LES ORGANES DE CLAPARÈDE ET LES PAPILLES GÉNITALES DE CERTAINS ACARIENS SONT-ILS DES ORGANES RESPIRATOIRES ?

PAR

P. H. VERCAMMEN-GRANDJEAN *

RÉSUMÉ

Quelle est la fonction des organes de Claparède et des papilles génitales de certains Acariens ? Telle est la question à laquelle l'auteur tente de répondre à la lumière de l'homéotypie, des similitudes anatomiques avec des organes réputés respiratoires pour d'autres groupes d'arthropodes, de faits d'observation et d'arguments physiologiques.

ABSTRACT

What is the function of Claparède's organs and genital disks of certain acari ? This is the question the author tries to clear up in considering homeotypy, anatomical similitudes with organs recognised as respiratory in other arthropodes, facts of observation, and physiological evidences.

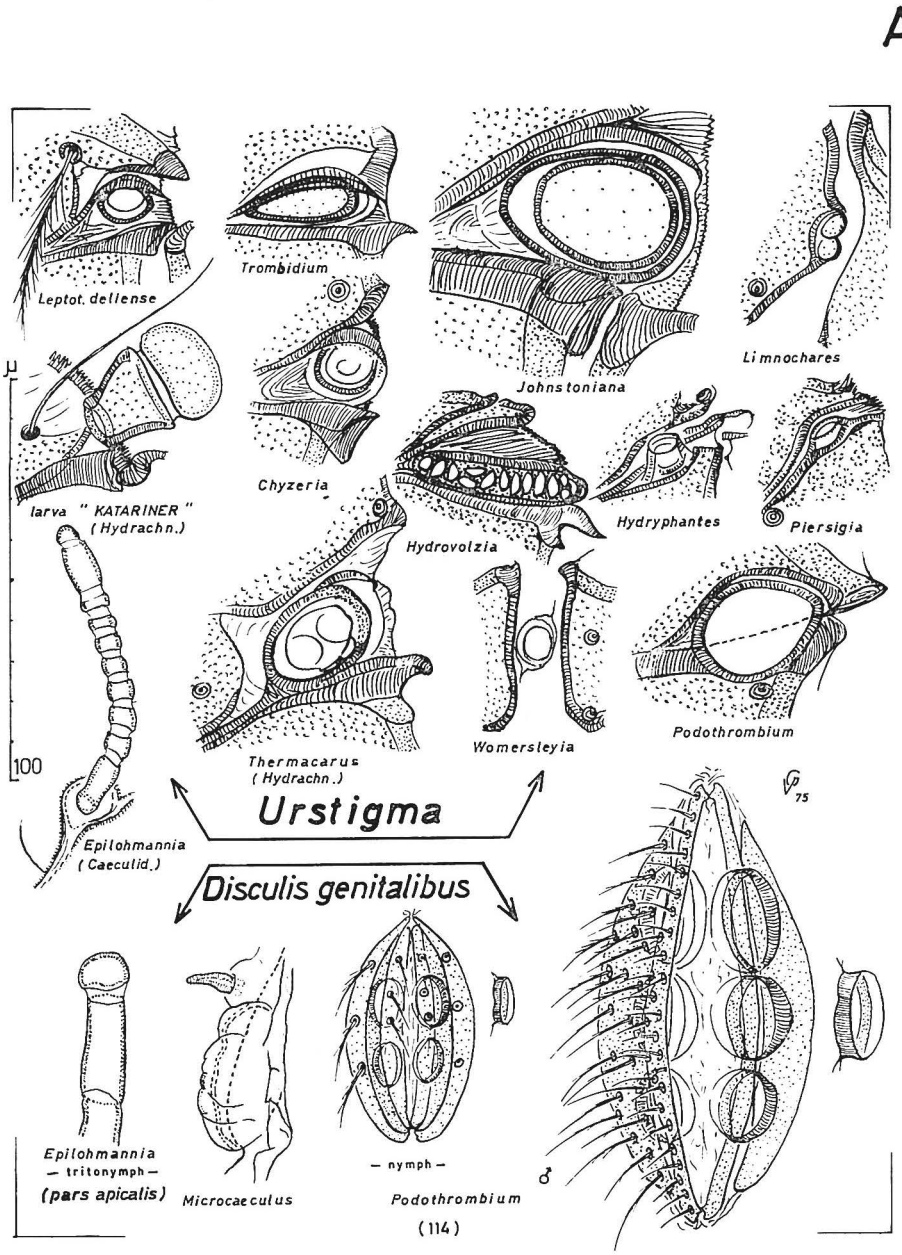
Les organes de Claparède et les papilles génitales dont certains acariens sont pourvus, ont intrigué bon nombre d'observateurs dès le début de l'étude de ces arthropodes.

