

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).

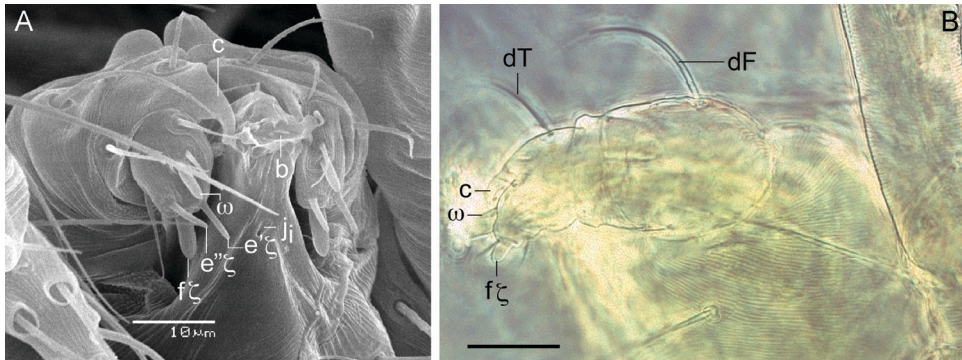


Fig. 38. Palpes d'un trombidiforme (*Tetranychus urticae*) avec l'eupathidie terminale filière, fζ. **A.** Vue au MEB ; **B.** Vue au microscope photonique (notation de Grandjean (1948) ; autres abréviations : b : bouche ; c : calcar ; Ji : commissure inférieure ; barres d'échelle : A 10 μm, B 20 μm).

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 acariciens, un solénidion peut s'accoler à un poil dont il partage l'embase (Fig. 39B). Un solénidion peut aussi s'enfourer 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).

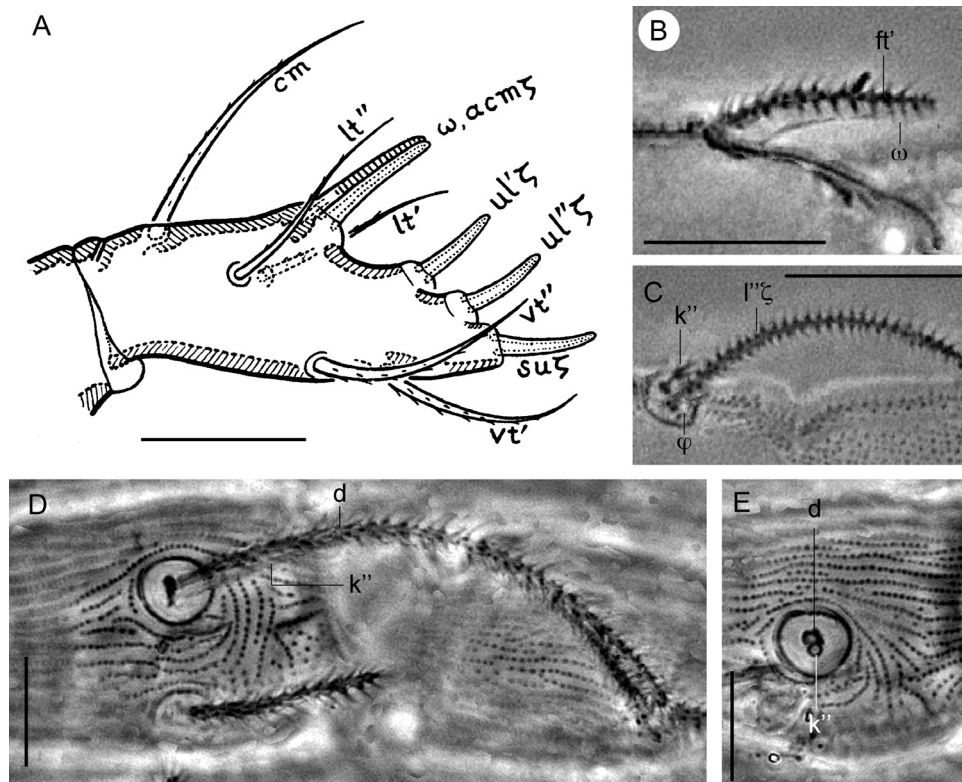


Fig. 39. Association de phanères. **A.** Corne des oribates (tarse du palpe de *Dynatozetes amplus* ; **B.** Tarse I d'un prostigmaté Ereyneidae (*Pseudotydeus lebruni*) ; **C.** Tibia I de *P. lebruni* ; **D.** Tibia I d'un autre prostigmaté Ereyneidae (*Hanriccardoella faini*) ; **E.** Même embase 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 μ m, BC 10 μ m).

