DOI 10.1093/aesa/63.3.738.
- JEANTET, C., 2014. Impact des produits antiparasitaires sur l'entomofaune coprophage: Etat des lieux et recherche de leviers de gestion sur la réserve naturelle régionale des Jasseries de Colleigne (Loire). Mémoire de fin d'études ISARA-Lyon.

- KAMINSKY, R., DUCRAY, P., JUNG, M., CLOVER, R., RUFENER, L., BOUVIER, J., WEBER, S.S., WENGER, A., WIELAND-BERGHAUSEN, S., GOEBEL, T., GAUVRY, N., PAUTRAT, F., SKRIPSKY, T., FROELICH, O., KOMOIN-OKA, C., WESTLUND, B., SLUDER, A. et MÄSER, P., 2008. A new class of anthelmintics effective against drug-resistant nematodes. *Nature*. Vol. 452, no. 7184, pp. 176-180. DOI 10.1038/nature06722.
- KEUM, E., TAKAKU, G., LEE, K. et JUNG, C., 2016. New records of phoretic mites (Acari: Mesostigmata) associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Korea and their ecological implication. *Journal of Asia-Pacific Entomology*. Vol. 19, no. 2, pp. 353-357. DOI 10.1016/j.aspen.2016.04.002.
- KINN, D. N. et WITCOSKY, J. J., 1977. The life cycle and behaviour of *Macrocheles boudreauxi* Krantz. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. Vol. 84, no. 1-4, pp. 136-144. DOI 10.1111/j.1439-0418.1977.tb04273.x.
- KLEMPERER, H.G., 1982a. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*. Vol. 7, no. 1, pp. 69-83. DOI 10.1111/j.1365-2311.1982.tb00645.x.
- KLEMPERER, H.G., 1982b. Parental behaviour in *Copris lunaris* (Coleoptera, Scarabaeidae): care and defence of brood balls and nest. *Ecological Entomology*. Vol. 7, no. 2, pp. 155-167. DOI 10.1111/j.1365-2311.1982.tb00654.x.
- KNAPP, M., VAN HOUTEN, Y., VAN BAAL, E. et GROOT, T., 2018. Use of predatory mites in commercial biocontrol: current status and future prospects. *Acarologia*. Vol. 58, no. Suppl, pp. 72-82. DOI 10.24349/acarologia/20184275.
- KNEE, W., 2017. New *Macrocheles* species (Acari, Mesostigmata, Macrochelidae) associated with burying beetles (Silphidae, Nicrophorus) in North America. *ZooKeys*. Vol. 721, pp. 1-32. DOI 10.3897/zookeys.721.21747.
- KOTIAHO, J.S. et SIMMONS, L.W., 2001. Effects of *Macrocheles* mites on longevity of males of the dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. *Journal of Zoology*. Vol. 254, no. 4, pp. 441-445. DOI 10.1017/S0952836901000930.