Parmi eux, François GRANDJEAN montra un vif intérêt pour ces particularités anatomiques externes, à en juger par le nombre de publications qu'il leur consacra (1938, 1939, 1946, 1948, 1949, 1953, 1955). Il fut le premier à relever la relation d'existence entre les organes de Claparède (chez les larves) et les papilles génitales (chez les nymphes et les adultes) pour plusieurs grands groupes d'acariens (Prostigmata, Astigmata et Cryptostigmata).

Toutefois, la fonction de ces organes, qu'il déclare « homéotypes » et qu'il qualifie de « très, forts » — en raison sans doute de leur intangible pérennité ou de leur caractère génétiquement stable —, ne fut jamais élucidée. Leur nombre, qui est fréquemment d'une paire chez les larves, de deux paires chez les nymphes et de trois paires chez les imagos, est sujet à variations et leur évolution numérique piqua la curiosité de GRANDJEAN, l'amenant à les interpréter (1949). Nous verrons bientôt ce que l'on peut y ajouter.

Un point important est que certains groupes d'acariens ne possèdent ni organes de Claparède au stade larvaire, ni disques génitaux aux stades nymphal et imaginal. L'exemple type parmi les Prostigmata est le groupe super-famille des Erythraeoidea. Nous verrons plus loin ce que l'on peut en conclure.

* Research Parasitologist ; 2062 20th Avenue, San Francisco, California 94116.



TERMINOLOGIE.

Je ne considérerai, dans la présente note, que les stases actives : larvaire, nymphale et imaginale, que j'ai particulièrement étudié pendant plus de vingt ans.

Les organes de Claparède, plus communément dénommés ' urstigma ' et pour lesquels nous trouvons, dans une littérature plus que profuse, les noms de ' urstigmen ', 'urstigmata ', ' urpore ' *,

* *Urpore* prête à confusion avec « uropore » (pore anal, anal porus).

' urtrachee ', ' pore ', ' Drüsenpore ', ' Drüsenmündung ', ' Bruststiel ', ' appendice ', ' glande ', ' papille ', ' verrue ', ' organe larvaire ' verrue coxale, ... ne sont ni des pores, ni des ouvertures, mais bien des hémisphères ou des globules à fine membrane, et à base discoïde, dont la forme rappelle celle des disques génitaux.

Le papilles génitales, ou disques génitaux, sont encore appelées : ' ventouses ', ' organes tactiles génitaux ', ' Genitalnäpfe ', ' Genitaldrüsen ', suckers ', 'genital suckers ', ' genital disks ' ' sclerotized pits ', etc... Ces papilles se retrouvent identiques par la forme et le nombre (2 ou 3) chez mâles et femelles. Elles ne sont en aucune manière des organes proprement sexuels, théorie étayée par le simple fait que les nymphes sexuellement immatures en possèdent également.

Recherche de la fonction.

1. — *Homéotypie et Anatomie Comparée* : Un organe externe persistant et « fort », comme le dit Grandjean, invite à passer en revue les fonctions classiques d'un animal dans ses rapports avec le milieu extérieur ; cela en relation avec l'aspect de l'organe et les analogies anatomiques avec des organes morphologiquement semblables, existant chez d'autres groupes animaux plus ou moins proches. Attirant plus particulièrement notre attention, dans le présent cas, est la relation de l'animal avec l'eau ; qu'il soit hydrophobe, hydrophile, ou simplement hygrophile. Aussi loin que peuvent me porter mes observations, j'ai pu constater que les groupes hydrophobes sont dépourvus d'urstigma et de papilles génitales. Tandis que les hygrophiles ou hydrophiles en sont toujours pourvus. D'autres auteurs ont relevé la même association et Gerry W. Krantz la traduisit en 1970 (p. 24) par : « These variously shaped structures are thought to be humidity sensors. » En matière d'exemple pertinent au sous-ordre Prostigmata, les membres de la cohorte Hydrachnogona (Hydrachnellae + Halacaridae) sont franchement hydrophiles ; tandis que la cohorte des Parasitengona présente des groupes allant d'une hygrophobie caractérisée (Erythraeoidea) à une hygrophilie plus ou moins marquée (Trombidioidea), voire proche de l'hydrophilie (Stygothrombiidae), tels qu'aussi les Calyptostomatoidea *.

