

Séance dédiée : « La gale, une maladie toujours d'actualité chez l'Homme et l'animal »

COMMUNICATION

***Sarcoptes scabiei* : quel est ce parasite ? Comment se transmet-il et quelle pourrait être son origine ?**

MOTS-CLÉS : *SARCOPTES SCABIEI*. ACARI. MAMMIFÈRES. TRANSMISSION DE MALADIE INFECTIEUSE. GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Sarcoptes scabiei: *what kind of parasite is it? How is it transmitted and what could be its origin?*

KEY-WORDS: *SARCOPTES SCABIEI*. ACARI. MAMMALS. DISEASE TRANSMISSION, INFECTIOUS. GENETICS, POPULATION

Jacques GUILLOT *,**

L'auteur déclare les liens d'intérêt 2014-2016 suivants : honoraires d'orateur de la part de MSD Santé animale, Merial, Ceva, Bayer Santé animale et Zoétis.

RÉSUMÉ

Sarcoptes scabiei est un acarien ectoparasite obligatoire. Sa présence dans la couche cornée de l'épiderme est à l'origine de la gale dite sarcoptique. Cette ectoparasitose, très contagieuse, a été décrite chez de nombreuses espèces de mammifères dont l'homme et la plupart des animaux domestiques. *Sarcoptes scabiei* est un acarien microscopique de contour ovalaire et pourvu de pattes très courtes. L'ensemble du cycle évolutif se déroule à la surface de la peau ou dans des galeries creusées dans la couche cornée de l'épiderme. La durée du cycle (environ deux semaines) et la grande prolificité des sarcoptes femelles permettent parfois la prolifération des parasites et facilitent grandement leur dissémination. La trans-

* Équipe de recherche Dynamyc (EA 7380), École nationale vétérinaire d'Alfort, Maisons-Alfort & Créteil, UPE, France

** Unité de Parasitologie-Mycologie-Dermatologie, École nationale vétérinaire d'Alfort, Maisons-Alfort, UPE, France

Tirés à part : Professeur Jacques GUILLOT, même adresse

Article reçu le 6 janvier 2017, accepté le 16 janvier 2017

mission se fait par contact direct ou par l'intermédiaire de l'environnement dans lequel l'acarien est capable de survivre pendant une courte période. La diversité génétique de S. scabiei n'est pas clairement définie et l'unicité de l'espèce a longtemps fait l'objet de controverses. On distingue classiquement des variétés adaptées à une espèce animale ou un groupe zoologique. Ces variétés semblent le plus souvent inter-transmissibles mais leur développement est abortif chez les hôtes anormaux. La diversité des sarcoptes doit être appréciée à l'échelle des populations.

SUMMARY

Sarcoptes scabiei (S. scabiei) is an obligate ectoparasitic mite. Its presence and proliferation in the skin is responsible for a disease called scabies in humans and sarcoptic mange in animals. It is a very contagious condition which has been described in a wide range of mammalian species including human beings and most domestic animals. S. scabiei is a microscopic mite with an oval body and short legs. All the steps of the life cycle take place into the skin or in burrows excavated in the stratum corneum. The development of adult from eggs takes only 2 weeks and the prolificity of females is high allowing a rapid dissemination of the parasites. The transmission of S. scabiei can be reached by direct contact between individuals, or indirectly by the environment in which the parasite is able to survive for a short period of time. The taxonomic status of S. scabiei has been a matter of controversy and the question remains of whether it represents a single species or several taxa. Varieties adapted to a single mammalian species or a group of related mammals are classically recognized. Usually, these varieties can be transmitted between different animal species but in that case the disease is self-limited. Diversity of sarcoptes should be assessed at the population level.

INTRODUCTION

Les acariens constituent un groupe d'arthropodes très diversifié. Près de 50 000 espèces sont actuellement décrites et tout laisse à penser que de très nombreuses autres restent à découvrir. Les plus anciens fossiles d'acariens remontent au début du Dévonien (il y a 400 millions d'années) et l'on estime que les acariens ont été les premiers arthropodes à coloniser le milieu terrestre [1]. L'immense majorité des espèces actuelles vivent à l'état libre dans le milieu extérieur. Cependant, certains groupes réunissent des espèces parasites devenues dépendantes de l'écosystème cutané de vertébrés (cas des Acariidés psoriques) ou se nourrissant exclusivement du sang des vertébrés (cas des tiques). *Sarcoptes scabiei* est une de ces espèces parasites obligatoires. Elle fait partie de la Famille des Sarcoptidés dont la particularité est de vivre dans la couche cornée de l'épiderme de chauves souris, de rongeurs et de primates, principalement. Cependant, contrairement aux autres Sarcoptidés qui présentent une forte spécificité d'hôte, l'espèce *S. scabiei* est capable d'infester de très nombreuses espèces de mammifères [2, 3]. Il est traditionnellement admis que cet acarien est, à l'origine, un parasite d'Hominidés qui aurait secondairement été capable de parasiter des animaux domestiques vivant au contact de l'homme puis des espèces sauvages [4].