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 Ereyneidae), 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

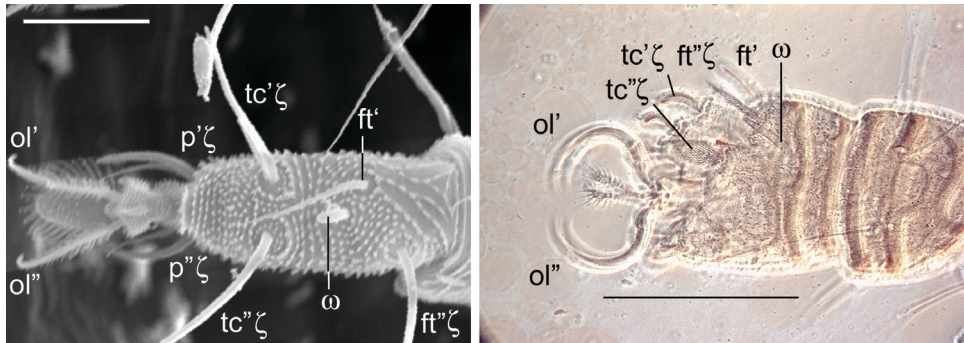


Fig. 40. Déplacement des poils selon l'espèce. **A.** Apotèle et tarse I d'un prostigmate Tydeidae (*Tydeus* sp.). **B.** Apotèle, tarse et tibia I d'un prostigmate Ereynetidae (*Astrida caprimulgi*). Les abréviations correspondent aux désignations en cours (barres d'échelle : A 10 μ m, B 50 μ m).

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 *Boydaia bradornis* (Ereynetidae) 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

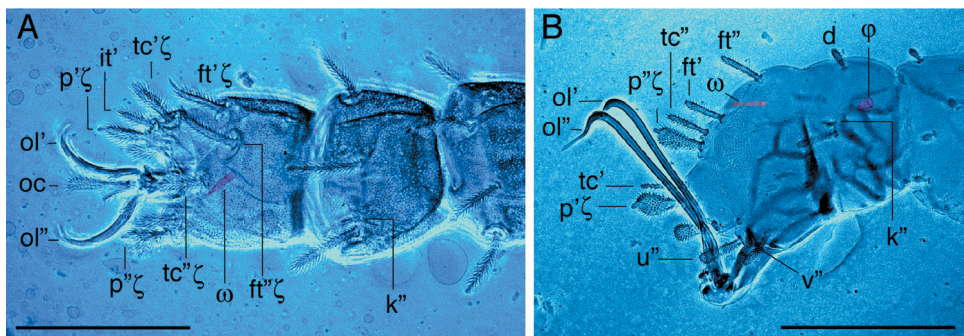


Fig. 41. Déplacement des poils durant l'ontogénèse : extrémité distale de la patte I d'un prostigmate Ereynetidae (*Boydaia bradornis*). **A.** Imago ; **B.** Larve. Les solénidions sont colorés en rouge ; chez la larve, ω se situe dans la dépression qui sépare les fastigiaux ; ϕ est enfoui et n'est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

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 soléniodotaxie, 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).

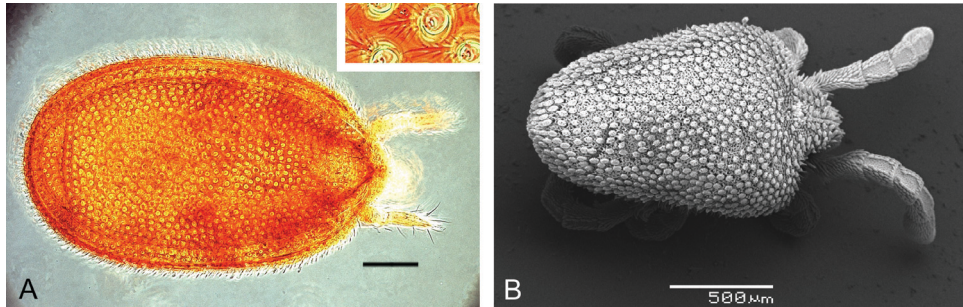


Fig. 42. Néotriche. **A.** Anactinotriche uropode en microscopie photonique et poils en médaillon ; **B.** Acariforme Parasitengonina au MEB (barres d'échelle : A 100 μ m, B 500 μ m).

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.