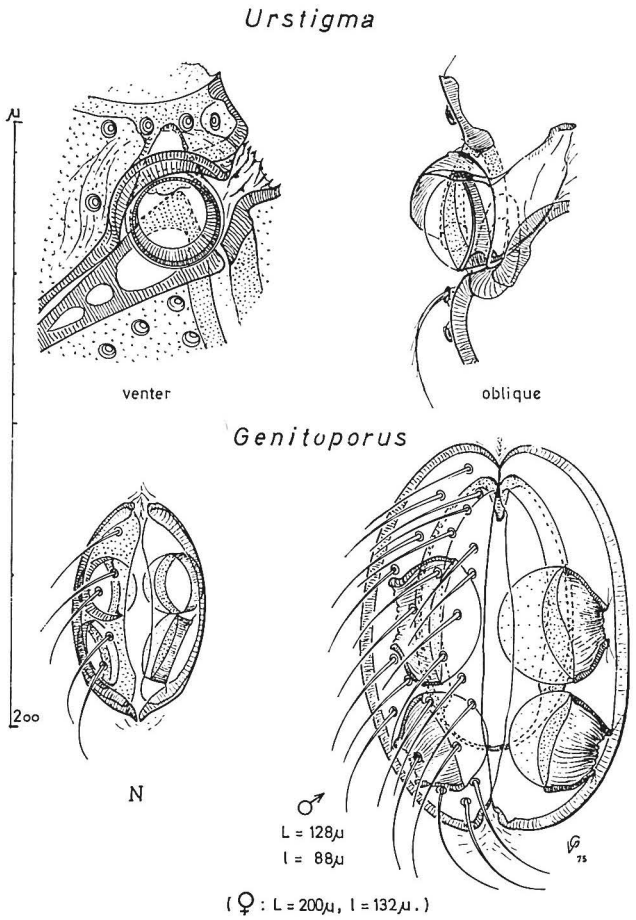
Si l'on examine nos connaissances quant à certaines larves d'insectes aquatiques, tels que les Culicidae, lesquels sont aptes à puiser l'oxygène dissout dans l'eau par des branchies caudales ; la similitude morphologique de ces branchies avec les papilles génitales des Prostigmata hygro- ou hydrophiles est saillante. Par ailleurs, nombreuses sont les espèces de crustacés amphipodes présentant à la base de leurs pattes, des organes branchiaux qui ne sont pas sans analogie avec les urstigmas des acariens, tant par leur forme et structure que par leur localisation. Également remarquable est la coexistence des systèmes de respiration branchiale et stigmatique chez les culicidés, aussi bien que chez les trombidiidés ; pour autant que l'on suppose que les urstigmas et les disques génitaux de ces derniers ont une identité fonctionnelle, respiratoire, additionnelle ou complémentaire à celle des stigmates baso-chélicéraux.

Variant par leur anatomie, leur nombre et leurs dimensions, les urstigmas et les papilles génitales n'en restent pas moins et morphologiquement parlant, toujours très « branchioides ». Terme explicite et convenable qui remplacerait avantageusement les noms trop longs, impropres ou fourvoyants enumérés plus haut (Terminologie).

* Dans leur « Introduction to Acarology », Edward W. Baker et George W. Wharthon (1952) écrivaient : « The larvae are homomorphic — ce qui est vrai —, do *not* have urstigma — ce qui est faux —, and probably are parasites of arthropodes », dernier point confirmé par Herbert Womersley qui le premier trouva des spécimens larvaires sur des tipulides australiens. Nous en avons trouvé plus récemment sur des tipules récoltés dans l'État de New York (USA).