- KRANTZ, G.W., 1991. Nature of the association between pistentii group mites (Acari, Macrochelidae, *Macrocheles*) and dung beetles of the genus *Scarabaeus* (Coleoptera, Scarabaeidae) in Southern France. *Acarologia*, t. XXXII, fasc. 1, pp. 10.
- KRANTZ, G.W. et MELLOTT, J.L., 1968. Two New Species of *Macrocheles* (Acarina: Macrochelidae) from Florida, with Notes on Their Host-Specific Relationships with Geotrupine Beetles (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, Vol. 41, no. 1, pp. 10.
- KRANTZ, G.W., 2007. The *dimidiatus* species group of the genus *Macrocheles* Latreille, 1829 (Acari: Macrochelidae): introduction, origins, infragroup relationships, and redescription of *Macrocheles dimidiatus* Berlese. *International Journal of Acarology*. Vol. 33, no. 4, pp. 297-306. DOI 10.1080/01647950708683690.
- KRANTZ, G.W., 1981. Two new *glaber* group species of *Macrocheles* (Acari: Macrochelidae) from Southern Africa. *International Journal of Acarology*. Vol. 7, no. 1-4, pp. 3-16. DOI 10.1080/01647958108683239.
- KRANTZ, G.W, ROYCE L.A., 1992. Description of the immature stases of *Macrocheles mycotrupetes* Krantz and Mellott (Acari : Macrochelidae), with remarks on form, function and phoresy. *Acarologia*, t. XXXIII, fasc. 4.
- LACEY, E., 1990. Mode of action of benzimidazoles. *Parasitology Today*. Vol. 6, no. 4, pp. 112-115. DOI 10.1016/0169-4758(90)90227-U.
- LAFFONT, C.M, ALVINERIE, M., BOUSQUET-MÉLOU, A. et TOUTAIN, P.L., 2001. Licking behaviour and environmental contamination arising from pour-on ivermectin for cattle. *International Journal for Parasitology*. Vol. 31, no. 14, pp. 1687-1692. DOI 10.1016/S0020-7519(01)00285-5.
- LAMB, J., ELLIOTT, T., CHAMBERS, M. et CHICK, B., 2017. Broad spectrum anthelmintic resistance of *Haemonchus contortus* in Northern NSW of Australia. *Veterinary Parasitology*. Vol. 241, pp. 48-51. DOI 10.1016/j.vetpar.2017.05.008.
- LEQUET, A., 2022. les bousiers, biologie et rôle écologique. [en ligne]. 14 mars 2022. [Consulté le 14 mars 2022]. Disponible à l'adresse: <https://www.insectes-net.fr/bousiers/bou2.html>

- LOSEY, J.E. et VAUGHAN, M., 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*. Vol. 56, no. 4, pp. 311. DOI 10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2.
- LUMARET, J.P et ERROUISSI, F., 2002. Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non target fauna of pastures. *Veterinary Research*. Vol. 33, no. 5, pp. 547-562. DOI 10.1051/vetres:2002038.
- MAGIS, N., 1988. Bref regard sur le bousiers. 1988.
- MARQUARDT, T., KACZMAREK, S. et HALLIDAY, B., 2015. Ovoviviparity in *Macrocheles glaber* (Müller) (Acari: Macrochelidae), with notes on parental care and egg cannibalism. *International Journal of Acarology*. Vol. 41, no. 1, pp. 71-76. DOI 10.1080/01647954.2014.990511.
- MARTIN, R.J., 1997. Modes of action of anthelmintic drug. *The Veterinary Journal*, 154, pp. 11-34.
- MARTIN, R.J. et ROBERTSON, A.P., 2007. Mode of action of levamisole and pyrantel, anthelmintic resistance, E153 and Q57. *Parasitology*. Vol. 134, no. 8, pp. 1093-1104. DOI 10.1017/S0031182007000029.
- MAŠÁŇ, P. et HALLIDAY, B., 2009. Mesostigmatid mites associated with the dung beetle *Copris lunaris* (Coleoptera: Scarabaeidae). *European Journal of Entomology*. Vol. 106, no. 4, pp. 545-550. DOI 10.14411/eje.2009.068.
- MCKELLAR, Q.A., 1997. Ecotoxicology and residues of anthelmintic compounds. *Veterinary Parasitology*. Vol. 72, no. 3-4, pp. 413-435. DOI 10.1016/S0304-4017(97)00108-8.
- MCKINNEY, G.T et MORLEY, F.H.W., 1975. The agronomic role of introduced dung beetles in grazing systems. In: *Meeting of the Australia and New Zeland association for the advancement of science*. Canberra.
- MILLER, A., 1961. The Mouth Parts and Digestive Tract of Adult Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), with Reference to the Ingestion of Helminth Eggs. *The Journal of Parasitology*. Vol. 47, no. 5, pp. 735. DOI 10.2307/3275463.