Nous présenterons les particularités morphologiques et biologiques de l'espèce *S. scabiei*. La question de l'origine du parasite sera abordée à partir d'analyses moléculaires récentes. Quelques éléments relatifs à la génétique des populations de parasites seront également présentés. Ces éléments permettent de mieux comprendre les modes de transmission au sein des communautés d'hôtes.

MORPHOLOGIE

L'implication d'acariens microscopiques dans la gale humaine a été reconnue dès 1687 par Bonomo et Cestoni mais c'est seulement en 1778 que fut publiée par De Geer la première description précise de son agent causal, *Sarcoptes scabiei* (d'après 4). Le parasite se présente comme un acarien au corps globuleux à contour ovalaire. Le mâle mesure de 210 à 285 μm . La femelle est de plus grande taille et peut atteindre 500 μm (figure 1). Comme tous les acariens, les sarcoptes adultes sont octopodes. Le rostre est court et carré. La face dorsale des sarcoptes comporte des ornements caractéristiques : des écailles triangulaires en rangées transversales ainsi que des épines en « clou de tapisier » (figure 2). Les pattes sont courtes : elles ne dépassent pas le rostre vers l'avant et le bord postérieur du corps vers l'arrière [2, 4]. La couleur des adultes est blanchâtre à l'exception des parties sclérifiées qui sont brunâtres à l'extrémité antérieure du corps. Cette particularité peut être mise à profit dans le cadre de la détection des sarcoptes par dermoscopie chez l'homme (on parle du signe du « deltaplane »). À l'extrémité des pattes I et II (et sur les pattes IV chez le mâle), des ventouses portées par des pédicules longs et non articulés sont visibles. La morphologie générale des nymphes et des larves est semblable à celle des adultes. Les nymphes sont octopodes mais ne possèdent pas d'orifice génital. Les larves sont hexapodes et de plus petite taille que les nymphes et les adultes. Les œufs de sarcoptes sont pondus dans les galeries creusées par les femelles fécondées. Ils ont une forme ovoïde régulière et mesurent 175 μm de long pour 100 μm de large.

Ce cadre morphologique général est soumis à de grandes variations, en particulier chez les sarcoptes femelles. Cette diversité morphologique rapportée dès les premières observations détaillées du XIX^e siècle a longtemps entretenu la polémique sur l'unicité de l'espèce *S. scabiei*. En 1968, Alexandre Fain publie les résultats d'un travail incluant l'observation microscopique d'un très grand nombre d'exemplaires de sarcoptes [4]. Selon ce travail, les caractères qui sont les plus sujets à variation incluent : (i) la dimension du corps des femelles, (ii) la dimension de la « clairière » (une zone située sur la face dorsale et dépourvue d'écaille), (iii), la longueur de certaines soies et (iv) le nombre et la disposition des écailles dorsales. L'analyse de Fain a clairement montré que les sarcoptes femelles présentent un mélange de caractères morphologiques, les uns stables, les autres instables. Les premiers restent pratiquement identiques chez toutes les populations alors que les seconds peuvent présenter d'importantes variations. Ces variations peuvent intéresser certains individus dans une même population ou être en rapport avec la nature de l'hôte et parfois, chez le même hôte, avec son origine géographique. La conclusion de ce

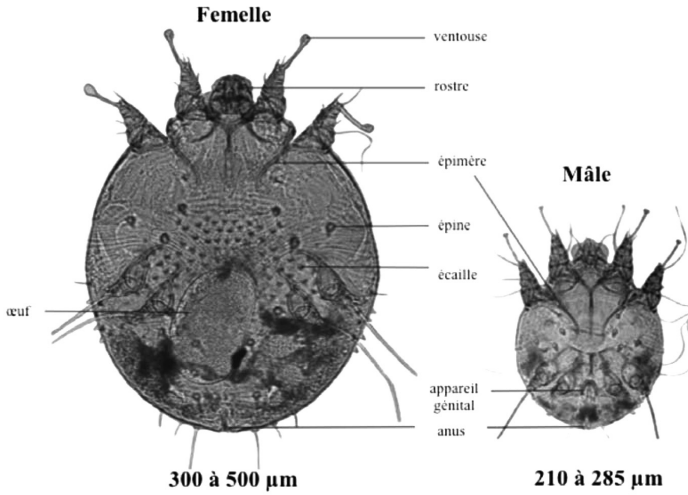


FIG. 1. — Morphologie de l'acarien *Sarcoptes scabiei*. Aspect en microscopie optique (Parasitologie, EnvA)