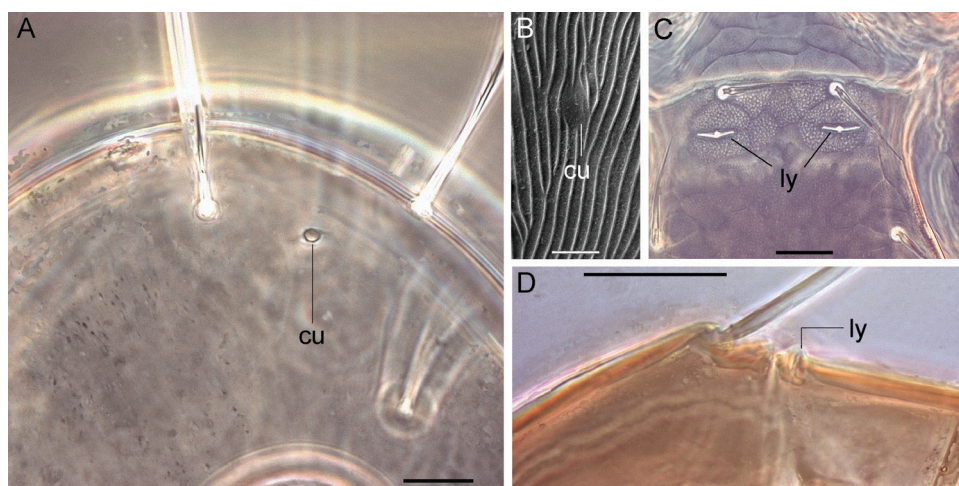


Fig. 43. Organes lyriformes et lyrifissures . **A.** Cupule sur l'opisthosoma d'un astigmaté (*Acarus siro*) ; **B.** Micrographie d'une cupule sur l'opisthosoma d'un trombidiforme (*Tetranychus* sp.) ; **C.** Lyrifissure sur la plaque sternale d'un mésostigmaté (*Copriphes cultrabellus*) ; **D.** Lyrifissure sur le tarse I d'un astigmaté (*Bontella bouilloni*). (cu : cupule ; ly : lyrifissure ; barres d'échelle : ACD 20 μ m, B 5 μ 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).

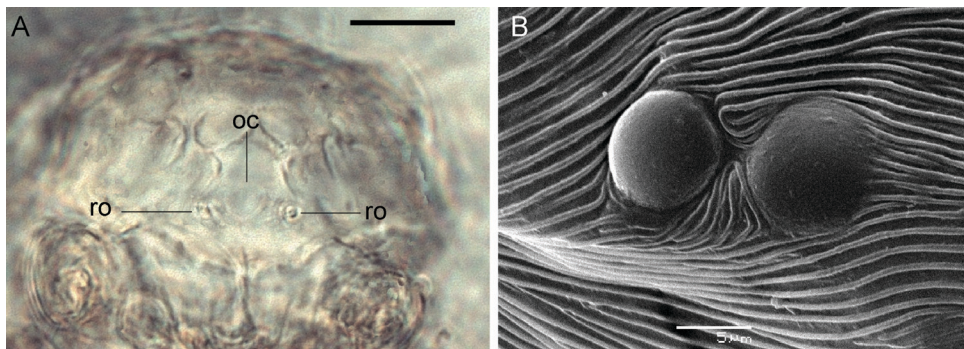


Fig. 44. Ocelles. **A.** Paire médiane chez un oribate (*Brachychthonius* sp.) observé en lame à concavité et vu par devant ; **B.** Paire latérale gauche chez un tétranyque vu au MEB (oc : protubérance infère ; ro : poils rostraux ; barres d'échelle : A 20 μ m, B 5 μ m).

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 *Archezogozetes 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).

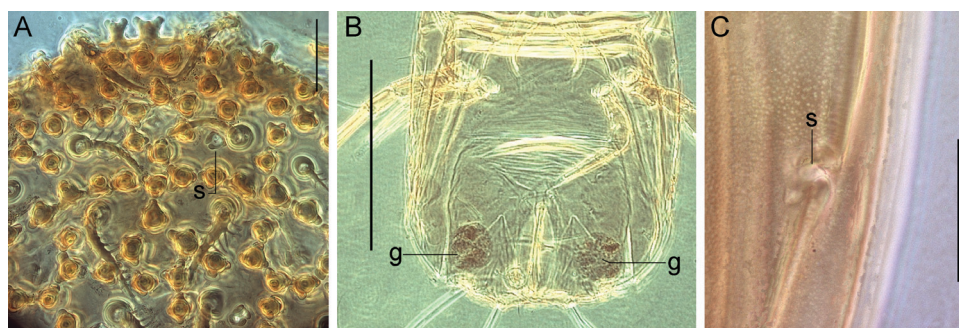


Fig. 45. Glandes. **A.** Bord antérieur de l'idiosome d'un mésostigmate Epicriidae *Berlesiana* sp.) ; **B.** Glande latéro-abdominale d'un astigmate (*Bontrella bouillonii*) ; **C.** Solénostome du même (g : glande ; s : solénostome ; barres d'échelle : AC 20 µm, B 200 µm).

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 cireuse.

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).

