

## REVUE CRITIQUE

---

# Le stade larvaire, sanctuaire de la phylogénie et de la taxonomie chez les Acariens

par P.-H. VERCAMMEN-GRANDJEAN

(The George Williams Hooper Foundation, San Francisco Medical Center, University  
of California, San Francisco - Cal. 94122 - U.S.A.)

### Résumé

Après quinze années d'études des formes larvaires des Acariens, l'auteur exprime son opinion concernant l'usage préférentiel du stade larvaire en matière de taxonomie en vue de l'établissement d'une classification valable, harmonieuse et de toute évidence plus simple, plus claire, et mieux équilibrée. Il introduit huit principes supportant son opinion et défend une thèse concernant les barrières stadiales en faveur de l'idée d'une spécificité en matière de déviations ontogéniques.

L'ontologie particulière de *Vatacarus ipoides* est revue en appendice. L'auteur démontre qu'une différence existe entre le phénomène de « Néosomie » et « Néoténie » ; en arguant que dans le cas de *Vatacarus* la tachygénèse qui suit la néosomie ressort d'une phénoménologie différente. Il suppose l'existence de certaines réserves matérielles avant que l'Acarien puisse passer d'un stade au stade suivant.

### Summary

After 15 years of study on the larval forms of *Acari*, the author reasserts his opinion that the use of the larval stages as the base for general taxonomy would lead to a more consistent classification, at once clearer, simpler, and better balanced. He presents eight principles in support of this opinion and sets forth a hypothesis on stadal specificity concerning ontogenetic deviations.

The particular ontology of *Vatacarus ipoides* is reviewed in an appendix. The author attempts to demonstrate a notable difference between the phenomena of « Neosomy » and « Neoteny » by showing that in the case of *Vatacarus* the tachygenesis following the neosomy pertains to a different feature. To sustain this argument, he assumes the existence of certain requirements that must be fulfilled before one stage can pass to a higher stage.

Au cours de quelque quinze années d'étude sur l'anatomie de nombreux Acariens, j'ai toujours été édifié par la similitude, la constance et la simplicité des formes larvaires, tant de leur idiosome que de leurs appendices et des organes variés qui les garnissent.

Lorsque, sans être prévenu, l'on observe une larve d'Acarien à faible grossissement microscopique, il n'est pas rare que l'on attribue le spécimen à un groupe fort différent de la réalité. Par exemple, à 100 x, rien ne ressemble plus à une larve de Trombiculidé que certaines larves de tiques, surtout lorsqu'elles ont été soumises à un éclaircissement convenable.

Bien sûr, on observe par ailleurs des traits de ressemblance entre les larves, nymphes et imagos d'une même espèce, mis à part bien entendu des hétéromorphismes sexuels plus ou moins prononcés. C'est le cas des Acariens qui vivent dans les mêmes conditions tout au long de leur cycle vital, et tels sont de nombreux Mésostigmatés, Ixodidés, Trombidiformes et Sarcoptiformes. Ajoutons qu'il est de règle que la complication anatomique d'une espèce aille en croissant de la larve aux adultes, et que, par conséquent et sauf cas exceptionnels, la larve reflète l'espèce dans sa plus grande et admirable simplicité.

Mais ce qu'il est remarquable de constater, c'est que les larves de groupes d'espèces fort étendus ont entre elles un air de famille que les adultes de ces mêmes larves ne montrent pas. Et c'est d'ailleurs pourquoi bon nombre d'espèces sont rangées conventionnellement dans des genres différents sur la base d'une identité morphologique d'adultes, alors qu'elles seraient bel et bien rassemblées dans un même genre sur la base des caractères larvaires (hydrachnelles). Le contraire s'observe d'espèces de genres différents sur la base des caractères larvaires, mais dont les adultes sont bien difficiles à séparer, voire même sur le plan spécifique (Trombiculidés). La conclusion qui se dégage de ces observations, c'est qu'en définitive les caractères larvaires sont le *commun dénominateur*, capable de sustenter une classification générale, équilibrée et harmonieuse de nombreux groupes d'Acariens. Nous ne perdons pas de vue que toute classification rationnelle se doit d'être basée sur les caractères de tous les stades réunis en un faisceau d'identification. Cependant, à l'heure actuelle, la généralisation d'un tel projet paraît ambitieux et peut rester lettre morte pour longtemps, soit que certains stades restent inconnus, ou difficiles à trouver dans la nature, ou à obtenir par élevage en laboratoire, ou plus simplement parce qu'ils ne se répandent pas dans la nature (larves utérines, etc.).

