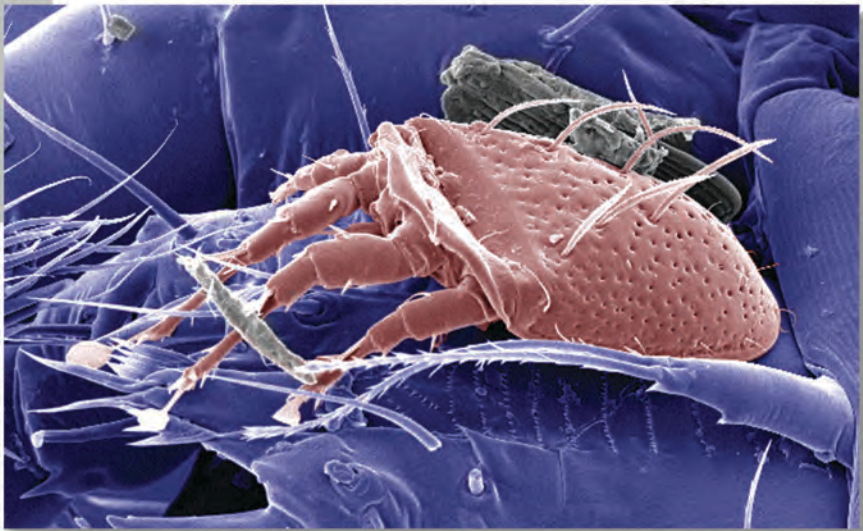


Abc Taxa

# Bréviaire de taxonomie des acariens

H.M. André and J.K. N'Dri



Volume 13 (2012)

# Abc Taxa

la Série de Manuels  
Dédiés aux Renforcements  
des Capacités en Taxonomie  
et en Gestion des Collections

Avec le soutien de  
LA COOPÉRATION  
BELGE AU DÉVELOPPEMENT



## Editeurs

### **Yves Samyn - Zoologie (non africaine)**

Point focal belge pour l'Initiative Taxonomique Mondiale  
Institut royal des Sciences naturelles de Belgique  
Rue Vautier 29, B-1000 Bruxelles, Belgique  
yves.samyn@sciencesnaturelles.be

### **Didier VandenSpiegel - Zoologie (africaine)**

Département de Zoologie africaine  
Musée royal de l'Afrique centrale  
Chaussée de Louvain 13, B-3080 Tervuren, Belgique  
dvdspiegel@africamuseum.be

### **Jérôme Degreef - Botany**

Point focal belge pour la Stratégie Globale sur la Conservation des Plantes  
Jardin botanique national de Belgique  
Domaine de Bouchout, B-1860 Meise, Belgique  
jerome.degreef@br.fgov.be

## **Instructions aux auteurs**

<http://www.abctaxa.be>

ISSN 1784-1283 (hard copy) / ISSN 1784-1291 (on-line pdf)  
ISBN 9789073242203 (hard copy) / ISBN 9789073242210 (on-line pdf) / NUR 910  
D/2012/0339/5

# Bréviaire de taxonomie des acariens



par

**Henri M. André**

Invertébrés non-Insectes,  
Musée royal de l'Afrique centrale,  
Belgique,  
Courriel : [hmandre@bluewin.ch](mailto:hmandre@bluewin.ch)

**Julien K. N'Dri**

UFR des Sciences de la nature  
Université d'Abobo-Adjamé  
Côte d'Ivoire  
Courriel : [ndri\\_jk@yahoo.fr](mailto:ndri_jk@yahoo.fr)

En couverture : micrographie d'un hypope d'Histiomatidae, probablement un *Rhopalanoetus*, fixé sur un gamaside, lui-même phorétique sur un myriapode africain.

En frontispice : photographie d'un Quadropiidae, un *Quadropia*, de la grotte de Han, Belgique (barre d'échelle : 100  $\mu\text{m}$ ).

## Editorial preface

In 1992, the Convention on Biological Diversity (CBD) put conservation, sustainable use and fair and equitable sharing of the benefits that arise out of the exploitation of biodiversity firmly on national and international agendas. Governments of the world became aware and were obliged to take action regarding the safeguarding of their biodiversity. It took little time before it was realized that none of the three objectives of the CBD were going to be met without a firm understanding about what organisms live where, in what abundance, and with what dynamics. The biological science that delivers this type of knowledge is called taxonomy.

Taxonomists explore, sample, identify, name and, according to the theory of evolution, classify all organisms that populate or have populated our planet. Taxonomists consider all available biological, geographical and geological information in this scientific process. Taxonomy is well advanced in well-studied groups such as mammals and vascular plants, or other groups that attract the attention of the vast public such as birds and butterflies. Other taxa, the majority, fare less well, even if they have considerable to crucial importance for human development. Three examples can illustrate this.

Nematodes (roundworms) are, with an estimated 1 million species (of which we know a mere 30,000), a very species-rich group. Nematodes contribute to ecosystem functioning by resource transfer through the food web; predation on other species such as cutworms, nutrient mineralization, and the distribution of bacterial and fungal propagules to other resources. Nematodes can also cause considerable damage to crops and livestock by infecting them and rendering them less productive, infertile, yes at times even inedible. Nematodes are also responsible for such dreaded tropical human diseases as ascariasis. Therefore, development-wise, it is evident that we need to know what nematodes exist, where they live and how we can control them when needed. In short we need nematode taxonomists.

In natural, as well as in agricultural ecosystems apids (bees) are among the most important of pollinators. In some 90 % of flowering plants, including many crops, pollination is required for fruit and seed production. To understand pollination biology and pollinator management and conservation it is crucial to correctly identify the plant and its pollinator(s). It is taxonomists who deliver this scientific service to society. Given the current worldwide decline of pollinators and the effect this has on biodiversity and agricultural productivity, taxonomic know-how and knowledge must urgently be installed to allow meaningful protection of pollinators. This is especially the case for developing countries where society depends more directly on ecosystem services. The CBD has realized this and has through the *International Pollinator Initiative* formulated an answer. Taxonomy constitutes an important component of this initiative

Even though grossly underappreciated, Porifera (sponges) are crucial for the health, functioning and economics of marine ecosystems. Sponges filter massive

amounts of water of extremely tiny organisms like bacteria and so transfer the nutrients in the water to benthic communities. On coral reefs, some sponges act as important bioeroders that enlarge the number of niches, making the reef more biodiverse and so more resilient to future negative impacts; others bind loose coral rubble to stable matter enhancing shore protection from sea level rise. Sponges (just as many other organisms) also supply direct benefits to human society because they are known to be important producers of pharmaceutically active metabolites, including against cancer, inflammation and infection. Despite their huge economic and ecological importance we still lack reliable identifications of sponges from regions such as the Indian subcontinent, tropical West Africa and South East Asia. An increase of sponge taxonomists is thus urgently needed.

In conclusion, taxonomy might have started in the halcyon days of curiosity-driven research today this is not longer the case. Nowadays, taxonomy fulfills an important societal role by delivering the scientific data that allow targeted and meaningful conservation of biodiversity. We wish the reader an interesting journey into the taxonomy of the economically and ecologically important Acaria.

Yves Samyn, Didier VandenSpiegel, Jérôme Degreef  
Tervuren, November 2012

# Préface

S'il est un monde où la moindre découverte suscite l'émerveillement, s'il est une surprenante constellation de structures, d'organes, voire de fonctions originales, s'il est un domaine de la science dépassant la plus folle imagination... alors, il n'y a pas de doutes, il s'agit bien de l'univers des acariens.

Longtemps considéré, à la suite de Blaise Pascal, jusqu'au 17<sup>e</sup> siècle, comme étant l'animal le plus minuscule de la planète, le ciron (tel était le nom de l'acarien du fromage — *Acarus siro* —) n'en était pas moins déjà doté à l'époque d'une étonnante complexité à l'image de tout l'ensemble dont il est l'un des plus célèbres représentants. Pourvu d'une extrême petitesse d'articulations, de jointures, de veines, d'humeurs... comme le décrivait l'illustre savant et philosophe, cet animalcule dépassait l'entendement, engendrait la stupéfaction si pas une admiration sans bornes... Et si de nos jours on parle plus volontiers de tendons, de tænidies, de cérotégument, d'hémolymphe... il n'en demeure pas moins que les acariens, pour discrets qu'ils soient, constituent un puits de mystères et d'inconnues. Il y en aurait donc plus d'un million d'espèces, qui l'eût cru ? Le grand public, souvent réducteur, ne l'imagine guère, réduisant cet énorme cortège, maladie de Lyme et allergies respiratoires aidant, aux sales bêtes que sont la « tique des bois » et « l'acarien des poussières ». Et même un public averti ne réalise pas pleinement que ce million représente autant d'essais et erreurs, autant d'artifices adaptatifs, autant de morphologies inédites, autant de trouvailles évolutives...

Mais cette source de surprises est largement méconnue et ignorée. En cause, notamment, la petite taille des acariens et, comme le soulignent judicieusement les auteurs du présent ouvrage, cette petitesse chère à Pascal rend leur observation difficile et justifie en partie notre ignorance de leur incroyable richesse biologique. Ceci, joint à l'extrême complexité de leurs structures et organes divers et à leur morphologie alambiquée, fait que leur étude, l'acarologie, est une des disciplines des plus ardues de l'histoire naturelle et dont l'apprentissage est long et fastidieux. Tel est le constat dont découlent deux tristes conséquences : la méconnaissance des acariens d'une part, le déclin, si pas l'extinction de l'acarologie d'autre part.

Les acariens sont donc mal connus si pas mal aimés. Ainsi qu'exposé dans ce remarquable bréviaire, leurs attributs morphologiques sont particulièrement compliqués et les fonctions de la plupart d'entre eux demeurent énigmatiques. Rien que ces phanères que par facilité on appelle « poils » (on devrait plutôt parler de soies, de sètes ou de chètes) désignent plusieurs dizaines d'organes bien distincts. Et à ceux-ci sont probablement associées autant de sensations que l'humain aurait peine à imaginer. Observer en laboratoire ces minuscules Arachnides dans une reconstitution de leur habitat reste une gageure et peu de chercheurs ont réussi des élevages avec un franc succès. Déterminer les niches spatiales et trophiques d'animalcules qui en changent à chaque étape (« stase »

) de leur développement décourage l'observateur avant même de se mettre à la tâche ! Poursuivre des études démographiques des populations alors qu'extraire les individus de leur substrat est extrêmement ardu, nécessite un appareillage plus ou moins sophistiqué et de rendement médiocre, irrite le chercheur et le rend perplexe. À cela on ajoutera une terminologie déroutante si pas ésotérique et rébarbative. Bref... approcher les acariens dans leur intimité s'avère souvent comme une mission rebutante, voire impossible. Et pourtant des scientifiques l'ont fait, sinon le « Bréviaire de taxonomie des acariens » n'aurait jamais vu le jour !

Le signataire de cette préface l'a vécu et assumé : le désintérêt de la communauté scientifique pour l'acarologie est notoire, que ce soit en taxonomie (surtout), en morphologie simple ou comparée, en génétique, en physiologie, en écologie évolutive, en dynamique de population, en structure de communauté... et, bien évidemment, en biologie de la conservation. Sait-on qu'un des principaux périodiques scientifiques consacré à l'acarologie (et qui de surcroît est le premier né de son espèce) n'est même pas repris dans le « Science Citation Index » et qu'en conséquence le facteur d'impact d'un article qu'on y publie est nul ! C'est une discipline trop difficile, peu porteuse, un cimetière d'échecs, un cul-de-sac pour chercheurs débutants. Terrain ardu et pénible, l'acarologie nécessite pas mal de témérité ou d'inconscience (?) pour s'y investir, y faire carrière et surtout obtenir et publier des résultats probants dans un délai raisonnable compatible avec les exigences actuelles en matière d'évaluation des chercheurs. Ceci explique cela. Mondialement le nombre d' « acarologues » diminue d'années en années. Même aux États-Unis d'Amérique, on supprime des laboratoires entiers dévolus à l'acarologie. En Belgique, pays où l'expertise « acarologique » a été de tous temps importante, ne subsistent que quelques dinosaures de l'acarologie et à peine 2 ou 3 chercheurs acarologues en activité. Il y en avait près d'une vingtaine dans les années 80-90 !

Or donc, l'acarologie se meurt.

Mais elle n'est pas encore morte ! Le présent livre en témoigne ! Et nous en voulons pour preuve le fait que les acariens constituent des modèles de choix pour de nombreuses, attractives et surprenantes problématiques biologiques susceptibles d'éveiller les meilleures vocations. Il serait fastidieux de les énumérer toutes. Aussi on ne mentionnera que trois superbes questions fondamentales. Les organes des sens des Acariens, tout d'abord. On y a fait allusion ci-avant. C'est un monde qui ne demande qu'à être prospecté avec tout l'arsenal technique miniature de l'ingénierie moderne. Les outils existent ; il faut à présent les utiliser mais après avoir posé les bonnes questions et formulé les hypothèses les plus probables. Autre sujet ô combien étonnant : la parthénogenèse. Elle existe sous plusieurs modalités et l'étrange pseudo-arrhénotoquie n'est connue que chez les acariens. Pourquoi, par ailleurs, 10 % des espèces d'acariens oribates sont-elles parthénogénétiques alors qu'il n'y en a qu'1 % chez les insectes ? Enfin, la mise en place de certains patrons géographiques discontinus reste énigmatique. Le cas de acariens endémiques des grottes est sidérant : on retrouve les mêmes



espèces dans des grottes de massifs quartziques tchèques, allemands, belges... sans la moindre continuité spatiale sur des dizaines de kilomètres ! Comment une telle répartition géographique a-t-elle pu se générer ? S'agit-il vraiment des mêmes espèces ? L'isolement n'a-t-il pas encore induit de spéciation ?... Que de questionnements invraisemblables !

Il faut espérer que le fabuleux univers des acariens séduise encore et toujours.

Puisse cet ouvrage y contribuer !

Philippe Lebrun  
Professeur ordinaire émérite de l'Université catholique de Louvain  
Place Croix du Sud, 5  
1348 LOUVAIN-LA-NEUVE  
Belgique

*Il n'y a pas de fait pur ; mais toute expérience, si objective semble-t-elle, s'enveloppe inévitablement d'un système d'hypothèses dès que le savant cherche à la formuler.*

Pierre Teilhard de Chardin, 1947

*Je n'ai qu'une excuse, mais je la crois légitime: le devoir qui s'impose, aujourd'hui plus que jamais, aux hommes de science de penser leur discipline dans l'ensemble de la culture moderne pour l'enrichir non seulement de connaissances techniquement importantes, mais aussi des idées venues de leur science qu'ils peuvent croire humainement signifiantes.*

Jacques Monod, 1970

## Avant-propos

Résumer les acariens en moins de deux cents pages tout en introduisant le lecteur à leur diversité tient de la gageure. Dès le premier abord, deux obstacles se dressent. Le premier, c'est la diversité des acariens elle-même. Il y en a partout et ils sont nombreux, 1 000 000 d'espèces !

Le second réside dans une approche « simple » des acariens alors que l'école française d'acarologie, à la suite des travaux de François Grandjean, en a rendu l'abord déroutant, sinon rebutant. Ce n'est sans doute pas un hasard si, depuis la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle, des livres ou des opuscules relatifs aux acariens ont été publiés et traduits en diverses langues — en néerlandais (Hammen, 1972), en allemand (Hirschmann, 1966 ; Bader, 1989), en portugais (Flechtman, 1975), en anglais (Baker & Wharton, 1952 ; Evans *et al.*, 1961 ; Krantz, 1970, 1978 ; Woolley, 1988 ; Evans, 1992 ; Walter & Proctor, 1999 ; Krantz & Walter, 2009), en russe (Baker & Wharton, 1955) — mais non en français.

L'abord de l'acarologie est aussi rebutant suite à une terminologie parfois confuse où une pléthore de termes désigne la même structure. Plusieurs fois, une terminologie concise et non ambiguë a été souhaitée : Grandjean, 1936 ; Hammen, 1980 ; Evans, 1984 ; Lindquist, 2001... Il n'est évidemment pas question de standardiser mais de rationaliser les termes utilisés. Le cas du pré-tarse, dont le sens varie dans le même ouvrage, est exemplaire. La première partie de ce bréviaire sera consacrée à cet abord de l'acarologie.

Par ailleurs, cet opuscule se veut une introduction, une initiation aux acariens et à leur diversité. Attention au « V » dessiné sur le prodorsum de *Tectocephus sarekensis* et qui le distingue pourtant de *velatus*, il échappera aux débutants ! Tout comme le chardonneret perché au sommet d'un épicéa : l'ornithologue débutant n'y verra sans doute que la barre blanche de la tête coincée entre deux taches plus sombres alors que l'observateur chevronné distinguera le rouge qui entoure le bec. C'est que l'observation s'apprend et s'affine. Cet aspect de l'acarologie sera abordé dans la seconde partie.

Les deux épigraphes ont également éclairé la rédaction de cette introduction. À ce titre, l'école française d'acarologie, a sûrement guidé nos pas et notre façon de « voir » un acarien. N'en déplaise aux contempteurs de la difficulté, le tarse I des Promematinæ compte bien huit poils et non six, comme injustement écrit. La théorie préside à l'observation. « Voir, c'est déjà rendre sien et comme tirer de son propre fonds l'objet que l'on rencontre » disait déjà Levinas lors de ses conférences données sous le titre de « Le Temps et l'Autre » en 1946/47 (Levinas, 1994). Initiation se conjugue avec rigueur.

Voir, c'est aussi regarder, dessiner, photographier. La technologie a fort évolué ces dernières années. Certes, « on ne peut pas dire que la technologie peut inspirer. Elle ne le fait jamais » affirme Wim Wenders dans un entretien à propos de son film sur Pina Bausch (Craps, 2011). La technologie peut néanmoins nous aider à voir et à comprendre. Cet opuscule compte donc de nombreuses illustrations qui n'ont pas pour but d'historier mais qui reflètent l'image apparaissant au microscope photonique, voire au microscope électronique ou à la loupe binoculaire. Ces photographies renouvellent les planches pour l'orientation du tri de Coineau (1974c). De cette observation studieuse peut naître ou se confirmer une idée. Une expression dévoyée, une observation inexacte ou une interprétation malencontreuse encodée dans une matrice de données, aussi sophistiqué que soit l'algorithme du programme, donnera un résultat biaisé.

Enfin comme le croit Michel Tournier (1986), « un livre a toujours deux auteurs : celui qui l'écrit et celui qui le lit ». Julien K. N'Dri, qui est venu à Tervuren par deux fois en 2007 puis en 2009-2010, s'est donc emparé de cette création pour la faire sienne ; de lecteur attiré, de correcteur patenté, il est devenu deuxième auteur de cette initiation aux acariens.

## Remerciements

Comme l'écrivait déjà maître Kong, communément appelé Confucius, « je transmets, je ne crée point » (述而不作). Ph. Lebrun a rédigé la préface de ce livre et m'a initié à l'écologie, plus particulièrement à celle des microarthropodes. J'ai été introduit aux acariens par Y. Coineau et G. W. Krantz. Qu'ils en soient remerciés tous trois.

Ce bréviaire n'aurait pas été possible sans le microscope de l'UCL et les photographies reprises dans les figures. Merci donc à Ph. Lebrun et à Th. Hance de m'en avoir facilité l'accès. Merci aussi à R. Jocqué pour les nombreuses heures passées à fouiller les collections de Tervuren.

Les micrographies au microscope électronique à balayage ont été prises grâce à l'aide de D. Van den Spiegel. Les photographies à la loupe binoculaire sont de A. Henrard. La liste systématique des oiseaux a été fournie par St. Coleman. Des collègues ont relu l'ensemble ou une partie du bréviaire, d'autres sont venus monter des acariens, certains ont prodigué des conseils ou des commentaires, d'autres enfin ont accepté de contacter les photographes, qu'ils soient remerciés : A. Bochkov, P. Duhem, R. Fisher, P. Klimov, S. Kreiter, Ph. Lebrun, R. A. Norton, B. OConnor, H. Proctor, G. San Martin et G. Wauthy. Des acariens ont été prêtés par G. Wauthy (IRSNB Bruxelles), M. Judson (MNHN Paris) et M. Bertrand (Université de Montpellier).

*Last but not least*, mon épouse, Marise, qui a relu le tapuscrit et m'a supporté de longs mois...

H. M. ANDRÉ

## Crédits photographiques

Outre les auteurs des illustrations déjà publiées et citées dans la légende des figures, les photographes suivants (ou leur représentant) sont remerciés pour avoir permis de reproduire leurs documents : Mark Blaxter (Fig. 76C), Charley Eiseman (Fig. 70A), Qing-Hai Fan (Fig. 96B), Guillaume Jacquemin (Fig. 62B), Jürgen Haberstroh (Fig. 60B), Thierry Hance (Fig. 59F), Theodoor Heijerman (Fig. 59D), David Henton-Jones (Figs 70B, C), André Karwath (Fig. 76A), Pavel Klimov (Fig. 61B), Joe LaForest (Fig. 63A), Maria Minor (Fig. 85A), PaulT (Fig. 67C), Bernard Pesson (Fig. 76B), Walter Pfiogler (Fig. 58C), Pudding4brains (Fig. 61A), Keith Ryan (Fig. 46A, 75A), Gilles San Martin (Figs 47A, 63B, 70D), Mario Waldburger (Fig. 67D), David E. Walter (Figs 62A, 67A & B), Andreas Wohltmann (Fig. 60A) et Bjørnar Ytrehus (Fig. 64B).

## Les encadrés...

Certains passages importants sont encadrés en bleu. Le mot ou l'expression auquel est consacré le texte encadré est indiqué en lettres grasses.



Les **acariens** forment un groupe polyphylétique d'arthropodes chélicérates, de petite taille, à larve hexapode, caractérisés par un gnathosome) et une segmentation restreinte voire absente du « corps ».

Les encadrés rouges signalent des difficultés de compréhension. De même, le mot ou l'expression auquel est consacré le texte encadré est indiqué en lettres grasses.



Certains termes sont utilisés différemment selon le contexte, selon les auteurs ou même selon les éditions. De telles **ambiguïtés** sont marquées en rouge.

Les encadrés gris placés en fin de chapitre renvoient à des ouvrages importants, quelle qu'en soit la langue.



Ouvrages à consulter.

# Table des matières

<b>PREMIÈRE PARTIE : Généralités .....</b>	<b>1</b>
Chapitre 1 : Les acariens.....	2
Chapitre 2 : De la récolte à l'observation.....	11
Chapitre 3 : Morphologie générale .....	20
Chapitre 4 : Phanères et autres organes externes.....	37
Chapitre 5 : L'ontogenèse et la reproduction.....	56
Chapitre 6 : Les milieux.....	74
<b>DEUXIÈME PARTIE : Panorama taxonomique.....</b>	<b>87</b>
Chapitre 7 : Les grands groupes .....	88
Chapitre 8 : Les opilioacarides .....	94
Chapitre 9 : Les tiques.....	96
Chapitre 10 : Les holothyres.....	99
Chapitre 11 : Les mésostigmates .....	101
Chapitre 12 : Les trombidiformes .....	110
Chapitre 13 : Les endéostigmates.....	123
Chapitre 14 : Les oribates .....	126
Chapitre 15 : Les astigmates.....	136
Postface — Julien K. N'Dri .....	146
Références .....	148
Index.....	178
À propos des auteurs .....	185

# **PREMIÈRE PARTIE : Généralités**

# Chapitre 1 : Les acariens

Après un bref historique, l'origine des acariens est exposée : s'agit-il d'un groupe monophylétique ou, au contraire, les acariens ont-ils des origines multiples ? Quels sont les caractères qui les singularisent et comment s'y retrouver dans les nombreuses classifications proposées ?

## Qui sont-ils ?

D'après le Code international de Nomenclature zoologique, tout commence avec Linné (1758) qui crée le genre *Acarus* pour recevoir 31 espèces, dont *A. siro* observé dans la farine et *A. ricinus*, la tique, appelée communément « ricin ». Latreille (1802-1804), dans le « Buffon de Sonnini », propose qu'en français, ce genre linnéen devienne les mites. Dès le début du XIX<sup>e</sup> siècle, Lamarck (1801) ne les range plus parmi les insectes comme l'avait fait Linné mais les classe parmi les arachnides, taxon qu'il vient de créer pour accueillir, entre autres, les araignées et les scorpions. Au sein des arachnides, la classification adoptée au XIX<sup>e</sup> demeure pour le moins confuse. Par exemple, Latreille (1810, 1825) distingue quatre taxons d'arachnides qui seraient actuellement placés parmi les acariens : les oribates (à côté des uropodes en 1825) restent parmi sa famille des « Acaridiae » mais les Bdellidae en sont exclus et vont, à part, avec les tiques (et les uropodes en 1810) dans sa famille des « Riciniae ».

## Origine monophylétique

Pendant de nombreuses années, depuis l'ouvrage de Lamarck (1818) et le mémoire de Dugès (1834) jusqu'à la classification de Oudemans (1906), les acariens sont considérés comme un groupe monophylétique. C'est une opinion que l'on retrouve chez Grandjean (1970 : 800) qui reprend la classification de Hammen (1961) et considère les acariens comme une sous-classe divisée en trois groupes majeurs ou ordres. Dubinin (1962), suivi par Sitnikova (1978), propose aussi une classification monophylétique.

Le monophylétisme des acariens est défendu par Lindquist (1984). Basée sur une quarantaine de caractères, depuis le développement embryonnaire jusqu'à la structure des spermatozoïdes en passant par la structure des pattes, cette approche maintient que les acariens forment un groupe naturel. Shultz (2007, sa Fig. 1) qui passe en revue 202 caractères non-moléculaires conclut aussi au monophylétisme des acariens.

C'est l'interprétation habituellement retenue lors d'études de la classification des arachnides (Savory, 1935, 1964 ; Weygoldt & Paulus, 1979 ; Shultz, 1990 ; Coddington & Colwell, 2001 ; Coddington *et al.*, 2004), classification maintenue



par des auteurs qui ne testent pas le monophylétisme des acariens. C'est aussi l'interprétation choisie dans les manuels d'acarologie : Baker & Wharton (1952), Evans *et al.* (1961), Krantz (1970, 1978), Evans (1992)... Enfin, en dépit de l'ambivalence de Krantz (1970, 2009a), les acariens demeurent un groupe monophylétique dans la classification adoptée dans la dernière édition du « Manual of Acarology » (Lindquist *et al.*, 2009).

## Origine polyphylétique

Dès 1949, Marc André entame : « Les Acariens ne constituent pas un ensemble naturel mais comprennent plusieurs groupes hétérogènes issus de lignées phylogénétiques distinctes ». Des propos similaires sont tenus par Oudemans qui, de monophylétiste déclaré en 1906, devient polyphylétiste dans les années 1930. L'acarologue néerlandais rappelle d'abord les propos de Koch selon qui les tiques ne sont pas des acariens. Il précise ensuite que les mésostigmates, eux non plus, ne sont pas des acariens (« ...*dat de Mesostigmata...geen Acari zijn* », Oudemans ; 1936 : 2) et déclare que c'en est fini du groupe des acariens (« *Het is, mijns inziens, thans tijd geworden, de groep der Acari op te heffen* » ; Oudemans, 1936 : 1). Et Oudemans (1936 : 3) de proposer une classification des arthropodes basée sur les coxae où les Notostigmata, les Holothyridae, les Mesostigmata sont regroupés parmi les Soluticoxata et s'opposent aux Fixicoxata qui comprennent, entre autres, les Ixodides et les Acari, ces derniers étant réduits aux acariformes actuels. Reste à la démontrer.

Il est rejoint en cela d'abord par Zachvatkin (1952) qui s'appuie, entre autres, sur les travaux de Grandjean. L'auteur russe propose neuf critères (coxae, développement, actinopiline...) qui distinguent les Arachnida-Actinochaeta, qui comprennent les acariens Actinochitinosi, des Arachnida-Actinoderma qui comprennent, eux, les acariens Anactinochinosi. Cette conception diphylétique se retrouve chez Hammen (1975, 1977, 1979). Ces opinions sont réfutées par Lindquist (1984) mais se reflètent dans la classification des acariens puisqu'il est de tradition de les diviser en deux groupes, les acariformes ou Actinotrichida d'une part et les parasitiformes ou Anactinotrichida d'autre part, avec comme intermédiaire éventuel les opilioacariformes (Dunlop & Alberti, 2008).

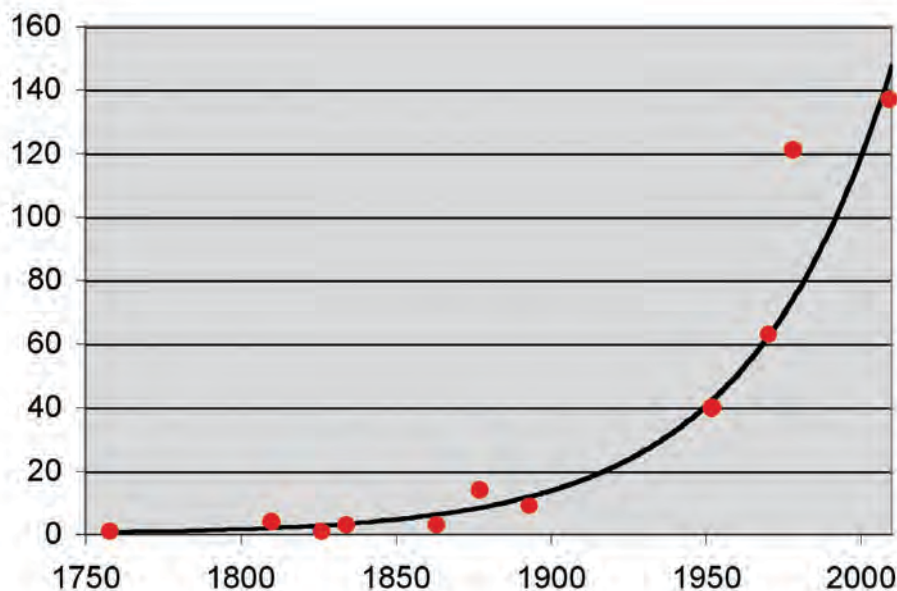
## Approche moléculaire

Peu de caractères morphologiques sont connus au sein des divers taxons d'arachnides (Klompen *et al.*, 1997). Néanmoins, le nombre de caractères « morphologiques » ou plus précisément non-moléculaires ne cesse d'augmenter : 1 chez Oudemans (1936), 9 chez Zavatkine (1952), 8 chez Dubinin (1962), 7 chez Sitnikova (1978), 25 chez Hammen (1977-79) et répertoriés par Lindquist (1984), 40 chez Lindquist (1984), 253 chez Giribet *et al.* (2002), 202 chez Shultz (2007). D'autre part, les publications basées sur une approche moléculaire restent rares et cette faible fréquence ralentit l'étude évolutive des acariens (Dermauw *et*

al., 2009). Un premier article est publié par Wheeler & Hayashi (1998) dont les données moléculaires laissent entrevoir une origine diphylétique des acariens. Néanmoins, ces auteurs maintiennent un ordre des acariens dans le cladogramme qu'ils proposent en résumé (Fig. 10 in Wheeler & Hayashi, 1998). Ensuite, Giribet *et al.* (2002) démontrent, données moléculaires à l'appui, l'origine diphylétique des acariens. Cette origine diphylétique est confirmée par les approches moléculaires de Regier *et al.* (2010), Dabert *et al.* (2010) et de Pepato *et al.* (2010). Le clade des acariformes a pour groupe-frère les solifuges tandis que les parasitiformes s'apparentent aux pseudoscorpions (Dabert *et al.*, 2010). Ce point de vue moléculaire culmine avec la publication de J. Dabert, R. A. Norton & M. Dabert présentée au dernier colloque d'acarologie tenu au Brésil en 2010 et intitulée : « *Goodbye Acari: molecular data support the diphyletic origin of mites* ».

### Définition des acariens

Une définition générale doit donc tenir compte de cette division, de la richesse des acariens qui représenteraient quelque 1 000 000 d'espèces dispersées de par le monde et qui ont colonisé nombre de milieux. Walter & Proctor (1999) estimaient au plus les acariens à 1 132 090 espèces, soit plus de 202 000 parasitiformes et



**Fig. 1.** Nombre de familles chez les acariens prostigmatés. Valeurs d'après Linné (1758), Latreille (1810), Heyden (1826), Dugès (1834), Gerstaecker (1863), Kramer (1877), Berlese (1893), Baker & Wharton (1952), Krantz (1970, 1978) et Walter *et al.* (2009). Le coefficient de détermination de la courbe exponentielle,  $R^2$ , vaut 0,91.

près de 930 000 acariformes. Au début de ce siècle, les acariens représentaient quelque 88 % des arachnides décrits, proportion qui ne peut qu'augmenter (Harvey, 2002).

Par ailleurs, l'étude des acariens devient de plus en plus complexe. Le nombre de familles chez les seuls prostigmatés passe d'une seule unité reconnue par Linné, le genre *Acarus*, à près de 140 dans la dernière édition du « Manual of Acarology » (Fig. 1). Cette étude devient tellement complexe que G. W. Krantz qui a signé, comme auteur, les deux premières éditions de ce manuel devient un des rédacteurs de la troisième.



Les **acariens** forment un groupe polyphylétique d'arthropodes chélicérates, de petite taille, à larve hexapode, caractérisés par un gnathosome et une segmentation restreinte, voire absente du « corps ».

Ces critères peuvent être détaillés comme suit.

#### *Arthropodes*

Comme les insectes et les crustacés, les acariens sont des animaux à structure bilatérale, articulés, dont le corps est protégé et soutenu par un squelette externe, l'exosquelette.

#### *Arachnides*

Le corps se divise en deux tagmes, le prosome et l'opisthosome, alors qu'on en compte trois chez les insectes, la tête (prosome), le thorax (mésosome) et l'abdomen (métasome).

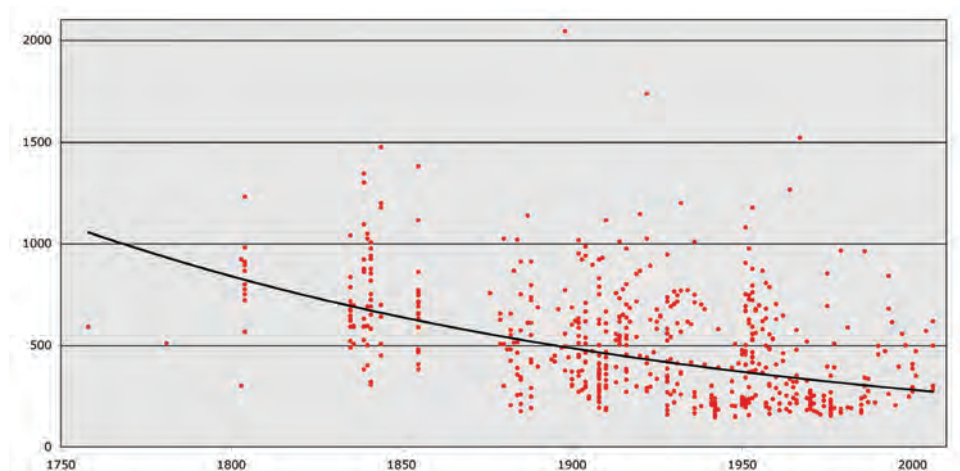
#### *Chélicérates*

Les acariens possèdent fondamentalement six paires d'appendices uniramés (non ramifiés), à savoir une paire de chélicères, une paire de palpes et quatre paires de pattes. Ils n'ont ni mandibules, ni antennes comme chez les insectes avec lesquels ils sont parfois confondus.