Les urstigmas et les papilles génitales allongés et multisegmentés des caeculidés du genre *Epilohmannia* (Pl. A) sont probablement parmi les plus impressionnants à cet égard, outre que leur similitude morphologique ajoute encore à l'idée d'homéotypie selon GRANDJEAN. Moins longs, mais également multisegmentés sont les branchioides de maints acariformes du sous-ordre Cryptostigmata (ex. : gen. *Phthiracarus*). Chez certains groupes la pluralité des urstigmas indique un besoin d'expension superficielle répondant apparemment à une concentration insuffisante d'air dans le milieu ambiant (*Limnochares, Hydrovolzia*). Les urstigmas de la « larve de Katariner » sont remarquables par leur forme en ' champignon '. Chez *Calyptostoma expalpe* (Pl. B), l'homéotypie des urstigmas et des papilles génitales est flagrante, tout en étant certes moins spectaculaire que chez les *Epilohmannia*. Notons en passant que les nymphes et imago des *Calyptostomatidae* possèdent le même nombre de disques génitaux (2 paires) et que seules diffèrent leur dimension : double de celle de la nymphe pour le mâle, triple pour la femelle. Par ailleurs, les différences biométriques entre larve, nymphe et adultes (très homomorphes), ne sont pas tellement grandes et loin d'être aussi importantes que chez les trombiculidae par exemple.

Calyptostoma expalpe B

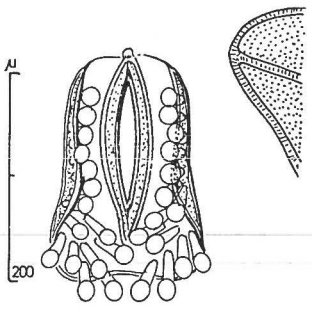


Cette digression sur les plans numériques et dimensionnels, nous amène naturellement à considérer le phénomène d'évolution numérique, cité par GRANDJEAN. Je pense qu'eu égard à la fonction présumée des urstigmas et des papilles génitales, leur nombre et leur dimension sont

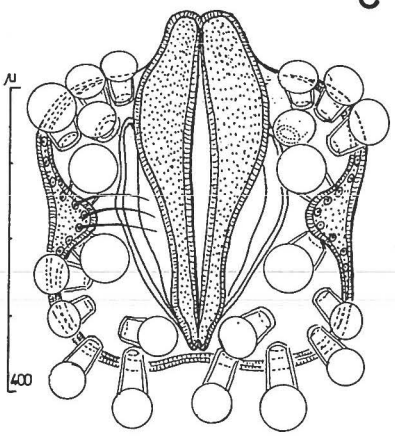
directement proportionnels au volume de l'animal, vivant dans un milieu extérieur déterminé et constant. Qu'en outre existe entre nombre et dimension une balance inversément proportionnelle répondant aux règles de l'ontogénèse. Quant à la nature propre de ces organes branchioides et qui semblent bien être « de remplacement », elle répond logiquement à la loi d'irréversibilité de Dollo.

Enfin reconsidérons certains hydracares dont les papilles génitales sont d'un nombre et volume tel qu'elles écartent les sclérites externes de l'antichambre génitale. Elles vont même jusqu'à déborder l'aire génitale, envahissant parfois complètement la région ventrale postérieure. Les papilles génitales des *Partnunia* et des *Calonyx* sont remarquablement semblables aux urstigmas des larves de Katariner (Pl. C). En outre, par une étonnante coïncidence, ces mêmes larves de Katariner vivent en parasites parmi les branchies mésopleurales des nymphes de Perles (*Perla maxima* et *P. abdominalis* : Plecopterea) (Pl. C), branchies qui par leur forme, leur situation et leur aire de distribution, ne sont pas sans rappeler les disques génitaux pédicellés de *Protzia rugosa*, rangés comme les pétales d'une fleur autour de l'organe génital. Celui-ci est avancé et s'ouvre entre les paires épimérales antérieures et postérieures. Toutes ces homéotypies, homéomorphies et homéotopies n'engendrent-elles pas naturellement l'idée d'homéochrèse ?

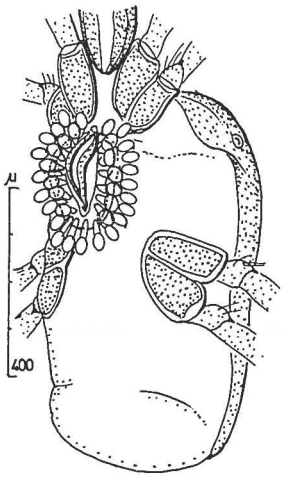
C



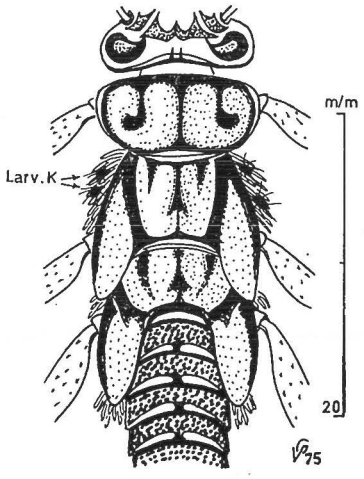
Partnunia steinmanni ♀



Calonyx intermedius ♀



Protzia rugosa (ad.)