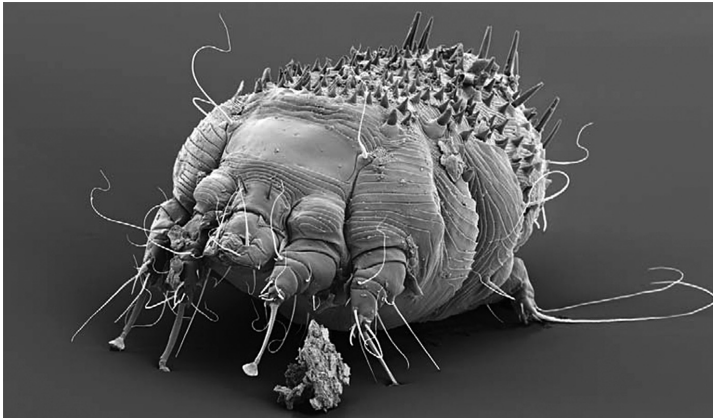


FIG. 2. — Morphologie de l'acarien *Sarcoptes scabiei*. Aspect en microscopie électronique à balayage (Bayer Santé animale)

travail est que l'unicité de l'espèce *S. scabiei* ne doit pas être remise en cause mais que ce taxon comporte de multiples populations qui se différencient par des caractères morphologiques et biologiques.

CYCLE ÉVOLUTIF

Le cycle évolutif de *S. scabiei* n'a été décrit avec précision qu'à la fin des années 1980 [5] (figure 3). L'accouplement des sarcoptes a lieu à la surface de la peau de l'hôte parasité. Après la fécondation, la femelle creuse une galerie dans la couche cornée de l'épiderme avec un rythme de progression de l'ordre de deux millimètres par jour. La femelle se nourrit de débris épidermiques et de sérosités. Elle pond un à quatre œufs par jour et meurt au bout d'un à deux mois. L'œuf éclot en trois ou quatre jours pour donner une larve hexapode qui sort de la galerie. À l'issue de deux mues successives, la larve se transforme en protonympe puis en tritonympe. Une dernière mue conduit à la formation d'un sarcopte mâle ou femelle [2, 3]. Arlian et Vyszynski-Moher [5] ont déterminé qu'une durée de 10 à 13 jours était nécessaire pour qu'un sarcopte adulte (de la variété *canis*) soit formé à partir d'un œuf. Dans la plupart des cas chez l'homme et l'animal, on ne retrouve

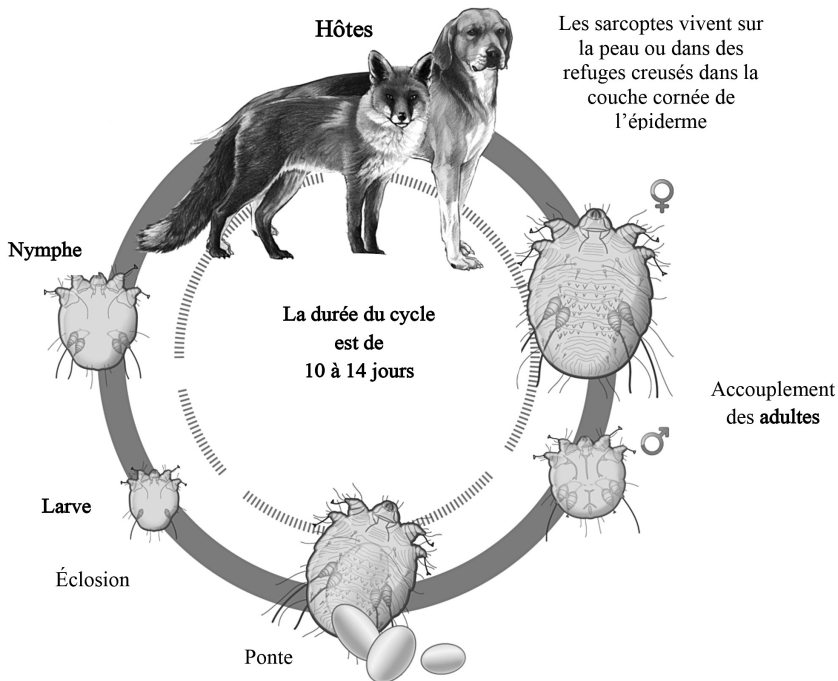


FIG. 3. — Cycle évolutif de l'acarien *Sarcoptes scabiei* (adapté de Merial)

qu'un petit nombre de sarcoptes femelles sur un hôte ; dans le cas de gale profuse, le nombre de sarcoptes peut être considérablement augmenté : on compte alors plusieurs centaines voire plusieurs millions de sarcoptes sur un seul individu.