Les divergences morphologiques stadiales sont d'autant plus apparentes lorsqu'un ou plusieurs stades ont une autre forme d'existence et dans un milieu différent. Par exemple, maints Trombidiformes terrestres, semi-aquatiques et aquatiques (Hydrachnelles), sont parasites de Vertébrés ou d'autres Arthropodes au stade larvaire, mais prédateurs terrestres, semi-aquatiques ou aquatiques durant les stades ultérieurs (nymphes et imago). Si les larves possèdent alors une morphologie affichant les liens flagrants de parenté, il n'en est pas de même des nymphes et des adultes, lesquels sont très sensiblement différents et évidemment adaptés à une vie libre, dans des milieux parfois très discriminants et marqués par une évolution en des sens divers, telle que vue plus haut : divergente pour les Hydrachnelles, convergente pour les Trombiculidés.

Ici apparaît un problème concernant l'évolution des Acariens : « Quelles sont les lois régissant l'acquisition de caractères nouveaux ? » D'une génération à la suivante, l'être est soumis à des sollicitations extérieures, mutagénétiques, plus ou moins impératives et à action plus ou moins profonde. Dépendant du milieu, ces tensions variables peuvent entraîner des modifications diverses, positives ou négatives, progressives ou régressives, convergentes ou divergentes. Toutefois, comment et à quel moment le chromosome dépositaire d'un caractère générique recevra-t-il l'impulsion qui lui fera muter ce caractère par voie de réaction ?

De l'ensemble des gènes qui accompagnent l'Acarien tout au long de son cycle ontogénique, certains et spécialement les morphogènes sont spécifiques de chaque stade. Ils n'interviennent qu'au cours de la reconstruction métamorphique qui les intéresse en propre (larve, nymphe ou adulte). Ils restent de côté, insensibles, inactifs et simplement comme « pour mémoire », lors des stades qui ne les concernent pas. La perception des sollicitations extérieures par un gène se limite à la stase qu'il régit ; autrement dit, un morphogène propre à un stade déterminé restera insensible aux contraintes exogènes appliquées à d'autres stades. C'est à ce phénomène d'insensibilité que sont liées les différences morphologiques observées pour des stades soumis aux influences d'environnements différents. Comme conséquence directe et logique, il s'ensuit que plus un stade est bref, ou moins longue est sa soumission aux mutagènes, et moins évoluée sera la morphologie de l'animal correspondant ; en d'autres mots, plus les formes ancestrales persisteront-elles, imperturbées, chez cet animal.

L'on sait que plus on remonte les niveaux successifs de l'embryogénèse à laquelle l'ontogénèse emboîte le pas, et plus on est à même de reconnaître les communautés d'origines de certaines espèces. Pour les Acariens, la première entité positive et vivante apparaît lors de l'éclosion du deutovum ; c'est la larve à jeun. Et l'observation nous démontre bien, en effet, que sa morphologie présente rappelle le plus fidèlement les formes ancestrales. Rien que la grande uniformité des larves de la grande généralité des Acariens en est un témoignage probant.

Ce qui précède m'amène à libeller les principes suivants, en faveur du rangement systématique suivant l'ordre naturel en fonction des caractères larvaires :

1. a) Le stade larvaire étant le plus proche de l'embryon de l'œuf, montre avec le plus de fidélité et de précision les formes ancestrales témoignant d'une communauté d'origines, c'est-à-dire illustrant la phylogénie des Acariens ;

b) Le stade adulte étant plus éloigné de l'ovo-embryogénèse, n'offre trop souvent, en revanche, qu'un pâle relief ou seulement des bribes phylogéniques, lesquelles sont, en outre, passablement masquées ou déviées phénotypiquement.

2. a) Le stade larvaire étant généralement court, donne moins de prise aux altérations ontogéniques ;

b) Le stade adulte étant ordinairement de plus longue durée, donne plus de prise aux déviations de l'ontogénèse et présente fréquemment des modifications profondes résultant d'évolutions convergentes ou divergentes ; état de choses qui rend toute tentative taxonomique, basée sur des caractères d'adultes, simplement artificielle et caduque.