#### *Petite taille*

Les acariens sont souvent minuscules. Aristote dans son « Περὶ Τὰ Ζῶα Ἱστορίαι » (*Histoire des animaux*) écrit qu'ils sont « μικρός » (petits) et utilise même le superlatif « ἐλάχιστος » (très petits) pour les décrire. Ils « sont à nos regards comme des atomes » renchérit Latreille (1810) et ils demeurent les arthropodes les plus petits dans la liste de Minelli *et al.* (2010). C'est, selon Coddington & Colwell (2001), la principale raison qui explique notre ignorance de ces animaux. Les oribates adultes observés en Allemagne (Weigmann, 2006) mesurent, en moyenne, 503 μm de long (Fig. 2). La courbe qui décrit leur longueur est toutefois asymétrique,

le coefficient de dissymétrie (*skewness*) vaut 1,04 et la médiane ne vaut que 457  $\mu\text{m}$ . Cette courbe indique que les espèces nouvellement décrites sont de plus en plus petites, tout comme chez les insectes coléoptères (Gaston, 1991).



**Fig. 2.** Longueur en micromètres des oribates répertoriés en Allemagne (d'après Weigman, 2006). En abscisse figure l'année de description. Le coefficient de détermination de la courbe tracée,  $R^2$ , vaut 0,23.

### *Larve hexapode*

La larve des acariens est réputée ne posséder fondamentalement que six pattes locomotrices au lieu des huit habituellement observées chez l'adulte.

### *Gnathosomisation*

Ce terme forgé par Athias-Henriot (1975) et repris par Bernini (1986) vise la partie antérieure, le gnathosome, qui porte chélicères et palpes. Cette partie est délimitée par une suture dite « circumcapitulaire » (cc, Figs 13 & 14). Les endites des coxae des palpes sont fusionnés dans le plan médian pour former le plancher du gnathosome (Fig. 24). Celui-ci ne constitue pas un tagme au même titre que ceux indiqués plus haut.

### *Absence de segmentation*

À l'inverse d'autres arachnides comme les scorpions, la segmentation du corps des acariens ne se traduit pas extérieurement, ni au niveau des sternites, ni au niveau des tergites. La segmentation peut néanmoins se manifester par d'autres signes comme la disposition des phanères (phanérotaxie), des attaches musculaires (sigillotaxie) ou des ouvertures de glandes (adénotaxie).

## Classification

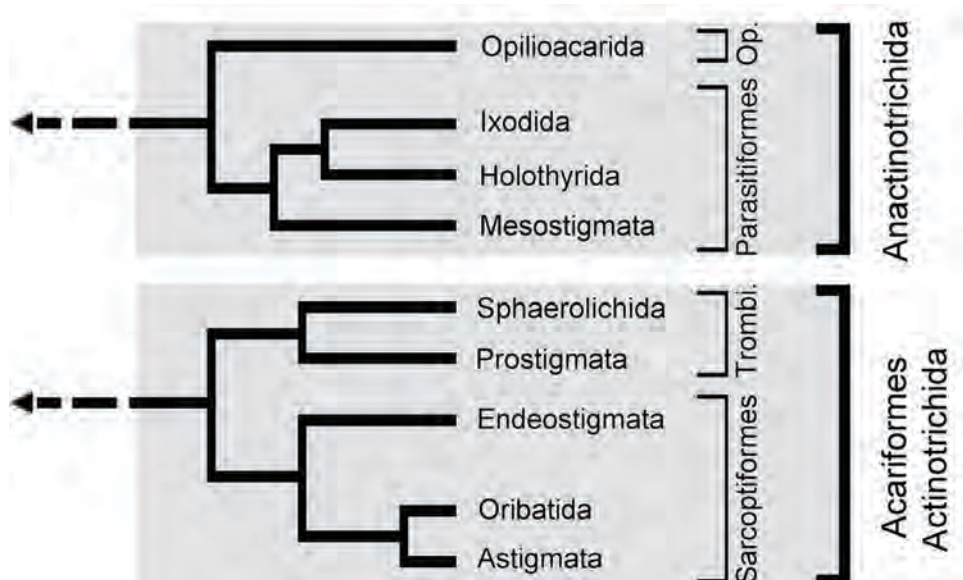
Les acariens ont donné lieu à nombre de classifications résumées dans le tableau 1. Les progrès récents en biologie moléculaire ont compliqué la situation. À leur polyphylétisme s'ajoute le paraphylétisme parfois imputé aux acariformes.

**Tableau 1** : Différentes classifications des acariens (d'après Grandjean, 1937 & 1970 ; Krantz, 1978 ; Lindquist, 1984 ; Evans, 1992 ; Lindquist *et al.*, 2009).

Anactinotrichida			Opilioacarida	Actinotrichida			
Ixodida	Gamasida	Holothyrida		Prostigmata	Endeostigmata	Oribatida	Acaridida
Parasitiformes (Anactinotrichida)				Acariformes (Actinotrichida)			
Ixodida	Gamasida	Holothyrida	Opilioacarida	Actinedida	Oribatida	Acaridida	
Anactinotrichida				Actinotrichida			
Parasitiformes			Opilioacarida	ou Acariformes			
Ixodida	Gamasida	Holothyrida		Actinedida Prostigmata	Oribatida	Acaridida	
Anactinotrichida				Actinotrichida			
Ixodida	Mesostigmata	Holothyrida	Notostigmata	Prostigmata	Oribatida	Astigmata	
Parasitiformes				Acariformes			
Ixodida	Mesostigmata	Holothyrida	Opilioacarida	Trombidiformes		Sarcoptiformes	
				Sphaerolichida	Prostigmata	Endeostigmata	Oribatida

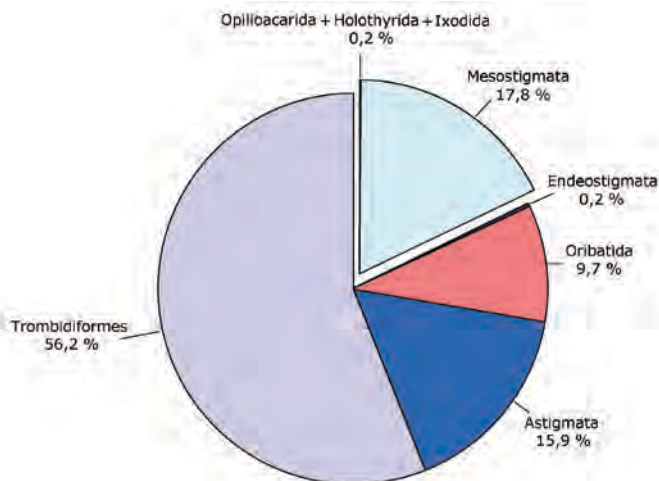
Du côté des Anactinotrichida (Fig. 3), les quatre sous-ordres traditionnellement distingués — les Ixodida, les Mesostigmata, les Holothyrida et les Opilioacarida — sont monophylétiques et maintenus après une analyse moléculaire entreprise par Klompen *et al.* (2007). Les relations entre ces groupes demeurent toutefois hypothétiques. Ces monophylétismes sont même remis en question et, dans ce contexte, les tiques sont à rapprocher des uropodes (Karg & Schorlemmer, 2008, 2011).

Du côté des acariformes, les classifications classiques ont donné lieu à de récents ajustements. Suite aux travaux morphologiques de O'Connor (1984), Norton *et al.* (1993) et Norton (1998) regroupent, au sein des trombidiformes, les prostigmates et les Sphaerolichida et rassemblent, sous le nom de sarcoptiformes, les endéostigmates et les oribates (comprenant les oribates inférieurs et supérieurs ainsi que les astigmates) (Fig. 3). La distinction traditionnelle entre les oribates et les astigmates, encore fréquente chez les zoologistes du sol, ne tient plus même si elle est retenue dans des ouvrages récents (Beccaloni, 2009). Le paraphylétisme des oribates est déduit lorsqu'une approche moléculaire est mise en œuvre (Dabert *et al.*, 2010), il n'est toutefois pas retenu par Domes *et al.* (2007) qui emploient aussi des données moléculaires et classent, quelle que soit la stratégie utilisée, les astigmates à côté des oribates. Bref, la classification des acariens retrace l'histoire de leurs voisins, les araignées par exemple, où de nombreuses superfamilles et familles sont devenues poly- ou paraphylétiques suite à une approche cladistique (Coddington & Levi, 1991).



**Fig. 3.** Cladogrammes présumés et classification des acariens adoptée dans ce bréviaire (Op. : Opilioacariformes ; Trombi. : Trombidiformes).

La succession des chapitres suivie dans ce bréviaire ne reflète donc pas l'une ou l'autre des classifications présentées au tableau 1. Le passage du cladogramme à la classification pose des problèmes de nomenclature qui dépasse l'acarologie ; il suffit de rappeler le débat sur les reptiles pour s'en apercevoir.




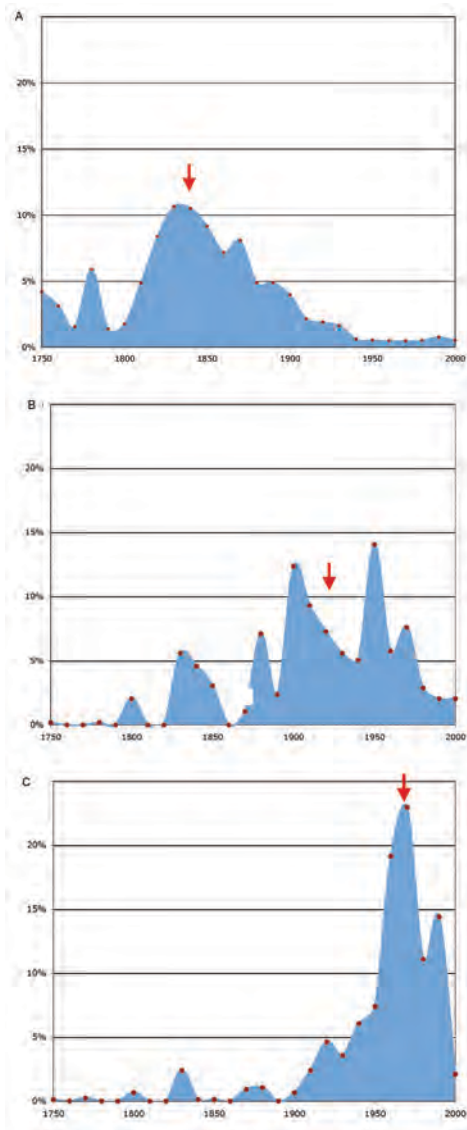
**Fig. 4.** Richesse (nombre d'espèces) estimée des différents groupes d'acariens. Les Anactinotrichida sont dessinés en retrait. D'après des estimations de Walter & Proctor (1999).

Tous les taxons d'acariens n'ont évidemment pas la même importance et recouvrent des richesses spécifiques inégales. Une estimation de la richesse de ces groupes, c'est-à-dire le nombre estimé d'espèces, est avancée par Walter & Proctor (1999) (Fig. 4).

### **Acariens et nombre de descriptions**

Après les insectes, les acariens forment un groupe dominant avec près de 55 000 espèces décrites (Zhang, 2011). Si les acariens sont comparés à un autre groupe bien connu, les oiseaux s'imposent. Environ 10 000 espèces d'oiseaux sont répertoriées à l'heure actuelle (BirdLife International, 2010) et plus de 50 % d'entre elles ont été décrites dès la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle (Fig. 5A). Les oribates d'Allemagne mentionnés dans l'ouvrage de Weigman (2006) ont été décrits plus tardivement, 50 % des espèces décrites l'ont été avant la décade 1930-1939 (Fig. 5B). Les Tydeoidea ont encore été décrits plus récemment, ce n'est que durant la décade 1970-1979 que la moitié des espèces actuellement répertoriées ont reçu un nom (Fig. 5C). Ce type d'approche traduit deux tendances. D'une part, le nombre d'espèces intervient ; c'est ce qui se passe au niveau des oiseaux où la description d'une espèce devient un événement peu fréquent. D'autre part, le nombre de systématiciens étudiant un taxon constitue un deuxième paramètre qui modifie la courbe résultante ; si personne n'étudie un taxon, aucune espèce n'y sera décrite. C'est probablement ce qui se passe au niveau des acariens, les espèces décrites récemment, durant les dernières décades, sont peu nombreuses et la diminution des courbes traduit davantage la raréfaction des acarologues que celle des acariens non encore décrits, une tendance déjà dénoncée par Krantz (1996). Walter & Proctor (1999) vont dans le même sens et annoncent dans leur préface que l'acarologie est une science en voie de disparition. De tels propos contrastent avec le discours tenu par Wharton (1959) pour qui l'avenir de la systématique était brillant et qui constatait, à l'époque, l'augmentation irrépressible des espèces connues de Trombiculidae.

	Bernini, 1986 ; Dunlop & Alberti, 2008.
---	---



**Fig. 5.** Pourcentage d'espèces décrites par décennie. **A.** Oiseaux, liste mondiale (d'après BirdLife International, 2010) ; **B.** Oribates d'Allemagne (d'après Weigman, 2006) ; **C.** Tydeoidea, liste mondiale. Le percentile 50 est marqué d'une flèche rouge.



## Chapitre 2 : De la récolte à l'observation

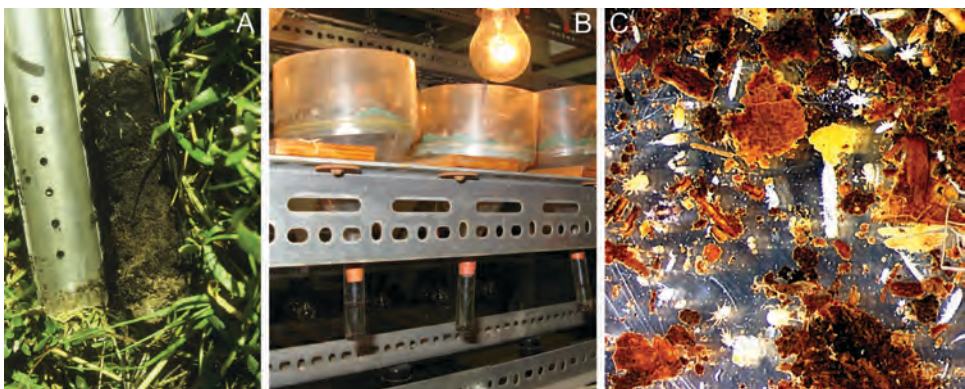
La récolte d'acariens demande des techniques variables selon le but recherché, examen de routine, inventaire d'une région ou d'un hôte, étude quantitative visant à connaître la structure d'une biocénose ou approche morphologique. La médecine légale, en ce compris l'acarologie médico-légale ou forensique (Perotti *et al.*, 2010), a ses propres exigences, il en est de même en acarologie médicale, vétérinaire ou agricole et en écologie.

### La récolte et le tri

Battage, fauchage, brossage, récolte à vue peuvent suffire pour des formes libres et terrestres.

Tout comme les autres composantes de la mésofaune, les acariens du sol demandent le recours à des sondes pédologiques utilisées pour le prélèvement (Fig. 6A) et à diverses méthodes pour les séparer du substrat (dans cette série, voir la synthèse de Domingo-Quero & Alonso-Zarazaga, 2010). Parmi les méthodes dites dynamiques ou actives, la plus populaire reste l'extraction au moyen des entonnoirs de Berlese-Tullgren (Fig. 6B). L'efficacité de cette méthode est faible (moins de 50%) et, surtout, variable selon les taxons, les stases et le type de sol. Les acariens sont mélangés avec le reste de la mésofaune et parfois avec des débris du substrat (Fig. 6C).

Les méthodes mécaniques ou passives reposent sur les propriétés physiques des acariens et recouvrent des méthodes basées sur la flottation (différence de densité ; André *et al.*, 2002), sur le lavage (différence de taille et filtres à mailles



**Fig. 6.** Les acariens du sol, de la récolte au tri. **A.** Sonde pédologique ; **B.** Batterie de Berlese-Tullgren à l'UCL, Louvain-la-Neuve ; **C.** Vue à la loupe binoculaire de la mésofaune du Bois de Lauzelle (Belgique).

de dimension variable ; Bieri & Delucchi, 1980) ou sur l'extraction à film grassex (non adhérence des acariens, tout comme les diamants, à l'eau ; Aucamp & Ryke, 1964). Les méthodes passives ou mécaniques permettent parfois la découverte de nouvelles familles ou la récolte de milliers d'individus d'espèces réputées rares (par exemple les *Gordialycus* récoltés par Norton *et al.*, 2008).

Les acariens des poussières demandent un appareillage particulier. Outre le secouage des vêtements ou autres tissus, les acarologues ont recours au broissage, à l'utilisation d'aspirateurs, à la méthode du déplacement thermique ou à d'autres techniques de capture revues par Colloff (2009).

Pour les acariens vivant sur les plantes, le moyen le plus simple est d'examiner le matériel végétal sous le binoculaire et de le disséquer au besoin. Des méthodes mécaniques (décapage à l'eau à haute pression, brosse à acariens...) peuvent aussi être utilisées ainsi qu'en témoigne l'approche de Faraji *et al.* (2004).

Pour les espèces d'hydracariens habitant les eaux stagnantes, un filet ordinaire fait de tissu à bluter peut suffire. Le rendement de trois méthodes de tri est évalué par Proctor (2001). Toutefois, les formes liées à un hôte (insecte, oiseau, mammifère), tout comme les parasites, demandent des approches spécifiques.

Les acariens se conservent dans de l'alcool à 70-80 %. La conservation à sec, même des espèces les plus grandes comme les tiques, est prohibée car le dessèchement fragilise les spécimens. Exception : les hydracariens qui durcissent trop dans l'alcool ou le formol et se conservent dans la solution de Koenike.

## **Les outils**

L'examen à la loupe binoculaire et au microscope requiert des boîtes de Pétri, des salières (ou salerons) et des lames pour l'examen à la loupe binoculaire et au microscope. Les pipettes de Pasteur — aussi appelées micropipettes — sont de fins tubes de verre dont l'extrémité est effilée pour obtenir une pointe ouverte d'un diamètre permettant le transfert des acariens d'un milieu à l'autre. Des minuties, c'est-à-dire des aiguilles très fines faites d'un éclat d'acier particulier, montées sur manches en bois ou sur une autre matière, complètent l'arsenal des acarologues. Certaines de ces minuties sont courbées et recroquevillées en cuillère pour capturer les acariens et les transférer facilement sans les abîmer.

## **L'éclaircissage et la coloration**

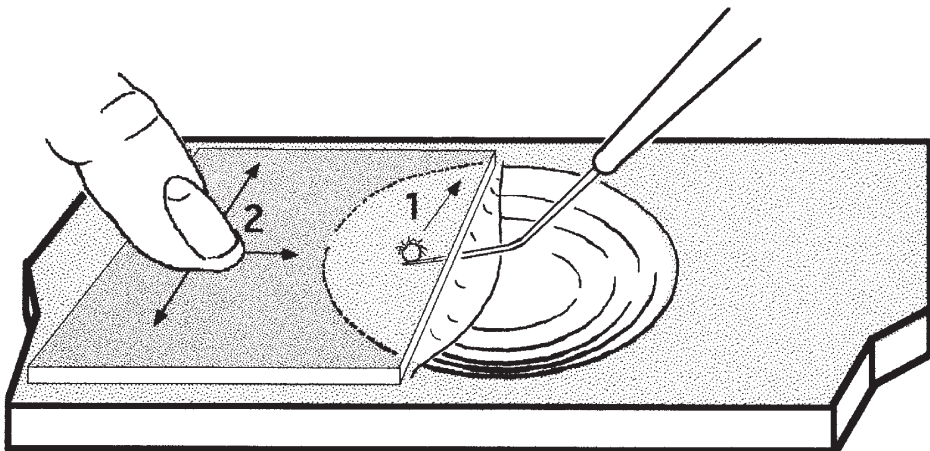
Selon que les acariens sont sombres ou clairs, le traitement peut varier. Un séjour d'une nuit dans l'acide lactique (60-95 % en solution aqueuse voire une dilution plus forte pour les spécimens fragiles) d'une lame creuse ou d'une salière suffit pour les acariens les plus clairs et les plus petits. Les individus très foncés, voire noirs (Fig. 115B), réclament plus de temps et parfois le recours au chauffage des

lames qui sont alors étalées sur une plaque chauffante. Reste à ne pas atteindre l'ébullition (l'acide lactique bout à 122°C) car la moindre bulle peut chasser l'acarien de dessous la lamelle et le rendre introuvable à l'observateur le plus zélé. Pour éviter cette catastrophe, les individus les plus mélanisés sont chauffés dans une salière.

Quoique les microscopes à contraste de phase et interférentiel permettent un examen de spécimens non colorés, certains auteurs préconisent divers réactifs, noir chlorazol (Fig. 90B), bleu de toluidine, iode... Les propriétés tinctoriales de certains colorants sont commentées par Coineau (1974a). Les petits spécimens, parfois translucides, sont plus faciles à retrouver et à décrire après coloration (Faraji & Bakker, 2008). La distinction avec le substrat peut aussi être facilitée par l'utilisation de bleu de méthylène qui ne colore pas les acariens mais bleuit l'arrière-plan, débris et autres particules (Monfreda *et al.*, 2010).

### La préparation temporaire en lame à concavité

Cette méthode proposée dès 1949 par Grandjean permet de monter plusieurs spécimens de même origine sur une seule lame creuse. Ce nombre peut être réduit à un seul spécimen si la description de l'espèce est envisagée. Ce spécimen, immergé dans l'acide lactique et adéquatément placé (Fig. 7), peut être roulé afin d'obtenir l'orientation recherchée (voir par exemple la figure 44A). Outre la



**Fig. 7.** Montage d'un acarien en lame à concavité. Sous loupe binoculaire, l'animal est d'abord placé adéquatément au moyen d'une minutie (flèche 1). Sous microscope, l'animal peut ensuite être roulé dans une position plus précise, d'un mouvement et d'une pression du pouce sur la lamelle rectangulaire (flèche 2) (Dessin de Travé *et al.*, 1996, redessiné de Coineau, 1974a).

précision de l'orientation, le milieu de montage permet la finesse de l'observation suite à un indice de réfraction favorable (1,44). La cavité des lames peut avoir différentes profondeurs selon les spécimens observés : ceci évite que certaines pièces ne soient écrasées.

### La préparation définitive

Pour une préparation définitive, une lamelle ronde est appliquée sur une lame plate. Une lamelle de faible diamètre permet de retrouver plus facilement l'animal tout comme un trait arrondi sous la lame (Fig. 8A). Contrairement à d'autres arachnides plus durs, les acariens sont sensibles à la rétraction du milieu de montage, c'est pourquoi le Hoyer — ou des produits similaires — est souvent utilisé pour les monter. La formulation donnée par Krantz (1978) est la suivante :

- eau distillée : 50 cc,
- gomme arabique (en cristaux et non en poudre) : 30 g,
- hydrate de chloral : 200 g,
- glycérine : 20 cc.

Après un séjour de 48 heures ou plus dans une étuve chauffée à 45°C, température maximale pour éviter des bulles, la préparation est lutée afin d'éviter que l'eau atmosphérique ne réimprègne le Hoyer, phénomène à craindre en zone équatoriale ou dans d'autres conditions humides. De telles préparations sont faciles à transporter et à conserver.

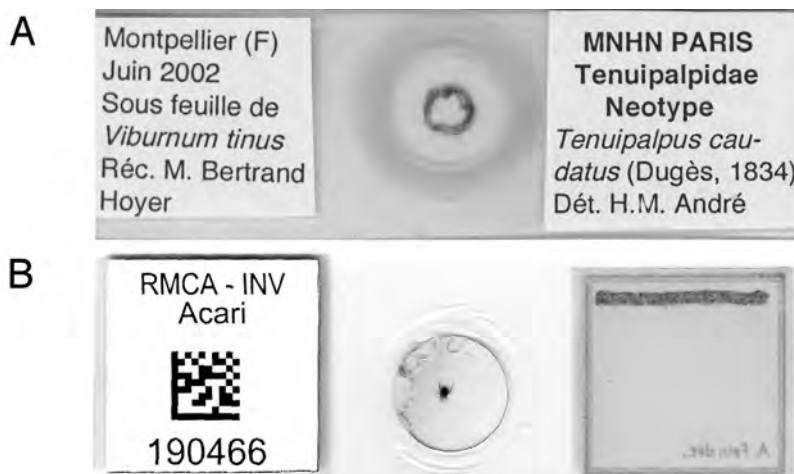


Fig. 8. Préparations définitives. A. Recto ; B. Verso.

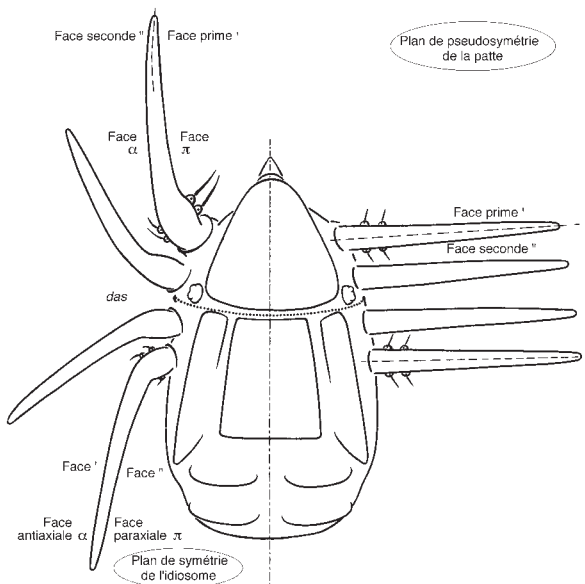
Pour remonter un acarien conservé de cette manière, il suffit de briser le lutage et de plonger la préparation durant une nuit dans de l'eau ; le lendemain, la lamelle flotte ou se sépare facilement de la lame ; reste à récupérer le ou les spécimens au moyen d'une micropipette.

L'acarien ainsi récolté et préparé est étiqueté en conséquence. L'étiquette de gauche mentionne la provenance de l'acarien, la date et le lieu de récolte, des données écologiques comme l'hôte, le nom du récolteur et le milieu de montage (Fig. 8A). À droite figurent l'identification du spécimen, le nom du déterminateur et, éventuellement, l'appellation de l'institution où la préparation est conservée et un numéro d'inscription. Au verso, l'appellation de l'institution, le numéro d'inscription et un code à barres peuvent compléter l'étiquetage (Fig. 8B). L'encre des étiquettes est indélébile.

### Les conventions dans l'orientation

Reste à observer l'acarien et à reporter sur un dessin ou une photographie le résultat de cet examen.

En vue dorsale, un acarien s'observe par la face dorsale ; à l'opposé se trouve la face ventrale de l'idiosome. Pour être complet, il reste à y ajouter les faces latérales, droite et gauche, ainsi que les parties antérieure où se reconnaît le gnathosoma et postérieure.



**Fig. 9.** Conventions lors de l'orientation du corps d'un acarien ainsi que de ses appendices. L'appellation varie selon que l'on prend pour référence le corps de l'acarien et la proximité du plan de symétrie (gauche-droite) ou ses appendices caractérisés par un plan de pseudosymétrie (d'après Coineau, 1974b).

L'orientation est plus compliquée sur les appendices car l'observateur peut prendre comme référence le plan de pseudosymétrie de la patte qu'il observe ou le corps de l'acarien. Dans le premier cas, un organe sera prime (') ou seconde (") selon qu'il occupe la face antérieure ou postérieure de la patte (Fig. 9). Dans le second cas, l'organe sera dit paraxial ( $\pi$ ) ou antiaxial ( $\alpha$ ) selon qu'il est proche ou éloigné du plan de symétrie de l'idiosome. Ces deux points de vue s'affrontent lorsque l'on passe des pattes I et II orientées vers l'avant aux pattes III et IV dirigées vers l'arrière.

### La notation, la désignation et l'idionymie

Un poil peut prendre naissance à la face dorsale d'un podomère, il sera alors qualifié de dorsal et noté sur les illustrations par la lettre *d*. Il s'agit d'une notation basée sur la localisation du poil. En revanche, la désignation est une dénomination (en français aussi bien qu'en anglais), c'est une terminologie qui repose sur l'idionymie, c'est-à-dire sur la personnalité, l'identité, le nom particulier d'un organe (Grandjean, 1943 : 119 ; Hammen, 1980 : 79). La paire des poils *proraux* – (*p*) en abrégé — se réfère à une paire de poils située le plus souvent au bout du tarse, quel que soit le taxon considéré et quelle que soit la localisation résultant de migrations, aussi bizarres soient-elles.

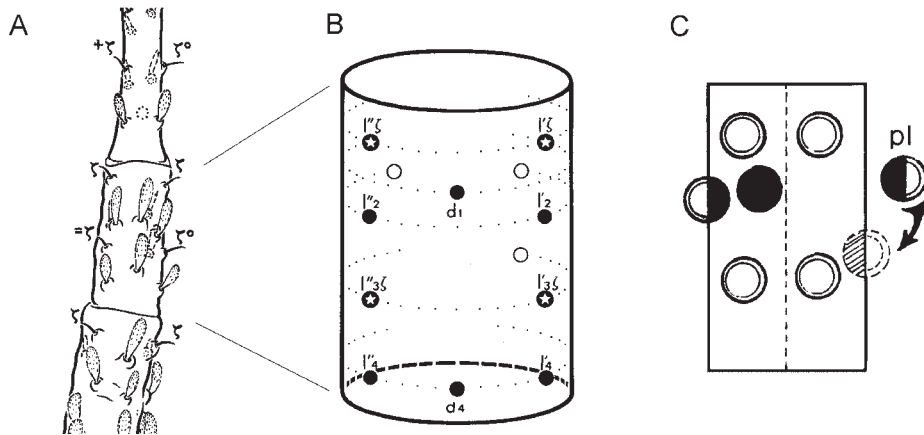


**L'idionymie** est la qualité d'un organe capable de recevoir une dénomination, une désignation qui permette de l'identifier parmi ses semblables et de le distinguer d'autres organes homonymes.

Le passage de la notation à la désignation — autrement dit, le passage de la question « où ? » à la question « qui ? » — a permis la standardisation de la terminologie des poils dorsaux de l'opisthosome des oribates et d'autres acariens et de déduire quels poils avaient disparu chez certains d'entre eux. Dans les illustrations qui suivent, une notation simple (par exemple, *x*, *y*, *z*, *e*) sera utilisée même si la désignation (par exemple, *p'*) est connue. La désignation en cours sera le plus souvent utilisée par la suite (voir Figs 39, 40 & 41).

### Le dessin

Un dessin peut être réaliste comme à la figure 10A, il n'en reste pas moins une interprétation. C'est ainsi que les poils de la face opposée à l'observateur, les poils qui s'aperçoivent par transparence, sont dessinés en trait interrompu alors que les autres sont représentés en trait plein. À l'opposé, la chætotaxie peut être schématisée comme aux figures 10B, C.



**Fig. 10.** Sémiologie graphique des poils de patte. **A.** Patte IV de *Procaeculus willmanni* (Caeculidae) ; **B.** Schéma du génuel IV de la même espèce ; **C.** Schéma du génuel IV d'un Macrochelidae (A et B d'après Coineau, 1974b ; C d'après Krantz, 1978).



Le graphisme et la sémiologie (**signification des symboles**) peuvent diverger selon les auteurs. À la figure 10B, les aplats noirs signifient qu'un poil est proche de l'observateur ; en C, c'est le contraire et les aplats noirs désignent des poils éloignés. Par ailleurs, le trait interrompu en C indique un poil dont la présence est incertaine, alors qu'en A, il représente des poils situés de l'autre côté de la patte.

Outre les techniques décrites par Coineau & Demange (1997), des aplats ou des ombrages de couleurs peuvent rehausser les dessins et en faciliter la compréhension comme le montrent les figures 13 et 14 de ce bréviaire ou la figure 13 d'Alberti *et al.* (2011).

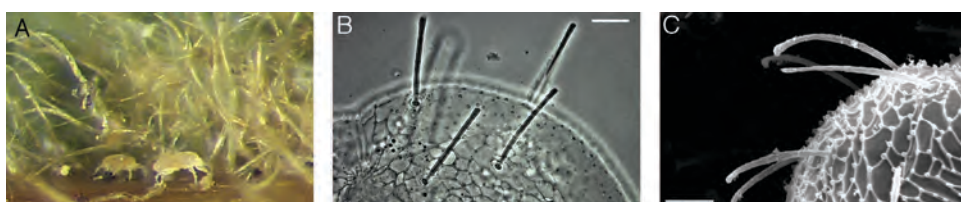
## La photographie

Les dessins peuvent être complétés ou remplacés par des photographies prises avec un microscope photonique équipé du contraste de phase (Fig. 11B) ou du contraste interférentiel. Cet usage a été adopté très tôt notamment par Athias-Henriot (1967) qui illustre les variations au sein du genre *Pergamasus* ou Fain (1968) qui s'intéresse à la variabilité de *Sarcoptes scabiei*. Le passage des photographies en noir et blanc à des représentations en couleurs améliore encore les illustrations publiées, comme dans l'ouvrage de Dabert (2003). Enfin, le relief de la microsculpture est souvent mieux rendu par des vues photographiques que par un dessin au trait ainsi qu'en témoignent les figures de André *et al.* (2010) ou la figure de la patte d'*Hexathrombium spatuliferum* (Fig. 17C).

Si les photographies sont numériques, les manipulations digitales se réduisent à des opérations de routine comme la réduction de la taille, la transformation des couleurs à 30 bits en 256 niveaux de gris ou l'amélioration du contraste (André & Ducarme, 2003).

### Le microscope électronique à balayage (MEB)

Les micrographies obtenues en microscope électronique à balayage donnent un relief saisissant et permettent de mieux distinguer des acariens voisins (Fig. 11C). C'est ainsi que Ueckermann & Tiedt (2003) illustrent les différences entre deux espèces de *Riccardoella* (Ereyenetidae).



**Fig. 11.** Trois grossissements, trois points de vue. **A.** Tydeidae observés à la loupe binoculaire et protégés par une domatie au revers d'une feuille de laurier-tin ; **B.** Poils opisthosomaux terminaux de *Tydeus bedfordiensis* en microscopie optique avec contraste de phase ; **C.** Idem en microscopie électronique à balayage (Barres d'échelle : BC 10  $\mu$ m).

Diverses techniques et différentes méthodes de préparation permettent d'obtenir des grossissements et des profondeurs de champ utiles lors de l'étude des acariens tout en respectant leur morphologie et leur environnement (Wergin *et al.*, 2000 ; Fisher & Dowling, 2010). Cette approche peut aussi être combinée à d'autres procédés, les rayons X par exemple, pour donner de remarquables micrographies comme celles de Heethoff & Koerner (2007) (Fig. 19).