La transmission est essentiellement le fait des femelles fécondées, rarement des formes larvaires. La gale se transmet surtout de manière directe, par contact entre individus de la même espèce. À ce titre, la gale peut être considérée comme une maladie sexuellement transmissible. Elle peut aussi être transmise de manière indirecte, par l'intermédiaire de l'environnement (linge, literie, mobilier pour l'homme ; litière, matériel de toilette, cages ou terriers pour les animaux). Arlian et coll. [6] ont montré que les sarcoptes pouvaient survivre pendant 24 à 36h dans un environnement domestique (à 21° C et 40-80 % d'humidité relative) et conservaient leur pouvoir infectieux. Les femelles et les nymphes semblent survivre plus longtemps que les larves et les mâles. Une température basse (entre 10 et 15° C) ainsi qu'un taux d'humidité relative élevé sont des paramètres favorables à la survie dans l'environnement. Les nymphes de sarcoptes sont capables de survivre pendant 21 jours à 10° C et un taux d'humidité de 97 % [6].

ORIGINE

La Famille des Sarcoptidés comporte un petit nombre d'espèces qui vivent dans la couche cornée de l'épiderme de certains mammifères (tableau I).

Il est probable qu'ils dérivent d'acariens ectoparasites peu différenciés et qu'ils partagent un ancêtre commun avec les Psoroptidés, des acariens parasites obligatoires vivant à la surface de la peau de mammifères. Dans son étude approfondie des acariens Sarcoptidés, Fain a montré que les trois genres les plus proches morphologiquement de *Sarcoptes* sont *Prosarcoptes*, *Cosarcoptes* et *Pithesarcoptes* [4]. Comme ces trois genres ne sont connus que chez des primates, Fain a formulé l'hypothèse suivant laquelle l'ancêtre du genre *Sarcoptes* était également un parasite de primates. En s'adaptant à l'homme, le parasite aurait acquis la forme *Sarcoptes*. Par la suite, l'homme aurait transmis son propre parasite aux divers animaux domestiques avec lesquels il est entré en contact [4]. La contamination d'animaux sauvages aurait finalement eu lieu soit directement à partir de l'homme soit indirectement par l'intermédiaire d'animaux domestiques. Cette hypothèse est actuellement considérée comme la plus probable malgré l'absence de preuves formelles fondées sur des analyses moléculaires. En 1983, Andrews propose une chronologie de la transmission inter-spécifique fondée sur les étapes supposées de la domestication des principales espèces (chiens, moutons, chèvres, porcs, bovins, et chevaux) [7]. Suivant ce schéma, le chien aurait été l'une des toutes premières espèces animales à avoir été « colonisée » par des sarcoptes d'origine humaine. Récemment, une analyse moléculaire [8] a apporté des éléments en faveur d'un schéma légèrement différent... Selon cette étude fondée sur le polymorphisme d'une partie du gène mitochondrial codant pour une sous-unité de la cytochrome oxydase (*Cox1*), les

TABLEAU I. — Composition de la Famille des Sarcoptidés

Genres	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces de mammifères parasitées
<i>Sarcoptes</i>	1 (<i>Sarcoptes scabiei</i>)	> 100
<i>Prosarcoptes</i>	1	3 espèces de singes de l'Ancien Monde
<i>Cosarcoptes</i>	1	1 espèce de singe de l'Ancien Monde
<i>Pithesarcoptes</i>	1	1 espèce de singe de l'Ancien Monde
<i>Kutzerocoptes</i>	1	1 espèce de singe du Nouveau Monde
<i>Diablicoptes</i>	1	1 espèce de marsupial
<i>Satanicoptes</i>	1	2 espèces de marsupiaux
<i>Trixacarus</i>	2	3 espèces de rongeurs
<i>Notoedres</i>	7	3 espèces de carnivores, 9 rongeurs, 1 Primate
<i>Metanotoedres</i>	2	4 espèces de chauves-souris
<i>Jansnotoedres</i>	2	2 espèces de rongeurs
<i>Bakeracarus</i>	2	5 espèces de chauves-souris
<i>Neonotoedres</i>	1	1 espèce de chauves-souris
<i>Chirophagoides</i>	1	1 espèce de chauves-souris
<i>Chirnyssoides</i>	6	15 espèces de chauves-souris
<i>Chirnyssus</i>	2	3 espèces de chauves-souris
<i>Nycteridocoptes</i>	12	26 espèces de chauves-souris

sarcoptes de l'homme pourraient avoir une origine canine. Au total, 21 haplotypes ont été obtenus à partir des acariens prélevés sur 5 espèces-hôtes (l'homme, le chien, le renard roux, le chien viverrin et le chacal doré) et provenant de 9 localisations géographiques différentes. Les sarcoptes prélevés chez l'homme ont montré un index de diversité génétique bien inférieur à celui des sarcoptes provenant des carnivores et plus particulièrement des chiens.