- MOHAMMED-ALI, N.A.K. et BOGAN, J.A., 1987. The pharmacodynamics of the flukicidal salicylanilides, rafoxanide, closantel and oxyclosanide. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*. Vol. 10, no. 2, pp. 127-133. DOI 10.1111/j.1365-2885.1987.tb00089.x.
- MYERS, M.J., HOWARD, K.D. et KAWALEK, J.C., 2021. Pharmacokinetic comparison of six anthelmintics in sheep, goats, and cattle. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*. Vol. 44, no. 1, pp. 58-67. DOI 10.1111/jvp.12897.
- NICHOLS, E., SPECTOR, S., LOUZADA, J., LARSEN, T., AMEZQUITA, S. et FAVILA, M.E., 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. Vol. 141, no. 6, pp. 1461-1474. DOI 10.1016/j.biocon.2008.04.011.
- NICHOLS, E., ALARCÓN, V., FORGIE, S., GOMEZ-PUERTA, L.A. et JONES, M.S., 2017. Coprophagous Insects and the Ecology of Infectious Diseases of Wildlife. *ILAR Journal*. Vol. 58, no. 3, pp. 336-342. DOI 10.1093/ilar/ilx022.
- NIOGRET, J. et LUMARET, J.P., 2009. Identification of the Cues Used in the Host Finding Behavior During the Phoretic Association *Ceroptera rufitarsis* (Diptera: Sphaeroceridae) and Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Behavior*. Vol. 22, no. 6, pp. 464-472. DOI 10.1007/s10905-009-9185-0.
- NIOGRET, J., NICOT, A et BERTRAND, M., 2006. Two new species of *Macrocheles* from France (Mesostigmata: Macrochelidae). *Acarologia*, t. XLVIII, 3-4 pp. 7.
- NIOGRET, J., BERTRAND, M., GLIDA, H. et LUMARET, J.P., 2004. Dung or Beetles, that is the question... Olfactory sensitivity, a significant trait of life of the phoretic mite *Macrocheles perglaber* (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae). *Phytophaga*. Vol. XIV, pp. 215-222.
- NIOGRET, J., LUMARET, J.P. et BERTRAND, M., 2006a. Review of the phoretic association between coprophilous insects and macrochelid mites (Acari : Mesostigmata) in France. *Elytron*, vol. 20 : 99-121 pp. 23.
- NIOGRET, J., LUMARET, J.P. et BERTRAND, M., 2006b. Semiochemicals mediating host-finding behaviour in the phoretic association between *Macrocheles saceri* (Acari:

- Mesostigmata) and *Scarabaeus species* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*. Vol. 16, no. 3, pp. 129-134. DOI 10.1007/s00049-006-0338-8.
- NIOGRET, J., LUMARET, J.P. et BERTRAND, M., 2009. Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Dans: SABELIS, Maurice W. et BRUIN, Jan (éd.), *Trends in Acarology*.
- NIOGRET, J., LUMARET, J.P. et BERTRAND, M., 2018. Comparison of the cuticular profiles of several dung beetles used as host carriers by the phoretic mite *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata). *Natural volatiles and essential oils*, 4(1). pp. 8-13.
- OYARZÚN, M.P., QUIROZ, A. et BIRKETT, M.A., 2008. Insecticide resistance in the horn fly: alternative control strategies. *Medical and Veterinary Entomology*. Vol. 22, no. 3, pp. 188-202. DOI 10.1111/j.1365-2915.2008.00733.x.
- PASQUIER, A., ANDRIEUX, T., MARTINEZ-RODIGUEZ, P., VERCKEN, E. et FERRERO, M., 2021. Predation capacity of soil-dwelling predatory mites on two major maize pests. *Acarologia*. Vol. 61, no. 3, pp. 577-580. DOI 10.24349/o7z8-gXu4.
- POLAK, M., 1996. Ectoparasitic Effects on Host Survival and Reproduction: The *Drosophila* - *Macrocheles* Association. *Ecology*. 1996. Vol. 77, no. 5, pp. 1379-1389. DOI 10.2307/2265535.
- POZZEBON, A., BOARIA, A. et DUSO, C., 2015. Single and combined releases of biological control agents against canopy- and soil-dwelling stages of *Frankliniella occidentalis* in cyclamen. *BioControl*. Vol. 60, no. 3, pp. 341-350. DOI 10.1007/s10526-014-9641-4.
- RCP Flukiver ND, 2022. [en ligne]. [Consulté le 25 août 2022]. Disponible à l'adresse: <http://www.ircp.anmv.anses.fr/rcp.aspx?NomMedicament=FLUKIVER>
- RCP lévamisole 3,75%, 2022. [en ligne]. [Consulté le 25 août 2022]. Disponible à l'adresse: <http://www.ircp.anmv.anses.fr/rcp.aspx?NomMedicament=LEVAMISOLE+3%2C75+%25+BUVABLE>
- RCP Panacur 2,5% ND, 2022. [en ligne]. [Consulté le 25 août 2022]. Disponible à l'adresse: <http://www.ircp.anmv.anses.fr/rcp.aspx?NomMedicament=PANACUR+2%2C5+%25>