### L'ordinateur

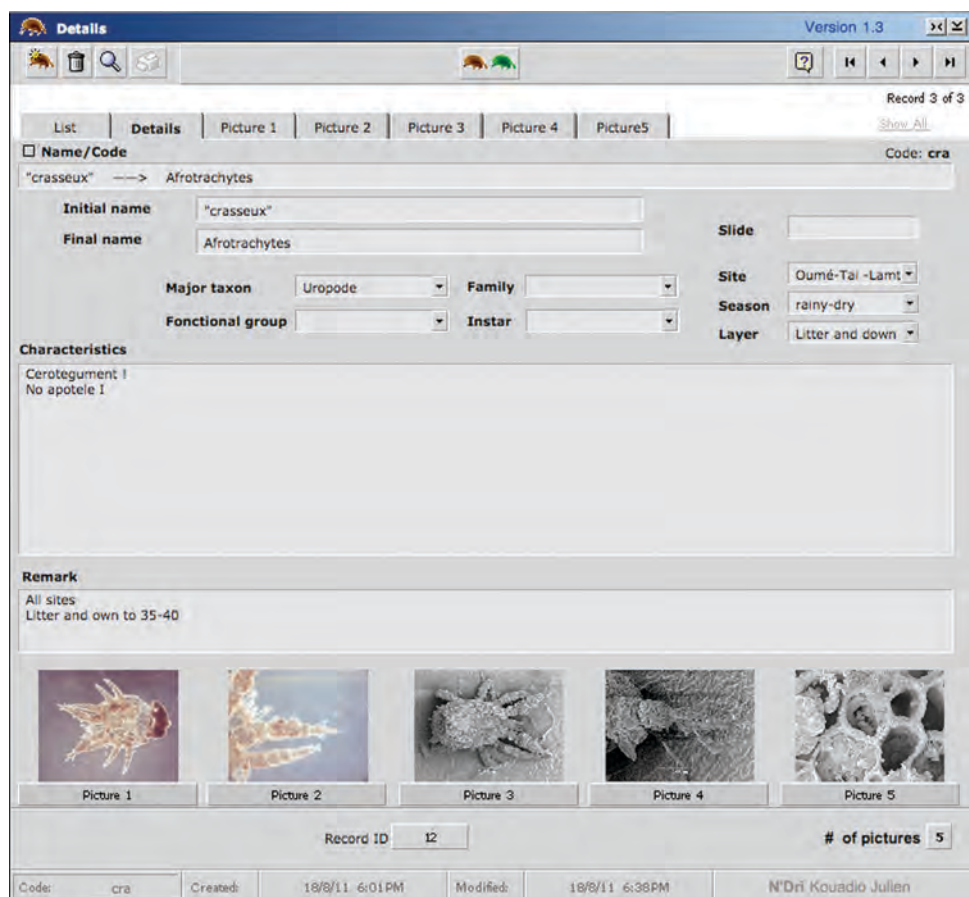
L'ordinateur peut améliorer notre entendement de la morphologie des acariens et permettre une meilleure interprétation de ces animaux. L'étude du gnathosoma d'un oribate par diverses techniques d'imagerie amène à des sections virtuelles et à une reconstitution en couleurs des différents composants, même internes (Alberti *et al.*, 2011). Le pixel ou le voxel (pixel en trois dimensions) côtoie le centimètre. La justification des figures de ce bréviaire est de 12 cm, soit 2 835 pixels à 600 ppp.

Par ailleurs, des programmes informatiques combinent différentes images, dites sources et prises à différents niveaux de mise au point, de façon à générer une nouvelle image de l'objet photographié qui tende vers une mise au point



optimale (André & Ducarme, 2003). Ce type de programme, utilisé avec une loupe binoculaire aussi bien qu'avec un microscope, permet de compenser une faible profondeur de champ, en particulier lorsque l'acarien, ou la structure étudiée, est trop épais pour être photographié en une fois. L'ordinateur permet aussi de rendre l'arrière-plan plus homogène dès la prise de vue (Fig. 77) ou plus tard (frontispice).

Les photographies numériques peuvent être stockées, répertoriées et copiées au gré des utilisateurs. Elles peuvent être comparées, intégrées à des banques de données et ainsi permettre une meilleure identification comme le suggèrent Behan-Pelletier & Newton (1999) et une gestion améliorée des collections d'un musée ou d'un pays (Fig. 12).



**Fig. 12.** Exemple de banque de données. Un simple « clic » sur une vignette permet d'obtenir une image plus grande de l'illustration sélectionnée. La comparaison d'espèces similaires ou proches peut se faire grâce au bouton situé au centre de la barre supérieure.

## Chapitre 3 : Morphologie générale

Déjà en 1965, Legendre écrivait à propos de la morphologie et du développement des chélicérates : « Du manque de définition des termes employés jaillit l'incompréhension, elle-même génératrice de verbiage et de polémiques stériles » (Legendre, 1965 : 240). Cette assertion reste d'actualité et le besoin d'un glossaire acarologique persiste aujourd'hui ainsi que le note Lindquist (2001). A défaut d'une terminologie précise, le même terme peut recouvrir plusieurs structures non-homologues et des appellations distinctes peuvent être employées pour désigner la même structure dans des taxons différents (Michael, 1884a ; Dunlop *et al.*, 2012). Ce chapitre traitera de la morphologie générale des acariens, de la division du corps, des segments des pattes, du gnathosome et du tégument.

### Le corps et l'idiosome

La terminologie utilisée pour décrire le corps des acariens ne comprend pas moins de six termes (Minelli, 2003). Chacun d'entre eux correspond à une région précise.

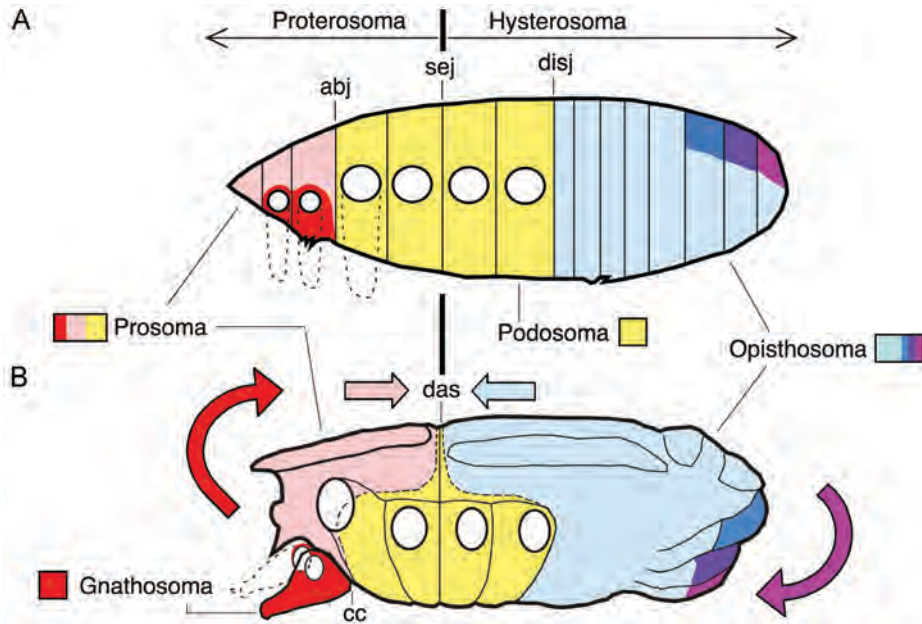
Il est habituel de distinguer chez les chélicérates deux tagmes, le prosoma et l'opisthosoma. Chez les acariformes, ces deux tagmes sont séparés dorsalement par le sillon *das*, convergence des limites disjugale, abjugale et séjugale (Fig. 13). Selon Grandjean (1970), cette terminologie repose sur une hypothèse fondamentale qui peut se formuler ainsi : « Le podosoma ancestral s'est tellement raccourci sur le dos des Acariens qu'il s'est annulé dans le plan de symétrie et au voisinage de ce plan. Son emplacement dorsal primitif n'est plus représenté aujourd'hui que par le sillon *das* ». Chez des espèces dites primitives, ce raccourcissement n'est pas achevé, c'est la zone asthénique des Ctenacaridae et autres oribates plésiomorphes (Fig. 106).

En parallèle, deux mouvements de flexion accompagnent ce raccourcissement. D'une part, l'anus et la région paraproctale passent d'une position extrême à une position ventrale. D'autre part, l'avant se cambre et la bouche et les appendices qui la flanquent deviennent antérieurs.

Le soma comprend ainsi deux divisions particulières, parfois appelées « pseudotagmes » (Hammen, 1980), le gnathosoma et l'idiosoma. Le gnathosome, synapomorphie des acariens, s'individualise du reste du corps auquel il reste attaché par le sillon circumcapitulaire, *cc*, facile à discerner. En arrière de ce sillon circumcapitulaire se trouve dorsalement l'aspidosoma dont la partie superficielle représente l'aspis ou le prodorsum des endéostigmates (Grandjean, 1939) et des oribates. Une autre interprétation de la partie jouxtant dorsalement le sillon circumcapitulaire est avancée par Weigmann (2001) et traduit les difficultés à nommer les différentes régions du corps des acariens. La partie antérieure

de l'idiosome relève-t-elle du prosoma ou du proterosoma ? Répondre à cette interrogation soulève la question de la classification des acariformes (Dunlop et al., 2012)

L'idiosome peut se diviser (dichoïdie) ou non (holoïdie), l'extrême étant observé chez certains oribates (Ptyctima) dont la partie antérieure se referme sur la postérieure (ptychoïdie — Fig. 18B).

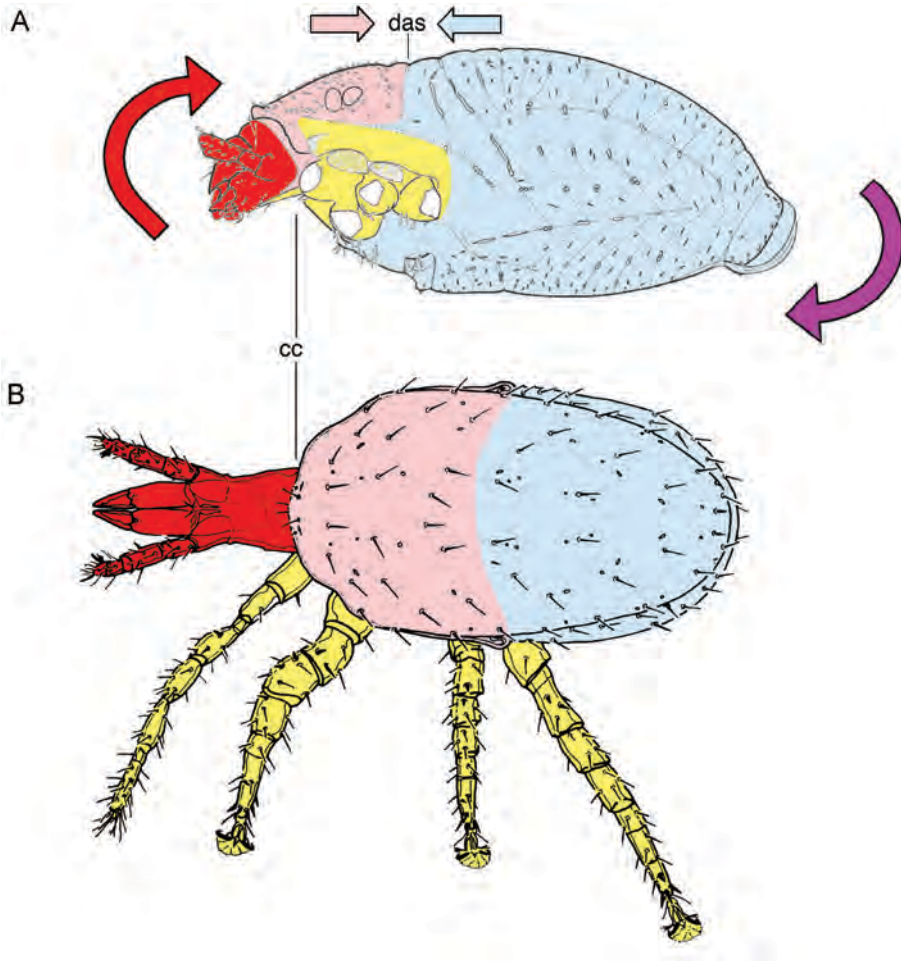


**Fig. 13.** Terminologie en soma de Grandjean (dessins d'après Coineau, 1974b).  
**A.** Archétype ; **B.** Trombidiforme Caeculidae. Les séparations indiquées sont les sillons abjugal (*abj*), disjugal (*disj*), séjugal (*sej*) et leur convergence (*das*). Le sillon circumcapitulaire (*cc*) est aussi renseigné.

Cette terminologie en soma peut s'appliquer à des opilioacarides (Fig. 14A) ou à des parasitiformes (Christian & Karg, 2008 - Fig. 14B), même si le nombre de somites de l'opisthosoma est plus élevé et même si la plaque génitale s'avance très avant entre les pattes.

De ce plan de base sont dérivées de nombreuses morphologies adaptées aux différents modes de vie. Un exemple extrême est offert par le corps vermiforme à pattes réduites ou même absentes que l'on observe dans différents groupes comme les Demodicidae (Fig. 98B) qui colonisent les follicules pileux de la peau

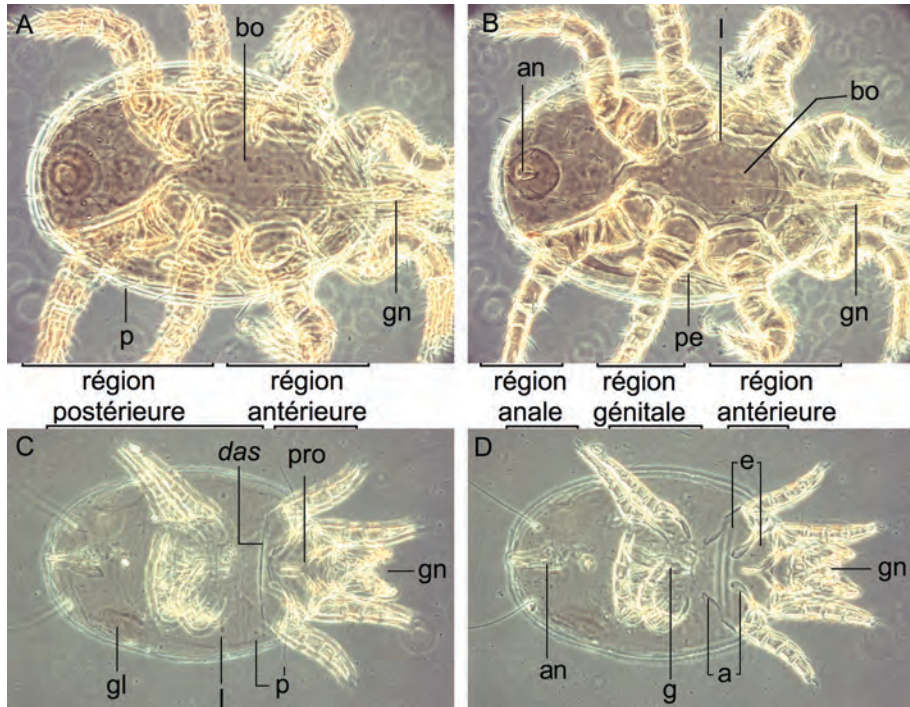
de nombreux mammifères, les Nematolycidae (Fig. 104) qui peuplent les milieux interstitiels du sol ou les Eriophyidae (Fig. 91A) qui induisent des galles sur les feuilles qu'ils piquent. Certaines espèces sont globuleuses comme les petits Nanorchestidae (Fig. 103) qui vivent dans différents types de sol. Au contraire, d'autres acariens sont aplatis dorso-ventralement comme les uropodes (Fig. 80A) souvent associés à des insectes, les Ophioptidae qui se glissent sous les écailles de serpent ou les hypopes qui se fauillent sous les élytres de certains coléoptères.



**Fig. 14.** Application de la terminologie en soma. **A.** Opilioacaride, *Opilioacarus texanus* ; **B.** Parasitiforme, *Macrocheles merdarius* (A d'après Hammen, 1966 ; B d'après Krantz, 1970 ; même convention de couleurs et mêmes abréviations que dans la figure précédente).

## Faces dorsale et ventrale

Le plus souvent, l'acarien est monté en vue dorso-ventrale. Il est alors facile de distinguer les différentes régions de l'idiosome et les structures composantes (Fig. 15).



**Fig. 15.** Habitus de deux acariens. Faces dorsale (**A, C**) et ventrale (**B, D**) d'un acarien parasitif (**A, B**) et acariforme (**C, D**). (a : apodème ; an : anus ; bo : bouclier ; e : épimère ; g : genitalia ; gl : glande latérale ; gn : gnathosoma) ; l : lyrifissure ; p : poil ; pe : péritrème ; pro : prodorsum.

Le plancher du podosoma des anactinotriches est essentiellement composé du bouclier sternal, appelé aussi plaque sternale ou, plus court, sternum (Fig. 15B). En revanche chez les acariformes, il n'y a pas un tel bouclier et les pattes sont séparées par une région dite coxisternale et divisée en autant de paires d'épimères qu'il y a de paires de pattes (Fig. 15D).

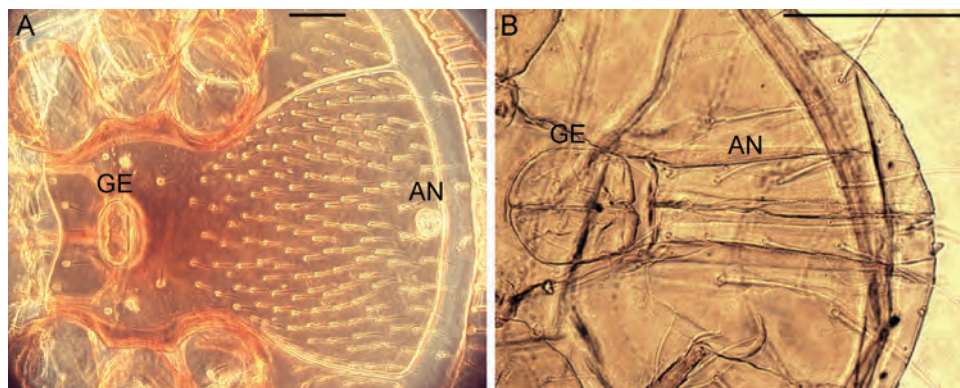
Certaines parties du corps sont recouvertes par un ou des boucliers, plus précisément par des sclérites, qui reçoivent des appellations particulières. Par exemple, le sclérite qui protège dorsalement l'opisthosoma des oribates sera désigné par le terme de « notogaster ».

### Volets génitaux et anaux

Les volets génitaux des adultes sont disposés ventralement, au niveau de l'opisthosoma ou plus en avant entre les pattes. La couverture génitale peut être simple, composée de deux boucliers, ou plus complexe avec de multiples plaques.

Les volets anaux sont situés plus en arrière, en face ventrale le plus souvent. L'anus est couvert par ces volets, peut parfois être terminal ou même dorsal. La région paraproctale peut se réduire à une simple fente, comprendre plusieurs plaques ou inclure plusieurs subdivisions (adanale, peranale, pseudanale...)

Les volets anaux et génitaux peuvent être distants (Fig. 16A) ou contigus (Fig. 16B). Le pore excréteur des hydracariens (Fig. 49D) est localisé aussi dans la région proctale mais il est séparé du système digestif (Smith *et al.*, 2010).



**Fig. 16.** Volets génitaux et anaux. **A.** Gamasida Paramegistidae ; **B.** Oribate Lohmanniidae (AN : volets anaux ; GE : volets génitaux ; barres d'échelle : AB 100  $\mu$ m).

### Les pattes

Les acariens, nymphes et imago, comptent fondamentalement huit pattes, les quatre paires sont numérotées de I à IV, en chiffres romains, depuis la patte la plus antérieure jusqu'à la plus postérieure.

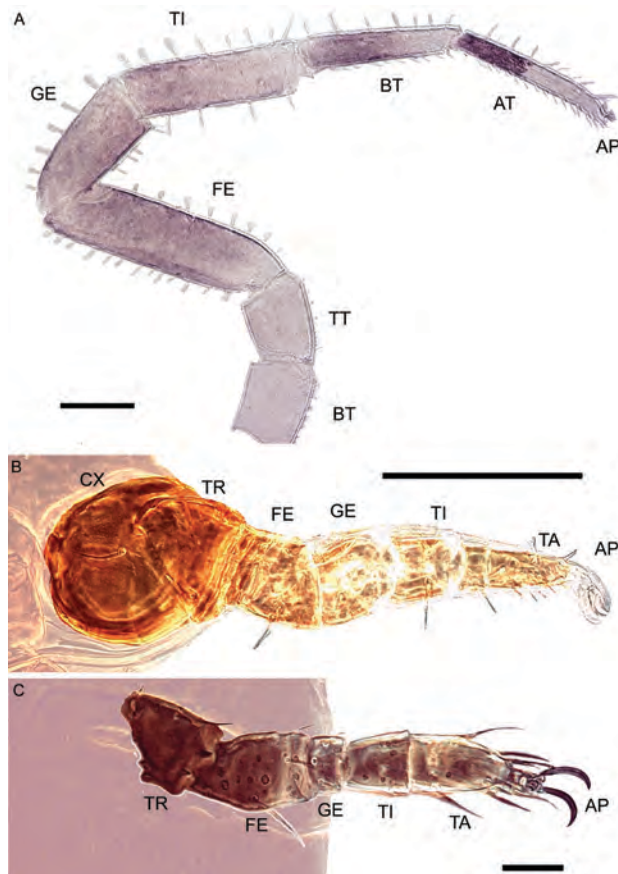
Pour la plupart des podomères, l'appellation retenue est celle utilisée pour les vertébrés, pratique déjà regrettée par Michael (1884a). Selon le groupe considéré, leur nombre varie. En effet chez les actinotriches, les coxae ne sont pas libres et sont supposées intégrées à la paroi ventrale du podosoma. L'ordre des podomères est, en partant du corps, le suivant :

trochanter – basifémur – téléfémur – génuat – tibia – tarse – apotèle.

Ces podomères peuvent fusionner, en particulier les fémurs, et la succession devient alors :

trochanter – fémur – génuat – tibia – tarse – apotèle (Fig. 17C).

Chez les anactinotriches, une coxa s'intercale entre l'idiosome et le trochanter (Fig. 17B). La situation se complique encore chez les opilioacarides où le nombre de segments varie d'un taxon à l'autre et même d'une patte à l'autre (Fig. 17A).



**Fig. 17.** Patte des acariens. **A.** Opilioacaride (patte postérieure) ; **B.** Parasitiforme (patte II) ; **C.** Acariforme (patte II). Les podomères sont désignés par les deux premières lettres, en majuscules. (Autres abréviations : CX : coxa ; AT : acrotarse ; BT : basitrochanter ou basitarse ; TT : télotrochanter ou télotarse selon que l'article est proximal ou distal ; barres d'échelle : A 200  $\mu$ m, B 100  $\mu$ m, C 20  $\mu$ m).

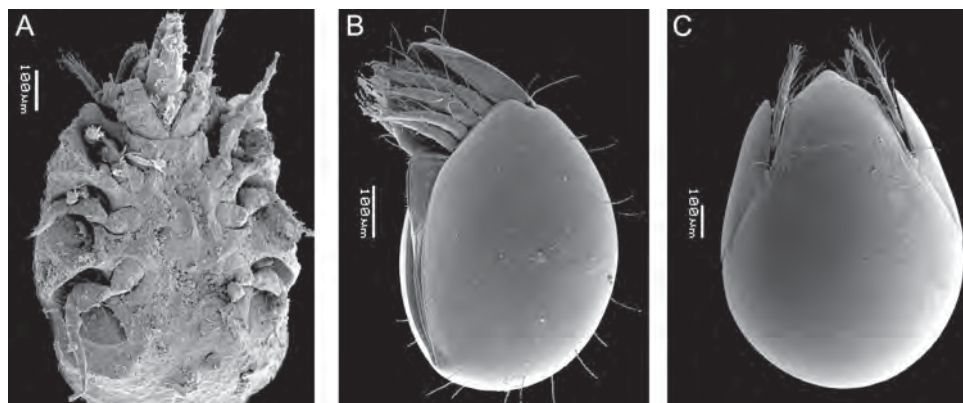
Les tarses peuvent être accessoirement morcelés ; c'est le cas chez les *Tarsolarkus* (Erythracaridae), mais ce ne sont pas de vrais podomères articulés, avec condyles et muscles propres (Grandjean, 1952b, 1954b).



Le **prétarse**, en acarologie, désigne un prolongement distal du tarse dont il fait partie intégrante. Certains auteurs définissent toutefois par ce terme l'article terminal de la patte, c'est-à-dire l'apotele. C'est le cas d'Atyeo (1978) qui relève l'absence de limite lorsque Grandjean décrit le podomère et de Krantz (2009b). Chez les insectes, le podomère le plus distal, décrit par de Meijere dès 1901, est aussi appelé prétarse (Beutel & Gorb, 2001 ; Angelini & Kaufman, 2005 ; Maggenti *et al.*, 2005).

Le nombre d'articles peut varier d'une espèce à l'autre et même changer durant l'ontogenèse. Les pattes sont locomotrices, elles servent à marcher, à nager chez les formes aquatiques (Fig. 60A) et parfois à sauter : gamasides (*Saltiseius walteri* décrit par Walter, 2000), Nanorchestidae et Eupodidae, Oribates (genres *Zetorchestes*, saut décrit par Krisper, 1990 et *Indotritia*, saut décrit et détaillé par Wauthy *et al.*, 1997, 1998). Les pattes peuvent aussi agripper un poil de l'hôte et agir comme un fermoir fermoir (Figs 94B ; 124C, D) ou s'y fixer via les disques ambulacraires (Figs 123A, B). Capturer des proies (Fig. 37) ou assurer un rôle sensoriel comme les antennes des insectes (Fig. 29B) sont d'autres fonctions potentielles de la patte I.

Les pattes restent un point faible chez l'acarien, même caparaçonné. Elles peuvent se rétracter dans des fossettes spéciales, les fovéas (appelées pedofossae ou fovea pedales) des uropodes, ou être protégées par la ptychoïdie, (Sanders &



**Fig. 18.** Protection des pattes. **A.** Rétraction dans les fovéas des uropodes ; **B.** Ptychoïdie chez un oribate ; **C.** Développement de pteromorphes chez un autre oribate (barres d'échelle : 100 µm).

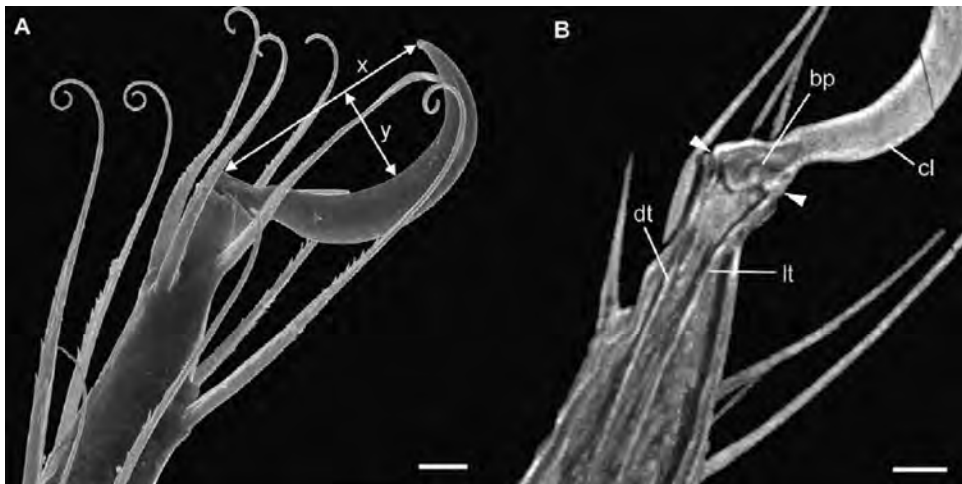


Norton, 2004) ou par le développement de ptéromorphes ou de tecta spécifiques chez les oribates (Fig. 18).

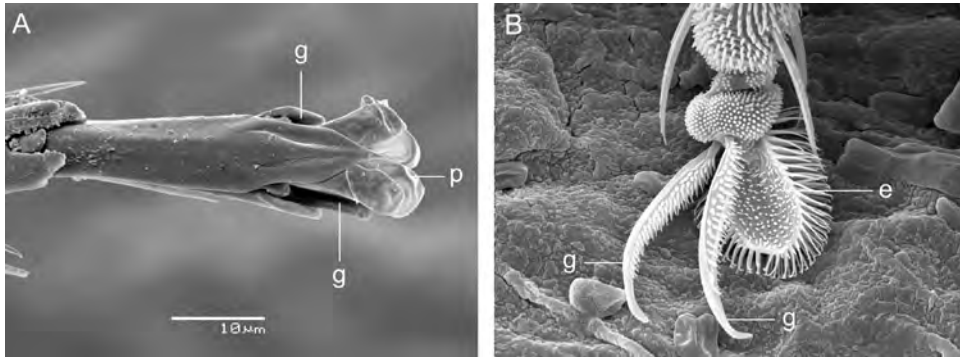
### L'apotèle des pattes

L'apotèle, ainsi nommé par Grandjean (1954b) suite aux observations de Nicolet (1855), est un véritable podomère. Il est terminal (απο-τελειω, terminer) et s'articule sur le bout du tarse. L'apotèle est mû par deux muscles, un muscle déprimeur et son antagoniste, un muscle élévateur (Fig. 03.07) repérés par Michael (1884a), l'articulation entre le tarse et l'apotèle est dite eudesmatique. C'est le terme repris en arachnologie (Shultz, 1989, 2007 ; Dunlop, 2002 ; Cotton & Braddy, 2004 ; Maggenti *et al.*, 2005).

Sur les pattes, l'article terminal porte fondamentalement trois ongles fixes, qui ne sont autres que des poils modifiés. Les ongles — c'est le terme déjà utilisé par Michael (1884a) — sont, chez les acariformes, biréfringents. De ces trois éléments (tridactylie, *ol'*, *oc* ou *om* et *ol''*), certains peuvent manquer (bi- et monodactylie - Fig. 72B). L'élément central peut prendre des formes diverses et s'appeler empodium (Fig. 20B), il manque chez les anactinotriches et la plupart des autres arachnides (sauf chez les palpigrades). Les éléments latéraux peuvent aussi adopter des formes diverses, par exemple pectinée (Fig. 71B) ou à extrémité capitée (Fig. 71C). Pris ensemble, les ongles acérés forment la griffe, terme utilisé dans ce sens par Michael (1884a), qui termine l'apotèle. D'autres dilatations peuvent



**Fig. 19.** Ambulacre d'un oribate (*Archegozetes longisetosus*). **A.** Micrographie au MEB ; **B.** Microtomographie aux rayons X (section sagittale virtuelle). Les tendons du muscle élévateur (lt) et du muscle déprimeur (dt) de l'apotèle s'attachent sur la pièce basilaire (bp) au niveau des flèches. (cl : ongle ; x : diamètre d'ouverture de l'ongle ; y : hauteur de l'ouverture ; barres d'échelle : 10  $\mu$ m ; micrographies de Heethoff & Koerner, 2007).



**Fig. 20.** Ambulacre des acariens vu au MEB. **A.** Ongles crochus et acérés (g), cachés par le pulvile (p) membraneux chez un uropode ; **B.** Ongles latéraux acérés (g) et central, appelé empodium (e), chez un Tydeidae (d'après André, 2005 — © Université de Bâle).

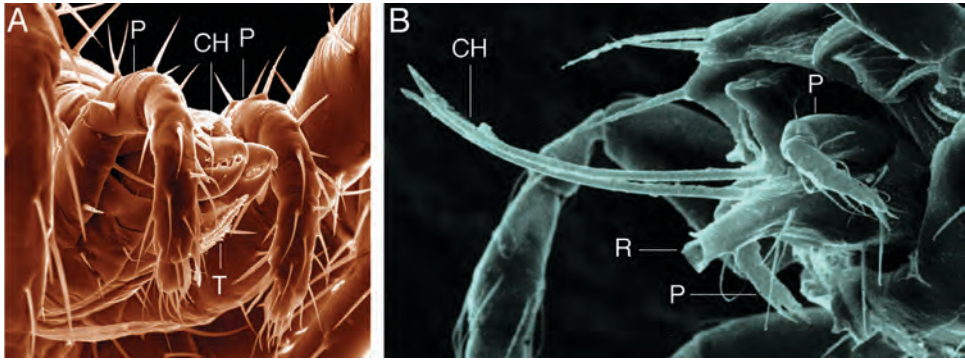
s'ajouter aux ongles, ce sont les pulvilles membraneux (Figs 20A, 119D) et autres caroncules. Le pré-tarse peut s'allonger et participer à la déambulation, l'ambulacre se compose alors de l'apotele et de la partie du tarse associée au déplacement. Le tarse n'est donc pas l'article terminal de la patte comme l'affirment certaines publications.

L'apotele peut disparaître de certaines pattes, notamment de la patte I. Tout comme l'antenne des insectes, la patte I accomplit alors une fonction sensorielle et non ambulatoire. Cette évolution palpienne de la patte I — l'appellation est de Grandjean (1967) — s'observe aussi bien chez les anactinotriches, par exemple chez les Macrochelidae, les Trachytidae (Fig. 80B), les Epicriidae (Fig. 80A), que chez les acariformes, par exemple chez les oribates Staurobatidae, les trombidiformes Cheyletidae et Iolinidae (Fig. 29B). Il s'agit de phénomènes indépendants et survenant en parallèle.

### **Le gnathosome et les pièces buccales**

Au-devant du sillon circumcapitulaire, souvent bien visible, se trouve le gnathosome des acariens, parfois encore appelé le capitulum malgré l'abandon de ce terme proposé dans le discours présidentiel d'Evans (1984). Outre l'acron, segment terminal hypothétique, le gnathosome se compose de deux somites, le cadre chélicérien et l'infracapitulum. Chacun de ces deux segments porte une paire d'appendices, les chélicères et les palpes (Fig. 21).

L'acron se réduirait au naso, une protubérance située à l'extrémité antérieure de l'idiosome, par-dessus les chélicères et observée chez des oribates, des endéostigmatés (Fig. 105) et de nombreux trombidiformes. Le naso peut porter, en face ventrale, la paire d'yeux médians (Fig. 44A).



**Fig. 21.** Gnathosoma vu au microscope électronique à balayage. **A.** Parasitifforme gamaside ; **B.** Acariforme oribate Gustaviidae (CH : chélicère ; P : palpe ; R : rutellum — B : d'après Travé *et al.*, 1996)

Les chélicères surplombent la bouche et participent étroitement à la prise de nourriture. Alors qu'elles occupent une position ventrale chez l'archétype de l'acariforme, elles ont migré en position terminale chez la plupart des espèces. Ce sont des appendices au même titre que les pattes locomotrices mais elles ont connu des transformations considérables afin de remplir au mieux leur fonction lors de l'ingestion de nourriture : fusion des articles constitutifs, coalescence des poils distaux pour former la pince terminale que l'on observe chez les gamasides et de nombreux sarcoptiformes. Les chélicères forment alors des organes broyeurs avec une pince terminale composée d'un doigt fixe et d'un doigt mobile (Figs 21A ; 23A, B). Le doigt fixe (*digitus fixus*) résulterait de la fusion des articles constitutifs depuis le trochanter jusqu'au tarse et le doigt mobile représenterait l'apotèle. Le mors supérieur (*ms*) qui termine le doigt fixe dérive de la coalescence de quatre poils encore distincts chez l'oribate, *Pterochthonius angelus*. Le mors inférieur (*mi*) provient de l'ongle qui garnit l'apotèle de la chélicère. Selon le régime alimentaire, le doigt mobile (*digitus mobilis*) peut se transformer en dague qui perce champignons ou proies animales (Fig. 23D) ou en stylet qui s'enfonce dans les cellules végétales (Fig. 21B). Les chélicères interviennent aussi chez certains groupes lors du transfert de sperme ou lors de la copulation (Fig. 23C). Cette diversification des chélicères n'a aucun équivalent parmi les autres arachnides.