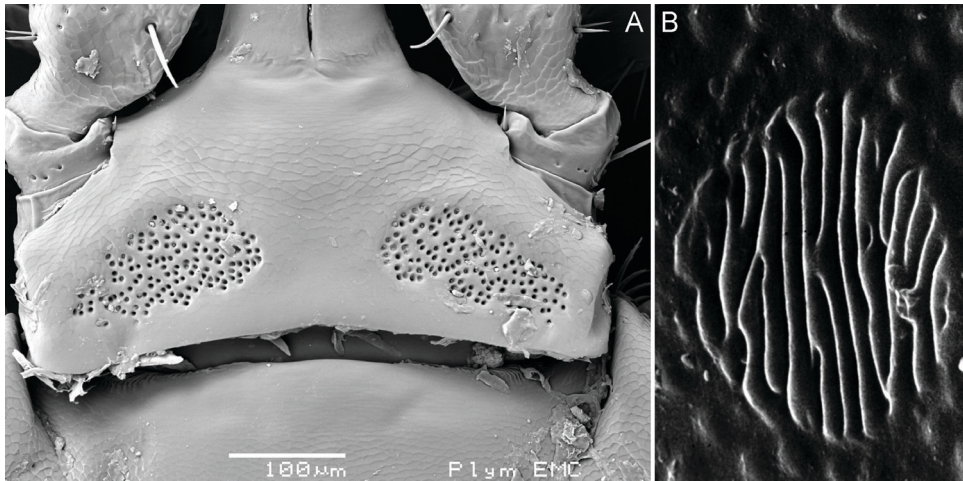


Fig. 46. Aires poreuses au MEB. **A.** Gnathosome) d'une tique (*Ixodes ricinus ricinus* — photographie de Keith Ryan) ; **B.** Aire poreuse antérieure, Aa, d'un oribate (*Xylobates* sp. — photographie de A. M. Avanzati & F. Bernini, d'après Travé *et al.*, 1996)

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-protonympe... 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 Ereyneidae (*Hanriccardoella faini*) au microscope photonique (barre d'échelle : B 100 μ 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, δ , 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.

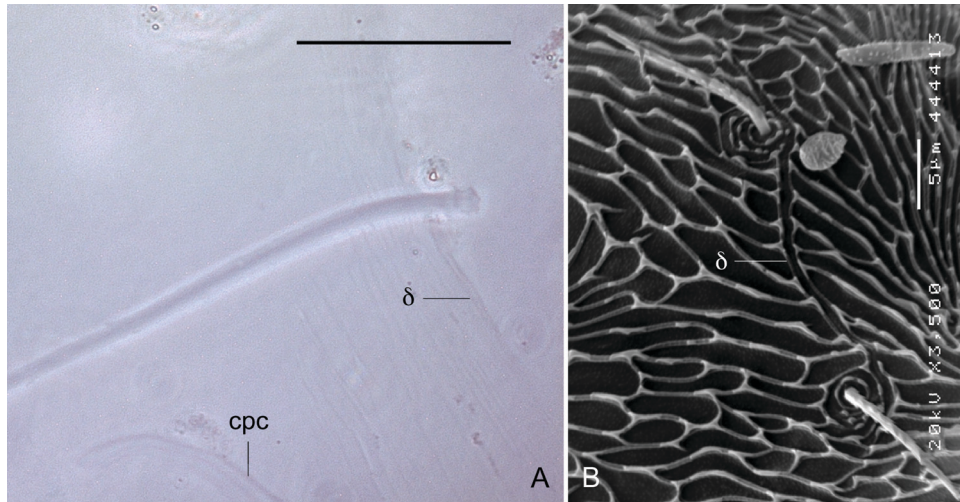


Fig. 48. Ligne de déhiscence, δ . **A.** Trombidiforme Stigmaeidae en microscopie photonique ; **B.** Trombidiforme Tydeidae vu au MEB (cpc : canal podocéphalique ; δ : ligne de déhiscence δ ; barres d'échelle : A 20 μm , B 5 μm).

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 Ctenacaroidea et Phthiracaroidea (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 acariformes 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).