- RCP Valbazen ND, 2022. [en ligne]. [Consulté le 25 août 2022]. Disponible à l'adresse: <http://www.ircp.anmv.anses.fr/rcp.aspx?NomMedicament=VALBAZEN+MOUTONS+ET+CHEVRES+1%2C9+%25>
- RCP ZOLVIX™ 25 mg/mL Solution buvable pour ovins, 2022. [en ligne]. [Consulté le 25 août 2022]. Disponible à l'adresse: <https://www.med-vet.fr/medicament-zolvix-25-mg-ml-solution-buvable-ovins-p2905>
- RODRIGUEZ, J.G. et WADE, C.F., 1961. The Nutrition of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae) in Relation to Its Predatory Action on the House Fly Egg. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 54, no. 6, pp. 782-788. DOI 10.1093/aesa/54.6.782.
- RODRIGUEZ, J. G., WADE, C.F. et WELLS, C.N., 1962. Nematodes as a Natural Food for *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae), a Predator of the House Fly Egg. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 55, no. 5, pp. 507-511. DOI 10.1093/aesa/55.5.507.
- ROTH, J.P., MACQUEEN, A. et BAY, D.E., 1988. Predation by the Introduced Phoretic Mite, *Macrocheles peregrinus* (Acari: Macrochelidae) on the Buffalo Fly, *Haematobia irritans exigua* (Diptera: Muscidae) in Australia¹. *Environmental Entomology*. Vol. 17, no. 3, pp. 603-607. DOI 10.1093/ee/17.3.603.
- RUEDA-RAMÍREZ, D., RIOS-MALAVAR, D., VARELA-RAMÍREZ, A. et MORAES, G.J., 2019. Biology and predation capacity of *Parasitus bituberosus* (Acari: Mesostigmata: Parasitidae) on *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), and free-living nematodes as its complementary prey. *Pest management science*. Vol. 75, Issue 7, pp 1819-1830.
- SANDS, B. et WALL, R., 2017. Dung beetles reduce livestock gastrointestinal parasite availability on pasture. *Journal of Applied Ecology*, 54. pp. 1180-1189.
- SCHEUERLE, M.C., MAHLING, M. et PFISTER, K., 2009. Anthelmintic resistance of *Haemonchus contortus* in small ruminants in Switzerland and Southern Germany. *Wiener klinische Wochenschrift*. Vol. 121, no. S3, pp. 46. DOI 10.1007/s00508-009-1235-2.