Sous le cadre chélicérien s'observe l'infracapitulum, aussi appelé subcapitulum. Les palpes, appendices portés par l'infracapitulum, encadrent d'une part les chélicères et, d'autre part, forment le plancher, la base du gnathosome grâce aux endites de leur coxa qui fusionnent dans le plan médian. C'est l'interprétation traditionnelle remise en cause par Jesionowska (2003). Toutefois, Alberti *et al.* (2011) confirment, après une étude électronique, la présence d'un résidu de trochanter à la base des chélicères chez un oribate, *Archezogetes longisetosus*.

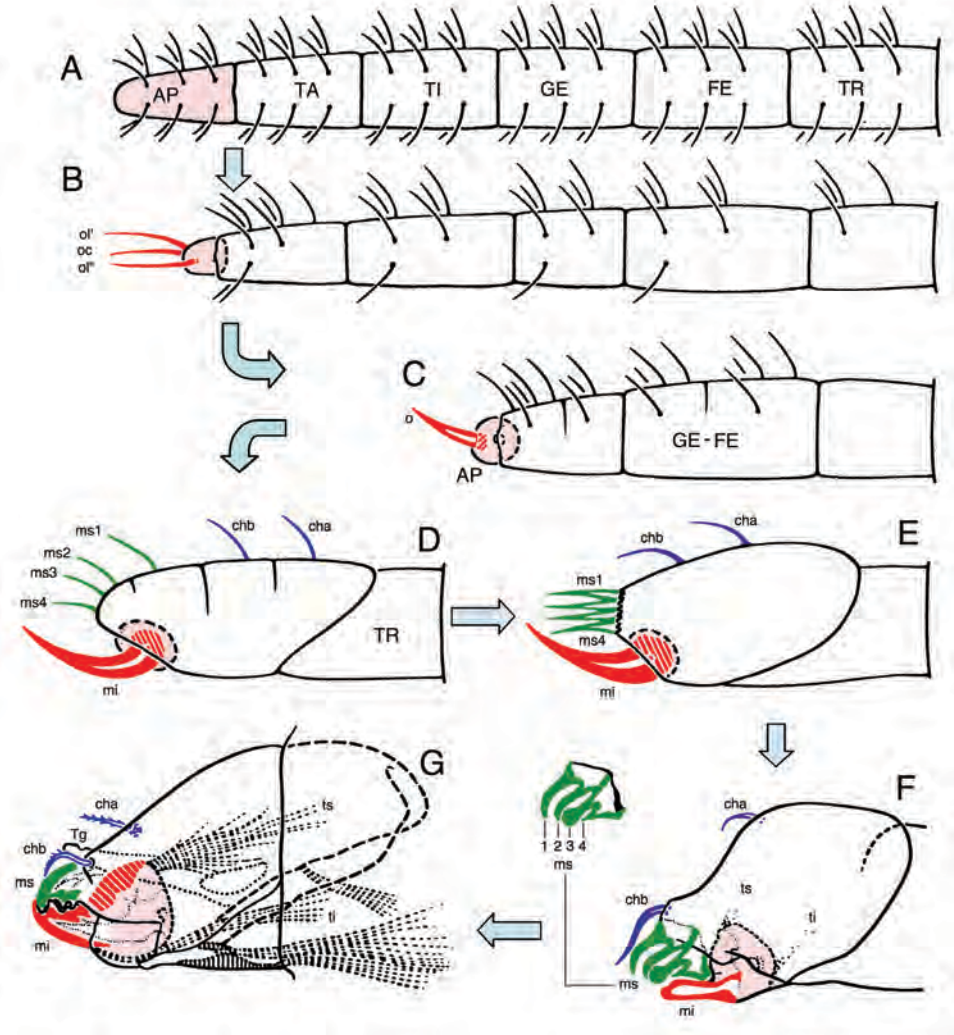
Différentes régions sont différenciées (Fig. 24). Dorsalement, l'fracapitulum est bordé par le cervix (*CE*) qui prolonge le labre (cette région a d'ailleurs été appelée post-labre). Ce dernier peut comprendre une zone médiane qui s'insère entre les chélicères, la selle capitulaire (*SC*), bordée alors de chaque côté par une dépression, le fossé chélicérien (*FC*). Ventralement se trouve l'hypostome ou mentum, éventuellement subdivisé en deux sous-régions, le mentum proprement dit (*M*) et, distalement, les genas (*GE*).

L'fracapitulum se prolonge distalement par trois lèvres, la lèvre supérieure ou labre, et deux lèvres latérales qui déterminent ainsi une cavité pré-orale. La bouche est délimitée par les trois commissures, *Js*, *Js'* et *Ji* (Fig. 24). Chez des espèces plésiomorphes (Endeostigmata, Paleosomata), il y a une quatrième lèvre, la lèvre inférieure ou labium. La bouche est alors délimitée par quatre commissures. Un vestige de ces commissures inférieures, *Ji* et *Ji'*, subsiste chez l'oribate *Archegozetes longisetosus* et a été remarqué en microscopie électronique par Alberti *et al.* (2011).

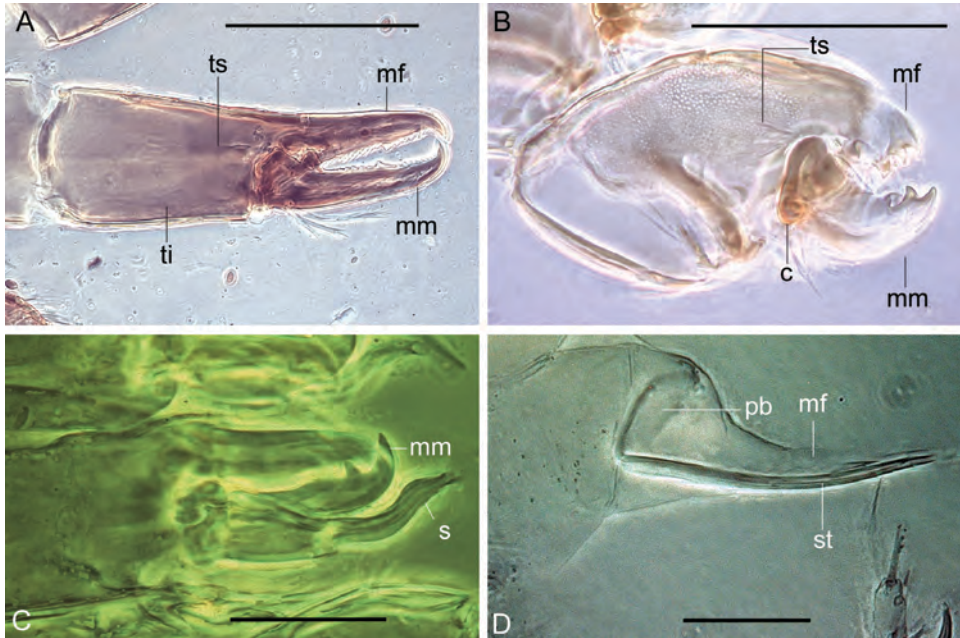
Ventralement, l'fracapitulum des mésostigmates et des opilioacarides porte une gouttière qui mène à la bouche, le deutosternum (Fig. 35B, micrographie de couverture). Le tritosternum (Fig. 69B, micrographie de couverture), de concert avec cette gouttière, joue un rôle dans le mécanisme de transport des liquides et le mécanisme de nettoyage associé à la manducation (Wernz & Krantz, 1976).

Les palpes, ou pédipalpes des arachnides, forment des appendices modifiés, souvent riches en terminaisons nerveuses. Sur le palpe des opilioacarides, l'apotèle se distingue par un ou deux ongles terminaux bien visibles. Si l'on exclut l'apotèle, le palpe comprend de quatre à un article. La réduction du nombre d'articles survient dans plusieurs groupes distincts (Trombidiformes Ereyneidae, Astigmata...). Les palpes peuvent accomplir différentes fonctions, raptorale (Cunaxes – Fig. 89B), tactile ou autre (Fig. 25), mais non locomotrice comme chez les palpigrades.

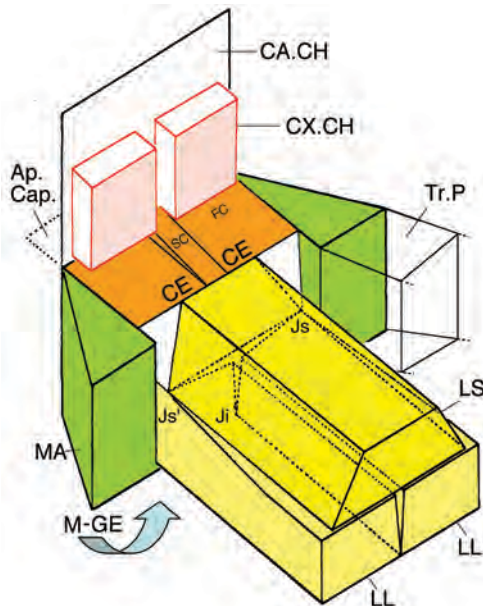
Souvent, le gnathosome est protégé dorsalement par une structure particulière, l'épistome, dont la forme et l'ornementation sont utilisées en systématique pour distinguer les espèces. Chez les Mesostigmata, l'épistome est constitué par un tectum qui surplombe les chélicères, le gnathotectum (Fig. 26A). Une structure analogue se retrouve chez certains astigmates et orne le bord antérieur de l'idiosome (Fig. 26B). Cette structure analogue peut même envelopper le gnathosoma, c'est le tegmen d'autres astigmates, le camérostome de certains oribates et trombidiformes.



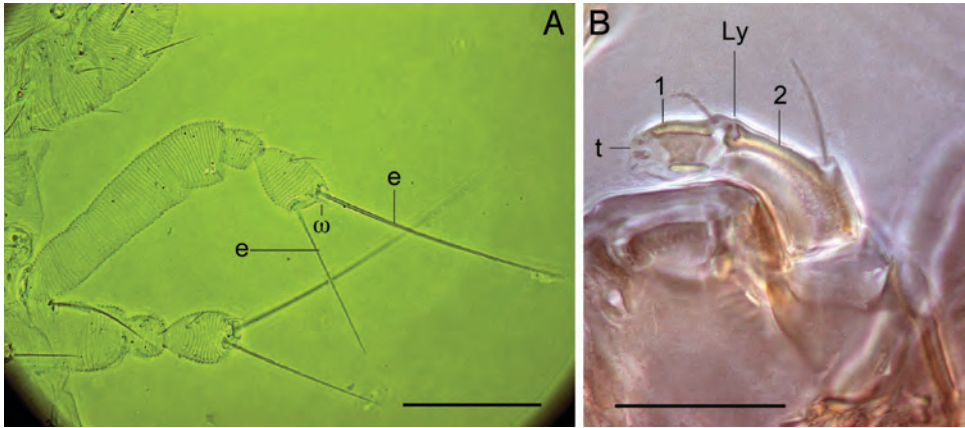
**Fig. 22.** Évolution d'une chélicère à partir d'un appendice complet. **A-E.** Archétypes ; **F.** Oribate *Pterochthonius angelus* ; **G.** Oribate *Camisia segnis* (d'après Coineau, 1974c).



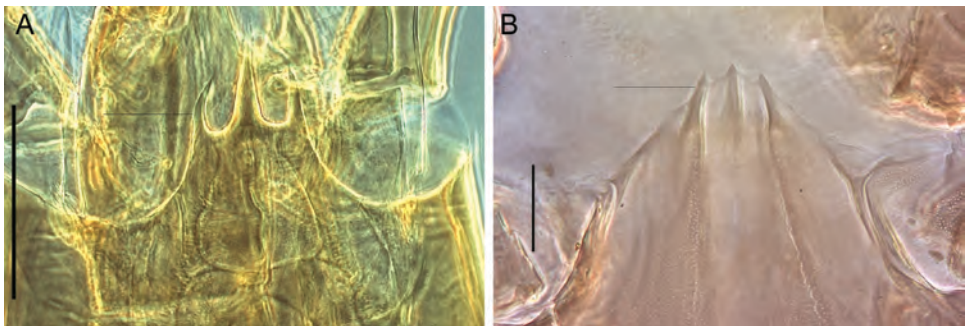
**Fig. 23.** Doigts fixe et mobile de la chélicère. **A.** Mésostigmaté (*Triplogynium* sp.) ; **B.** Astigmaté (*Bontietta bouilloni*) ; **C.** Spermatodactyle d'un mésostigmaté ; **D.** Trombidiforme Stigmaeidae (c : condyle ; mf : doigt fixe ; mm : doigt mobile ; pb : processus basilaire ; s : spermatodactyle ; st : stylet ; ti : tendon inférieur ; ts : tendon supérieur ; barres d'échelle : A 100 µm, B 50 µm, CD 20 µm).



**Fig. 24.** Diagramme de l'infracapitulum (Ap. Cap. : apodème capitulaire ; CA.CH : plan d'attachement des chélicères ; CE : cervix ; CX.CH. : coxa des chélicères ; FC : fossé chélicérien ; GE : gena ; LL : lèvre latérale ; LS : lèvre supérieure ; M : mentum ; MA : malapophyse ; SC : selle capitulaire ; Tr.P : trochanter du palpe — repris et complété de la figure 7 de Hammen, 1972).



**Fig. 25.** Palpe. **A.** Palpe tactile d'un Bdellidae ; **B.** Palpe à deux segments, habituellement accolé aux chélicères, mais ici séparé, d'un astigmat (*Bontietta bouilloni*). (e : eupathidie terminale ; Ly : lyrifissure ; t : sensilles terminales ; ω : solénidion ; barres d'échelle : A 40 μm, B 20 μm).

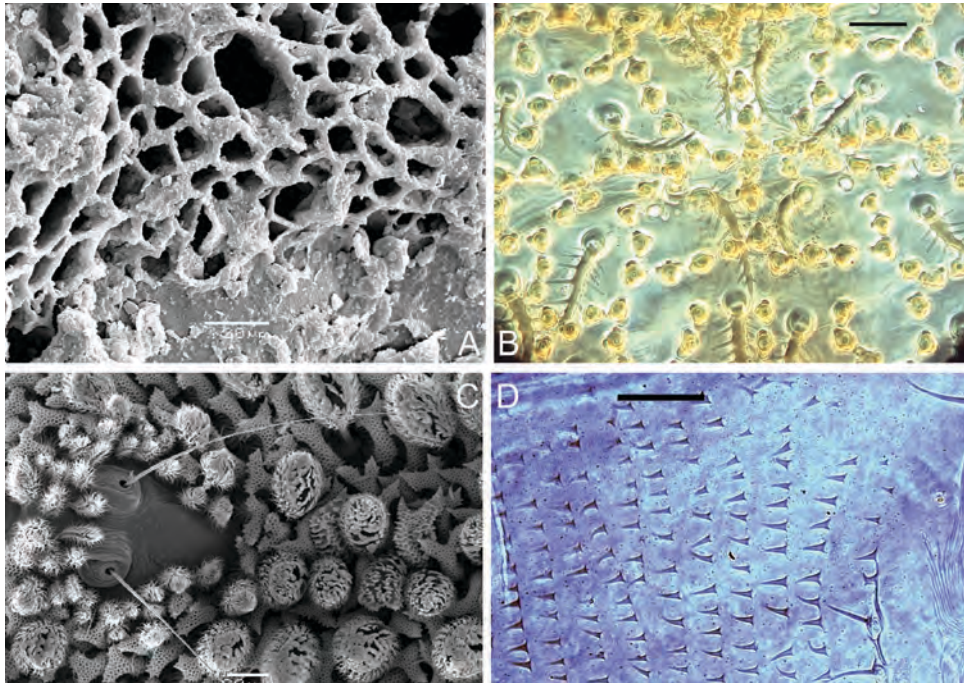


**Fig. 26.** Épicoste. **A.** Gnathotectum tridenté d'un mésostigmat (*Eugamasus* sp.) ; **B.** Bord antérieur tridenté de l'idiosome d'un astigmat (*Bontietta bouilloni*) (barres d'échelle : A 100 μm, B 20 μm).

### Cuticule et microsculpture

La surface des téguments chez les acariens est extrêmement variable et peut donner lieu à une terminologie telle que celle présentée et illustrée par Evans (1992 : 9).

La cuticule est parfois couverte d'une sécrétion particulière, le cérotégument, dont la disposition est typique du groupe. Le cérotégument des Polyaspididae et des Trachytidae (Fig. 27A), abondant, dessine des alvéoles très reconnaissables.



**Fig. 27.** Microsculpture. **A.** Mésostigmate Trachytidae (*Afrotrachytes* sp.) ; **B.** Mésostigmate Epicriidae (*Berlesiana* sp.) ; **C.** Trombidiforme Trombidiidae. ; **D.** Astigmatid (*Myocoptes* (*Myocoptes*) *hybomys*) (A, C : MEB ; B, D : microscopie photonique ; barres d'échelle : ABCD 20  $\mu$ m).

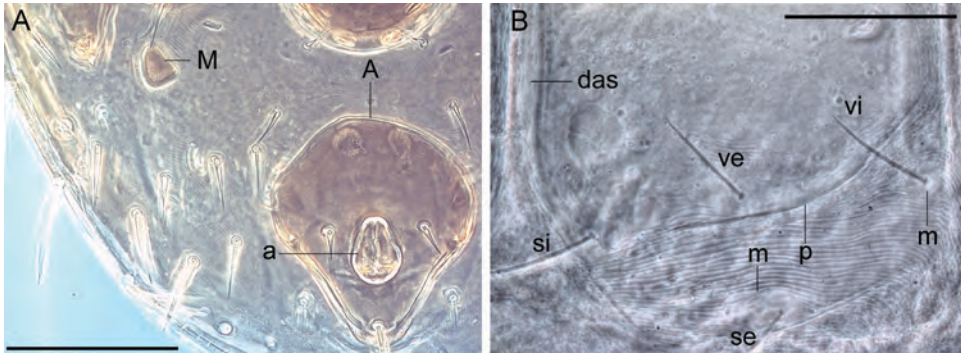
La microsculpture qui recouvre les Epicriidae, autres mésostigmatidés, est aussi typique (Fig. 27B).

La microsculpture de certains trombidiformes est spectaculaire (Fig. 27C). Quant au fameux sarcopte, des écailles couvrent la face dorsale de ses téguments (Fig. 124B) et permettent de distinguer genres et espèces proches (Fig. 27D).

### Sclérites

Le plus souvent, la partie sclérifiée de l'exosquelette, le sclérite, est bien délimitée et les téguments adjacents sont nettement marqués (Figs 28A, 92C). Les éléments sclérifiés peuvent être petits (microsclérites) ou mal définis (pseudosclérites). Dans ce dernier cas, la cuticule adjacente peut exhiber des stries qui envahissent le sclérite par endroits (Fig. 28B). Les sclérites portent une appellation particulière (bouclier, écusson, plaque) souvent suivie d'un adjectif indiquant leur emplacement.





**Fig. 28.** Sclérite et pseudosclérite. **A.** Sclérite anal d'Eviphidae (*Copriphus cultratellus*) ; **B.** Pseudosclérite prodorsal d'un Stigmaeidae (*Zetzellia* sp.) (A : plaque anale ; a : anus ; das : sillon *das* ; M : plaque métapodale ; m : microsclérite ; p : plaque prodorsale ; barres d'échelle : A 100  $\mu$ m, B 50  $\mu$ m).



Certaines portions du tégument constituent des plages sclérifiées bien définies appelées **sclérites**. La **scléritisation** correspond donc à la différenciation des sclérites.

Chez les acariens, le durcissement serait dû à la transformation d'une protéine en sclérotine. On parle alors de **sclérotisation**. Il n'y a qu'une voyelle de différence avec le processus défini précédemment.

On a d'autre part souvent employé « chitiniser » dans le sens de « sclérifier » ce qui est absurde car la chitine n'est pas une substance rigide (Coineau, 1974b).

### Tectum et limbe, carène et apodème

Grandjean (1934) reprend le terme de Nicolet (1855) et appelle tectum un prolongement externe de l'exosquelette qui est plus ou moins laminiforme et qui est destiné à la protection d'un organe ou d'une articulation, ou des deux ensemble. Le tectum a une cavité interne délimitée des deux côtés par du tégument, le tégument supère et le tégument infère. D'aucuns fréquents dans certains groupes ont reçu une appellation particulière. Les ptéromorphes, les tectopédies, l'épistome sont des tecta.

Le limbe n'est qu'un perfectionnement du tectum, assurant une meilleure protection. Il borde les tecta qu'ils prolongent. Il n'y a pas de cavité interne. La ligne qui marque la limite entre un limbe et son tectum est désignée par la lettre grecque  $\lambda$  (lambda).

Le tectum est différent d'une carène qui représente une projection sclérotisée externe de l'exosquelette, projection en forme de lame ou quille plus ou moins élevée. Un exemple est la lamelle des oribates dont le prodorsum est parfois pourvu de nombreuses carènes (lamelle, prolamelle, costula – Figs 113D, 114B, D). Au lieu de prolamelle, on pourrait dire carène prolamellaire (Grandjean, 1952). La carène peut s'achever en pointe et se terminer alors par une cuspide (Fig. 114D).

Topographiquement, une carène est l'inverse d'un apodème, qui est une projection sclérotisée interne de l'exosquelette, projection en forme de lame ou de quille, donnant insertion aux muscles (Grandjean, 1952 ; Hammen, 1980). Le plancher du podosoma des oribates et des astigmates est riche en apodèmes : cette région, dite coxisternale, comprend des apodèmes et des épimères qui interviennent lors de la description et de la reconnaissance des espèces (Fig. 15D).

## Chapitre 4 : Phanères et autres organes externes

Les acariens perçoivent leur environnement et en modulent les effets par des phanères cuticulaires répartis sur tout l'exosquelette. Les phanères comprennent des sensilles, dont la fonction est d'abord sensorielle comme leur nom l'indique, et d'autres formations qui sont, par exemple, des débouchés de glandes exocrines. Cette distinction devient obsolète lorsque la fonction exercée par le phanère, de sensorielle, évolue en glandulaire.

### Les phanères piliformes

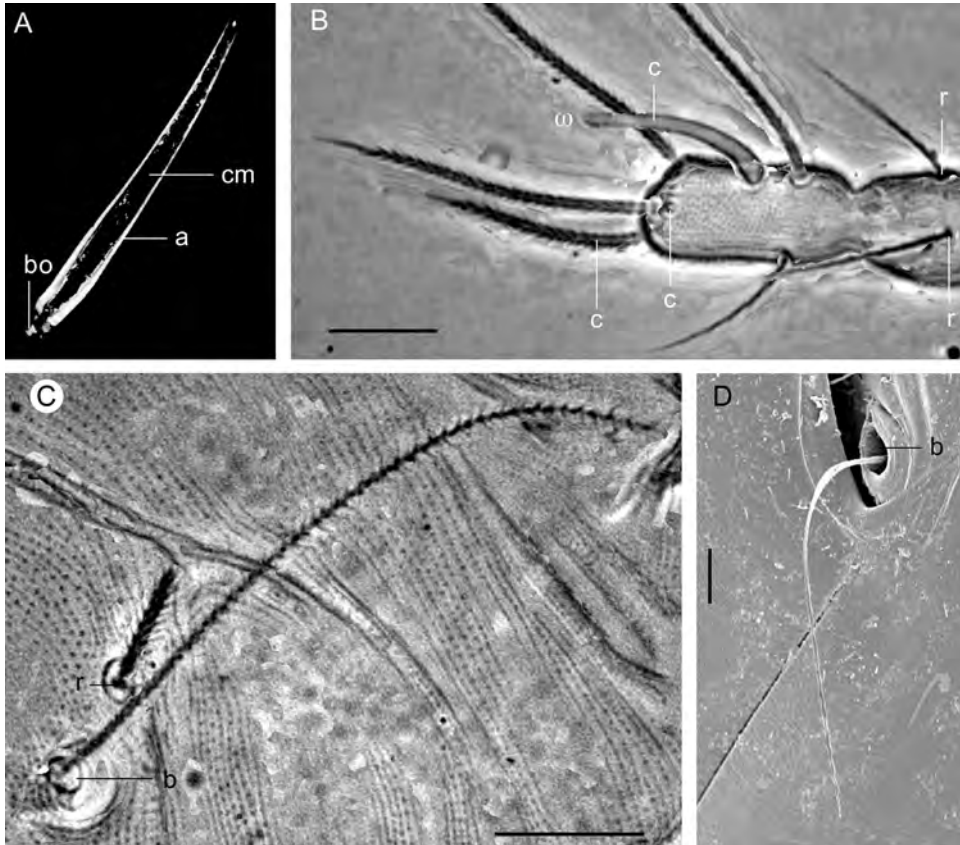
Parmi les phanères piliformes, il est d'usage de faire la distinction entre les solénidions et les poils — parfois appelés soies ou chètes pour les distinguer des poils des mammifères — au sein desquels se rangent les poils ordinaires, les eupathidies et les trichobothries.

Les poils ordinaires semblent généralement sombres et possèdent, sous le collet où s'attache la cuticule, une racine (Figs 29B, 30B). Ils possèdent donc une structure bien particulière. Ils sont pourvus, chez les acariformes, d'actinopiline, et s'allument lorsque les nicols sont croisés en lumière polarisée (Fig. 29A).

Dès la larve ou au cours de l'ontogénèse, la racine s'ouvre et le poil acquiert un canalicule axial qui se poursuit jusqu'à la pointe, ce sont alors des eupathidies (Figs 29B ; 37B, C). Celles-ci correspondent aux sensilles à pore terminal, les sensilles-TP, TP pour « *terminal pore* » dans la terminologie de Altner (1977) et de Altner & Prillinger (1980) présentée par Evans (1992). Pour les distinguer facilement dans une figure, leur nom est suivi d'un «  $\zeta$  » (dzêta).

Un autre avatar des poils est la trichobothrie, parfois appelée sensillus ou organe pseudostigmatique dans certains groupes. C'est un poil, qualifié de bothridique, qui surgit d'une cavité basale, la bothridie (Figs 27C, 29C, D). Ce type de poil s'observe fréquemment sur le prodorsum où le poil prend parfois des formes remarquables, moins souvent sur l'opisthosoma ou sur les pattes. Chez les araignées, la trichobothrie filiforme est sensible aux courants d'air et son fonctionnement relève de la mécanique des fluides (Barth, 2004). La trichobothriotaxie sert aussi à classer d'autres arachnides comme les scorpions (Vachon, 1973).

Les solénidions sont des sensilles creuses à pores pariétaux, les sensilles-WP, WP pour « *wall pores* » chez Altner (1977) et Altner & Prillinger (1980). Ces pores sont visibles, en microscopie optique, sur les espèces les plus grandes tout comme la cannelure hélicoïdale interne (Fig. 99B). Dès 1935, Grandjean désigne par le nom de solénidions « des tubes chitineux à paroi mince, fermés à leur extrémité distale

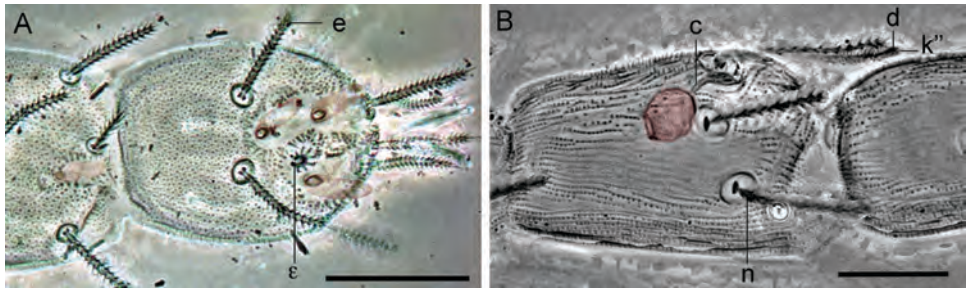


**Fig. 29.** Phanères piliformes des acariens. **A.** Poil biréfringent d'un trombidiforme Caeculidae (d'après Coineau, 1974b) ; **B.** Poils ordinaires, eupathidies et solénidion de la patte I d'un trombidiforme Iolinidae (*Pronematus* sp.) ; **C.** Poils ordinaire (r) et bothridique (b) d'un trombidiforme Ereyneidae (*Pseudotydeus lebruni* – d'après André & Ducarme, 2003) ; **D.** Trichobothrie ou sensillus d'un oribate adulte (MEB). (a : actinopiline ; b : bothridie ; bo : bouchon ; c : canalicule axial de l'eupathidie ou du solénidion ; cm : canal médullaire ; r : racine de poil ordinaire ;  $\omega$  : solénidion  $\omega$  ; barres d'échelle : BC 10  $\mu$ m, D 20  $\mu$ m).

et ouverts à l'autre, implantés sur les pattes ou sur le palpe à la manière des poils et confondus généralement avec ces derniers » (Fig. 29B).

Les solénidions ne possèdent jamais d'actinopiline. Au cours de l'ontogenèse, ils ne se transforment pas en poils et vice-versa. Ils s'en distinguent par une notation spécifique,  $\sigma$  (sigma) pour les solénidions des gènes,  $\varphi$  (phi) pour ceux des tibias et  $\omega$  (oméga) pour ceux des tarsi, lettre suivie d'un chiffre arabe s'il en existe plusieurs sur le même article (Figs 32A, D ; 101B). Les solénidions n'ont pas de racine, sont translucides, paraissent souvent plus clairs que les poils (Figs

29B, 37B, 38B) et leur faible contraste peut les faire disparaître de la photographie montée si les options par défaut sont maintenues. Dépourvus d'embase, ils sont piliformes ou adoptent des formes particulières, claviformes, baculiformes, cératiformes, comme des saucisses, en T. Ils peuvent être érigés (Fig. 29B), couchés dans des gouttières (l'organe rhagidial des Rhagidiidae, Fig. 30A) ou enfouis au fond d'un canalicule (l'organe éreynétal des Ereyneidae, Fig. 30B).



**Fig. 30.** Solénidions couchés ou enfouis. **A.** Organe rhagidial d'un trombidiforme Rhagidiidae formé de trois solénidions couchés et du famulus,  $\epsilon$  (d'après André *et al.*, 2010); **B.** Organe éreynétal d'un trombidiforme Ereyneidae formé du solénidion enfoui et des poils associés,  $k''$  et  $d$  (d'après André *et al.*, 2004). Les solénidions sont en rouge (c : canalicule axial ; d : poil dorsal ; e : eupathidie ;  $\epsilon$  : famulus ;  $k''$  : eupathidie  $k''$  ; n : poil normal ; barres d'échelle : AB 20  $\mu\text{m}$ ).

Le tableau 2 résume la typologie des phanères piliformes rencontrés chez les acariens. La sémiologie graphique peut varier en conséquence (Fig. 39A). Seuls l'habitus externe et la racine des poils ordinaires sont dessinés, le canalicule axial des eupathidies est figuré par des pointillés tandis que des stries transverses singularisent les solénidions et rappellent la cannelure hélicoïdale interne.

**Tableau 2 :** Différents types de phanères piliformes.

Appellation générale	Types	Appellation courante
Phanère	ordinaire	Poil
	eupathidique	Eupathidie
	bothridique	Trichobothrie
	Solénidion	Solénidion

## L'actinopiline

Cette substance découverte dès 1935 reste inconnue par sa composition chimique (Grandjean, 1935a). D'abord baptisée « actinochitine », elle était « mal nommée, car ce n'est pas de la chitine » (Grandjean, 1957b). Elle pourrait être de plusieurs sortes (Grandjean, 1970). À défaut de connaître sa composition chimique, trois critères permettent de l'identifier :

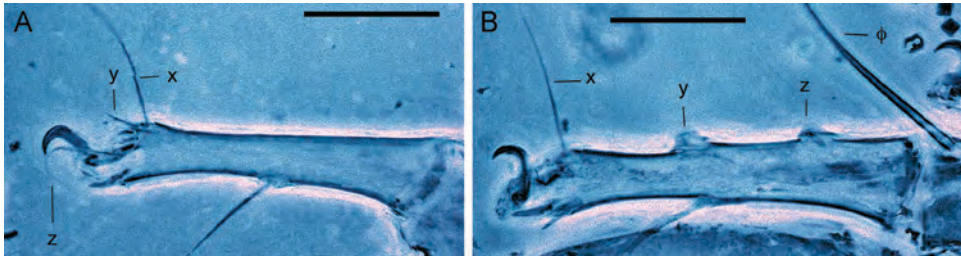
- L'anisotropie quand l'observation se fait en lumière polarisée entre nicols croisés ; le poil, par exemple, s'allume alors (Fig. 29A) ;
- La coloration sélective avec l'iode ;
- L'insolubilité dans des hypochlorites (alors que la chitine épiostracale se dissout avec la plus grande facilité dans le même réactif).

La biréfringence, souvent utilisée en lieu et place de l'anisotropie, est un caractère médiocre. Le proverbe veut que « tout ce qui brille n'est pas or », de même, tout ce qui est biréfringent n'est pas de l'actinopiline. Il n'y a rien de surprenant à voir de la biréfringence à des organes épais comme les ongles car on sait que la chitine n'est jamais vraiment isotrope, écrivait déjà Grandjean (1936). Chez les Palaeacaroida, les poils ne sont « actinochitineux », et par conséquent incolores et biréfringents, qu'à leur base (Grandjean, 1954a). Les autres régressions de l'actinopiline citées par Grandjean (1935b) et rappelées par Norton (1998) concernent quelques prostigmatés terrestres, des hydracariens et des halacariens. Le parasitisme n'affecte pas la présence d'actinopiline ainsi qu'en témoigne l'observation du sarcopte de la gale. C'est une substance de remplissage, les poils d'acariformes en mue sont creux et complètement éteints entre nicols croisés. Reste que cette substance semble limitée aux seuls acariformes à l'exclusion des autres arachnides et que ce caractère, utilisé lors de la classification de Zachvatkin (1952), n'est ni repris, ni discuté dans les publications récentes comme celles de Giribet *et al.* (2002) et de Shultz (2007).

## Les phanères spéciaux

### *Les ventouses, structure homologue des poils*

Les organes qui s'exhibent sous un aspect piliforme peuvent aussi se présenter comme de petites ventouses et fonctionner comme telles. C'est ce qui s'observe lorsque le tarse IV d'un mâle d'Acarididae est comparé à celui de la femelle de la même espèce (Fig. 31), deux poils dorsaux de la femelle sont « remplacés » par des ventouses. Ce sont donc des caractères pouvant exister sous plusieurs états, soit comme un phanère piliforme, soit comme une ventouse.



**Fig. 31.** Homologie des phanères piliformes du tarse IV chez une femelle d'Acaridae (astigmatés) et des ventouses du tarse IV du mâle de la même espèce. **A.** Femelle ; **B.** Mâle. Trois phanères dorsaux, x, y, z apparaissent dans les deux cas (barres d'échelle : 20  $\mu\text{m}$ ).