L'impact de la gale sarcoptique est considérable pour certains animaux sauvages. La prévalence d'infestation est élevée et la mortalité associée aux lésions cutanées étendues peut parfois représenter une menace potentielle pour la survie de l'espèce. La gale est actuellement reconnue comme une menace sérieuse pour le renard roux (*Vulpes vulpes*) [9], le coyote (*Canis latrans*) [10], le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) [11], deux espèces de wombats (*Vombatus ursinus* et *Lasiorhinus latifrons*) [12, 13], le lynx roux (*Lynx rufus*) [14] et le loup gris (*Canis lupus*) [15]. Le

cas du wombat commun (*Vombatus ursinus*), un marsupial emblématique de la côte est de l'Australie, a fait l'objet d'une attention plus particulière. Le premier cas de gale du wombat a été rapporté au début du XIX^e siècle mais ces dernières années, l'impact de la parasitose semble s'être accentué et des colonies entières de wombats sont actuellement décimées. En analysant la séquence du gène *CoxI*, Skerrat et coll. [16] ont été les premiers à évoquer l'hypothèse suivant laquelle les sarcoptes de wombats auraient été transmis à partir des chiens qui ont accompagné les colons britanniques en Australie. Cette hypothèse a été récemment confirmée en incluant un plus grand nombre de parasites et en diversifiant l'origine géographique des sarcoptes [17].

SPECIFICITÉ D'HÔTE ET GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE SARCOPTES

Étudier la spéciation revient en grande partie à étudier les mécanismes qui conduisent des populations à ne plus échanger de matériel génétique. On parle d'isolement reproductif. Si cet isolement se poursuit suffisamment longtemps, chaque population a la possibilité d'évoluer indépendamment (des autres populations) et d'exprimer à terme des caractères phénotypiques propres comme celui de ne parasiter qu'un seul hôte. La survie des sarcoptes semble limitée dans l'environnement et le processus de reproduction sexuée ne peut se faire que sur les hôtes parasités. Dans de telles conditions, il est assez logique que des populations adaptées à un type d'hôte soient progressivement apparues. Il est également logique que des populations éloignées géographiquement se soient progressivement différenciées. Les résultats des analyses moléculaires sont le reflet de ce subtil mélange de différenciation d'hôte et de différenciation géographique [8, 16, 17, 18-31] (tableau II). Certains marqueurs, comme les microsatellites, sont capables de définir assez précisément le contour des populations de sarcoptes dans une région donnée. L'étude de Gayuka et coll. [21] a plus précisément porté sur les sarcoptes d'animaux sauvages (des prédateurs et leurs proies) au Kenya. En utilisant huit marqueurs microsatellites, il a été montré qu'une population de sarcoptes était partagée entre les gnous et leurs prédateurs (les lions et les guépards), qu'une autre population était partagée entre les gazelles de Thomson et leurs principaux prédateurs (les guépards) et enfin que les gazelles pouvaient aussi héberger une population de sarcoptes qui leur sont propres. Cette étude a confirmé qu'une transmission de parasites entre des proies et des prédateurs était non seulement possible mais sans doute fréquente. Elle a également confirmé que la capacité de transmission inter-spécifique était variable en fonction des populations. Les autres marqueurs qui ont été souvent utilisés pour étudier la diversité génétique de *S. scabiei* sont certains gènes mitochondriaux, en particulier *CoxI* (tableau II). Selon l'analyse d'Andriantsoanirina et coll., les sarcoptes provenant de l'homme sont répartis dans 3 populations distinctes [29]. Deux de ces populations semblent spécifiques de l'homme alors que la dernière comporte des sarcoptes provenant de l'homme et de différents animaux.

Tableau II. — Marqueurs génétiques et principaux résultats concernant la structure des populations de *Sarcoptes scabiei* chez l'homme et les animaux