- SINGH, P., MCELLISTREM, M.T et RODRIGUEZ, J.G., 1967. The response of some macrochelids to temperature and humidity (Acarina: Macrochelidae). *Acarologia*, t. IX, fasc. 1. pp. 21.
- SKRIPSKY, T et HOFFMANN, S, 2010. Assessment of risk of monepantel faecal residues to dung fauna: PRODUCTION ANIMALS. *Australian Veterinary Journal*. Vol. 88, no. 12, pp. 490-496. DOI 10.1111/j.1751-0813.2010.00645.x.
- SOMMER, C. et NIELSEN, B. Overgaard, 1992. Larvae of the dung beetle *Onthophagus gazella* F. (Col., Scarabaeidae) exposed to lethal and sublethal ivermectin concentrations. *Journal of Applied Entomology*. Vol. 114, no. 1-5, pp. 502-509. DOI 10.1111/j.1439-0418.1992.tb01158.x.
- STEAR, M.J., DOLIGALSKA, M. et DONSKOW-SCHMELTER, K., 2007. Alternatives to anthelmintics for the control of nematodes in livestock. *Parasitology*. Vol. 134, no. 2, pp. 139-151. DOI 10.1017/S0031182006001557.
- STRONG, L., WALL, R., WOOLFORD, A. et DJEDDOUR, D., 1996. The effect of faecally excreted ivermectin and fenbendazole on the insect colonisation of cattle dung following the oral administration of sustained-release boluses. *Veterinary Parasitology*. Vol. 62, pp 253-266.
- STUHLÍKOVÁ, L., JIRÁSKO, R., VOKŘÁL, I., VALÁT, M., LAMKA, J., SZOTÁKOVÁ, B., HOLČAPEK, M. et SKÁLOVÁ, L., 2014. Metabolic pathways of anthelmintic drug monepantel in sheep and in its parasite (*Haemonchus contortus*): Metabolic pathways of monepantel. *Drug Testing and Analysis*. Vol. 6, no. 10, pp. 1055-1062. DOI 10.1002/dta.1630.
- SUAREZ, V. H., LIFSCHITZ, A. L., SALLOVITZ, J. M. et LANUSSE, C. E., 2003. Effects of ivermectin and doramectin faecal residues on the invertebrate colonization of cattle dung. *Journal of Applied Entomology*. Vol. 127, no. 8, pp. 481-488. DOI 10.1046/j.0931-2048.2003.00780.x.
- SZAFRANEK, P., LEWANDOWSKI, M. et KOZAK, M., 2013. Prey preference and life tables of the predatory mite *Parasitus bituberosus* (Acari: Parasitidae) when offered various prey combinations. *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 61, no. 1, pp. 53-67. DOI 10.1007/s10493-013-9701-y.

- SZEWC, M., DE WAAL, T. et ZINTL, A., 2021. Biological methods for the control of gastrointestinal nematodes. *The Veterinary Journal*. Vol. 268, pp. 105602. DOI 10.1016/j.tvjl.2020.105602.
- SZLENDAK, E. et LEWANDOWSKI, M., 2009. Development and reproductive capacity of the predatory mite *Parasitus consanguineus* (Acari: Parasitidae) reared on the larval stages of *Megaselia halterata* and *Lycoriella ingenua*. *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 47, no. 4, pp. 285-292. DOI 10.1007/s10493-008-9218-y.
- TONELLI, M., 2021. Some considerations on the terminology applied to dung beetle functional groups. *Ecological Entomology*. Vol. 46, no. 4, pp. 772-776. DOI 10.1111/een.13017.
- TYNDALE-BISCOE, M., WALLACE, M. M. H. et MORTON, R., 1981. Arthropod-induced mortality in immature stages of the bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *Bulletin of Entomological Research*. Vol. 71, no. 4, pp. 681-690. DOI 10.1017/S000748530001021X.
- URREA-GALEANO, L.A., ANDRESEN, E., COATES, R., MORA ARDILA, F., DÍAZ ROJAS, A. et RAMOS-FERNÁNDEZ, G., 2019. Horizontal seed dispersal by dung beetles reduced seed and seedling clumping, but did not increase short-term seedling establishment. AMICO, Guillermo C. (éd.), *PLOS ONE*. Vol. 14, no. 10, pp. e0224366. DOI 10.1371/journal.pone.0224366.
- VAN DEN BROM, R., MOLL, L., KAPPERT, C. et VELLEMA, P., 2015. *Haemonchus contortus* resistance to monepantel in sheep. *Veterinary Parasitology*. Vol. 209, no. 3-4, pp. 278-280. DOI 10.1016/j.vetpar.2015.02.026.
- VAN LENTEREN, J.C., 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*. Vol. 57, no. 1, pp. 1-20. DOI 10.1007/s10526-011-9395-1.
- VERDÚ, J.R., CORTEZ, V., MARTINEZ-PINNA, J., ORTIZ, A.J., LUMARET, J.P., LOBO, J.M., SÁNCHEZ-PIÑERO, F. et NUMA, C., 2018. First assessment of the comparative toxicity of ivermectin and moxidectin in adult dung beetles: Sub-lethal symptoms and pre-lethal consequences. *Scientific Reports*. pp. 9.