Cela répond à la définition d'homologie<sup>1</sup> que donne Owen dans son glossaire, dès 1834 : « *The same organ in different animals under every variety of form and function* » et que l'on retrouve en acarologie, chez Hammen (1980). Reste à y ajouter la notion d'ancêtre commun pour parvenir à la définition proposée par Mindell & Meyer (2001).



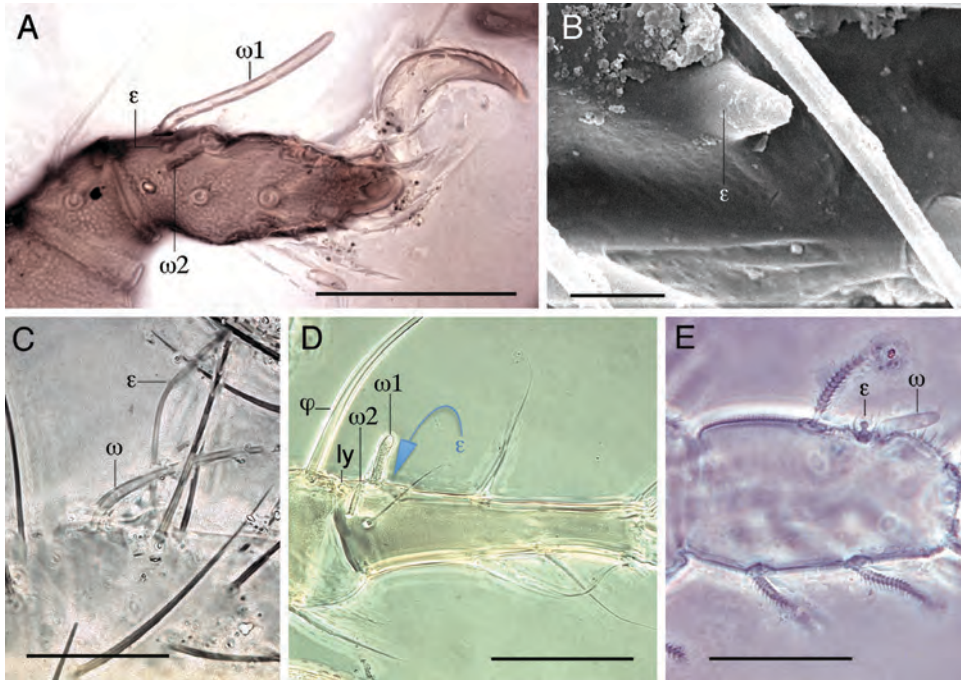
L'**homologie** est la relation entre des traits d'organismes, quelles que soient leur forme et leur fonction, qui sont partagés suite à un ancêtre commun.

Les ventouses décrites ci-dessus sont donc homologues de poils. En revanche, les poils ne sont pas homologues des solénidions, aussi analogues soient-ils.

### *Le famulus, $\epsilon$*

Le famulus  $\epsilon$  est un phanère piliforme creux, souvent petit, implanté sur la face dorsale ou antiaxiale du tarse I (et rarement II) chez de nombreux acariformes. Ce poil creux est caractérisé par la présence d'actinopiline et par l'absence d'embase, absence repérable aussi bien en microscopie photonique qu'en microscopie électronique (Figs 32A, B). Il est souvent situé à proximité des solénidions qui peuvent le dissimuler (Fig. 32D) et adopter une forme particulière (poil en étoile des Eupodoidea – Fig. 32E). Il semble absent chez les Anactinotrichida et manque chez certains acariformes comme les Tydeoidea par exemple.

<sup>1</sup> L'idée de ressemblance est très ancienne et se trouve dans le livre de Belon, ouvrage publié en 1555. Le squelette d'un humain est illustré en vis-à-vis de celui d'un oiseau, les notations des os sont les mêmes dans les deux cas, la relation entre les deux figures s'appelle alors « affinité » et l'auteur écrit que « la comparaison du susdit portraict des os humains monstre combien cestuy cy qui est d'un oiseau, en est prochain » (Belon, 1555 : 40 & 41). L'opposition entre analogie et homologie viendra bien plus tard.



**Fig. 32.** Famulus  $\epsilon$ . **A.** Lohmaniidae (oribate) en microscopie photonique ; **B.** idem au MEB ; **C.** Palaeacaridae (oribate) ; **D.** Acaridae (astigmate, *Acarus siro*) ; **E.** Rhagidiidae (trombidiforme) (barres d'échelle : A 50  $\mu\text{m}$ , B 5  $\mu\text{m}$ , CDE 20  $\mu\text{m}$ ).

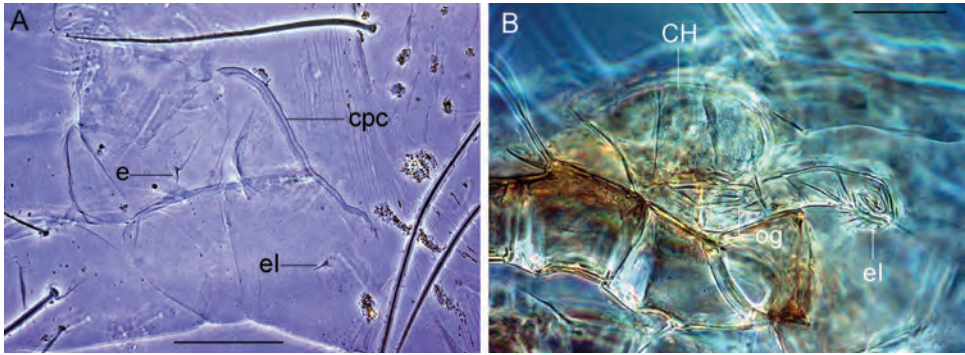
### *Le poil k*

Aussi appelé *k'* vu sa position, ce poil creux généralement court garnit le tibia I de certaines familles d'acariformes. Il peut s'associer avec un solénidion enfoui au fond d'un canalicule et former ainsi l'organe éreynetal (Fig. 30B).

### *Les poils supracoxaux*

Présents au-dessus de la coxa ou du trochanter du palpe et des pattes antérieures chez de nombreux acariformes et même chez d'autres arachnides, ces poils sont désignés par les symboles *e*, *eI* et *eII*. Ils bordent le canal podocéphalique des acariformes (Fig. 33A). Ils sont souvent épineux et petits (d'où l'appellation d'épines supracoxales) mais jamais absents chez les oribates. Il n'y a aucun pore, terminal ou pariétal (Alberti *et al.*, 2011). Ils présentent parfois des formes remarquables, barbues, fourchues, arborescentes comme chez certains astigmatés (Fig. 33B).

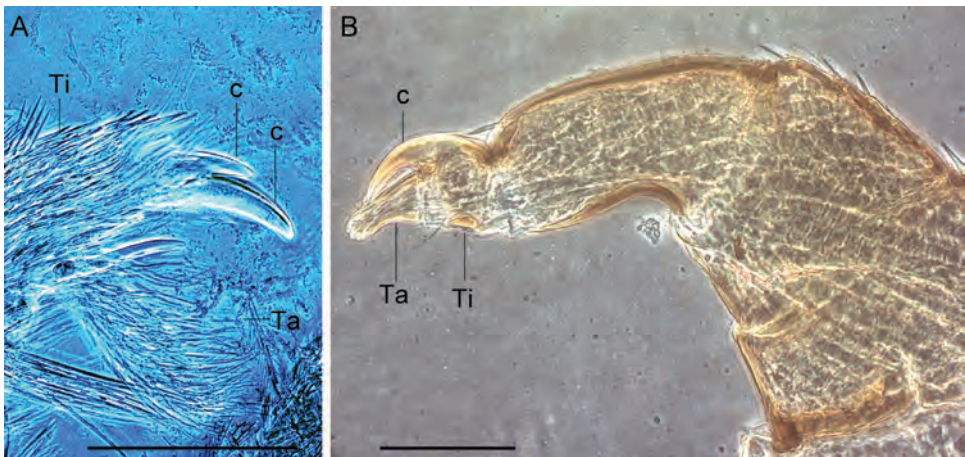




**Fig. 33.** Poils supracoxaux et canal podocéphalique. **A.** Trombidiforme Stigmaeidae ; **B.** Astigmatid Acaridae (*Acarus siro*). (cpc : canal podocéphalique ; og: organe de Grandjean,  $\Delta$  ; barres d'échelle : A 20  $\mu\text{m}$ , B 50  $\mu\text{m}$ ).

#### *Hypertrophie, calcar et corniculus*

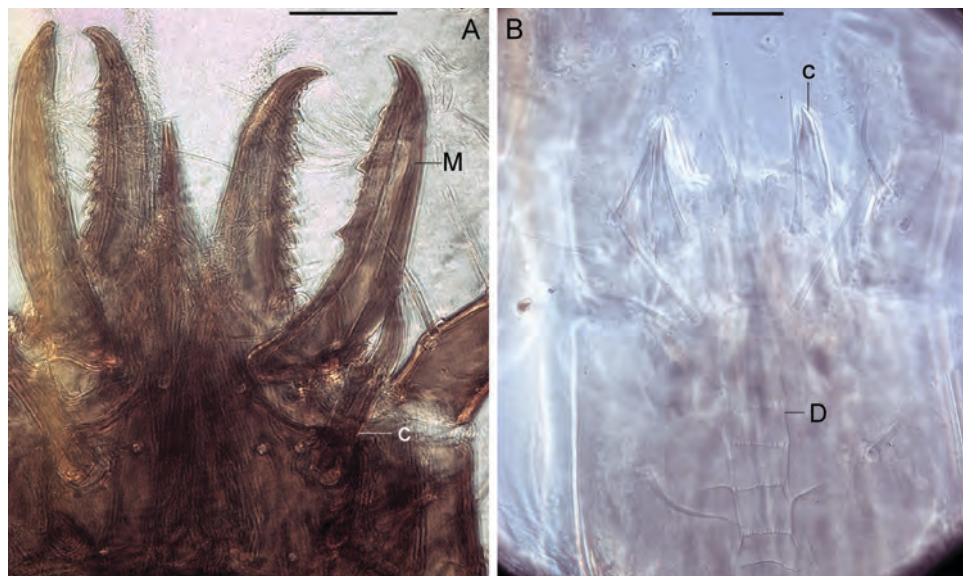
À l'inverse de l'amoinissement, un poil peut s'hypertrophier et devenir comme un éperon ou un ergot. Il s'agit du ou des calcars du palpe chez certains acariformes ou du corniculus observé chez les mésostigmatés et les holothyres.



**Fig. 34.** Poil hypertrophié, le ou les calcars du palpe. **A.** Trombidiforme Trombidiidae ; **B.** Trombidiforme Hydrachnidae (*Hydrachna murati*). (c : calcar ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; barres d'échelle : A 150  $\mu\text{m}$ , B 50  $\mu\text{m}$ )

Le calcar ou ongle tibial du palpe est bien un poil hypertrophié, comprenant de l'actinopiline, et non une apophyse de l'exosquelette (Grandjean, 1947b) ; il peut même en exister plusieurs (Fig. 34A). À l'inverse des podomères qui constituent le palpe, il n'est pas activé par des muscles propres (Fig. 34B), il surgit au-dessus du tibia et s'oppose au tarse, seul (Fig. 71E), en tandem avec un autre calcar (Fig. 34A) ou disposé dans une ligne. C'est un poil creux comme l'exposent les photographies de Microtrombiidae publiées par Shatrov (2005).

L'ultrastructure du corniculus observée aux microscopes électroniques à balayage et à transmission est la même que celle d'un poil ordinaire (Alberti, 2008). L'homologie du corniculus avec un phanère piliforme est plus facile à observer dans certains groupes comme les Megisthanidae (Fig. 35A). Néanmoins, dès que le gnathosoma est regardé en vue ventrale, c'est un phanère repérable au premier abord, même chez des individus peu colorés (Fig. 35B).



**Fig. 35.** Corniculus. **A.** Megisthanidae ; **B.** Phytoseiidae (*Lasioseius moucheti*).  
(c : corniculus ; M : mors mobile de la chélicère ; D : deutosternum ;  
barres d'échelle : A 100  $\mu$ m , B 20  $\mu$ m).

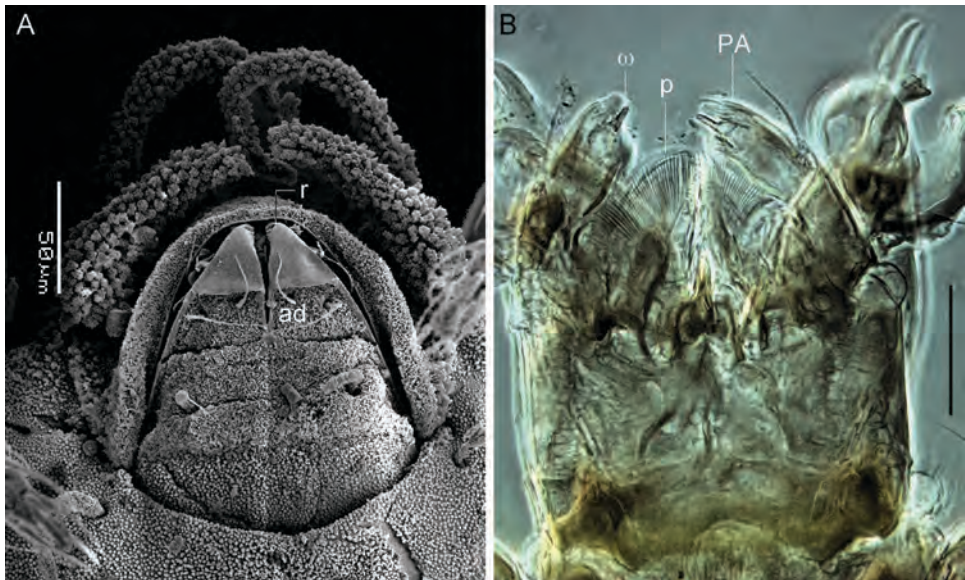
#### *Le cas du rutellum*

« Rutellum » est un terme forgé par Grandjean (1957b) pour décrire un poil hypertrophié, destiné à racler la chélicère et inséré à l'extrémité distale de la malapophyse (Fig. 36A). « Il suffit, pour se convaincre qu'un rutellum est un poil,

d'étudier sa structure » écrit Grandjean (1957b : 244). Il est constitué par une masse interne d'actinopiline toujours incolore, aplatie mais épaisse, et par une couche externe isotrope qui recouvre l'actinopiline. En outre, il « a une racine et un collet à l'extrémité proximale, comme un poil quelconque ». L'actinopiline et la chitine ectostracale se répartissent comme dans un poil ordinaire. « Un rutellum, qu'il soit simple ou compliqué, est un poil spécialisé » maintient Grandjean (1970 : 813). Observée chez les oribates et les endéostigmates, l'ultrastructure du rutellum a été étudiée en microscopies électroniques à balayage et à transmission par Alberti (2008).

Chez les astigmates, la malapophyse se termine aussi par des structures en lamelles qui rappellent le rutellum observé chez les oribates. Evans (1992 : 140) note : « An analogous structure is present on each malapophysis in Oribatida and Astigmata ». L'ensemble de cette protubérance a été appelé un pseudorutellum par Johnston (1965), appellation reprise par Atyeo & Braasch (1966) et Dabert (2003) (Fig. 36B).

L'ensemble de cette protubérance a aussi été appelé rutellum, par exemple par Griffiths (1977), Akimov (1979), Bochkov *et al.* (2008) et O'Connor (2009).



**Fig. 36.** Rutellum et pseudorutellum. **A.** Rutellum d'un oribate Sphaerochthoniidae vu au MEB ; **B.** Pseudorutellum d'un astigmaté Proctophyllidae (*Montesauria dolichodectina*) (ad : poil adoral ; p : pseudorutellum ; PA : palpe ; r : rutellum ; ω solénidion ; barres d'échelle : A 50 µm, B 20 µm).

Pour Lindquist (1984 : 50), il s'agit sans doute de structures homologues. Il en est de même pour Norton (1998 : 570) pour qui les similarités de structure sont trop fortes pour rejeter l'homologie du rutellum des oribates et des astigmatés. Lindquist (1984 : 50) va même plus loin en tenant pour des structures homologues le rutellum des uns et le corniculus des autres.

Le cas du rutellum illustre donc bien le contraste entre observation et interprétation et l'opposition entre analogie et homologie. L'absence de couches distinctes de cuticule dense et claire aux électrons et l'examen de l'innervation font du pseudorutellum des astigmatés une protubérance de la malapophyse et une structure non homologue du rutellum observé chez les oribates (Alberti, 2008).

### Les phanères piliformes et sécrétion

Les phanères piliformes sont habituellement sensoriels, qu'ils soient mécanorécepteurs comme les poils ordinaires ou chémorécepteurs comme les eupathidies. Ils peuvent aussi participer à une fonction de sécrétion exocrine et assurer le débouché d'un produit sécrété par une glande interne.

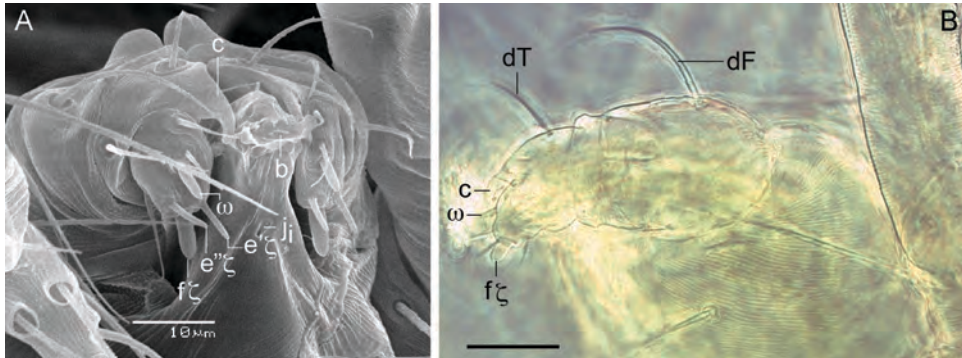
C'est ce que font les Epicriidae, gamasides prédateurs, lorsqu'ils capturent certains collemboles, des *Folsomia* par exemple. Leurs pattes I sont très longues et dépourvues d'apotele. Elles se rabattent sur leur proie qu'elles engluent dans une substance sécrétée par les longs poils, des eupathidies, et produite dans une glande contenue dans les pattes I (Alberti, 2010 - Fig. 37).



**Fig. 37.** Fonction sécrétrice des phanères piliformes d'un mésostigmaté Epicriidae.

**A.** Extrémité de la patte I. **B & C.** Extrémité distale du tarse I. (s : eupathidies assurant la sécrétion. c : lumière du canalicule axial . ω : solénidion du tarse ; barre d'échelle : A 100 μm, B 50 μm, C 20 μm).

Le même phénomène — transformation d'un poil sensoriel en débouché glandulaire — s'observe chez les acariformes, en particulier chez les tétranyques. Leur production de soie met en jeu une eupathidie modifiée, cette eupathidie est implantée à l'extrémité du palpe (Fig. 38) et file la soie sécrétée par deux glandes situées dans le prosoma (Mothes & Seitz, 1981).



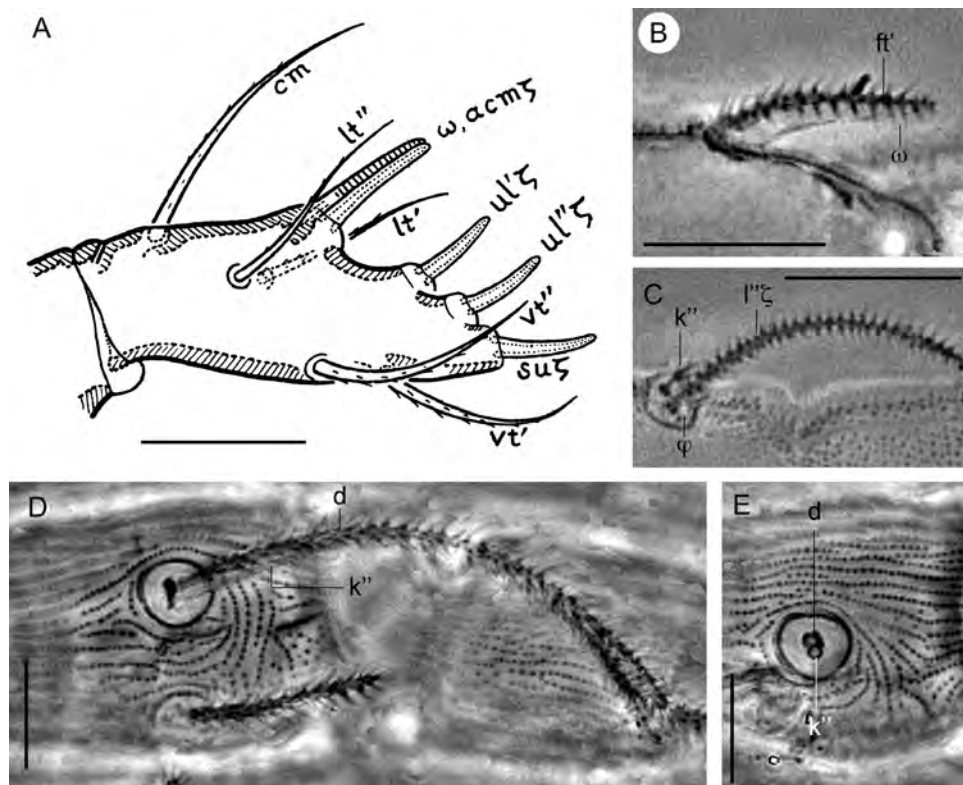
**Fig. 38.** Palpes d'un trombidiforme (*Tetranychus urticae*) avec l'eupathidie terminale filière, fζ. **A.** Vue au MEB ; **B.** Vue au microscope photonique (notation de Grandjean (1948) ; autres abréviations : b : bouche ; c : calcar ; Ji : commissure inférieure ; barres d'échelle : A 10 μm, B 20 μm).

Des poils sécréteurs « canaliculés » sont aussi connus du palpe chez certaines araignées Zodariidae (Jocqué, 1991, ses Figs 39, 40).

### Les associations de phanères

Les phanères peuvent s'associer et donner naissance à des organes plus complexes. Par exemple, un solénidion peut s'associer avec une eupathidie et former ainsi la « corne » sur le palpe des oribates (Fig. 39A). Un poil ordinaire et une trichobothrie s'unissent sur le prodorsum de certains Nanorchestidae pour constituer un ensemble appelé trichobothrie composée (Fig. 103B). Chez un autre endéostigmaté, deux poils ordinaires et une trichobothrie s'assemblent à l'extrémité du tarse I pour former un système de communication sonore original (Coineau *et al.*, 1997). Chez d'autres acaréens, un solénidion peut s'accoler à un poil dont il partage l'embase (Fig. 39B). Un solénidion peut aussi s'enfouir et s'associer au poil *k* qui borde le canalicule (organe éreynétal - Fig. 30B) et même à un second poil, *l''* (Fig. 39C). Chez les tiques, les solénidions se groupent pour former l'organe de Haller et repérer à l'odeur de futures proies (Fig. 75).

Enfin, des poils fusionnent, c'est ainsi qu'ils forment le mors fixe des chélicères (Grandjean, 1947a) (Figs 22F, G).

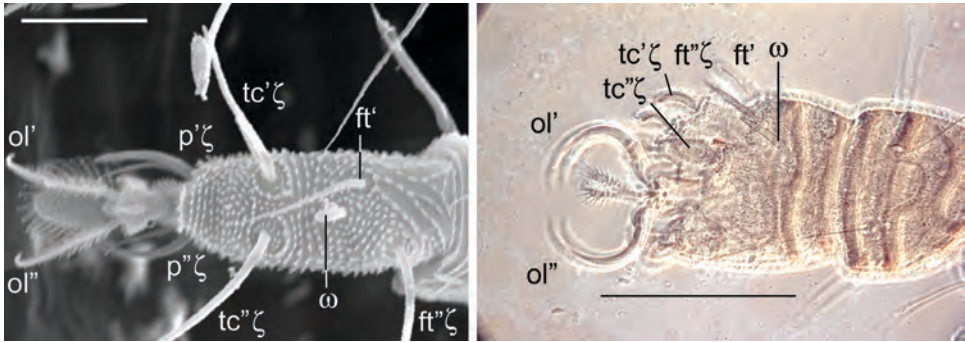


**Fig. 39.** Association de phanères. **A.** Corne des oribates (tarse du palpe de *Dynatozetes amplus* ; **B.** Tarse I d'un prostigmatide Ereyetidae (*Pseudotydeus lebruni*) ; **C.** Tibia I de *P. lebruni* ; **D.** Tibia I d'un autre prostigmatide Ereyetidae (*Hanriccardoella faini*) ; **E.** Même embase avec les poils cassés. Les poils ainsi que les solénidions sont désignés d'après les figures originales (A d'après Grandjean, 1960 ; B, C d'après André & Ducarme, 2003 ; D, E d'après André *et al.*, 2004 ; barres d'échelle : ADE 20 µm, BC 10 µm).

### Les déplacements de phanères

Les phanères se déplacent et occupent ainsi des emplacements inattendus. Ces déplacements peuvent être phylogénétique ou ontogénétique.

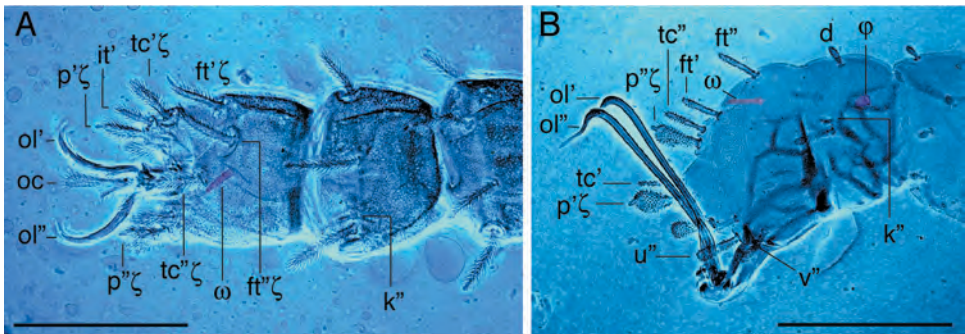
Par exemple, le *Tydeus* (trombidiforme Tydeidae) de la figure 40A n'a plus que huit poils disposés symétriquement autour du solénidion de tarse I, c'est une espèce libre. Chez *Astrida caprimulgi* (trombidiforme Ereyetidae), espèce parasite des fosses nasales d'oiseau, les douze poils du tarse I sont tous là mais il s'agit de retirer ses ongles et de les ranger dans un canal dorsal du tarse afin de ne pas stimuler le système immunitaire de l'hôte. Les poils dorsaux du tarse I se meuvent en conséquence, contournent le solénidion et les différentes paires se placent en



**Fig. 40.** Déplacement des poils selon l'espèce. **A.** Apotèle et tarse I d'un prostigmaté Tydeidae (*Tydeus* sp.). **B.** Apotèle, tarse et tibia I d'un prostigmaté Ereyneidae (*Astrida caprimulgi*). Les abréviations correspondent aux désignations en cours (barres d'échelle : A 10 μm, B 50 μm).

position paraxiale (Fig. 40B). Ce déplacement des poils dorsaux varie selon les genres et les espèces de parasites.

Ces déplacements s'observent aussi au sein de la même espèce. Les articles terminaux de la patte I de *Boydaiia bradornis* (Ereyneidae) diffèrent selon l'âge de l'acarien, selon que l'animal est imaginal ou larvaire (Fig. 41). Il y a de notables différences dans la forme des ongles de l'apotèle et dans la forme et l'ornementation du tarse. Pourtant l'hôte, *Bradornis pallidus*, un passereau, est le même et des modifications similaires sont observées chez les acariens voisins. Les poils du tarse occupent des positions très différentes. Les duos des poils



**Fig. 41.** Déplacement des poils durant l'ontogenèse : extrémité distale de la patte I d'un prostigmaté Ereyneidae (*Boydaiia bradornis*). **A.** Imago ; **B.** Larve. Les solénidions sont colorés en rouge ; chez la larve, ω se situe dans la dépression qui sépare les fastigiaux ; φ est enfoui et n'est visible qu'en B. Le couple (p-tc) montre une nette anabase chez la larve. Les abréviations correspondent aux désignations en cours (barres d'échelle : AB 50 μm).

proraux (*p*), surmontés des tectaux (*tc*), sont nettement décalés chez la larve, décalage qui ne se retrouve pas chez l'imago. Il y a anabase chez la larve. Celle-ci doit trouver un nouvel hôte et se déplacer sans glisser sur le mucus des fosses nasales, alors que l'imago a tout intérêt à rester discret et à ne pas stimuler le système immunitaire de l'oiseau. Le rôle des ongles est donc très différent selon l'âge de l'acarien et la position des poils du tarse I en est affectée.

### Les formules

Selon les auteurs, la structure visée et le taxon étudié, les formules sont très variables.

I(1-3-3-4-8) II(0-3-2-2-6) III(1-2-1-2-5) IV(0-1-1-2-5)

La formule chætotaxique ci-dessus décrit, entre parenthèses, le nombre de poils comptés depuis la patte I jusqu'à la patte IV, et pour chaque patte, le nombre de poils comptés depuis le trochanter jusqu'au tarse. Elle peut être réécrite de la façon suivante :

Tr(1-0-1-0) Fe(3-3-2-1) Ge(3-2-1-2) Ti(4-2-2-2) Ta(8-6-5-5)

Ces formules reprennent tous les poils quels qu'ils soient. Parfois, un poil particulier comme le famulus est omis ou renseigné juste après un signe d'addition :

I(1-3-3-3+1-8) II(0-3-2-2-6) III(1-2-1-2-5) IV(0-1-1-2-5)

La chætotaxie, le dénombrement et l'arrangement des poils, peut être complète et originel, on parle alors de prototrichie ou d'holotrichie. Si le nombre de poils vient à diminuer, les acarologues évoquent la méritrichie ; la déficience est simple (unidéficience), multiple (multidéficience), voire forte. Si ces organes sont plus nombreux qu'à l'origine, l'hypertrichie est invoquée. Enfin, la multiplication des poils peut rendre difficile sinon impossible leur recensement, il y a alors néotrichie (Fig. 42). En résumé :

méritrichie ← holotrichie → hypertrichie → néotrichie.

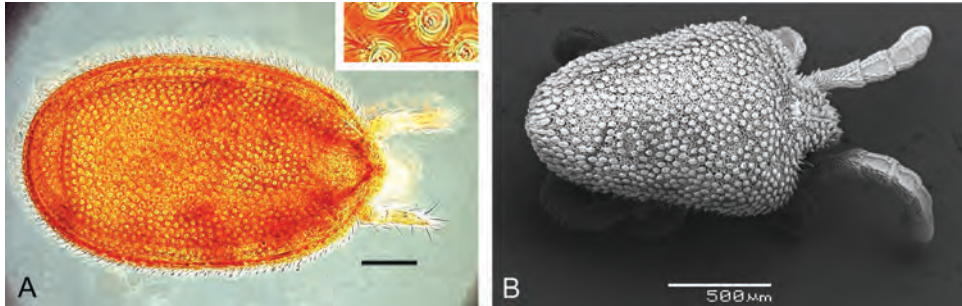
La solénidotaxie, l'arrangement des solénidions, est donnée à part ou comprise dans les formules chaetotaxiques, par exemple entre parenthèses.

### La néotrichie

La néotrichie suppose donc l'holotrichie de l'ancêtre. Elle n'existe pas dans certains taxons d'acariens, par exemple chez les astigmatés ; chez les oribates, elle est exceptionnelle et locale. Elle est fréquente au contraire chez les endéostigmatés



et les prostigmates où elle affecte, entre autres, les Parasitengonina (Fig. 42B). Elle est connue chez les anactinotriches (cf Athias-Henriot, 1972 – Fig. 42A).



**Fig. 42.** Néotrichie. **A.** Anactinotriche uropode en microscopie photonique et poils en médaillon ; **B.** Acariforme Parasitengonina au MEB (barres d'échelle : A 100 µm, B 500 µm).

Il est remarquable qu'elle n'affecte cependant jamais tout l'animal. Chez un prostigmate comme *Allothrombium* par exemple, où elle est extrêmement forte, elle épargne les chélicères (Grandjean, 1938b). Le paradigme de poil comme unité de base est à compléter par les notions de territoire et de gradient de taille (Coineau, 1974b).

### Les vertitions

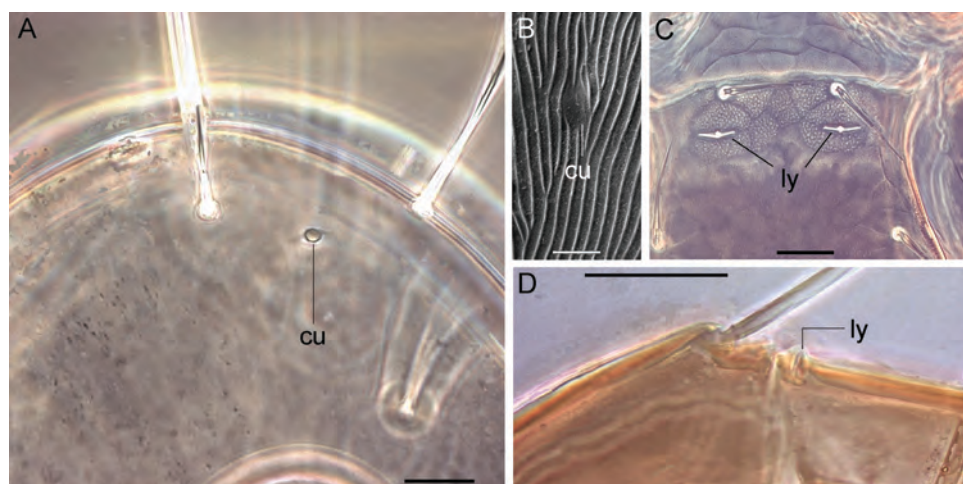
Les vertitions, un vocable forgé par Grandjean (1952a), concernent des organes idionymiques observés unilatéralement et dont la fréquence d'apparition revêt une signification évolutive. Par exemple, il n'y a pas le même nombre de poils, à gauche et à droite, sur un même spécimen et il est possible de calculer la fréquence de présence dans le taxon ou le clade auquel il appartient.

Ce phénomène est compliqué par l'asymétrie fluctuante (dissymétrie dans un trait normalement symétrique) due à des facteurs environnementaux et qui ne concerne pas des caractères uniquement idionymiques. Ce sont les anomalies prévues par Grandjean (1952a) et c'est ce qui se passe probablement dans l'élevage de *Tetranychus urticae* étudié par Leponce *et al.* (2001).

### Les lyrifissures et la poroïdotaxie

Les lyrifissures, organes propriocepteurs, sont répandues chez les arachnides et, de façon générale, chez les arthropodes qui ont un exosquelette. Chez les

araignées, les lyrifissures forment un système très développé de détection des tensions liées à l'activité musculaire et à la pression de l'hémolymphe et participent à la détection des vibrations produites par les partenaires sexuels, les proies et les prédateurs (Barth, 2004). Les lyrifissures se retrouvent aussi chez les acariens où elles se présentent sous différentes formes selon les groupes ou selon leur localisation, sur une patte ou sur l'idiosome.