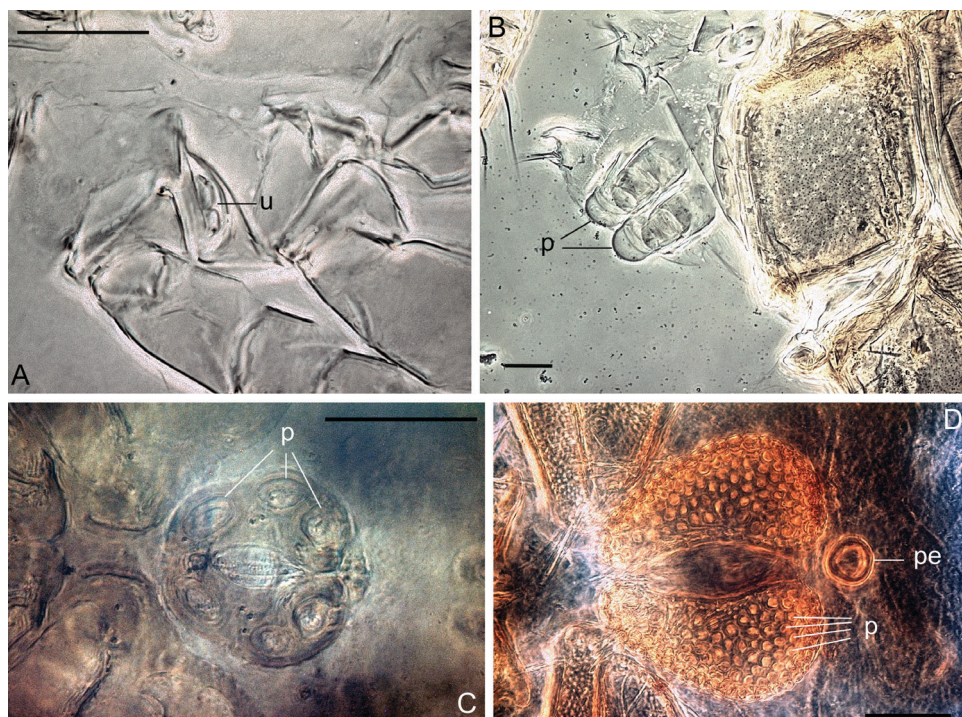


Fig. 49. Organe de Claparède et papilles génitales. **A.** Organe de Claparède chez une larve d'oribate ; **B.** Papilles génitales chez un adulte d'oribate (*Phthiracarus* sp.) ; **C.** Papilles génitales chez un imago de trombidiforme Limnesiidae (*Limnesia walteri*) ; **D.** Papilles génitales chez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

Les acariens mâles peuvent posséder des organes d'insémination plus ou moins sophistiqués comme l'œdèage (Fig. 96B) ou le spermatodactyle (Fig. 23C). Les mâles ont parfois des organes sexuels secondaires, additionnel comme le deuxième soléniion 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).

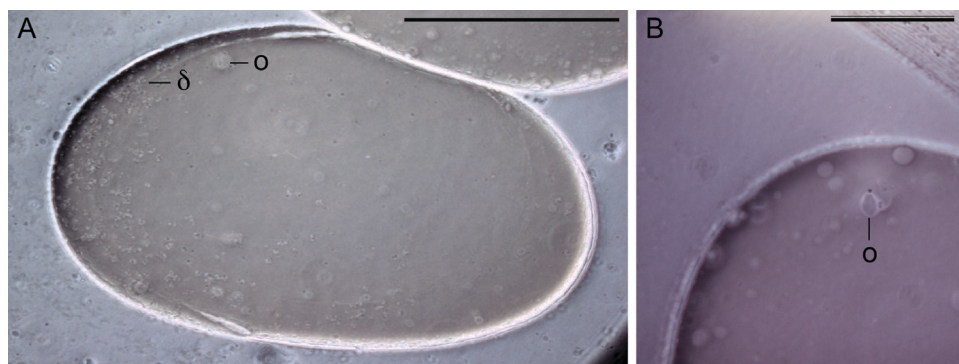


Fig. 50. Prélarve calyptostasiée calyptostase dans l'œuf d'un trombidiforme Tydeidae (*Tydeus* sp.). **A.** Vue ventrale ; **B.** Vue latérale (barres d'échelle : A 50 μ m, B 20 μ m).

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

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.

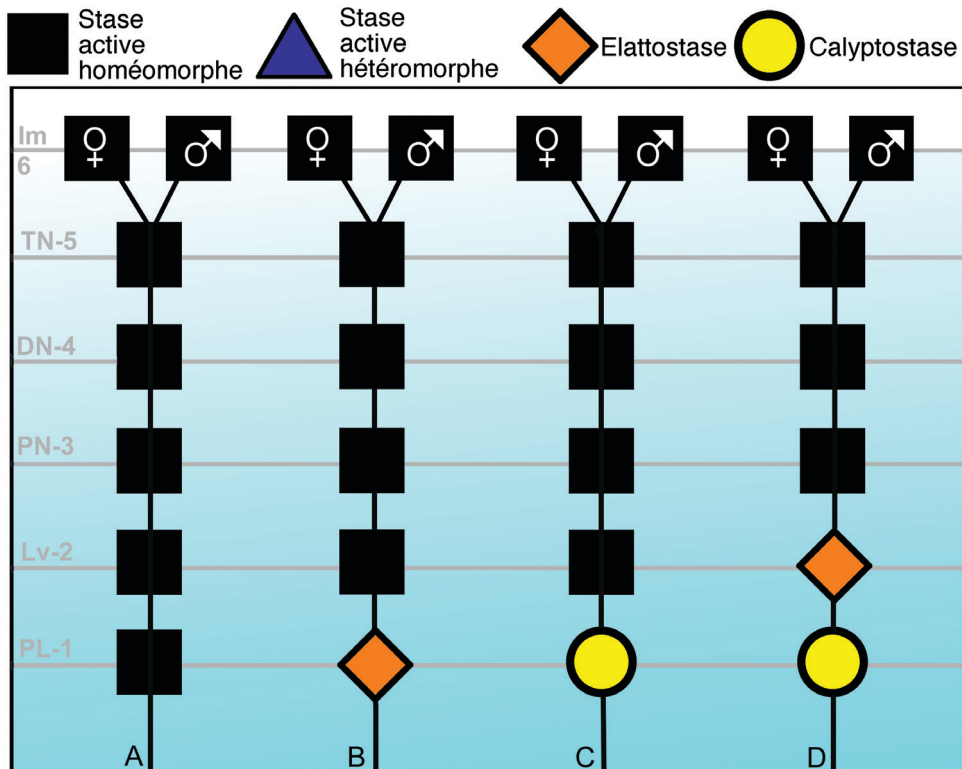


Fig. 51. Protélattose durant l'ontogénèse des acariformes. **A.** Archétype ; **B.** Endéostigmate (*Saxidromus delamarei*) ; **C.** Trombidiforme Tydeidae (*Tydeus goetzi*) ; **D.** Trombidiforme Labidostommatidae. Im : imago ; TN : tritonympe ; DN : deutonympe ; PN : protonympe ; Lv : larve ; PL :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