3. a) Les larves possèdent, en commun, des caractères spécifiques parfaitement distincts et dûment inventoriés, lesquels sont composés d'un nombre restreint d'éléments constants ; toutes qualités assurant une identification précise et prompte en cas d'urgence ;

b) Les adultes sont habituellement dotés d'un nombre considérable d'éléments de caractères utilisables en vue d'une taxonomie conventionnelle ou d'appoint. Toutefois, à cause justement de ce grand nombre d'éléments disponibles, l'identification est longue et fastidieuse, et requiert l'étude de nombreux spécimens, les variations dues au grand nombre prescrivant l'établissement de moyennes sur un nombre plus important de spécimens.

4. a) Dans le cas exemplatif des Trombidiformes et des Hydrachnelles, les larves sont des parasites obligés : état particulier qui, puisque commun à un grand nombre d'espèces, leur assure une anatomie relativement semblable et d'autant plus uniforme que nous avons affaire à des larves déjà fort conservatrices pour d'autres raisons ;

b) Les nymphes et les adultes des Trombidiformes et Hydrachnelles vivent librement en prédateurs terrestres et aquatiques. Mais si les Trombidiformes adultes témoignent d'une évolution convergente marquée, au point de rendre semblables des espèces distinctes à l'état de larves, par contre, les adultes d'Hydrachnelles affectent une divergence évolutive tellement prononcée qu'on en est arrivé à les classer conventionnellement dans de nombreux genres et sous-familles, alors que les caractères de leurs larves plaident en faveur d'un retour à un nombre plus modeste de genres dans une même et unique sous-famille (Hydryphantines).

A ces quatre principes, il y a lieu d'ajouter quatre considérations d'ordre pratique :

1. L'état parasitaire d'une larve la draine fatalement vers l'œil des parasitologistes, des médecins, des vétérinaires et des agriculteurs en sus des naturalistes curieux. C'est pourquoi, par exemple les Trombiculidés larvaires sont plus connus que leurs adultes libres et prédateurs.

2. L'identification d'une larve peut se résumer à l'étude d'un seul spécimen ; celle des adultes nécessite forcément un couple, sans préjudice de polymorphisme toujours possible.

3. Les larves sont plus petites, plus faciles à éclaircir et à monter entre lame et lamelle, surtout les non gorgées. Les adultes sont souvent plus malaisés à clarifier et à étudier, même après avoir été disséqués ou simplement compressés ; leurs éléments caractéristiques s'entremêlent et s'oblitérent mutuellement, engendrant des confusions qui freinent encore l'identification.

4. Les montages de larves, en milieu permanent, sont assurés d'une plus grande longévité que ceux, bien plus épais, contenant les adultes correspondants ; quelle que soit la nature du milieu de montage.

Je conclurai en plaidant que lorsque les larves d'un groupe d'Acariens sont connues et correctement explorées quant à leurs caractères taxonomiques, la préférence devrait leur être impartie en ce qui concerne la classification du groupe en cause. Cela parce que plus que tout autre et à cause de sa qualité de *dénominateur commun*, le stade larvaire est le sanctuaire de la phylogénie et de la taxonomie orthodoxe chez les Acariens.

## Appendice

En relation avec ce qui précède, il est opportun d'attirer à nouveau l'attention sur l'ontologie particulière de *Vatacarus ipoides*, un Trombiculidé dont la larve parasite les voies respiratoires de serpents marins du genre *Laticauda*. Littéralement emprisonnée dans la trachée d'un Ophidien écumant les mers des régions orientales et australiennes, parfois pendant plusieurs semaines, cette larve n'a d'autre ressource que de poursuivre son opération « engorgement ». Par voie de conséquence, elle se trouve alors soumise à des contraintes diverses auxquelles sa nature réagit de différentes manières.

1. D'abord, en s'engorgeant prodigieusement elle se trouve dans la nécessité d'élaborer des téguments de renfort.

2. Ensuite, devenue colossale, elle développe au niveau de chaque poil idiosomal des appendices digitiformes qui s'avèrent bientôt être de précieux palliatifs, le système ambulateur ordinaire étant devenu inopérant (pattes trop courtes et frêles !). Ces digites, dirigés vers l'arrière du corps selon un angle variant entre 55 et 80 degrés, favorisent une progression, soit par reptation, soit par réaction aux mouvements de l'hôte, à la manière d'un épi sur une surface inégale et vibrante.