- VIRLOUVET, G., 2005. Effets des antiparasitaires sur les insectes coprophages. Le point vétérinaire. No. 255, pp. 42-45.
- WADE, C. F. et RODRIGUEZ, J. G., 1961. Life History of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae), a Predator of the House Fly. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 54, no. 6, pp. 776-781. DOI 10.1093/aesa/54.6.776.
- WALL, R. et STRONG, L., 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. *Nature*. Vol. 327, no. 6121, pp. 418-421. DOI 10.1038/327418a0.
- WALTER, D. E. et KRANTZ, G. W., 1986. A review of *glaber* group (s-str) species of the genus *Macrocheles* (Acari, Macrochelidae), and a discussion of species complexes. *Acarologia*, t. XXVIII, fasc. 4. pp. 19.
- WARDHAUGH, K.G., MAHON, R.J., AXELSEN, A., ROWLAND, M.W. et WANJURA, W., 1993. Effects of ivermectin residues in sheep dung on the development and survival of the bushfly, *Musca vetustissima* Walker and scarabaeine dung beetle, *Euoniticellus fulvus* Goeze. Vol. 43, pp. 139-157.
- WARDHAUGH, K.G., 2005. Insecticidal activity of synthetic pyrethroids, organophosphates, insect growth regulators, and other livestock parasiticides: An Australian perspective. *Environmental Toxicology and Chemistry*. Vol. 24, no. 4, pp. 789-796. DOI 10.1897/03-588.1.
- WARDHAUGH, K.G., HOLTER, P. et LONGSTAFF, B., 2001. The development and survival of three species of coprophagous insect after feeding on the faeces of sheep treated with controlled-release formulations of ivermectin or albendazole. *Australian Veterinary Journal*. Vol. 79, no. 2, pp. 125-132. DOI 10.1111/j.1751-0813.2001.tb10721.x.
- WEN, M.F., CHI, H., LIAN, Y.X., ZHENG, Y.H., FAN, O.H. et YOU, M.S., 2019. Population characteristics of *Macrocheles glaber* (Acari: Macrochelidae) and *Stratiolaelaps scimitus* (Acari: Laelapidae) reared on a mushroom fly *Coboldia fuscipes* (Diptera: Scatopsidae). *Insect Science*. Vol. 26, no. 2, pp. 322-332. DOI 10.1111/1744-7917.12511.