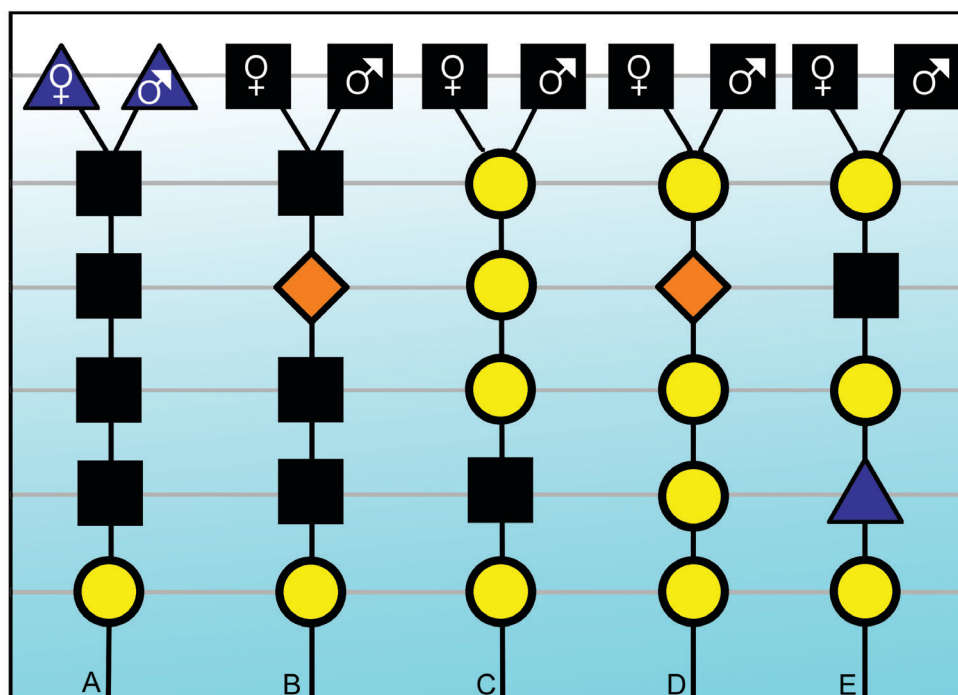


Fig. 52. Métélattose et hétéromorphisme durant l'ontogenèse des acariformes.
A. *Humerobates rostromellatus* (oribate); **B.** Astigmate avec hypopode ;
C. Speleognathinae ; **D.** *Hypodectes propus* (astigmate), **E.** *Balaustium* (prostigmaté Erythraeidae). Même sémiologie qu'à la figure précédente.

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.

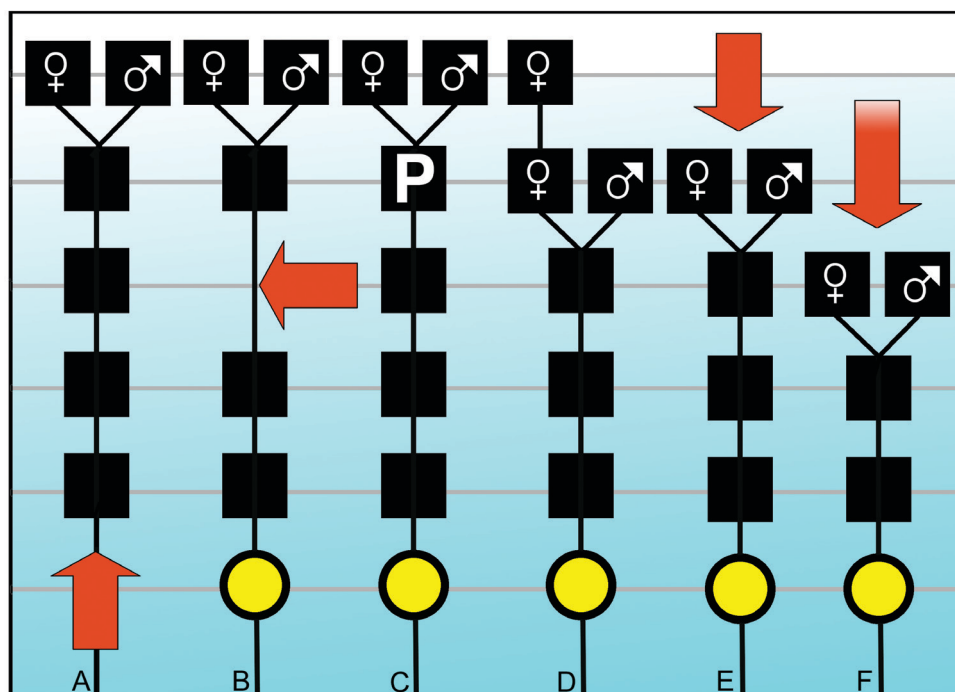


Fig. 53. Méristasie. **A.** Retranchement du premier niveau (hypothétique) ; **B.** Retranchement du 4^e niveau (astigmatés Psoroptidae) ; **C.** Niveau tritonymphal paedomorphique (Tuckerellidae, *Tuckerella knorri*) ; **D.** Retranchement partiel (Tuckerellidae, *T. saetulae*) ; **E.** Retranchement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

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 berlesei*, 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 deutérogynes, 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.