Marqueurs génétiques	Espèces-hôtes (origine géographique)	Principaux résultats	Réf.
Microsatellites			
Sarms 1, 15, 20	Hommes et chiens (USA, Panama et Australie)	Les populations de sarcoptes semblent hôtes-spécifiques	18
Sarms 33-38, 40, 41, 44 et 45	Chamois et renards roux (Italie)	Il n'y a pas de flux de gènes entre les populations de sarcoptes provenant d'hôtes différents (bien que sympatriques)	19
Sarms 33-38, 40, 41, 44 et 45	15 mammifères sauvages (Italie, France et Espagne)	Il n'y a pas de flux de gènes entre les populations provenant d'hôtes différents (bien que sympatriques)	20
Sarms 34-37, 40, 41, 44 et 45	Gazelles de Thomson, gnous, guépards et lions (Kenya)	Certaines populations de sarcoptes semblent hôte-spécifiques, d'autres ont une structure qui révèle un flux de gènes des sarcoptes des proies vers les sarcoptes des prédateurs	21
Sarms 33-38, 40, 41 et 44	Chamois, cerfs Elaphe, chevreuils et renards roux (Espagne)	La structure génétique des populations de sarcoptes semble stable sur une période de 11 ans	22
Sarms 33-38 (sauf 35), 40, 41, 44 et 45	Ratons-laveurs, renards roux, chamois, ours bruns (Allemagne, Italie et Suisse)	Les sarcoptes de ratons laveurs et de renards semblent former une population homogène (et différente de celles des sarcoptes provenant d'autres animaux). Il est probable que les ratons laveurs aient été contaminés à partir des renards	23
Gènes mitochondriaux			
<i>ARNr 16S</i>	Chamois et renards roux (Italie et Espagne)	La structure des populations de sarcoptes est dépendante de l'origine géographique et non des espèces-hôtes	24
<i>ARNr 16S</i> et <i>Cox1</i>	Hommes, chiens, chimpanzés, marsupiaux (Panama, Australie, USA, Suède)	Les populations de sarcoptes provenant de l'homme sont différentes de celles des animaux	25
	Buffles, bovins, moutons, lapins (Égypte)	La structure des populations de sarcoptes est dépendante de l'origine géographique mais aussi des espèces-hôtes	26
<i>ARNr 12S</i>	Wombats, chiens et hommes (Australie)	En Australie, les sarcoptes de wombats, de chiens et d'homme semblent former une population homogène. Il est probable que les wombats aient été contaminés à partir des chiens des colons britanniques	16

	Hommes, chiens, wombats (France, Australie)	Les sarcoptes de wombats, de chiens et d'homme semblent former une population homogène. Il est probable que les wombats aient été contaminés à partir des chiens des colons britanniques	17
<i>Cox1</i>	Hommes et 9 espèces animales (dont le chien) (Chine, Australie, Panama)	Les sarcoptes provenant de l'homme se répartissent en 3 populations dépendantes de l'origine géographique. Les sarcoptes provenant des animaux sont regroupés dans une seule population	27
	Porcs, lapins, renards, chacals et hérissons (Israël)	La structure des populations de sarcoptes est dépendante de l'origine géographique et non des espèces-hôtes	28
	Hommes, porcs, chiens (Origines diverses)	Les sarcoptes provenant de l'homme sont répartis dans 3 populations distinctes. Deux de ces populations sont hôtes spécifiques. La dernière comporte des sarcoptes provenant de différents mammifères	29
	Hommes, chiens, chacals, chiens viverrins, renards (Origines diverses)	La diversité génétique des sarcoptes de chiens est plus élevée que celle des sarcoptes provenant de l'homme. Il est possible que le chien soit à l'origine de la contamination initiale de l'homme	8
ITS (<i>Internal Transcribed Spacer</i>) 2			
	Nombreuses espèces de carnivores, d'herbivores ou de marsupiaux	L'analyse des séquences ne permet pas de regrouper les sarcoptes en fonction de l'espèce-hôte ou de l'origine géographique	30,31

Les sarcoptes d'animaux qui ont été accusés de produire des lésions de gale chez l'homme provenaient des espèces suivantes : le chien, le loup, le renard roux, le lion, la chèvre, le mouton, le dromadaire, le chameau, le lama, le cheval, le lapin, le porc, le koala et le wombat commun [4, 33-36]. Il est classiquement admis que les sarcoptes d'origine animale ne sont pas capables de survivre très longtemps sur la peau de l'homme et les lésions observées, de type prurigo galleux, disparaissent spontanément sous réserve que la source de parasites (l'animal contaminant) soit correctement traitée. Il n'est cependant pas exclu que de vrais cas de gale humaine ait une origine animale si l'on considère la faible spécificité d'hôte que semble présenter certaines populations de sarcoptes.

L'infestation des animaux par des sarcoptes d'origine humaine semble exceptionnelle. Elle n'est connue avec certitude que chez le cheval [37]. Selon Fain, une telle infestation se rencontre probablement souvent mais demeure difficile à prouver [4]. Signalons enfin que les expériences dans le but d'infester des animaux au moyen de sarcoptes provenant de cas de gale humaine se sont soldées par des échecs.