- WILSON, D.S. et KNOLLENBERG, W. G., 1987. Adaptive indirect effects: the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites. *Evolutionary Ecology*. Vol. 1, no. 2, pp. 139-159. DOI 10.1007/BF02067397.
- YASUI, Y., 1997. Sperm competition and the significance of female multiple mating in the predatory mite *Parasitus fimetorum*. *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 21, no. 10-11, pp. 651-664. DOI 10.1007/BF02803508.
- YOKOYAMA, K., KAI, H., KOGA, T. et AIBE, T., 1991a. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology and Biochemistry*. Vol. 23, no. 7, pp. 649-653. DOI 10.1016/0038-0717(91)90078-X.
- YOKOYAMA, K., KAI, H. et TSUCHIYAMA, H., 1991b. Paracoprid dung beetles and gaseous loss of nitrogen from cow dung. *Soil Biology and Biochemistry*. Vol. 23, no. 7, pp. 643-647. DOI 10.1016/0038-0717(91)90077-W.
- ZRIKI, G., BLATRIX, R. et ROY, L., 2020. Predation interactions among henhouse-dwelling arthropods, with a focus on the poultry red mite *Dermanyssus gallinae*. *Pest management science* ; 76 : 3711-3719 DOI 10.1002/ps.5920
- ZULALIAN, J., STOUT, S.J., DACUNHA, A.R., GARCES, T. et MILLER, P., 1994. Absorption, Tissue Distribution, Metabolism, and Excretion of Moxidectin in Cattle. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. Vol. 42, no. 2, pp. 381-387. DOI 10.1021/jf00038a028.

ANNEXES

Annexe 1 : Principaux antiparasitaires vétérinaires (Antiparasitaires internes et externes | LMV)

Famille	Principaux représentants	Activité
Insecticides ou acaricides		
Organophosphorés.	Dimpylate. Phoxime.	Insecticide (puces...) et acaricide (gales)
Pyréthroïdes	Perméthrine. Deltaméthrine. Fenvalérate. Fluméthrine. Cyperméthrine...	Insecticide (puces, mouches, moustiques...) et acaricide (tiques...)
Phénylpyrazolés	Fipronil. Pyriprole	Insecticide (puces) et acaricide (tiques, poux)
Néonicotinoïdes	Imidaclopride. Nitempyran. Dinotéfurane.	Insecticide (puces)
Oxadiazines	Indoxacarbe	Insecticide (puces)
Spinosoïdes	Spinosad	Insecticide (puces)
Isoxazolines	Fluralaner. Afoxolaner. Sarolaner. Lotilaner	Insecticide (puces) et acaricide (tiques...). Poux rouges des volailles (fluralaner)
IGR. Inhibiteurs de croissance des insectes	Lufénuron. Méthoprène. Pyriproxifène. Dicyclanil.	Insecticide (puces, mouches)
Divers	Amitraz	Acaricide
Endectocides (insecticide, acaricide, filaricide, nématocide)		
Avermectines	Ivermectine. Doramectine. Éprinomectine. Sélamectine.	Insecticide (puces, mouches), acaricide (gales, poux), filaricide, nématocide (strongles, ascaris...).
Milbémycines	Moxidectine. Milbémycine oxime	Insecticide (puces, mouches), acaricide (gales, poux), filaricide, nématocide (strongles, ascaris...).
Anthelminthiques (nématocide, cestodicide, douvicide)		
Benzimidazoles et probenzimidazoles	Albendazole. Fenbendazole. Flubendazole. Oxfendazole. Oxibendazole. Fébantel. Nétobimin.	Nématocide principalement. Cestocides parfois. Douvicide rarement (triclabendazole, nétobimin)
Autres	Pipérazine	Ascarifuges
	Pyrantel	Nématocide.
	Lévamisole	Nématocide.
	Émodepside	Nématocide.
	Nitroscanate	Nématocide et cestodicide.
	Niclosamide	Ténicide.
	Praziquantel	Cestodicide
	Oxyclozanide. Closantel	Douvicide (± nématocide, closantel).
	Monépantel	Nématocide (strongles résistants aux autres familles)
Mélarsomine	Filaricide	
Anticoccidiens et autres antiprotozoaires		
Sulfamides	Sulfaguanidine. Sulfadimidine. Sulfadiméthoxine. Sulfaquinoxaline.	Anticoccidiens (et anti-infectieux)
Triazines	Diclazuril. Toltrazuril	Anticoccidiens (porcs, veaux, agneaux).
Aminopyrimidines	Amprolium. Pyriméthamine.	Anticoccidiens
Quinoléines	Décoquinate	Anticoccidien (aliment médicamenteux)
Quinazolinone	Halofuginone	Cryptosporidicide
Carbanilides	Imidocarbe	Piropasmicide.