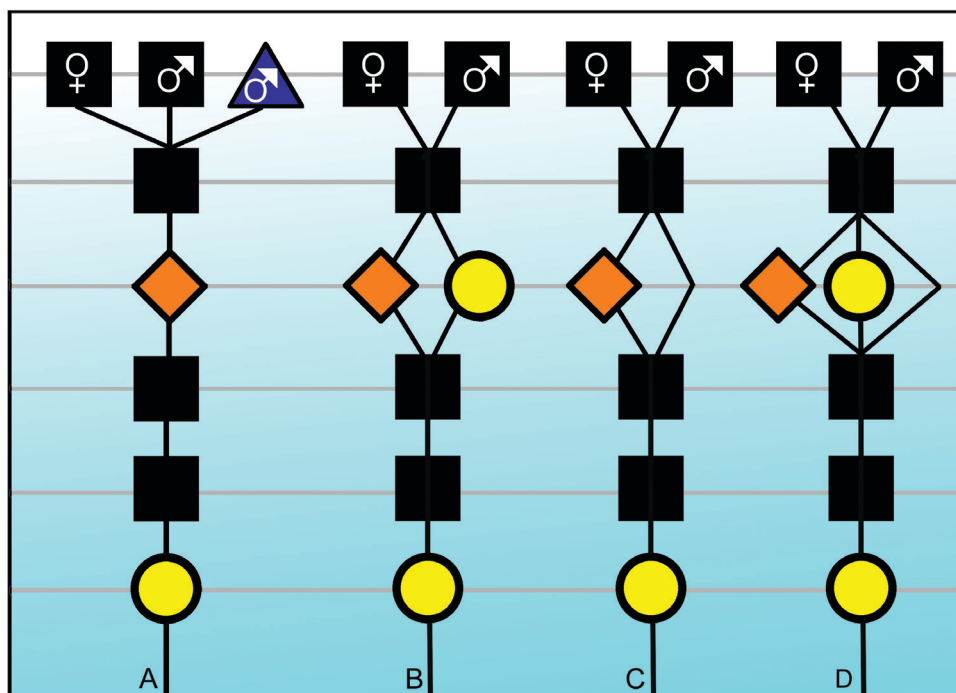


Fig. 54. Polymorphisme de stase chez les astigmatés. **A.** *Sancassania anomalus* ;
B. *Baloghella melis* ; **C.** *Tytodectes strigis* ; **D.** *Glyciphagus privatus*.
Même sémiologie qu'à la figure 51.

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 brosseti* 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.

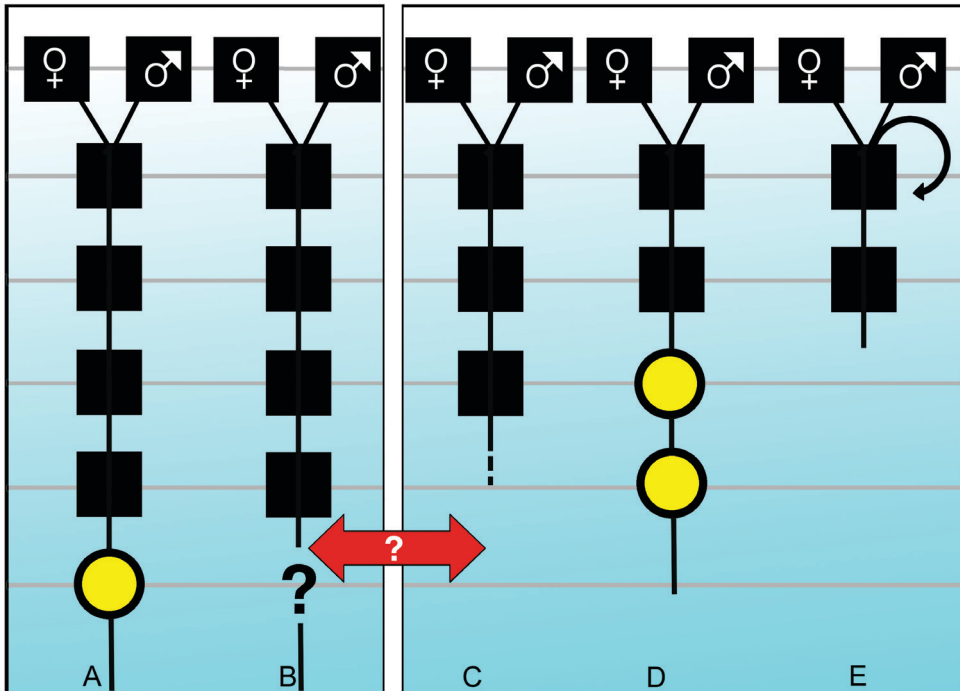


Fig. 55. Ontogenèse des Anactinotrichida. **A.** Opilioacarida ; **B.** Holothyrida ; **C.** Mesostigmata ; **D.** Ixodidae ; **E.** Argasidae. Même sémiologie qu'à la figure 51.