3. Enfin, faisant suite à cette gigantesque pléthore, l'on observe que la larve est apte à donner naissance à des individus adultes en passant outre le stade nymphal intermédiaire et classique, ramenant ainsi le cycle vital à deux états actifs : larve et imago, simplification rare et impressionnante.

Les caractères inusités et de renfort n'apparaissent qu'après un certain temps de séjour de la larve dans le poumon du reptile. Ils sont donc extra-métamorphiques ou intrastadiaux et témoignent d'un phénomène qui a été appelé « Néosomie » par Audy, Nadchatram et Vercammen-Grandjean en 1963. La néosomie n'est pas propre aux seuls *Vatacarus*, ni aux seuls Acariens ; elle a été signalée chez un nombre respectable d'Arthropodes et est apparentée à la néoténie.

Comment comprendre le passage singulier d'une forme larvaire à une autre sans l'aide usuelle de la métamorphose ? S'agit-il d'un phénomène retardé ? Ou, au contraire, d'un phénomène accéléré, comparable à la néoténie ? Je penche pour cette dernière opinion et considère que la larve néoténique contribue à raccourcir le cycle vital, surtout dans sa stase nymphale, et jusqu'à la supprimer complètement. Dans le cas des *Vatacarus*, la larve néosomique constitue en quelque sorte une stase séparée, une « *parastase* », compensant la stase nymphale tout en la rendant sans objet. Ce phénomène authentiquement tachygénétique — le temps de la nymphose étant réduit à zéro et les adultes engendrant promptement une nouvelle génération — constitue en outre une preuve de la nature limitée de certaines inductions mutagénétiques en cours d'ontogénèse. En d'autres mots, une contrainte exogène peut n'affecter que partiellement la stase à laquelle elle s'applique, et cela suivant une chronologie précise.

Il reste à savoir si le phénomène présidant à l'éviction du stade nymphal est simplement corollaire ou réellement partie de la néosomie, auquel cas ce dernier devien-

draît synonyme de néoténie. La question est donc : « La néoténie étant un cycle abrégé présentant des formes simplifiées ou frustes, peut-elle s'identifier à la néosomie qui est un phénomène de secours intrastadial, consistant en l'élaboration de téguments de renfort et ayant pour résultats objectifs des néoformations somatiques ? » Il est à peu près certain que le phénomène de tachygénèse, qui complète celui de la néosomie chez les *Vatacarus*, est purement fortuit. Autrement dit, que cette association procède de deux sollicitations différentes, sinon totalement étrangères entre elles, et ramenant ainsi le cycle à deux stades actifs : larve et imago, simplification pour le moins rare et impressionnante. La néosomie existe chez pas mal d'autres genres de Trombiculidés : *Riedlinia*, *Doloisia*, *Schoutedenichia*, *Cheladonta*, etc., où elle ne donne pas lieu à la suppression radicale du stade nymphal, mais tout au plus à une certaine réduction de durée.

Dans le cas des *Vatacarus*, il apparaît que la dispense du passage par l'état nymphal soit liée à la contrepartie de masses de réserve considérables accumulées par la larve. Ceci équivaut à penser que pour pouvoir être admis à se métamorphoser, un individu doit s'assurer d'un certain quantum de substances nutritives de réserve en dessous duquel son entreprise est vouée à l'échec. Il est possible que, pour une espèce donnée, des quanta progressifs et précis déterminent des seuils successifs. Dans ces conditions il est logique que, par un accomplissement extraordinaire, une larve puisse réunir le quantum requis pour enjamber l'étape nymphale dont elle n'a que faire, et attaquer avec succès la métamorphose imaginale. Opération avantageuse à plus d'un titre, d'abord par l'économie de l'énergie exigée par la nymphose, ensuite par l'esquive du danger encouru par une chrysalide inerte et sans défense. Et, en définitive, telle paraît bien devoir être l'insolite aventure *vatacarine*.

De l'hypothèse précédente qui s'appuie sur des faits d'observation tangibles, on en arrive à conclure que la néosomie et la tachygénèse sont deux phénomènes séparés et consécutifs, la néosomie étant l'accident causal et la tachygénèse un corollaire logique, mais dont le mécanisme exact nous reste inconnu.

---