**Fig. 43.** Organes lyriformes et lyrifissures . **A.** Cupule sur l'opisthosoma d'un astigmat (*Acarus siro*) ; **B.** Micrographie d'une cupule sur l'opisthosoma d'un trombidiforme (*Tetranychus* sp.) ; **C.** Lyrifissure sur la plaque sternale d'un mésostigmat (*Copriphis cultrabellus*) ; **D.** Lyrifissure sur le tarse I d'un astigmat (*Bontietta bouillonii*). (cu : cupule ; ly : lyrifissure ; barres d'échelle : ACD 20  $\mu$ m, B 5  $\mu$ m).

Sur l'idiosome, les lyrifissures ont souvent une forme de cratère ou d'entonnoir et forment des cupules, parfois difficiles à distinguer (Figs 43A, B). Lorsque les lyrifissures garnissent l'idiosome, on peut évoquer leur répartition et aborder ainsi la poroïdotaxie ; elles sont, chez les acariformes, nommées *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* et *iad* (Grandjean, 1933).

Les lyrifissures garnissent aussi les sclérites des Anactinotrichida (Fig. 43C) et les appendices des acariens (Figs 43D, 74F, 83C) : elles sont bien distinctes lorsque les téguments sont sclérotisés.

### Les tænidies et les trachées

Les tænidies sont des canalisations de surface, des « gouttières longues et étroites qui sont en relation avec des stigmates (Fig. 86), avec des glandes ou avec la

bouche » (Grandjean, 1944). Elles regroupent le deutosternum des anactinotriches (Fig. 35B, micrographie de couverture), le péritrème des prostigmates (Fig. 71D) et des gamases (Fig. 86) et le canal podocéphalique observé chez les acariformes (Fig. 33A). Les tænidies peuvent s'ouvrir pour donner naissance à de véritables plastrons ou, au contraire, se fermer et devenir internes comme chez les bdelles.

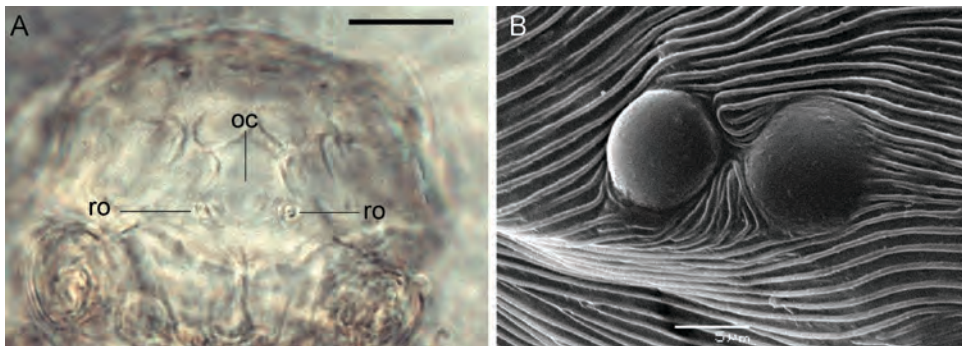
À l'opposé, le système des trachées est interne et échappe donc, sauf le stigmate, au microscope électronique à balayage.

### Les yeux et autres photorécepteurs

Chez les actinotriches, trois paires d'ocelles se distinguent fondamentalement. Les deux paires latérales s'observent facilement dans de nombreux taxons d'acariens, Opilioacaridae (Fig. 74B), tétranyques (Fig. 44B), bdelles... Une seule paire latérale subsiste dans certains groupes (Figs 71A, 103B) alors que la paire médiane subsiste chez d'autres.

Chez *Brachychthonius* (Oribatida), la face ventrale du naso « est occupée presque toute entière, en son milieu, par une saillie très convexe et lisse, en calotte sphérique » (Grandjean, 1958 : 427). De devant, « la protubérance est ronde et le sillon médian qui se projette sur un diamètre vertical, est à peine discernable » (Grandjean, 1958 : 427 - Fig. 44A). Cette protubérance infère représente la cornée d'une paire d'ocelles régressés.

Les ocelles des opilioacarides, *Neocarus texanus*, présentent une ultrastructure unique chez les acariens (Kaiser & Alberti, 1991).



**Fig. 44.** Ocelles. **A.** Paire médiane chez un oribate (*Brachychthonius* sp.) observé en lame à concavité et vu par devant ; **B.** Paire latérale gauche chez un tétranyque vu au MEB (oc : protubérance infère ; ro : poils rostraux ; barres d'échelle : A 20 µm, B 5 µm).

Des taches oculaires dues à des granules pigmentaires sont clairement visibles chez les tétranyques (2 taches rouges ; Fig. 70B), chez les Triophtydeidae (3 taches argentées) et les Tydeidae (2 taches argentées ; Fig. 11A). Après montage, ces taches peuvent toutefois disparaître.

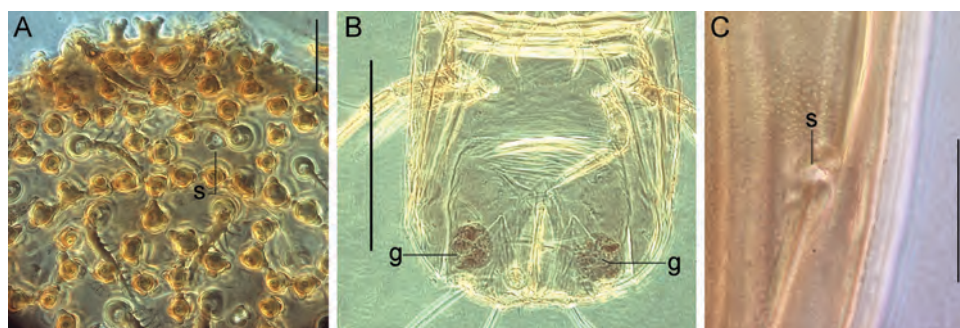
D'autres zones peuvent réagir à la lumière et à certaines longueurs d'ondes particulières. C'est le cas de la tache claire des oribates, région dépigmentée nettement plus claire que le reste du notogaster, et qui peut se transformer en lenticule (Alberti & Fernandez, 1990).

### Les glandes et l'adénotaxie

Les glandes exocrines des mésostigmates comprennent les glandes cuticulaires qui débouchent par des solénostomes dont la distribution, l'adénotaxie, est étudiée au même titre que celle des poils (Fig. 45A).

La glande opisthosomale — latéro-abdominale ou plus simplement abdominale — chez les oribates et les astigmates (Figs 45B, C ; 119C, E) se localise dans les parties latérales de l'opisthosome (Fig. 45B) et empêche parfois une bonne observation. Le solénostome où la glande débouche n'entrave nullement l'examen de l'opisthosome (Fig. 45C). Chez *Archegozetes longisetosus*, un oribate, cette paire de glandes a un rôle défensif et l'acarien est rejeté par le prédateur (Heethoff *et al.*, 2011).

Autre glande exocrine : la verrue dorsale typique des *Balaustium* (trombidiformes Erythraeidae) et appelée urnule par Southcott (1961). Elle est située derrière l'œil du prodorsum des deutonymphes et des imagos mais est absente chez la larve, elle sécrète une phéromone d'alarme (Yoder *et al.*, 2006).

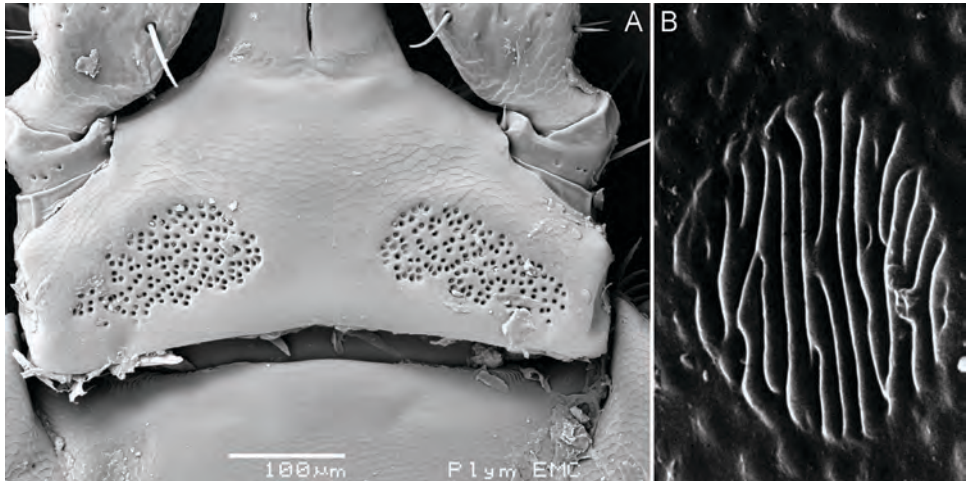


**Fig. 45.** Glandes. **A.** Bord antérieur de l'idiosome d'un mésostigmate Epicriidae *Berlesiana* sp.) ; **B.** Glande latéro-abdominale d'un astigmate (*Bontielli bouilloni*) ; **C.** Solénostome du même (g : glande ; s : solénostome ; barres d'échelle : AC 20  $\mu$ m, B 200  $\mu$ m).

## Les aires poreuses

Des aires poreuses sont repérables des tiques (Fig. 46A) aux astigmatés en passant par les mésostigmatés (Figs 68B, 85C). Elles couvrent l'idiosome et le gnathosome) aussi bien que les pattes. Les pores visibles au microscope photonique ne sont pas des organes respiratoires. Chez les tiques, les pores sécrètent une substance cirreuse.

Chez les oribates, les aires poreuses de l'idiosome sont également sécrétrices et peuvent couvrir tout l'idiosome (Fig. 109). Elles interviennent dans la classification, entre autres sous l'appellation de système octotaxique : ce sont des glandes cuticulaires qui évoluent en saccules (Norton & Alberti, 1997 - Fig. 46B).



**Fig. 46.** Aires poreuses au MEB. **A.** Gnathosome) d'une tique (*Ixodes ricinus ricinus* — photographie de Keith Ryan) ; **B.** Aire poreuse antérieure, Aa, d'un oribate (*Xylobates* sp. — photographie de A. M. Avanzati & F. Bernini, d'après Travé *et al.*, 1996)

# Chapitre 5 : L'ontogenèse et la reproduction

Le développement des acariens comprend une étape embryonnaire — l'embryogenèse dont il ne sera pas question dans ce bréviaire — et une étape post-embryonnaire qui sera le propos de ce chapitre. La séparation entre ces deux étapes semble nette ; en pratique, elle est rendue compliquée par la présence de mues intra-chorioniques qui se déroulent dans l'œuf. L'ontogenèse se termine par la formation d'un adulte qui assure la reproduction.

## La terminologie

Breene (2003) signe une synthèse de la terminologie du développement des arachnides mais renonce à la présenter lorsqu'il s'agit des acariens : la terminologie utilisée par les acarologues est déroutante, écrit-il.

Trois terminologies créent la confusion, confusion d'autant plus facile que les termes employés sont parfois les mêmes. Succinctement, ces trois terminologies peuvent se décrire ainsi.

La terminologie peut reposer sur la forme ou la fonction. Le critère est alors l'apparence. L'hypope appartient à cette catégorie de termes (il y a des ventouses), la larve aussi (elle possède trois paires de pattes) et même le mot « adulte » qui désigne un individu qui a en charge la reproduction (il a des organes ad hoc).

Une deuxième terminologie repose sur la mue. C'est la terminologie de Snodgrass-Jones en « *instar* — *stadium* — *stage* » qui prend pour critère précis soit l'apolyse, soit l'ecdysis de la mue. À cette terminologie appartient la série « larve-protonymphe... adulte ». La confusion apparaît déjà puisque le terme « larve » est y employé aussi et peut désigner un objet différent.

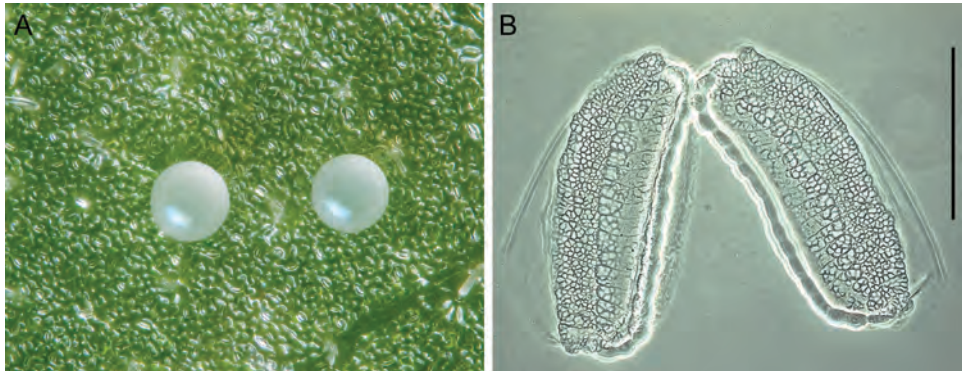
La troisième terminologie est une classification qui prend pour critère le caractère idionymique. Le thésaurus de la stase en tant que niveau de développement reste néanmoins le même, le terme de larve prend une troisième signification, la confusion devient déroutante.

## L'œuf

L'œuf est évidemment petit, de 120 à 150 µm chez *Tetranychus urticae* (Khila & Grbić, 2007). Il peut être sphérique ou allongé, lisse ou orné d'un relief typique du taxon (Fig. 47).

L'oviparité est pratiquée par de nombreux acariens, reste à savoir si les œufs contenus (Fig. 119C) puis déposés par l'organisme maternel contiennent une

prélarve ou la larve subséquente. L'ovoviviparité, incubation et éclosion des œufs à l'intérieur de l'organisme maternel, est répertoriée dans différents taxons, comme les mésostigmates Ichthyostomatogasteridae (Athias-Henriot, 1972) et Spinturnicidae (Radovsky, 1994), chez les trombidiformes Eriophyidae et Hydryphantidae (Moreno *et al.*, 2008) et chez les oribates (Norton, 1994).



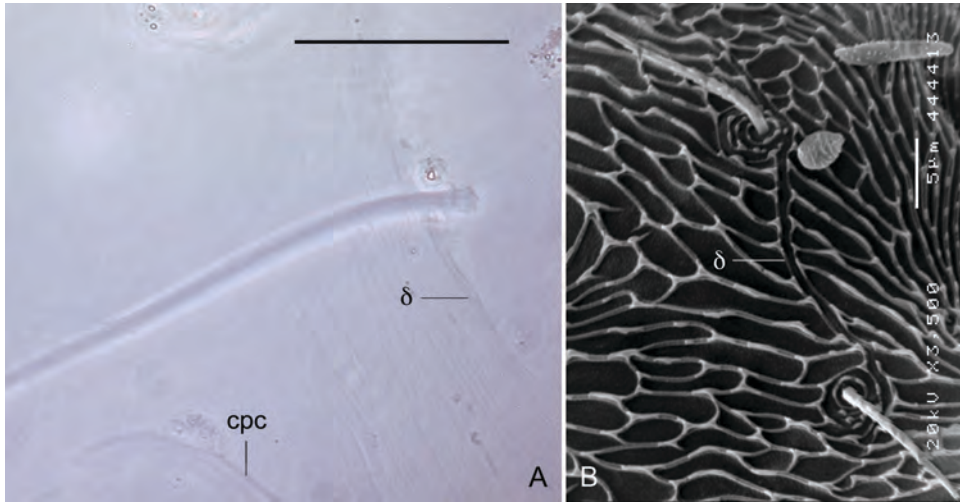
**Fig. 47.** Œufs d'acariens. **A.** Trombidiforme Tetranychidae (*Tetranychus urticae*) sur une feuille (photographie de Gilles San Martin) ; **B.** Trombidiforme Ereynetidae (*Hanriccardoella faini*) au microscope photonique (barre d'échelle : B 100  $\mu$ m).

## Les morphes immatures et adultes

### *Ligne de déhiscence, d*

Chaque acarien peut se présenter sous différents états, sous différents morphes. Les morphes immatures se caractérisent par une ligne de déhiscence,  $\delta$ , qui détermine une ouverture, une solution de continuité, par où sortira le morphe suivant (Figs 48, 50A). Chez les acariformes, la forme de la ligne de déhiscence est variable (Norton & Kethley, 1994), elle est d'abord limitée au prodorsum (procurvée ou récurvée), passe ensuite sur l'opisthosoma où elle prend la forme d'un T inversé ou en suit le pourtour (circumdéhiscence).

Le morphe larvaire, couramment appelé larve, sort de l'œuf et n'a que six pattes. Grandjean (1938c : 1349) déplorait déjà que les acarologues soient habitués à appeler larve tout acarien pourvu de six pattes. En revanche, les morphes nymphaux qui succèdent à la larve ont habituellement huit pattes et sont dénommées proto-, deuto- et tritonymphe.



**Fig. 48.** Ligne de déhiscence,  $\delta$ . **A.** Trombidiforme Stigmaeidae en microscopie photonique ; **B.** Trombidiforme Tydeidae vu au MEB (cpc : canal podocéphalique ;  $\delta$  : ligne de déhiscence  $\delta$  ; barres d'échelle : A 20  $\mu$ m, B 5  $\mu$ m).

#### *Organe de Claparède et papilles génitales*

L'organe de Claparède, appelé aussi urstigma, accomplit une fonction osmorégulatrice. Il est situé entre les pattes I et II de la prélarve et de la larve de nombre d'acariformes (Fig. 49A). L'organe axillaire observé chez les astigmatés Algophagidae demeure durant la vie postlarvaire et semble être une structure homologue (voir la synthèse de Fashing, 2004).

Les papilles génitales, elles aussi, sont « homologues » (homologie sérielle) de l'organe de Claparède : elles ne sont présentes que chez les nymphes et imagos dont la larve possède des organes de Claparède (Règle de Oudemans-Grandjean). Cette règle prévoit qu'une paire de papilles existe chez la protonympe, qu'une deuxième paire s'ajoute chez la deutonympe (Fig. 116D) et qu'une troisième paire apparaît à la tritonympe (Fig. 49C).

La paire de papilles antérieures est plus petite ou absente chez les oribates Ctenacaroida et Phthiracaroida (Fig. 49B), elle est absente chez quasi tous les astigmatés (Fig. 121A). À l'inverse, il peut y avoir multiplication des papilles génitales comme chez certains hydracariens (Fig. 49D).

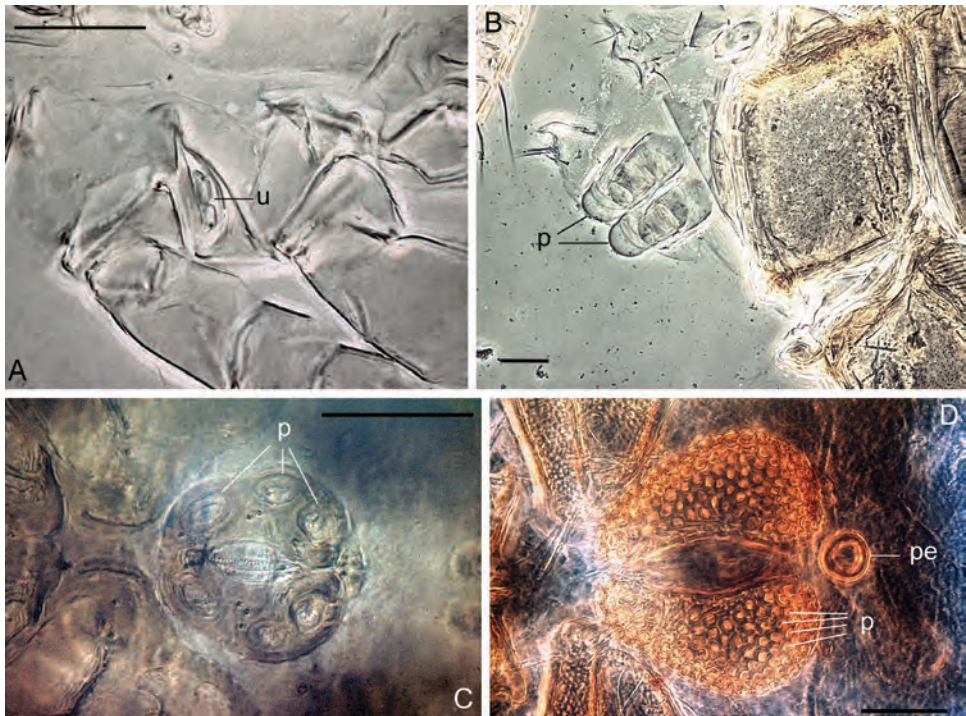
#### *Adulte*

Le morphe adulte se distingue des immatures par l'absence de ligne de déhiscence : aucune autre mue ne suit chez les acariens adultes. Le morphe adulte a en charge la reproduction et possède donc des organes reproducteurs typiques.



Chez les anactinotriches gamasides, deux modes d'insémination sont connus lors du transfert de sperme. En cas de tocospermie, l'ouverture génitale de la femelle sert à la fois lors de l'insémination et lors de la ponte. En revanche chez les espèces qui pratiquent la podospermie, l'ouverture génitale de la femelle ne sert qu'à déposer les œufs et elle est inséminée, comme le supposait Michael (1892) par d'autres voies, via des pores situés à proximité de la base des pattes postérieures. La morphologie et la physiologie des femelles traduisent ces différents modes et les taxons les plus apomorphes se distinguent par les canaux qui mènent le sperme depuis le pore d'insémination, par la forme de la spermathèque et du col associé (Fig. 85A).

Chez les actinotriches, les fonctions d'insémination et de ponte sont aussi séparées chez les femelles les plus apomorphes et leur appareil génital comprend plusieurs composantes dont la spermathèque, la bursa copulatrix, le canal spermatique, l'ovipositeur (Figs 121A, 122A).

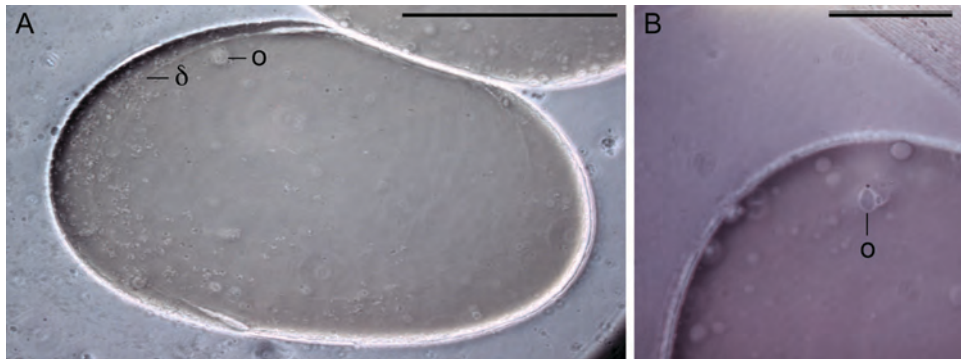


**Fig. 49.** Organe de Claparède et papilles génitales. **A.** Organe de Claparède chez une larve d'oribate ; **B.** Papilles génitales chez un adulte d'oribate (*Phthiracarus* sp.) ; **C.** Papilles génitales chez un imago de trombidiforme Limnesiidae (*Limnesia walteri*) ; **D.** Papilles génitales chez un imago de trombidiforme Hydryphantidae de (*Hydryphantes calicifer*) (p : papille génitale ; pe : pore excréteur ; u : urstigma ; barres d'échelle : AB 20 µm, CD 100 µm).

Les acariens mâles peuvent posséder des organes d'insémination plus ou moins sophistiqués comme l'ædéage (Fig. 96B) ou le spermatodactyle (Fig. 23C). Les mâles ont parfois des organes sexuels secondaires, additionnel comme le deuxième solénidion du tarse I des tétranyques ou transformés comme les ventouses des astigmatés (Figs 31B, 122BC, 123B). Les différences entre les femelles et les mâles relèvent du dimorphisme sexuel, exemple le plus simple et le plus répandu du polymorphisme de stase abordé plus loin.

### Les états inhibés : calypto- et élattostase

Chaque acarien peut se présenter sous différents états, sous différents morphes. En plus des états actifs décrits dans les paragraphes précédents existent deux autres formes dites inactives et plus ou moins régressées. La forme la plus régressée est la calyptostase qui a perdu l'usage des appendices locomoteurs et buccaux. Elle est le plus souvent réduite à un apoderme pourvu de quelques ornements et d'un éventuel ovirupteur (Fig. 50). Parfois, des vestiges de pattes sont visibles et même des ébauches de podomères. Comme la calyptostase demeure protégée dans l'exuvie ou dans l'œuf, c'est une endostase. Elle n'en a pas moins une cuticule propre, repérable en microscopie électronique comme le montre Shatrov (2001). Chez les tétranyques, la prélarve accomplit une fonction respiratoire (Van Impe, 1983).



**Fig. 50.** Prélarve calyptostasique calyptostase dans l'œuf d'un trombidiforme Tydeidae (*Tydeus* sp.). **A.** Vue ventrale ; **B.** Vue latérale (barres d'échelle : A 50 µm, B 20 µm).

L'élattostase, elle, n'a perdu que l'usage des appendices buccaux ; le système digestif peut même disparaître. En revanche, l'élattostase conserve ses appendices locomoteurs et peut donc se mouvoir. L'hypope des astigmatés (Fig. 116) en offre une illustration. Le passage de l'élattostase à la calyptostase est graduel et montre différents degrés de régression.

## L'homéo- et l'hétéromorphisme

Si les morphes qui se succèdent au cours d'une ontogenèse sont semblables, ils sont dits homéomorphes. Il peut arriver qu'un des morphes successifs soit très différent des autres, il est alors hétéromorphe. Ce cas est fréquent chez les oribates dont les adultes se différencient des immatures au point de nécessiter deux clés d'identification, l'une pour les adultes, l'autre — quand elle existe — pour les immatures. Les hypopes des astigmatés offrent un autre exemple d'hétéromorphisme ; de nouveau, deux clés d'identification sont nécessaires, l'une pour la deutonymphe, l'hypope, la seconde pour les formes homéomorphes. La confusion a été telle que les premiers hypopes des astigmatés ont été décrits comme un genre à part entière, le genre *Hypopus* créé par Dugès en 1834, et qu'il a fallu une note de Mégnin (1873a, b) suivie d'un article de Michael (1884b) pour reconnaître que l'hypope était un stade de développement et non un taxon.

## La stase et le stade

La notion de stade est très populaire et fort commune (Nayrolles, 1998). Elle repose sur une terminologie retenue dans la notice aux auteurs de l'« Entomological Society of America » et « standardisée » dans de nombreux livres d'entomologie ; elle est discutée par Fink (1983).

**Tableau 3** : Caractères distinguant les stades des stases.(1) Grandjean (1938), (2) Grandjean (1957), (3) Grandjean (1970) — d'après André (1989).

Stade	Stase
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Défini par référence aux mues</li> <li>• Deux stades successifs peuvent être semblables</li> <li>• Des caractères allométriques suffisent à distinguer des stades</li> <li>• Souvent lié à la croissance</li> <li>• Pas nécessairement homologue d'une espèce à l'autre</li> <li>• Nombre constant ou variable</li> <li>• Si le nombre est variable, il est déterminé par l'environnement</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• De prime abord, aucune référence aux mues (3)</li> <li>• Les stases sont caractérisées par des critères de « tout ou rien » appliqués à des caractères idionymiques (1, 2, 3)</li> <li>• Seuls des caractères méristiques distinguent des stases (1, 2)</li> <li>• Liée au développement ; c'est un niveau de développement (2, 3)</li> <li>• Les stases de différentes espèces sont idionymiques (2, 3) dans le taxon considéré</li> <li>• Nombre constant</li> <li>• Nombre fixé génétiquement</li> </ul>

Le développement chez de nombreux acariens répond à des règles bien précises d'où a émergé la notion de stase proposée et défendue par Grandjean (1938a, 1957, 1951, 1970), un paradigme étendu à l'ensemble des arthropodes et bien différent de celui de stade. Le tableau 3 compare la notion de stase à celle de stade.

Stase et stade peuvent aussi s'appréhender dans le contexte de l'ontogenèse par mues (Tableau 4). L'appellation la moins exigeante est le stade, il suffit de mues, plus particulièrement de mues de répétition ou de mues de croissance, pour utiliser ce terme. En revanche, les stasoïdes se distinguent par des caractères méristiques mais ne peuvent recevoir une appellation particulière ; n'étant pas idionymiques, les stasoïdes ne peuvent être homologues. Les stasoïdes ne sont pas connues chez les acariens mais sont répertoriées chez d'autres chélicérates (Hammen, 1980). La stase demande davantage que la mue qui sépare les stades puisqu'il s'agit d'un niveau de développement basé sur des caractères méristiques, des caractères de « tout ou rien ». « Une stase est toujours un stade mais rien n'oblige un stade à être une stase » précise Grandjean (1970) qui rappelle « qu'il ne faut pas dire stade au lieu de stase ». Logiquement, la stase est donc un sous-ensemble du stade : elle est un stade idionyme (Hammen, 1981 – Tableau 4).

L'homologie des stases devient possible, la prélarve d'un oribate est, en termes d'ontogenèse, l'homologue de la prélarve de *Balaustium* (Erythraeidae). Enfin, il y a les isophénons qui se rattachent à un niveau de développement mais ne se distinguent entre eux que par des caractères allométriques liés à la croissance. Les nymphes d'Argasidae sont nombreuses à se succéder durant l'ontogenèse mais ne sont probablement que des isophénons appartenant au même niveau de développement.

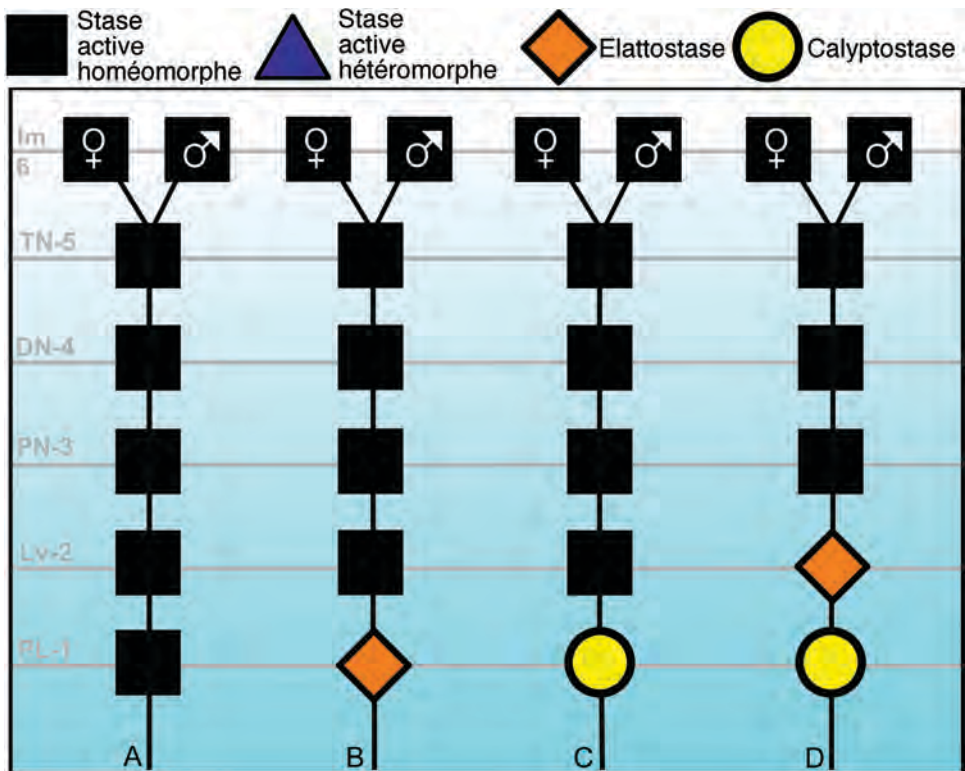
**Tableau 4** : Terminologie appliquée à l'ontogenèse des acariens.

Critères		Appellation	Critère	Appellation	
Mue	Niveau non idionymique	Caractère allométrique	Stade		
		Caractère méristique	Stasoïde		
	Niveau idionymique	Caractère méristique	Stase	Nombre constant de mues	Stase sans isophénon
				Nombre variable de mues additionnelles	Stase avec isophénon

## Les niveaux ontogénétiques ou stases

« Chaque niveau est une stase » affirme Grandjean (1970). Au plus, les acariens connaissent six niveaux ontogénétiques, numérotés à la figure 51 et nommés prélarve, larve, protonympe, deutonympe, tritonympe et imago. « Imago » remplace le terme d'adulte, préoccupé, dans la terminologie de André & Van Impe (2012) et désigne la dernière stase de l'ontogenèse des acariformes. L'œuf est une étape importante du développement mais n'est pas une stase.

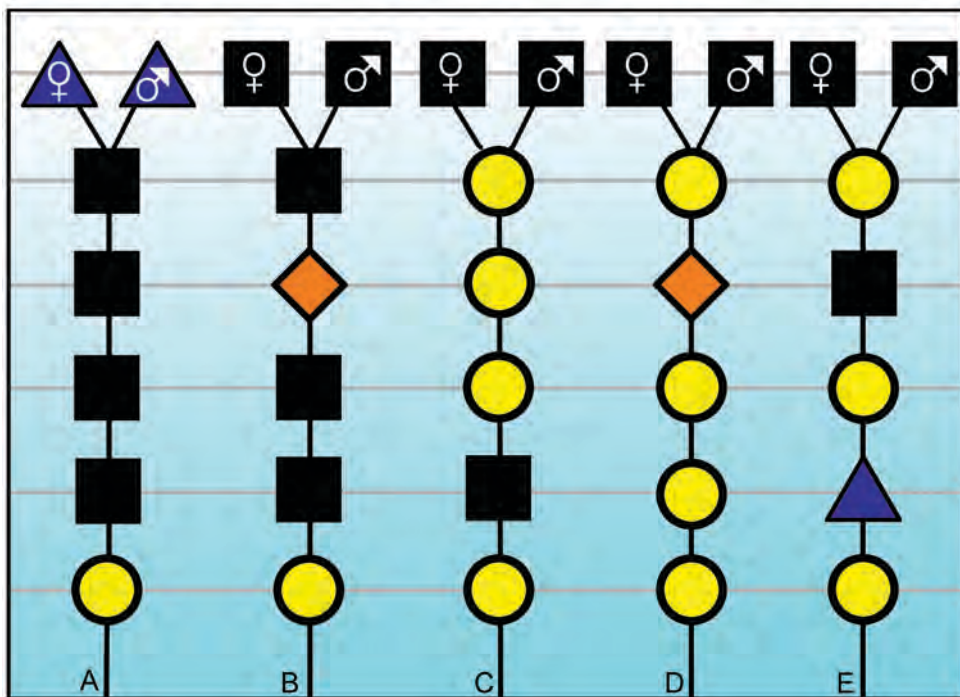
Ces six niveaux s'observent chez les acariformes (protostasie). Les premières stases sont le plus souvent hexapodes alors que les trois nymphes, qui forment la phase nymphale, sont fondamentalement octopodes. L'imago, qui assure habituellement la reproduction, a lui aussi fondamentalement huit pattes.