Perla sp. (nym.)

Une première conclusion peut s'énoncer comme suit : « Chez certains acariens, la permanence d'organes homéotypes, anatomiquement et topotypiquement comparables à des organes dont la fonction est connue chez d'autres arthropodes, plaide en faveur de l'hypothèse d'une identité fonctionnelle. »

2. — *Observations pratiques :* Il arrive qu'au cours de ses périgrinations une larve de trombiculidé tombe à l'eau. Surprise d'abord elle se débat de manière désordonnée. Toutefois, ses téguments cirés la rendent immouillable, elle flotte. La fatigue aidant, après un temps de nage tumultueuse elle s'immobilise et s'abandonne au sort des courants aquatiques et aériens qui, finalement, la déporteront vers un quelconque rivage. Si néanmoins la turbulence des eaux la fait sombrer — ce qui est plus fréquent pour une larve gorgée —, elle est capable de déambuler sur le fond et de remonter vers la terre ferme. J'ai pu observer des spécimens pléthoriques de *Schoutedenichia paradoxa*, rampant péniblement sur le fond d'une boîte de Pétri, sous un centimètre d'eau, pendant plus de 5 à 6 heures. Après ce laps de temps les mouvements s'incoordonnent, la mobilité s'atténue progressivement, mais persiste pendant 5 à 6 heures. Devenues akinétiques et repêchées avec précaution par pipettage, puis placées en cellules d'incubation, nombreuses sont celles qui muent à chrysalide et éclosent à nymphe par la suite. Leur inertie n'est donc ni noyade, ni mort, mais simple léthargie. Par ailleurs, des séjours prolongés en milieu aquatique est le sort commun de nombreuses espèces de trombiculidés larvaires parasites d'amphibiens (*Endotrombicula, Hannemania, Vercammenia*). Elles sont intradermicoles et d'être logées dans la peau de leur hôte, sans doute sont-elles protégées plus ou moins du contact de l'eau. Que dire d'*Eutrombicula poppi*, un ectoparasite de serpent de mer (*Laticauda* ?), qui ne paraît guère indisposé par de longues plongées en eau saumâtre ? Et d'un certain nombre d'*Eltonella*, d'*Eutrombicula* et de leeuwenhoekiidés fixés en grand nombre aux épaules des iguanes marins des Iles Galapagos (inédit, observations personnelles). Parmi les parasites d'oiseaux pêcheurs (Pélécaniformes, Ciconiformes, etc...) se trouvent plusieurs larves de trombiculidés. Pour ce qui concerne les acariens adultes et nymphaux, leur vie hypogée les place souvent aux environs de la nappe phréatique où une inondation soudaine est courante, et même des milieux franchement marécageux ne les gênent guère. Les larves d'un certain nombre de trombidiidés parasitent des culicoides, des moustiques et des chironomes, souvent de compagnie avec des hydracariens.

J'ai tenté la même expérience de ' noyade ' — décrite ci-dessus pour les trombiculidés larvaires —, avec des larves d'érythraeidés. Ici aussi, après un temps de nage en panique, elles s'immobilisaient. Cependant, pour atteindre cette phase d'inertie, le temps était notablement plus réduit, 1 à 2 heures. Dument repêchées et mises en cellule d'incubation, aucune mue subséquente ne put être observée et bientôt des colonies de fongiques faisaient leur apparition. Ces larves qui, comme leur parents, possèdent des stigmates baso-chélicéraux propres à la seule respiration aérienne, sont dépourvues d'urstigma ; tout comme leur nymphes et imagos sont privés de papilles génitales.