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 acariformes.

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 (protélatose) ou durant l'ontogenèse (métélatose), 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 deutonymphes de *Glyciphagus privatus* (élatostase 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 deutérotroque (ou amphitroque) semble rare sinon absente chez les acariens (Walter, 2009a). Dans le cas de l'arrhénotroque, 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 parthénogénèse 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 ^{re} nymphe	1	4	5	12	15
2 ^e 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.

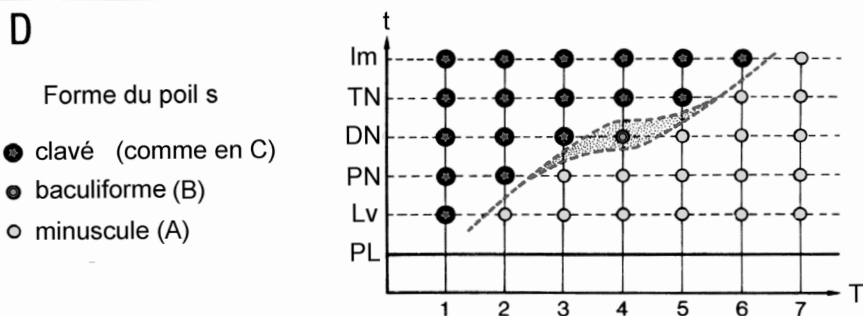
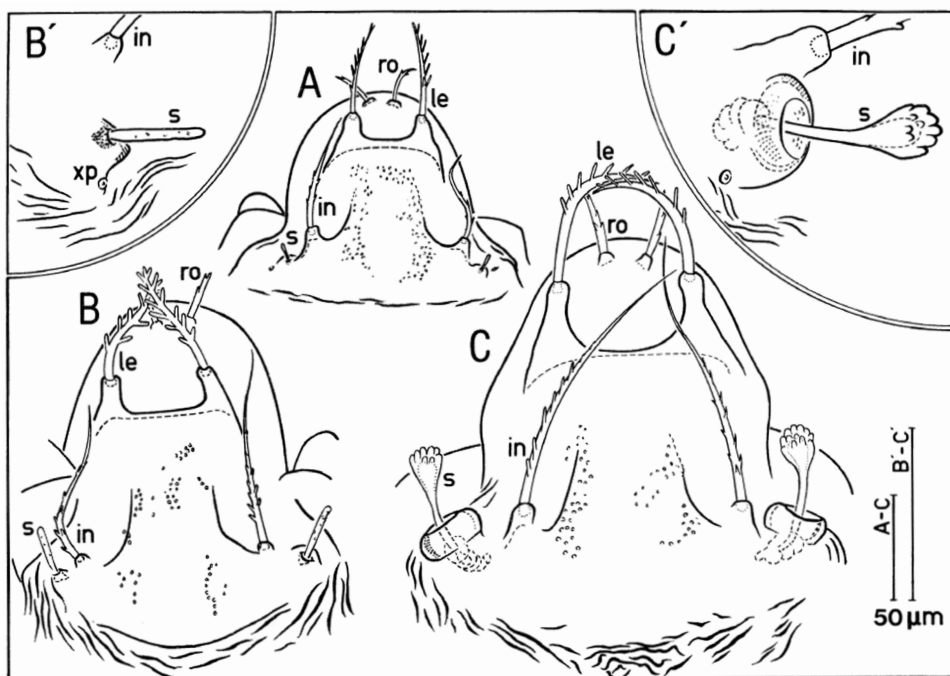


Fig. 56. Harmonie ascendante de la trichobothrie du genre *Camisia* (Oribatida). **A.** Prodorsum de la protonympe de *C. segnis segnoides*; **B-B'.** Idem de la deutonympe; **C-C'.** Idem de la tritonympe; **D.** Diagramme onto-phylogénétique. (mêmes abréviations des stases qu'à la figure 51; autres 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/m² (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/m² sous des hemlocks étudiés au Michigan (USA - Wallwork, 1959) et atteignent 600 000 à 900 000 individus/m² 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/m² (N'Dri & André, 2011). Dans les coussins de mousses en Antarctique, ce sont des densités de l'ordre de 55 000 acariens/m² qui sont rapportées par Tilbrook (1967). Les plus faibles densités sont enregistrées en conditions désertiques, en moyenne de 89 à 18 345 acariens/m² (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/dm³ en caverne contre 77 à 225 acariens/dm³ 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).