Dérivés de l'antimoine	Antimoniote	Leishmanicide
Nitro-Imidazolés	Dimétridazole. Carnidazole. Ronidazole	Antiprotozoaires (pour pigeons)
Antimycosiques (antifongiques)		
Antibiotique	Griséofulvine	Teignes
Imidazolés	Kétoconazole. Énilconazole. Clotrimazole.	Teignes.
	Itraconazole. Parconazole	Candidoses (parconazole)
Autres	Miconazole	Antifongique
	Nystatine	Antifongique (candidoses)
	Iode et iodophores, benzalkonium, hexétidine, chlorhexidine	Antiseptiques antifongiques
	Iodure de sodium	Langue de bois (bovins)

Annexe 2 : Répartition des données des séries de mise au point du protocole et d'expérimentation avec acariens :

N° série (Nb de réplicats)	Témoin (L3/mL)						Macrocheles (L3/mL)					
	Min	1Q	Med	Moy	3Q	Max	Min	1Q	Med	Moy	3Q	Max
1 (6)	246,9	328,1	357,8	382,8	441,4	546,9						
2 (4)	268,8	271,1	303,1	314,1	346,1	381,2						
3 (4)	125,0	178,9	214,1	196,9	232,0	234,4	21,88	35,94	42,19	42,19	48,44	62,5
4 (5)	50	84,38	121,88	143,12	184,38	275	9,375	12,5	18,750	41,875	81,250	87,5
5 (10)	0	7,812	31,250	58,125	94,531	196,875	0	1,562	6,250	16,875	11,719	87,500
6 (8)	228,1	328,1	398,4	428,1	551,6	662,5	40,62	115,62	235,94	231,25	350,78	384,38
7 (7)	140,6	226,6	265,6	250,0	281,2	328,1	71,88	159,38	225,00	210,27	271,88	312,5

Maÿliss, Fleur, Bégou

Résumé

*Les acariens phorétiques de bousiers comme agents de biocontrôle d'*Haemonchus contortus* : étude expérimentale*

Haemonchus contortus est un Nématode hématophage parasite de la caillette des petits ruminants. Ce parasite fait l'objet d'une lutte chimique contre laquelle il est de plus en plus résistant. De plus, ces molécules ont un impact sur nos écosystèmes, notamment en agissant sur la faune non-cible. Les Coléoptères coprophages, qui nous rendent de nombreux services écosystémiques, en sont les premières victimes. Il est alors essentiel de chercher des alternatives pour lutter contre ce parasite tout en préservant nos écosystèmes. Les acariens phorétiques des bousiers sont une piste intéressante pour lutter contre *Haemonchus contortus* dans le milieu extérieur. En effet, ces derniers sont des prédateurs des larves L3, infectantes.

Mots-clés : *Haemonchus contortus*, Biocontrôle, Phorésie, Coléoptère coprophage, *Macrocheles*, *Parasitus*

Abstract

Phoretic mites of dung beetles as biocontrol agents of *Haemonchus contortus*: experimental study.

Haemonchus contortus is a haematophagous nematode parasitic on the abomasum of small ruminants. This parasite is the subject of a chemical control against which it is ever more resistant. In addition, these chemicals have an impact on ecosystems, in particular by acting on non-target fauna. Coprophagous beetles, which provide us many ecosystemic services, are the first victims. It is therefore essential to look for alternatives to fight against this parasite while preserving our ecosystems. Phoretic mites of dung beetles are an interesting way to control *Haemonchus contortus* in the environment as they are predators of infective L3 larvae.

Keywords : *Haemonchus contortus*, biocontrol, phoresy, dung beetle, *Macrocheles*, *Parasitus*