CONCLUSION

Sarcoptes scabiei est un acarien Sarcoptidé atypique. Alors que les autres espèces de la même Famille ne sont retrouvées que sur un petit nombre d'espèces-hôtes, *S. scabiei* est capable de parasiter de multiples espèces de mammifères. Ce succès évolutif indéniable est sans doute dû à une extraordinaire capacité d'adaptation et a été facilité par le processus de domestication qui a permis à un parasite de primate (si l'on considère que les premiers sarcoptes provenaient d'Hominidés) ou de carnivores (si l'on considère que les premiers sarcoptes provenaient de Canidés) de rentrer en contact avec de nombreux hôtes potentiels. Les études récentes apportent un éclairage sur les processus de différenciation des populations de sarcoptes. L'origine géographique de même que l'espèce-hôte sont des éléments structurants. Pour certaines populations de sarcoptes, la spécificité d'hôte est devenue prépondérante. Pour d'autres, il semble que des échanges entre espèces-hôtes soient toujours possibles. Des études approfondies sont requises pour déterminer quelle est l'importance de ces populations ubiquistes dans l'épidémiologie de la gale humaine et des gales animales.

RÉFÉRENCES

- [1] Dabert M, Witalinski W, Kazmierski A, Olszanowski Z, Dabert J. Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. *Molecular Phylogenetic Evolution*. 2010;56:222-41.
- [2] Bussi eras J, Chermette R. Abr eg e de parasitologie v et erinaire. Fascicule IV : Entomologie v et erinaire. 1991. Ecole nationale v et erinaire d'Alfort, Service de Parasitologie. 163 pages.
- [3] Currier RW, Walton SF, Currie BJ. Scabies in animals and humans: history, evolutionary perspectives, and modern clinical management. *Annals New York Academy of Sciences*. 2011;1230:E50-E60.
- [4] Fain A. Etude de la variabilit e de *Sarcoptes scabiei* avec une r evision des Sarcoptidae. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*. 1968;47:1-196.
- [5] Arlian LG, Vyszynski-Moher DL. Life cycle of *Sarcoptes scabiei* var. *canis*. *Journal of Parasitology*. 1988;74:427.
- [6] Arlian LG, Vyszynski-Moher DL, Pole MJ. Survival of adults and developmental stages of *Sarcoptes scabiei* var. *canis* when off the host. *Experimental and Applied Acarology*. 1989; 6:181-7.
- [7] Andrews JR. The origin and evolution of host associations of *Sarcoptes scabiei* and the subfamily *Sarcoptinae* Murray. *Acarologia*. 1983;24(1):85-94.
- [8] Andriantsoanirina V, Fang F, Ariey F, Izri A, Foulet F, Botterel F, et al. Are humans the initial source of canine mange? *Parasites & Vectors*. 2016;9:177.
- [9] Nimmervoll H, Hoby S, Robert N, Lommano E, Welle M, Ryser-Degiorgis MP. Pathology of sarcoptic mange in red foxes (*Vulpes vulpes*): macroscopic and histologic characterization of three disease stages. *Journal of Wildlife Diseases*. 2013;49:91-102.