De ce qui précéde émane une seconde conclusion : « L'existence d'organes respiratoires branchiomorphes est seule capable d'expliquer la survie de certains acariens immergés dans un milieu hydrique aéré. »

3. — *Faits et arguments physiologiques :* Le siège de l'urstigma, à la conjonction externe des coxes antérieur et médian, n'est pas sans rappeler celui de la branchie des crustacés amphipodes. Cette localisation favorise au moins deux phénomènes : *a*) l'apport abondant, vers les branchies, d'eau chargée d'air et pulsée par le battement des pattes, *b*) un apport optimal d'oxygène au niveau des glandes salivaires et à sécrétions internes. Le destin de la larve étant essentielle-

ment trophique, ces glandes, dont dépend l'important métabolisme de la larve et dont les enzymes réclament un haut potentiel d'oxydo-réduction, sont situées dans le propodosoma. Il s'ensuit que la position des urstigmas à leur niveau est idéalement propitiatoire.

Par contre, chez les imagos les papilles génitales ne sont pas sans rappeler les branchies caudales de bon nombre de diptères aux larves aquaticoles. Chez ces imagos et surtout chez la femelle c'est la fonction de reproduction qui prime, autrement dit le centre essentiel du métabolisme est déplacé vers le niveau génital. Là encore la localisation des papilles est idéale.

Le mécanisme respiratoire des organes branchioïdes reste évidemment du domaine de l'hypothèse. Toutefois, en raison de ce que nous en pouvons présumer, par la connaissance d'organes similaires chez d'autres arthropodes, il peut se supposer comme suit : outre que les pattes rabattent activement l'eau aérée vers les urstigmas, les coxes se meuvent à la manière des plaques d'un soufflet, sous l'action de puissants faisceaux musculaires reliant les épimères à l'écusson dorsal et à la ligne sigillaire postéro-scutale. L'hémocèle est ainsi puissamment pulsée vers les branchioïdes. Il faut se souvenir en outre que ce plasma incolore qu'est l'hémocèle, circule librement par les cavités du corps et les interstices tissulaires, sous l'impulsion d'un cœur ostiolé. L'anatomie interne des branchioïdes n'a jamais été mise en évidence, mais l'existence d'un manchon membraneux, forçant l'hémocèle à circuler à sens unique, et à lécher la fine membrane branchioïde, n'est pas improbable.

Pour ce qui concerne les papilles génitales, fixées sur la cloison interne de l'antichambre génitale, ou chambre progénitale selon GRANDJEAN, les deux exosclérites des deux cloisons externes formant lèvres, agissent à la manière des coxes ou épimères, créant un mouvement de soufflet activant la circulation de l'eau aérée dans l'antichambre, laquelle est en outre apte à capter une bulle d'air. Ici germe l'idée que les branchioïdes pourraient, non seulement utiliser l'air dissout dans l'eau, mais aussi l'air atmosphérique ; hypothèse sans doute aussi plausible que celle de la respiration ' transcuticulaire ' ou de l'élaboration interne et enzymatique d'oxygène ionisé. Ces trois hypothèses égalements admissibles, sont susceptibles de coexister, outre le système stigmato-trachéen.

En cas d'immersion dans une eau aérée, les énergiques battements des pattes provoquent la libération de fines bulles d'air qui se fixent, par le phénomène de tension superficielle, sous le podosoma. De là elles se déplacent par saccades le long du sillon intercoxal pour venir se loger dans l'anse péri-urstigmale. Cette anse est bordée antérieurement par une crête membraneuse souvent bien développée chez les terrestres, mais dont les hydracariens sont fréquemment dépourvus (voir Pl. A). Il reste à remarquer que, chez les acariens terrestres, l'urstigma est attaché au coxe antérieur, tandis que chez les aquatiques l'attachement est au bord antérieur du coxe médian ; faits prouvés soit au cours de l'expension d'engorgement, ou par voie de dissection.

Cela nous amène à une troisième conclusion : « L'existence d'organes capables de capter, non seulement l'air dissout dans l'eau, mais également l'air atmosphérique, par diffusion osmotique au travers d'une fine membrane semi-perméable, est plausible. »

4. — *Conclusion générale :* « De la confrontation des structures anatomiques externes considérées, et des faits et hypothèses rassemblées ci-dessus, en vue d'établir la fonction possible des urstigmas et des papilles génitales, on peut conclure que ces organes homéotypes et permanents impliquent une mission essentielle ; et que la seule destination apparente, en rapport avec leur morphologie particulière, est une fonction respiratoire. »

Paru en Mai 1976