**Fig. 51.** Protélattose durant l'ontogenèse des acariformes. **A.** Archétype ; **B.** Endéostigmate (*Saxidromus delamarei*) ; **C.** Trombidiforme Tydeidae (*Tydeus goetzi*) ; **D.** Trombidiforme Labidostomatidae. Im : imago ; TN : tritonympe ; DN : deutonympe ; PN : protonympe ; Lv : larve ; PL : prélarve.

Le niveau prélarvaire est le plus souvent réduit à une calyptostase qui demeure dans l'œuf mais possède sa propre cuticule comme en témoigne l'étude de Shatrov (2000) (Fig. 51C). Parfois, ce niveau est représenté par une élattostase (Fig. 51B) comme chez des endéostigmates, *Saxidromus delamarei* (Coineau, 1976) et *Speleorchestes poduroides* (Schuster & Pötsh, 1989) ou chez un trombidiforme Anystidae, *Chaussieria venustissima* (Otto & Olomski, 1994). La régression continue et touche le niveau larvaire : la larve devient à son tour une élattostase comme chez certains Rhagidiidae et Labidostommatidae (Hammen, 1980). Ce phénomène de protéllatose, une régression observée au début du développement post-embryonnaire, concerne les autres arachnides, les milles-pattes et la plupart des insectes.

Les phénomènes évolutifs observés en début de développement peuvent aussi survenir durant toute l'ontogenèse, il y a alors météllatose. Les états régressés ou différents des autres s'observent à tous les niveaux du développement (Fig. 52) et ceux observés chez *Balaustium* (Fig. 52E) constituent un cas extrême.



**Fig. 52.** Météllatose et hétéromorphisme durant l'ontogenèse des acariformes.  
**A.** *Humerobates rostrilamellatus* (oribate); **B.** Astigmate avec hypope ;  
**C.** Speleognathinae ; **D.** *Hypodectes propus* (astigmate), **E.** *Balaustium* (prostigmaté Erythraeidae). Même sémiologie qu'à la figure précédente.

Les endostases peuvent même être multiples et se succéder tout au long de l'ontogenèse. Le cas est connu chez les Speleognathinae (Ereynetidae) où les trois nymphes sont des endostases (Fain, 1972 – Fig. 52C) et chez les Hypoderidae où l'hypope est encadré par quatre calyptostases (Fain & Bafort, 1967 – Fig. 52D).

Protélattose et métélattose relèvent toutes deux de l'hétéromorphisme ; une ou plusieurs stases sont différentes de celles qui précèdent ou qui suivent mais le nombre total de stases durant le développement n'est pas affecté. Comme ces régressions sont liées à un niveau particulier de l'ontogenèse, elles sont appelées des inhibitions (Grandjean, 1938a ; Hammen, 1980).

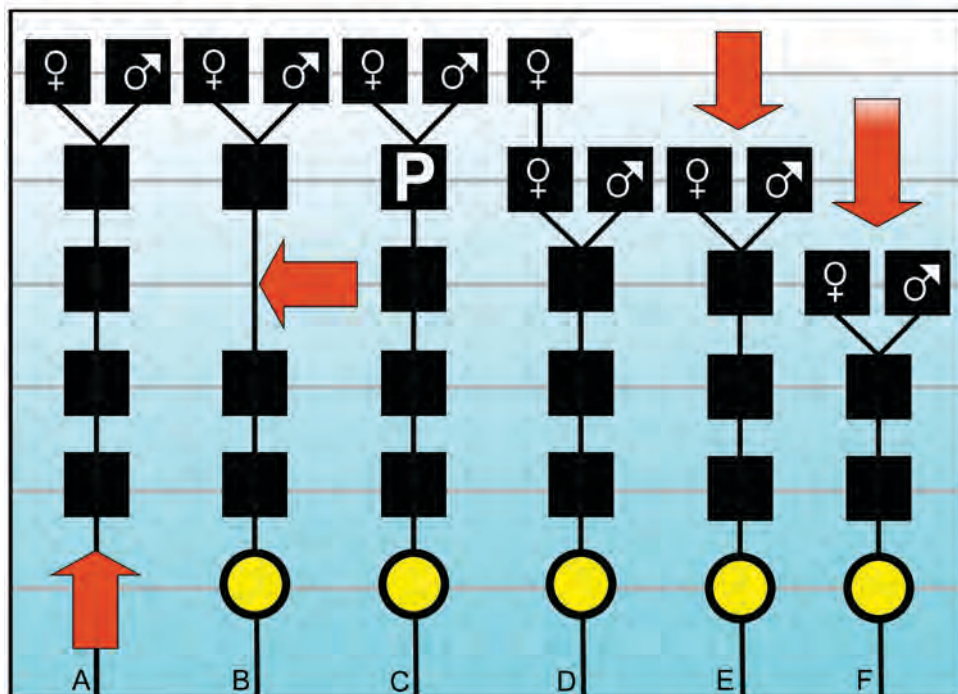
### **La méristasie**

Le nombre de stases, actives ou inactives, est moindre ; une ou plusieurs stases viennent à manquer, il en résulte une troncation de l'ontogenèse. L'absence de stase est difficile à démontrer en dehors d'élevage, la stase réputée manquante peut être une endostase difficile à repérer et réduite à une simple calyptostase.

L'absence d'une stase s'observe chez les Psoroptidae (astigmatés) chez qui l'hypope manque : la protonympe se transforme directement en tritonympe. La stase deutonymphale a donc disparu, une disparition attestée par des élevages assortis d'une observation minutieuse. La deutonympe peut aussi être rarement présente, c'est le cas du genre *Tyrophagus* où la deutonympe n'a été répertoriée que chez une seule espèce, *T. formicetorum* (Fain & Chmielewski, 1987; Fan & Zhang, 2007). Dans les exemples précédents, le retranchement d'une stase intervient au milieu du développement (Fig. 53B).

La méristasie peut aussi survenir en fin de développement, notamment chez les tétranyques. Deux situations intermédiaires sont connues chez les Tuckerellidae qui présentent habituellement une ontogenèse à cinq stases actives (Beard & Walter, 2005). La première situation s'observe chez le mâle de *Tuckerella saetula* et de *T. cf. pavoniformis* qui émerge directement de la deutonympe (Beard & Ochoa, 2010 – Fig. 53D). La deuxième situation fournie par Ochoa (1989) qui rapporte des tritonymphes paédogénétiques coexistant avec des femelles adultes chez *T. knorri* (Fig. 53C). Chez *T. urticae*, il y a retranchement de la dernière stase, l'imago, et la reproduction est assurée par la stase tritonymphale qui devient ainsi adulte (André & Van Impe, 2012 - Fig. 53E). La méristasie pourrait aussi concerner les Eriophyidae qui n'ont que deux stases actives et qui correspondraient aux niveaux larvaire et protonymphal (Lindquist, 1996 : 313) ; la fonction de reproduction serait donc l'affaire du niveau deutonymphal suite au retranchement des niveaux tritonymphal et imaginal (Fig. 53F) ; quant à la prélarve de *Eriophyes laevis*, elle a été décrite par Shevhenko (1961).

Le cas du retranchement de la première stase, le niveau prélarvaire (Fig. 53A), reste à documenter et à observer avec des moyens électroniques ; l'absence d'observation pertinente n'équivaut pas à l'absence d'un niveau.



**Fig. 53.** Méristasie. **A.** Retranchement du premier niveau (hypothétique) ; **B.** Retranchement du 4<sup>e</sup> niveau (astigmates Psoroptidae) ; **C.** Niveau tritonymphal paedomorphe (Tuckerellidae, *Tuckerella knorri*) ; **D.** Retranchement partiel (Tuckerellidae, *T. saetulae*) ; **E.** Retranchement du 6<sup>e</sup> niveau (imago) (Tetranychidae, *Tetranychus urticae*) ; **F.** Retranchement des 6<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> niveaux (interprétation hypothétique — Eriophyidae, *Eriophyes laevis*). Même sémiologie qu'à la figure 51. P : stase paedomorphe.

### Le polymorphisme de stase

Le dimorphisme sexuel qui permet de distinguer les mâles et les femelles affecte bien évidemment les acariens adultes ; cette différenciation peut même s'observer chez des immatures, nymphes ou larve (e.g. Lindquist, 1986b).

L'andropolymorphisme, la présence de plusieurs types de mâles, donne lieu à une terminologie particulière pour les désigner. Chez *Sancassania berlese*, les mâles sont soit pléomorphes, soit bimorphes (Timms *et al.*, 1981 — Fig. 54A). Au



total, ce sont quatre types de mâle différents qui sont décrits : en plus des mâles homéomorphes, il y a des bimorphes (idiosoma plus grand et poils dorsaux plus longs), hétéromorphes (pattes III plus épaisses et modifiées) et pléos (porteurs des deux types de modifications). L'andropolymorphisme serait lié à des facteurs de l'environnement et à la densité (Proctor *et al.*, 2009). Le polymorphisme des mâles est répertorié chez des formes libres d'astigmates, dans les trois superfamilles d'astigmates plumicoles (Analgoidea, Freyanoidea, Pterolichoidea : 30 genres distribués en 9 familles, Proctor *et al.*, 2009), chez les trombidiformes (Anystidae, Cheyletidae) ainsi que dans plusieurs familles de mésostigmates (Gwiazdowicz, 2004 ; Dabert *et al.*, 2011).

Le gynopolymorphisme, le polymorphisme des femelles, est connu chez les mésostigmates chez qui *Antennosieus janus* produit une femelle homéomorphe et sédentaire et un autre morphe femelle phorétique (Lindquist & Walter, 1989). Le même phénomène, l'existence de deux morphes femelles, l'un sédentaire et l'autre dit phorétomorphe, est décrit chez les *Pediculaster*, des trombidiformes Siteroptidae (Camerik *et al.*, 2006 ; Camerik, 2010b).

Chez les Eriophyidae, les femelles se présentent sous deux morphes différents qui se succèdent. Le morphe dit protogyne est homéomorphe. La femelle hivernante, dite deutérogène, est parfois très dissemblable de la femelle protogyne, ce qui a conduit à les placer dans deux genres différents (Baker & Wharton, 1952). La cyclomorphose, le polymorphisme récurrent, cyclique et saisonnier observé chez les Eriophyidae, est répandue chez le zooplancton (Black & Slobodkin, 1987) et répertoriée chez plusieurs familles de collemboles, autres composantes de la pédofaune (Christiansen *et al.*, 2009).

Chez certains astigmates, ce polymorphisme se retrouve chez la deutonymphe (deutopolymorphisme). Selon les conditions du milieu, une protonymphe se transforme en un hypope migratile ou en une calyptostase (Fig. 54B), comme chez *Baloghella melis*, l'hypope inerte de Wurst & Pfister (1990). Ces hypopes muent tous deux en tritonymphe semblable à l'imago. Chez une autre espèce, *Tytodectes strigis*, deux possibilités s'offrent à la protonymphe : ou bien elle se transforme en un hypope, ou bien elle devient directement une tritonymphe (Wurst & Havelka, 1997 — Fig. 54C). Enfin, *Glyciphagus privatus* and *G. ornatus* combinent les deux stratégies : la protonymphe se transforme directement en tritonymphe, ou bien elle mue en hypope migratile, ou bien elle devient une calyptostase (Knülle, 2003 — Fig. 54D). Ces trois trajectoires s'observent aussi chez d'autres astigmates comme les Chaetodactylidae (Klimov & O'Connor, 2008).

Le polymorphisme ainsi compris concerne un même niveau de développement et diffère bien de l'hétéromorphisme où des morphes différents se succèdent. Le polymorphisme de stase, quel que soit le niveau où il est observé, ajoute à la confusion systématique tout comme, en son temps, la succession de stases hétéromorphes avait entraîné la création de nouveaux genres.

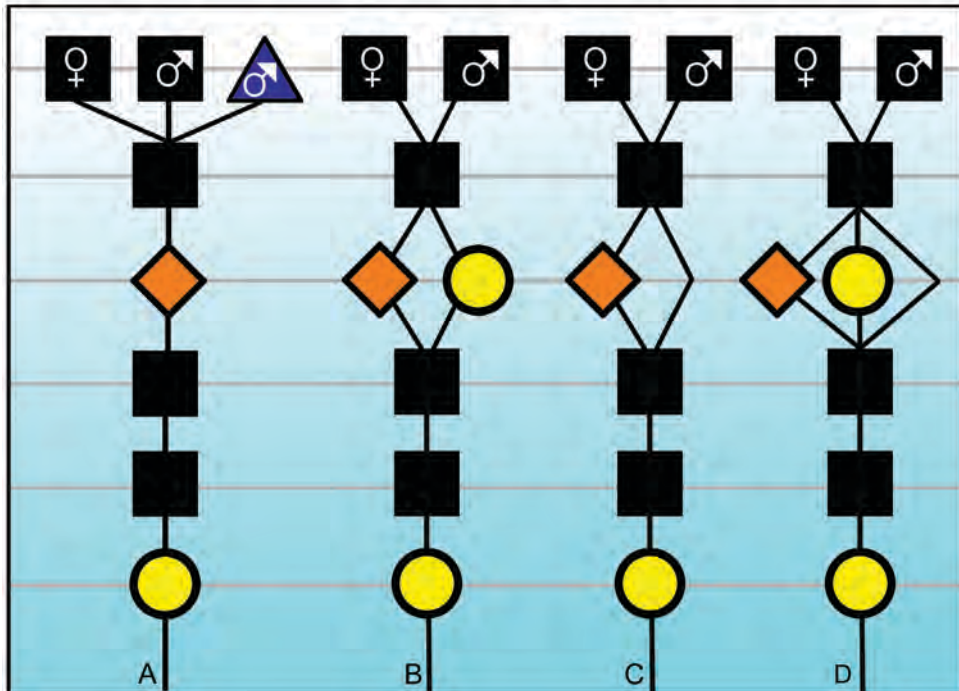


Fig. 54. Polymorphisme de stase chez les astigmatés. A. *Sancassania anomalus* ; B. *Baloghella melis* ; C. *Tytodectes strigis* ; D. *Glyciphagus privatus*.  
Même sémiologie qu'à la figure 51.

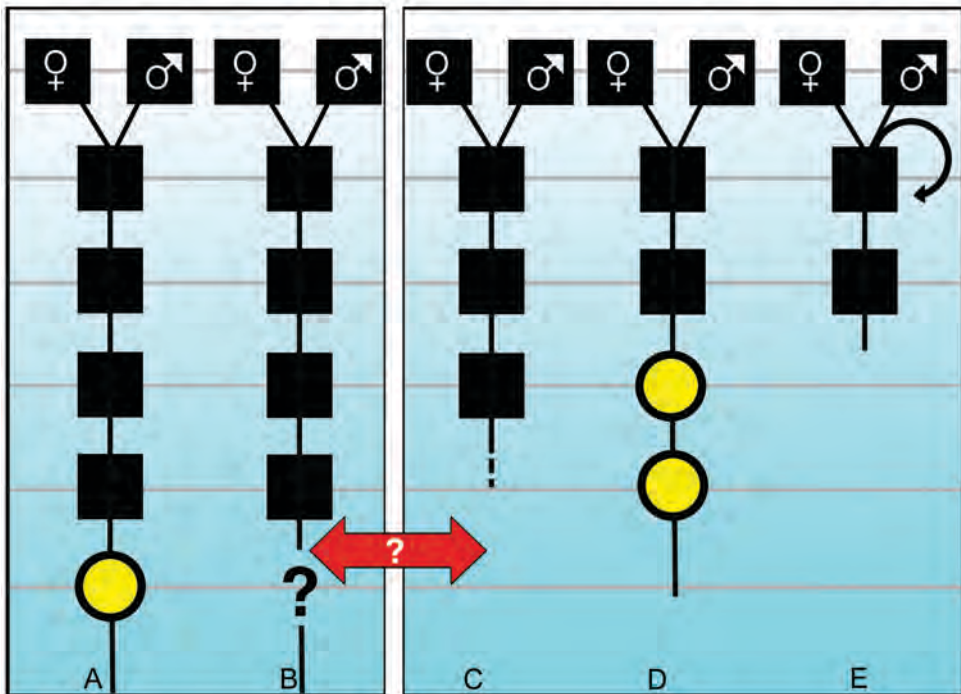
### L'ontogenèse des anactinotriches

Le développement des acariformes est illustré dans les exemples précédents. Chez les opilioacariformes, les mêmes six niveaux de développement se retrouvent depuis la prélarve jusqu'à l'imago (Fig. 55A). Le développement de *Phalangiacarus brosetti* étudié par Coineau & Hammen (1979) peut donc aussi bien se décrire par le diagramme C de la figure 51. Particularité : le moignon de patte IV observé chez la stase larvaire semble contredire que le niveau 2 des acariformes soit hexapode.

La même succession se retrouve chez les holothyres dont la larve offre à nouveau des vestiges de patte IV (Klompen, 2010a). Autre différence, le niveau de la prélarve n'a pas été décrit (Fig. 55B).

Chez les parasitiformes, l'ontogenèse n'est plus protostasique et semble plus variable. De nombreuses larves ne se nourrissent pas et sont des élatostases. Les deux nymphes sont suivies de l'adulte, ces trois niveaux sont octopodes (Fig.

55C). En termes de stade et de morphologie, la larve d'un gamaside présente les mêmes caractéristiques qu'une larve d'acariformes : dans les deux groupes, il n'y a pas de mue observée avant que la larve soit sortie de l'œuf et elles ont trois paires de pattes. En termes de stase, la larve d'un gamaside n'est peut-être pas l'homologue d'une larve d'acariformes. L'analogie basée sur la ressemblance l'emporte sur l'homologie.



**Fig. 55.** Ontogénèse des Anactinotrichida. **A.** Opilioacarida ; **B.** Holothyrida ; **C.** Mesostigmata ; **D.** Ixodidae ; **E.** Argasidae. Même sémiologie qu'à la figure 51.

Le développement d'*Ixodes ricinus* commence par une ou deux mues intrachorioniques (Aeschlimann & Hess, 1984 — Fig. 55D). Le développement des argases comprend de nombreuses mues de la nymphe, probablement des mues de répétition (Fig. 55E). Il y aurait donc des isophénons chez les acariens.

### Le voltinisme

Le développement peut être lent et semivoltin, la vie est une question d'années, au moins 5 ans chez l'oribate *Alaskozetes antarcticus* qui vit en Antarctique et fait, habituellement, une mue chaque année (Convey, 1994). En zone tempérée, le

développement d'un autre oribate édaphique, *Nothrus palustris*, prend environ un an (Lebrun, 1969 ; Lebrun *et al.*, 1991). À l'opposé, d'autres acariens ont plusieurs générations par an, *Tetranychus urticae* devient adulte en 3 semaines et les Phytoseiidae complètent leur cycle en 8 à 10 jours à une température de 22-24°C.

### La diversité des stratégies de développement

Quatre stratégies de développement sont pratiquées par les acariens.

- La solution la plus simple consiste à modifier **le tempo et le rythme** du développement (**hétérochronie**) et à le synchroniser, par exemple avec la saison ou l'hôte ; le raccourcissement dans le temps du cycle de vie est une solution très explorée dans la littérature (Danks, 2000, 2006).
- Une deuxième approche consiste à modifier la forme prise en début (protélattose) ou durant l'ontogenèse (métélattose), la **régression** extrême étant la calyptostase.
- La troisième option consiste à adopter plusieurs morphes pour un même niveau de développement ; ce **polymorphisme** concerne la reproduction (dimorphisme sexuel, andropolymorphisme, gynopolymorphisme) ou la dispersion (hypope ou calyptostase ; imago phorétomorphique ou non).
- Une quatrième stratégie consiste à sauter un niveau de développement ; le retranchement d'une stase, la **méristasie** peut survenir à différents niveaux.

Ces différentes stratégies peuvent se combiner. Le polymorphisme de la deutonymph de *Glyciphagus privatus* (élattose ou calyptostase) s'allie à une possible méristasie et au retranchement du niveau deutonymphal (Fig. 54D).

### La diversité des stratégies de reproduction

Une raison importante du succès des acariens tient à la diversité de leurs stratégies de reproduction (Coons & Rothschild, 2008). Certains d'entre eux présentent de véritables parades nuptiales, de relativement simple (Proctor, 1992) à compliquées (Coineau, 1976 ; Coineau & Kovoov, 1982 ; Proctor & Smith, 1994 ; Coineau *et al.*, 2006).

En plus de la reproduction par voie sexuée et de la diplodiploïdie habituellement observée, la parthénogenèse sous toutes ses formes est une stratégie très répandue, dix fois plus chez les acariens oribates que dans tout autre taxon de métazoaires (Norton *et al.*, 1993).

La deutérotokie (ou amphitokie) semble rare sinon absente chez les acariens (Walter, 2009a). Dans le cas de l'arrhénotokie, l'haplodiploïdie est de règle : les femelles diploïdes proviennent des deux parents alors que les mâles haploïdes

proviennent d'œufs non fécondés, donc par parthénogenèse. C'est une stratégie utilisée par les astigmatés, en particulier par les Histiostomatidae, par les prostigmatés et par les mésostigmatés.

Le mode de reproduction le plus étrange est sans doute la pseudo-arrhénotoquie des mésostigmatés Phytoseiidae (aussi appelée parahaploïdie) où les mâles sont aussi haploïdes mais proviennent d'œufs fécondés (Sabelis & Nagelkerke, 1988).

Dans une autre forme de parthénogenèse, la thélytoquie, il n'y a que des femelles, les mâles sont rares sinon absents. C'est une stratégie communément observée chez les prostigmatés et les endéostigmatés, elle est fréquente chez certains mésostigmatés : Błoszik *et al.* (2004) observent 27 % des espèces d'uropodes qui pratiquent la thélytoquie. Cette forme de parthénogenèse est aussi fréquemment observée chez les oribates Desmonomata (Palmer & Norton, 1991), elle mène à une spéciation cryptique et à la reconnaissance d'espèces distinctes et parfois confondues (André, 1980 ; Laumann *et al.*, 2007).

### Les notations ontogénétiques

Les phanères, comme tout autre organe, n'apparaissent pas au hasard. Deux stratégies extrêmes sont possibles. Ou bien le phanère apparaît, dans un taxon déterminé, à une stase bien précise et, s'il n'apparaît pas à cette stase, il demeure absent des stases ultérieures. Le phanère est dit eustasique et on parle d'eustasie pour qualifier cet état. Ou bien le phanère apparaît, dans un taxon déterminé, à une stase variable selon les espèces qui constituent le taxon. Le phanère est alors dit amphistasique et on parle d'amphistasie.

**Tableau 5** : Eustasie et nombre de phanères du palpe chez les différentes stases de mésostigmatés (Krantz, 1978).

Stase	Trochanter	Fémur	Génual	Tibia	Tarse
Larve	0	4	5	12	11
1 <sup>re</sup> nymphe	1	4	5	12	15
2 <sup>e</sup> nymphe, « adulte »	2	5	6	14	15

La stase d'apparition peut être précisée dans la notation ontogénétique. Chez les mésostigmatés, les phanères portés par le palpe sont eustasiques et le nombre de phanères permet de distinguer les stases (Tableau 5).

### L'ontogenèse et la phylogenèse

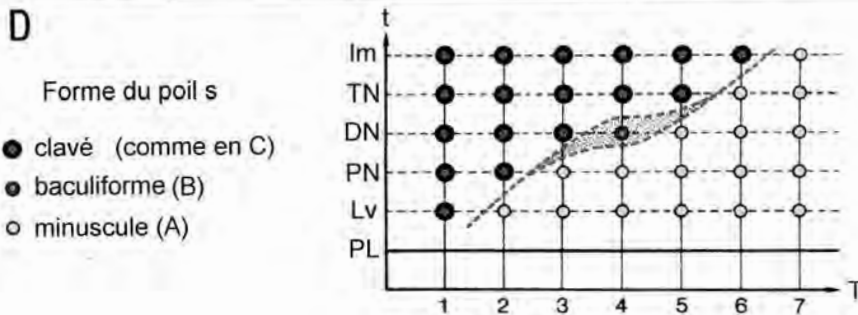
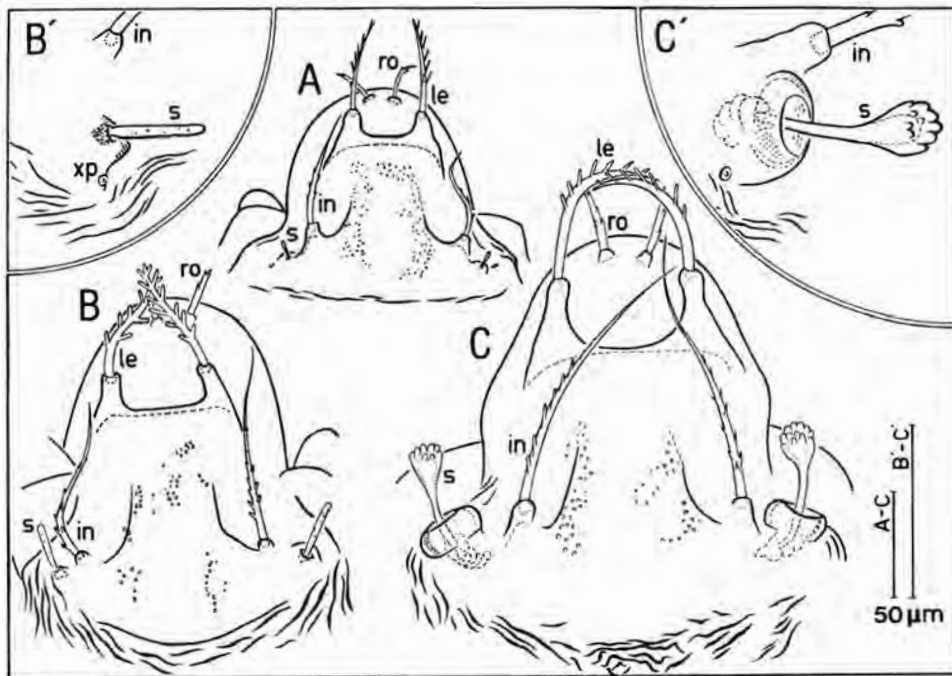
À la fameuse loi biogénétique de Haeckel, l'ontogenèse récapitule la phylogenèse, s'oppose l'affirmation de Grandjean (1951, 1970) selon laquelle chaque stase, chaque niveau de développement, a sa propre phylogenèse. Les modalités

pratiques et les perspectives de cette approche sont résumées par Bouligand (1989).

La présence/absence d'un caractère idionymique observée selon le temps ontogénétique ( $t$ , variable ordinale placée en ordonnée dans les diagrammes onto-phylogénétiques) peut aller dans le même sens quand ce caractère est observé selon le temps phylogénétique,  $T$ . Il y a harmonie descendante et accord entre l'ontogenèse et la phylogenèse (Grandjean, 1951).

Si la variation de ce caractère va dans un sens différent — le caractère plésiomorphe selon le temps  $T$  suit le caractère apomorphe dans le temps  $t$  —, l'harmonie est dite ascendante. Il a inversion entre l'ontogenèse et la phylogenèse. La régression en harmonie ascendante de Grandjean, (1951) correspond à la pædomorphose que Chant (1993) observe lorsqu'il étudie la chætotaxie des Phytoseiidae. Les poils dorsaux des s sont ceux qui sont présents dès la larve et les poils amphistasiques qui apparaissent plus tard dans l'ontogenèse tendent à être absents chez les adultes. L'harmonie est aussi ascendante lorsque la trichobothrie du prodorsum du genre *Camisia* (Oribatida) est décrite : c'est d'abord un poil minuscule chez la larve de *C. lapponicus* et un bien développé dans les stases subséquentes ; la forme en petit poil demeure durant toute l'ontogenèse de *C. exuvialis* alors qu'un sensillus clavé semble être un caractère plésiomorphe chez les oribates (Fig. 56).

Les premiers niveaux de l'ontogenèse (prélarvaire ou larvaire) évoluent plus vite que les niveaux imaginaux lors de l'harmonie ascendante du caractère considéré. C'est le contraire en cas d'harmonie descendante du caractère, ce sont les imagos qui évoluent plus vite que les premières stases.



**Fig. 56.** Harmonie ascendante de la trichobothrie du genre *Camisia* (Oribatida).  
**A.** Prodorsum de la protonympe de *C. segnis segnoides* ; **B-B'**. Idem de la deutonympe ; **C-C'**. Idem de la tritonympe ; **D.** Diagramme onto-phylogénétique. (mêmes abréviations des stases qu'à la figure 51 ; autres abréviations : désignation en cours ; 1 : hypothétique ; 2 : *C. lapponicus* ; 3 : *C. horrida* & *C. segnis segnis* ; 4 : *C. segnis segnoides* ; 5 : *C. carrolli* ; 6 : *C. invenusta*, *spinifer* ou *exuvialis* ; 7 : hypothétique – d'après André *et al.*, 1984).

## Chapitre 6 : Les milieux

D'entrée de jeu, les acariens sont réputés pour leur diversité et fameux pour le nombre d'habitats qu'ils occupent (Latreille, 1817 ; Lamarck, 1818, 1838).

### La diversité des habitats

Ils soutiennent la comparaison avec les insectes et les crustacés. Peu d'insectes ont colonisé les océans, seules quelques espèces d'*Halobates* (Hemiptera, Gerridae) sont pélagiques et patinent au large, souvent à des centaines de kilomètres des côtes. L'océan, c'est le domaine des crustacés qui, de leur côté, ont plus rarement conquis les milieux terrestres. Qui n'a pas eu l'occasion de rencontrer des cloportes pullulant sous un caillou encastré dans un sol humide ? En revanche, les acariens sont abondants aussi bien en mer (citons les Halacaridae) que sur terre où ils atteindraient, avec les autres microarthropodes du sol et en forêt tempérée, des densités de 2.7 à 8.9 millions d'individus/m<sup>2</sup> (André *et al.*, 2002). Ils habitent depuis l'équateur jusqu'à l'Antarctique où vivent de nombreuses espèces (SCAR, 2003). Dans le grand nord, c'est pareil : une vingtaine de mésostigmates (Gwiazdowicz & Coulson, 2011) pour 116 espèces d'acariens répertoriées dans l'archipel de Svalbard (Coulson, 2000).

En profondeur, *Bathyhalacarus quadricornis* (Halacaridae) détient un record en étant capturé à 7 000 m sous le niveau de la mer (Bartsch, 1994). À l'opposé, les acariens se trouvent dans le sol jusqu'à plus de 5 000 mètres d'altitude (Jing *et al.*, 2005) et culminent à plus de 6 000 mètres (Béron, 2008). Présents de l'équateur aux pôles, des sommets les plus hauts aux fosses les plus profondes (Fig. 56), les acariens n'en connaissent pas moins une spécialisation de leur habitat.

### Le sol

Le milieu d'origine des acariens est constitué par le sol et la végétation en décomposition (Fig. 58) ; de nombreux ouvrages traitent de la pédofaune, y compris les acariens (Wallwork, 1976 ; Lavelle & Spain, 1991 ; Coleman & Crossley, 1996 ; Gobat *et al.*, 2010). C'est à partir de là que ceux-ci ont colonisé moult habitats. Plusieurs hypothèses s'affrontent. Les surfaces corporelles utilisées par les organismes pour le prélèvement d'oxygène dans le milieu extérieur sont aussi des sites de perte d'eau. Par conséquent, Ghilarov (1949) ne croit pas qu'un tel organisme puisse passer directement du milieu aquatique au milieu aérien et propose que le sol, en tant que milieu poreux, soit un intermédiaire entre ces deux modes de vie. Ghilarov (1959), pour étayer son hypothèse, fait remarquer que les animaux du sol possèdent nombre d'adaptations préparant à la vie aérienne : apparition de trachées simples, ébauche de résistance au froid, mode de fécondation « externe-interne » (dépôt par le mâle de spermatozoaires, mécanisme



intermédiaire entre la fécondation externe des aquatiques et la fécondation interne des épigés). Vannier (1973) a repris les arguments de Ghilarov et généralise le concept à d'autres habitats poreux (bois décomposé, cavités des troncs d'arbres, termitières...) qu'il réunit avec le sol sous l'appellation de « porosphère ».

Striganova (1996) propose une autre hypothèse : si les animaux de très petite taille (protozoaires, nématodes) ont effectivement gagné le sol directement depuis le milieu aquatique, les animaux plus grands, dont les arthropodes, seraient passés directement du milieu aquatique à la surface du sol, maintenu humide par un tapis d'algues et de débris végétaux. En effet, la vie sur la terre ferme nécessite une dépense élevée en oxygène pour vaincre la gravitation. Dans les sols, la concentration en oxygène n'est pas suffisamment élevée, et leur colonisation nécessite des adaptations supplémentaires, comme la respiration trachéenne et la création d'un système d'aération des horizons minéraux par des galeries d'origine biotiques (conduits radiculaires, galeries de vers de terre...)

Quelles que soient les hypothèses détaillant leur origine, les acariens du sol ont des préférences. Certains oribates sont litiécoles, d'autres humicoles et, en zone tempérée, la richesse spécifique passe de 19 à 64 oribates adultes selon la végétation : prairie, plantation de peupliers, chênaie (Lebrun, 1971). En Afrique, certaines espèces se rencontrent davantage en savane, d'autres préfèrent la forêt primaire (Noti *et al.*, 1997), d'autres encore habitent le désert (André *et al.*, 1997). Le type de sol, plus précisément le type d'humus (mull, moder, mor), et le climat gouvernent les communautés d'acariens en zone tempérée (Wauthy & Lebrun, 1980). À plus petite échelle, la porosité et le pH sont des facteurs clés dans la recherche de microhabitats propices aux acariens endogés (Ducarme *et al.*, 2004a). En région tempérée, les densités d'acariens du sol excèdent les 400 000 individus/m<sup>2</sup> sous des hemlocks étudiés au Michigan (USA - Wallwork, 1959) et atteignent 600 000 à 900 000 individus/m<sup>2</sup> au bois de Lauzelle (Belgique — Ducarme *et al.*, 2004a). Dans les forêts africaines, en régions tropicale et équatoriale, les densités d'acariens édaphiques semblent plus faibles et ne dépassent pas les 100 000 individus/m<sup>2</sup> (N'Dri & André, 2011). Dans les coussins de mousses en Antarctique, ce sont des densités de l'ordre de 55 000 acariens/m<sup>2</sup> qui sont rapportées par Tilbrook (1967). Les plus faibles densités sont enregistrées en conditions désertiques, en moyenne de 89 à 18 345 acariens/m<sup>2</sup> (Santos & Whitford, 1983).

Même si les densités en surface sont le plus souvent importantes, les acariens édaphiques vivent profondément, jusqu'à 3 m (Price & Benham, 1977). Les records de profondeur ont été publiés par Fain (1982) lors des travaux du métro à Vienne (10-14 m) et par Silva *et al.* (1989) qui ont étudié la faune de la rhizosphère dans le désert de Chihuahua (13 m).

## Les annexes du sol, habitats permanents

Les animaux vivant dans les cavernes dérivent d'espèces épigées, avec éventuellement un passage intermédiaire par le milieu endogé, préadaptées à cet environnement par le biais d'exaptations, c'est-à-dire d'adaptations apparues à l'origine pour une fonction donnée mais utilisées par la suite pour remplir une autre fonction (Holsinger, 2000). Les densités estimées y sont moindres que dans les sols superficiels adjacents, 9 à 43 acariens/dm<sup>3</sup> en caverne contre 77 à 225 acariens/dm<sup>3</sup> en surface, et les espèces sont bien différentes dans les deux milieux (Ducarme *et al.*, 2004b). Les milieux interstitiels abritent *Gordialycus tuzetae* (Figs 57B, 104), un endéostigmate très allongé qui nage dans le sable.