- [10] Pence DB, Windberg LA, Pence BC, Sprowls R. The epizootiology and pathology of sarcoptic mange in coyotes, *Canis latrans*, from south Texas. *Journal of Parasitology*. 1983;69:1100-15.
- [11] Kido N, Itabashi M, Takahashi M, Futami M. Epidemiology of sarcoptic mange in free-ranging racoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*) in Yokohama, Japan. *Veterinary Parasitology*. 2013;191:102-7.
- [12] Skerratt LF, Martin RW, Handasyde KA. Sarcoptic mange in wombats. *Australian Veterinary Journal*. 1998;76:408-10.
- [13] Ruykys L, Taggart DA, Breed WG, Schultz D. Sarcoptic mange in southern hairy-nosed wombats (*Lasiorhinus latifrons*): distribution and prevalence in the Murraylands of South Australia. *Australian Journal of Zoology*. 2009;57:129-38.
- [14] Serieys LE, Lea A, Pollinger JP, Riley SP, Wayne RK. Disease and freeways drive genetic change in urban bobcat populations. *Evolutionary Applications*. 2014;8:75-92.
- [15] Oleaga A, Casais R, Balseiro A, Espi A, Llaneza L., Hartasanchez A. New techniques for an old disease: sarcoptic mange in the Iberian wolf. *Veterinary Parasitology*. 2011;181:255-66.
- [16] Skerratt L, Campbell N, Murrell A, Walton S, Kemp D, Barker S. The mitochondrial 12S gene is a suitable marker of populations of *Sarcoptes scabiei* from wombats, dogs and humans in Australia. *Parasitology Research*. 2002;88:376-9.
- [17] Andriantsoanirina V, Arieu F, Izri A, Bernigaud C, Fang F, Guillot J, et al. Wombats acquired scabies from humans and/or dogs from outside Australia. *Parasitology Research*. 2015; 114(6):2079-2083.
- [18] Walton SF, Choy JL, Bonson A, Valle A, McBroom J, Taplin D, et al. Genetically distinct dog-derived and human-derived *Sarcoptes scabiei* in scabies-endemic communities in northern Australia. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 1999;61:542-7.
- [19] Soglia D, Rasero R, Rossi L, Sartore S, Sacchi P, Maione S. Microsatellites as markers for comparison among different populations of *Sarcoptes scabiei*. *Italian Journal of Animal Sciences*. 2007;6:214-6.
- [20] Rasero R, Rossi L, Soglia D, Maione S, Sacchi P, Rambozzi L, et al. Host taxon-derived *Sarcoptes* mite in European wild animals revealed by microsatellite markers. *Biology and Conservation*. 2010;143:1269-77.
- [21] Gakuya F, Rossi L, Ombui J, Maingi N, Muchemi G, Ogara W, et al. The curse of the prey: *Sarcoptes* mite molecular analysis reveals potential prey-to-predator parasitic infestation in wild animals from Masai Mara, Kenya. *Parasites & Vectors*. 2011;4:193.
- [22] Alasaad S, Oleaga A, Casais R, Rossi L, Molinar-Min A, Soriguer RC, et al. Temporal stability in the genetic structure of *Sarcoptes scabiei* under the host-taxon law: empirical evidences from wildlife-derived *Sarcoptes* mite in Asturias, Spain. *Parasites & Vectors*. 2011; 4:151.
- [23] Renteria-Solis Z, Min AM, Alasaad S, Müller K, Michler FU, Schmäsckhe R, et al. Genetic epidemiology and pathology of raccoon-derived *Sarcoptes* mites from urban areas of Germany. *Medical and Veterinary Entomology*. 2014;28:98-103.
- [24] Berrilli F, D'Amelio S, Rossi L. Ribosomal and mitochondrial DNA sequence variation in *Sarcoptes* mites from different hosts and geographical regions. *Parasitology Research*. 2002; 88:772-7.
- [25] Walton S., Dougall A, Pizzutto S, Holt D, Taplin D, Arlian LG, et al. Genetic epidemiology of *Sarcoptes scabiei* (Acari: Sarcoptidae) in northern Australia. *International Journal of Parasitology* 2004;34:839-849.
- [26] Amer S, El Wahab TA, Metwaly Ael N, Ye J, Roellig D, Feng Y, Xiao L. Preliminary molecular characterizations of *Sarcoptes scabiei* (Acari: Sarcoptidae) from farm animals in Egypt. *PLoS One*. 2014;11,9(4):e94705.

- [27] Zhao Y, Cao Z, Cheng J, Hu L, Ma J, Yang Y, Wang X, Zeng J, Wang T. Population identification of *Sarcoptes hominis* and *Sarcoptes canis* in China using DNA sequences. Parasitology Research 2015;114(3):1001-10.
- [28] Erster O, Roth A, Pozzi PS, Bouznach A, Shkap V. First detection of *Sarcoptes scabiei* from domesticated pig (*Sus scrofa*) and genetic characterization of *S. scabiei* from pet, farm and wild hosts in Israel. Experimental and Applied Acarology 2015;66(4):1-8.
- [29] Andriantsoanirina V, Arieu F, Izri A, Bernigaud C, Fang F, Charrel R, et al. *Sarcoptes scabiei* mites in humans are distributed into three genetically distinct clades. Clinical Microbiology and Infection 2015;21:1107-14.
- [30] Zahler M, Essig A, Gothe R, Rinder H. Molecular analyses suggest monospecificity of the genus *Sarcoptes* (Acari: Sarcoptidae). International Journal of Parasitology 1999;29:759-66.
- [31] Alasaad S, Soglia D, Spalenza V, Maione S, Soriguer RC, Perez JM, et al. Is ITS-2 rDNA suitable marker for genetic characterization of *Sarcoptes* mites from different wild animals in different geographic areas? Veterinary Parasitology. 2009;159:181-5.
- [32] Thomsett LR. Mite infestations of man contracted from dog and cats. British Medical Journal. 1968;3:93-95.
- [33] Barker IK. *Sarcoptes scabiei* infestation of a koala (*Phascolarctos cinereus*), with probable human involvement. Australian Veterinary Journal. 1974;50:528.
- [34] Skerratt LF, Beveridge I. Human scabies of wombat origin. Australian Veterinary Journal. 1999;77:607.
- [35] Menzano A, Rambozzi L, Rossi L. Outbreak of scabies in human beings, acquired from chamois (*Rupicapra rupicapra*). Veterinary Record. 2004;155:568.
- [36] Bazargani TT, Hallan JA, Nabian S, Rahbari S. Sarcoptic mange of gazelle (*Gazella subgutturosa*) and its medical importance in Iran. Parasitology Research 2007;101:1517-1520.
- [37] Neveu-Lemaire M. Traité d'Entomologie médicale et vétérinaire. 1938. Vigot Frères. Paris: 201-243.