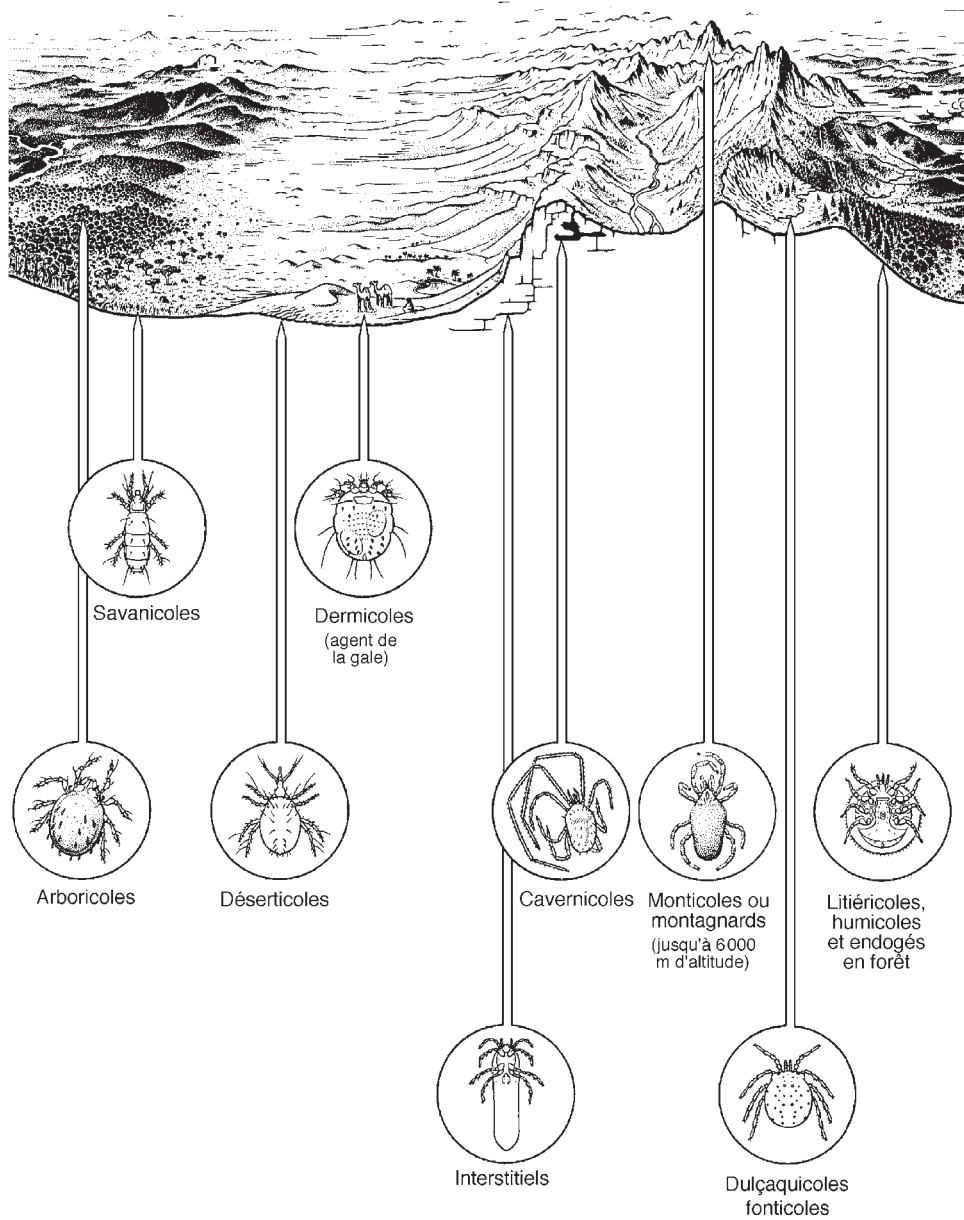
Du sol, les acariens se répandent dans d'autres habitats. Ce sont les saxicoles et les arboricoles (Travé, 1963 ; Arroyo *et al.*, 2010). Ils colonisent les troncs et les lichens corticoles (André, 1984, 1985, 1986). Les oribates ont quitté le sol pour monter sur les arbres à de nombreuses reprises (Maraun *et al.*, 2009). Travé (1963) a montré que les espèces saxicoles ou arboricoles sont bien différentes de celles du sol : seuls 7 % des espèces se retrouvent dans les deux. Conclusion corroborée et précisée par Lindo & Winchester (2007). Les sols suspendus, eux-aussi, abritent une faune particulière (Delamare-Deboutville, 1951 ; Beaulieu *et al.*, 2010).

Les lithoclastes et autres abris rocheux sont l'habitat des Caeculidae (Coineau, 1974b – Fig. 58C) et des Saxidromidae (Coineau, 1974d ; Coineau & Kooor, 1982).

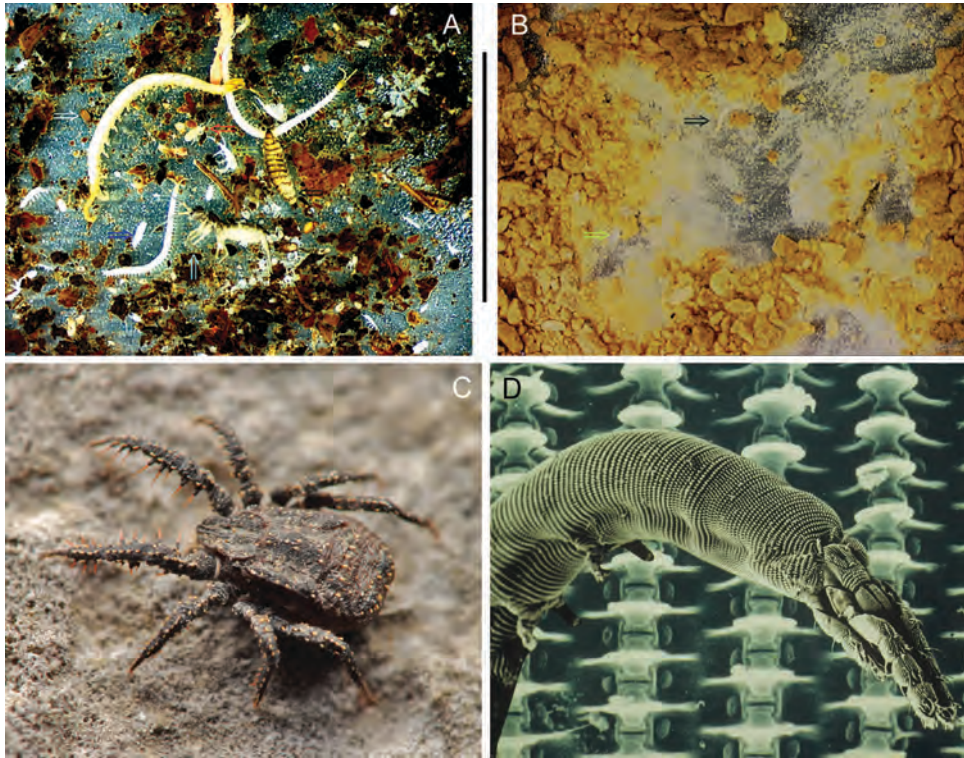
## Le feuillage, habitat saisonnier ou pérenne

Les feuilles fournissent un habitat pérenne (essence sempervirente) ou saisonnier (forêt caducifoliée). Les plantes herbacées sont aussi attractives que les arbres et les espèces messicoles, associées aux cultures annuelles, font leur apparition. Le phylloplan des feuilles abritent de nombreuses espèces (Walter & Behan-Pelletier, 1999). Certaines feuilles sont tomenteuses, d'autres sont garnies de domaties — dites acarodomaties — où des acariens se réfugient (Fig. 11A), d'autres enfin développent des galles en réponse aux piqûres d'Eriophyidae. Ces acarodomaties influencent les communautés d'acariens qu'elles abritent (Norton *et al.*, 2001).

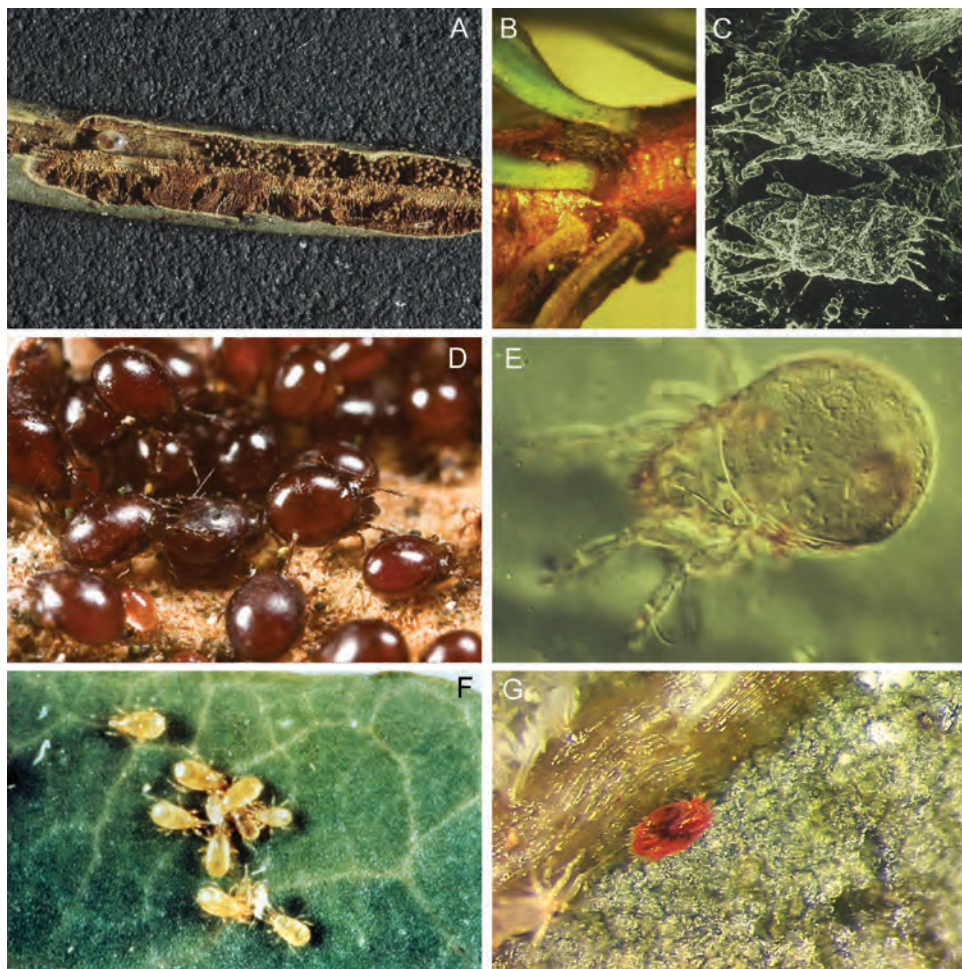
Les acariens vivant sur les plantes cultivées font l'objet de livres depuis le classique de Jeppson *et al.* (1975) jusqu'à des ouvrages plus récents (Hoy, 2011) et consacrés à des cultures spécifiques (Vacante, 2010) ou à des taxons particuliers (Helle & Sabelis, 1985 ; Lindquist *et al.*, 1996). De nombreuses brochures ou des articles plus spécialisés sont destinés aux praticiens (e.g. Kreiter & Bourdonnaye, 1993 ; Minor, 2006).



**Fig. 57.** Habitats des acariens depuis l'équateur jusqu'aux pôles, depuis les fonds marins jusqu'au sommet des montagnes (dessin de Bader, 1989).



**Fig. 58.** Acariens du sol et de ses annexes. **A.** Microarthropodes observés au bois de Lauzelle (UCL, Belgique) ; **B.** Même observation dans un champ de culture intensive attenant ; **C.** Trombidiforme Caeculidae sur rocher ; **D.** *Gordialycus tuzetae* (Endéostigmate) au MEB. Flèche blanche : acarien oribate ; flèche rouge : acarien gamaside ; flèche verte : acarien prostigmate ; flèche bleu clair : collembole entomobryomorphe ; flèche bleu foncé : collembole poduromorphe, flèche noire : larve d'insecte. Le trait entre les deux photographies représente un centimètre (A, B : d'après André, 2006 ; C : photographie de Walter Pfliegler ; D : d'après Coineau & Cléva, 1993).



**Fig. 59.** Les acariens des plantes. **A.** Nympe d'*Adoristes ovatus* (Oribatida) et le tunnel qu'elle a creusé dans une aiguille d'*Abies alba* ; **B.** *Camisia carrolli* (Oribatida) sur un rameau de pin Douglas ; **C.** Idem en anhydrobiose (MEB) ; **D.** Adultes d'*Humerobates rostromellatus* (Oribatida) ; **E.** *Dometorina plantivaga* adulte (Oribatida) ; **F.** *Amblyseius cucumeris* (Gamasida) dévorant des thysanoptères ; **G.** *Tenuipalpus caudatus* (trombidiforme) sur une veine de laurier-tin (D : photographie de Theodoor Heijerman ; F : photographie de Thierry Hance ; G : d'après André, 2011).

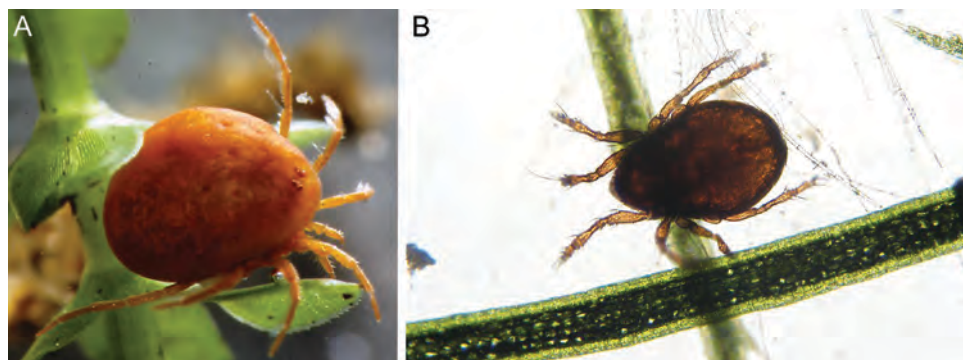
## Les acariens domestiques et des denrées de stockage

Du produit des récoltes au stockage des denrées, des acariens péridomestiques sont présents et colonisent ces milieux secs. Leur densité estimée varie de 2 à 25 060 individus/200 g de grain stocké (Stejskal *et al.*, 2008).

La maison abrite aussi nombre d'acariens. Bischoff & Fischer (1990) en trouvent près de 19 000 individus dans une veste qui, un an auparavant, a passé au nettoyage à sec. Des densités comprises entre 80 000 et 200 000 acariens/m<sup>2</sup> de tapis sont signalées par Bischoff *et al.* (1992). Quant aux matelas et à la literie attenante, difficile sinon impossible d'en trouver qui soit indemnes d'acariens pulvicoles.

## Les eaux

La colonisation de l'eau est survenue au moins 10 fois chez les acariens (Walter & Proctor, 1999) et Bartsch (2009) citent 1 118 espèces d'Halacaridae qui ont tenté cette aventure. Quatre espèces d'Halacaridae font partie de la faune hydrothermale qui peuple Lucky Strike (1 700 m de profondeur) et Snake Pit (3 500 m de profondeur), deux sites sur la dorsale médio-atlantique (Bartsch, 1994).



**Fig. 60.** Acariens des eaux . **A.** *Eylais discreta* (trombidiforme — photographie de Andreas Wohltmann) ; **B.** *Hydrozetes lacustris* (oribate — photographie de Jürgen Haberstroh).

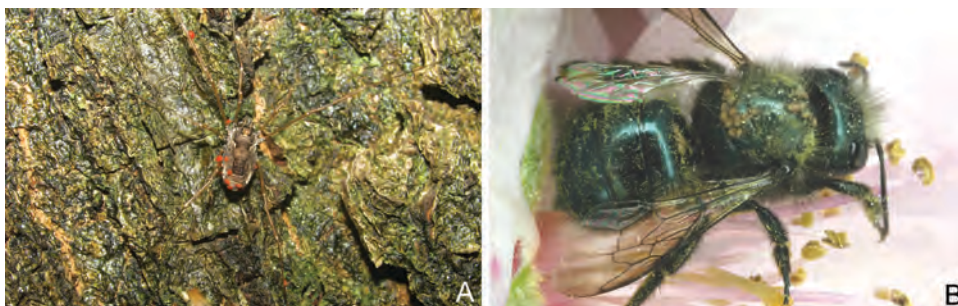
Les eaux douces sont, elles, le domaine des hydracariens ou hydrachnelles, qui représentent quelque 6 000 espèces décrites (Walter *et al.*, 2009) et occupent tous les habitats depuis les sources jusqu'aux espèces rhéophiles, des formes lotiques aux formes lenticues. Le développement de ces acariens dulçaquicoles est compliqué car ils bouclent leur cycle par un passage souvent obligé sur un hôte invertébré. Quelques oribates (Fig. 60B) et quelques mésostigmatés vivent aussi en eaux douces.

## La dispersion et la phorésie

La dispersion des acariens depuis le site d'éclosion met en œuvre des procédés actifs, depuis la déambulation des tétranyques étudiée par Bitume *et al.* (2011) jusqu'à la sécrétion du fil de la vierge des tétranyques évaluée par Clotuche *et al.* (2011). La dispersion peut aussi être passive : la banquette de train en offre un exemple (Colloff, 1987 ; Uehara *et al.*, 2000).

La phorésie, le transport par un autre animal, est largement pratiquée par les acariens (Fig. 61) et plusieurs types peuvent être décrits (Athias-Binche, 1994 ; Macchioni, 2007 ; Camerik, 2010a) ; selon les taxons, elle est occasionnelle ou obligatoire. L'hyperphorésie, le transport par un autre organisme lui-même phorétique, est représentée en photographie de couverture où un hypope se fait transporter par un mésostigmate, lui-même véhiculé par un myriapode africain. Chez les Macrochelidae (mésostigmatés), il y a une progression depuis des genres peu évolués qui pratiquent une phorésie occasionnelle jusqu'à des genres plus évolués qui développent une spécificité très forte du transporteur (Krantz, 1998). La phorésie devient ainsi une voie menant vers le parasitisme (Athias-Binche & Morand, 1993 ; Klompen, 2010b).

Les acariens ont des lieux d'attaches particuliers, même sur un insecte. Sur un coléoptère Prionidae, trois sites d'attaches sont distingués par Krantz (1970 – Fig.

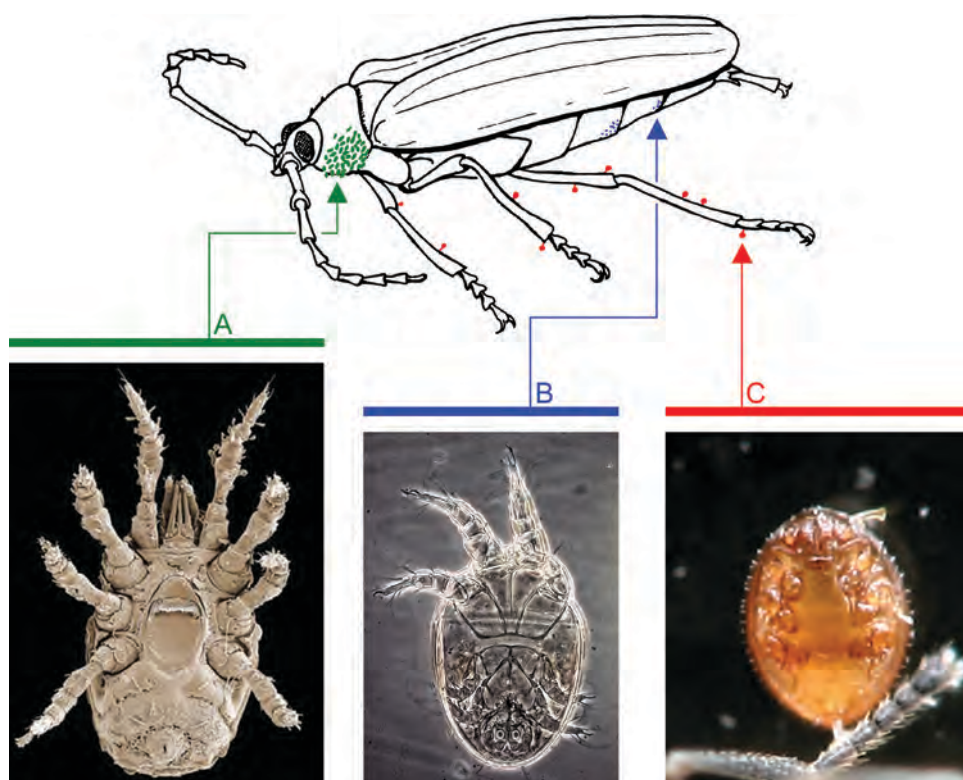


**Fig. 61.** Phorésie. **A.** Un opilion, *Platybunus pinetorum*, transportant des larves de Trombidiidae ou d'Erythraeidae (trombidiforme — photographie de Pudding4brains, Wikimedia Commons) ; **B.** Hypopes de *Chaetodactylus krombeini* (Astigmata) sur le 1<sup>er</sup> tergite du métasome et le mésosome d'*Osmia lignaria* (Hymenoptera — photographie de Pavel Klimov).

62). Le pédicelle anal des Uropodidae (Fig. 62C), déjà dessiné par De Geer (1778), leur permet de se fixer aux pattes de l'hôte, le liquide est sécrété par une glande postventriculaire et durcit au contact de l'air (Evans, 1992). D'autres uropodes, les Polyaspididae (Fig. 62A) par exemple, peuplent le prosternum et utilisent ongles et

chelicères pour se fixer à l'hôte tandis que les hypopes des astigmatés (Fig. 62B) sont équipés de ventouses et fréquents sur les sternites abdominaux, à proximité des membranes intersegmentaires.

Tous les acariens qui pratiquent la phorésie ne développent pas pour autant des ventouses ou d'autres organes de fixation particuliers. Des tritonymphes d'*Ereynetes* montent en grand nombre sur des diptères Sciaridae et les empêchent même de voler si elles deviennent trop abondantes sur l'hôte (plus de 54 acariens par Sciaridae — Zhang & Sanderson, 1993). Les oribates ptychoïdes pratiquent eux aussi la phorésie et agrippent un poil de l'hôte entre l'aspis et la plaque génitale (Norton, 1980).



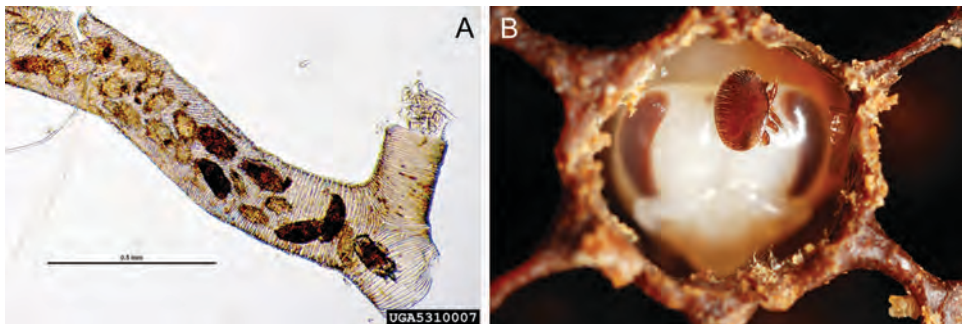
**Fig. 62.** Phorésie sur un coléoptère Prionidae (d'après la figure 9 de Krantz, 1970). **A.** Polyaspididae (mésostigmate — photographie de David E. Walter, 2006) ; **B.** Acaridae (hypope équipé de ventouses — astigmatés). **C.** Uropodidae mésostigmate (deutonymphe pourvue d'un pédicelle anal — photographie de Guillaume Jacquemin).



## Le commensalisme et le parasitisme

Les acariens commensaux sont innombrables, les espèces parasites n'ont rien à envier à leurs homologues dits libres et ont envahi nombre d'hôtes, en particulier l'homme. À titre d'exemple à Paris vers 1850, deux cent cinquante à trois cent cinquante malades se présentaient tous les jours à l'hôpital Saint-Louis où l'on soignait gratuitement la teigne et la gale (Le Quellec, 2000). Les galeux gravement atteints y étaient admis et un service spécial comprenant 60 lits pour les hommes et 15 pour les femmes leur était réservé (Feulard, 1886).

Les acariens se retrouvent sur ou dans les autres vertébrés (Balashov, 2006) : mammifères, oiseaux et reptiles, batraciens et même poissons (Fain & Lambrechts, 1985). Sur les oiseaux, plus de 2 500 acariens appartenant à 40 familles, sont répertoriés (Proctor & Owens, 2000). Les insectes, les myriapodes et autres arachnides sont autant de refuges tout comme les mollusques. De la peau aux poumons en passant par les fosses nasales, des plumes aux tissus adipeux, tout leur semble bon.

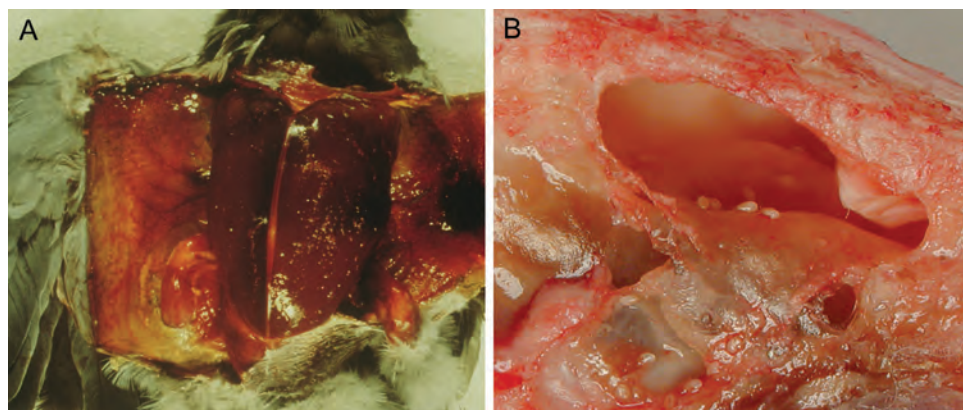


**Fig. 63.** Parasitisme sur invertébrés. **A.** *Acarapis woodi* (trombidiforme) dans une trachée d'abeille (© Pest and Diseases Image Library, University of Georgia) ; **B.** *Varroa destructor* (mésostigmat) sur la tête d'une nymphe d'abeille (photographie de Gilles San Martin).

Ces espèces, parasites ou commensales, peuvent être classées selon leur habitat. Certains acariens dits pilicoles vivent attachés à la base des poils de mammifères, par exemple les Listrophoridae et les Myobiidae (Fig. 94).

D'autres espèces habitent les barbes de la plume ou son tuyau, ce sont les plumicoles parmi lesquels les Analgidae (Fig. 123C). Des tectrices aux rémiges, du rachis au calamus de la plume, plusieurs microhabitats revus par Proctor (2003) permettent à différentes espèces de coexister. C'est ainsi que trois plumicoles cohabitent sur le moineau domestique, *Passer domesticus* (Kethley, 1971).

Certains acariens dits dermiques fréquentent la peau, les ectocuticules colonisent la peau sur laquelle ils se nourrissent (Laelapidae, Macronyssidae...). Les endocuticules vivent plus profondément dans la couche cornée de la peau chez les mammifères, les oiseaux et les serpents, ils peuvent induire des gales (Sarcoptidae — Fig. 124). Les endomuqueux vivent enchassés dans la couche superficielle des muqueuses buccale ou nasale des mammifères tandis que les endofolliculaires sont enfouis partiellement ou complètement dans les follicules pileux des mammifères : Demodicidae (Fig. 98B), Glyciphagidae ... D'autres acariens fréquentent le conduit auditif de divers mammifères (Laelapidae, Anoetidae) ou les voies respiratoires, fosses nasales, arbre trachéo-bronchique, poumons (Halarachnidae, Ereyneidae). Certaines espèces s'attaquent au cloaque des tortues où elles s'attachent à la muqueuse (Cloacaridae — Fig. 98A). Enfin, les Laminosioptidae, certains Demodicidae et les hypopes d'Hypoderidae (Fig. 64A) se trouvent sous la peau d'oiseaux ou de mammifères.



**Fig. 64.** Parasitisme sur vertébrés. **A.** Hypopes d'*Hypodectes propus* (astigmate) sur un ramier ; **B.** *Pneumonyssoides caninum* sur un chien (mésostigmate — photographie de Bjørnar Ytrehus, Norwegian School of Veterinary Science).

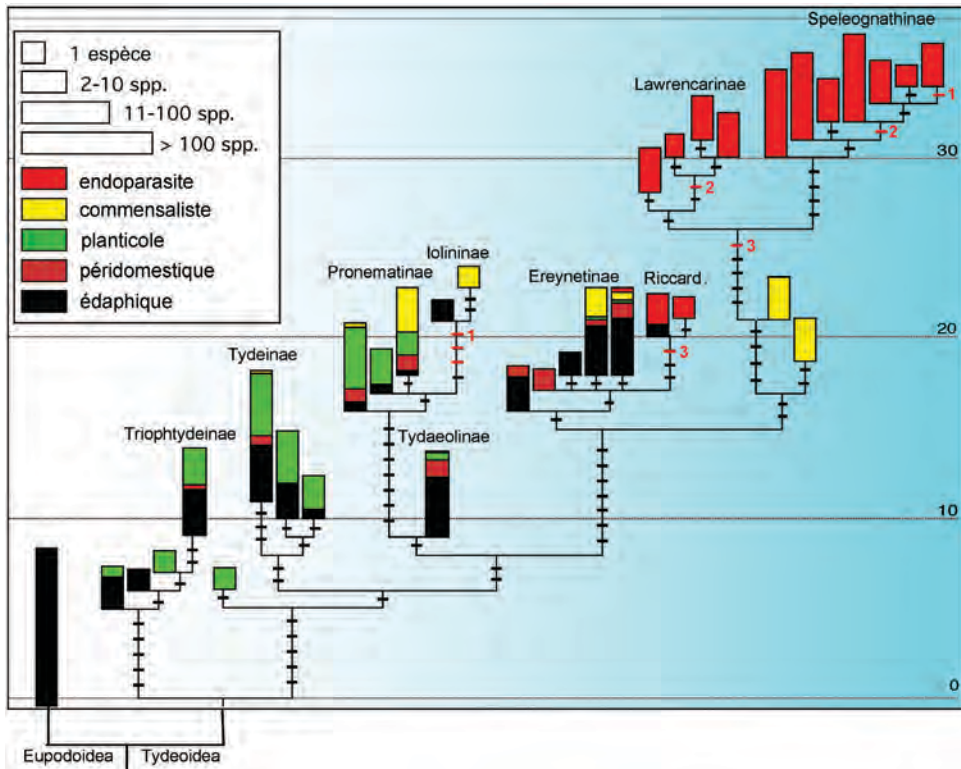
La distinction entre espèces pratiquant le commensalisme ou le parasitisme peut être spacieuse. Le cas de *Hemisarcoptes cooremani* est exemplaire. Cet astigmate se glisse sous l'élytre de son hôte, *Chilocorus cacti*, un Coccinellidae. Cette relation a d'abord été considérée comme une simple phorésie (Houck & OConnor, 1990 ; Houck, 1994) avant qu'un recours à une expérimentation avec de l'eau tritiée ne certifie le parasitisme de la coccinelle par l'acarien (Houck & Cohen 1995). L'acarien est même proposé comme modèle pour expliquer le passage du mutualisme au parasitisme (Holte *et al.*, 2001). Cette évolution qui mène au parasitisme et la distinction avec le commensalisme et le mutualisme sont discutées par Proctor (2000), Proctor & Owens (2003), Blanco *et al.* (2001),

Balashov (2006) et Zawal (2006). Le parasitoïdisme observé chez quelques espèces (Kaliszewski *et al.*, 1995) ajoute à la richesse des interactions entre les acariens et les autres êtres vivants.

L'origine du parasitisme est multiple tant chez les anactinotriches — le cas des Dermanyssoidea est illustré par Dowling & OConnor (2010) — que chez les acariformes.

### Les Tydeoidea : du sol aux fosses nasales

Certains groupes d'acariens sont cantonnés à un milieu et sont sténoèces, par exemple les acariformes Eriophyidae qui, globalement, vivent sur les plantes. D'autres taxons balayent un large éventail d'habitats et sont euryèces comme les acariformes Tydeoidea (Fig. 65). La plupart des Eupodidae, famille voisine, vivent au sol ; c'est aussi le cas de nombreux Tydeoidea qui possèdent des caractères



**Fig. 65.** Phylogramme des Tydeoidea (d'après André & Fain, 2000). À gauche et en bas du diagramme figurent des espèces édaphiques ; en haut et à droite, des endoparasites de fosses nasales. Le phylogramme repose sur des critères morphologiques (le nombre de podomères du palpe figure en rouge) et ne contient pas de données sur le milieu ou l'hôte (Riccard. : Riccardoellinae).

plésiomorphes (par exemple, palpe à quatre podomères). La colonisation des plantes est l'affaire des Triophydeinae présentant des caractères apomorphes et des Tydeidae. Le commensalisme est surtout pratiqué par les Pronematinae et les Iolininae. Le parasitisme commence chez une espèce d'Ereynetinae (sous-famille paraphylétique avec un palpe encore à 4 podomères), il est pratiqué par les Riccardoellinae (sous-famille monophylétique avec un palpe à 3 podomères) qui vivent dans le sol ou colonisent la cavité pulmonaire des mollusques. Le parasitisme devient exclusif dans les deux dernières sous-familles, les Lawrencarinae et les Speleognathinae, qui connaissent une forte coalescence du palpe. Les acariens de ces deux dernières sous-familles vivent toutes deux dans les fosses nasales de leur hôte, des batraciens pour les uns, des oiseaux pour les autres. Le parasitisme des Tydeoidea est donc survenu à au moins quatre reprises.

### **Les migrations**

Les microhabitats occupés par les acariens varient selon les saisons. L'oribate, *Humerobates rostromellatus*, est certes une espèce arboricole mais elle n'occupe le tronc des arbres que l'hiver (Fig. 59D). Dès le printemps, les adultes se propagent dans le feuillage où vivent, durant l'été, les morphes immatures. La migration des bryobes est similaire : ils passent l'hiver dans le sol et empruntent le tronc des arbres pour atteindre la ramure. La distribution verticale de certains acariens édaphiques est aussi affectée par ces migrations saisonnières (Mitchell, 1978).

La migration est journalière dans les déserts où l'insolation entraîne l'échauffement et l'évitement des horizons de surface par les acariens édaphiques (MacKay *et al.*, 1987). Une migration journalière, c'est aussi le cas des tétranyques qui montrent un rythme circadien caractérisé par un mouvement alterné de montée et de descente, la population migrant vers le haut des plantes en début d'après-midi (Pralavorio *et al.*, 1989). Un mouvement similaire est observé chez les anactinotriches Phytoseiidae qui vivent sur le manioc cultivé en Afrique (Onzo *et al.*, 2003).