Sur les nombres d'articles aux appendices de acariens actinochitineux

Autor(en): **Grandjean, François**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences [1948-1980]**

Band (Jahr): **7 (1954)**

Heft 5

PDF erstellt am: **29.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-738935

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

SUR LES NOMBRES D'ARTICLES AUX APPENDICES DES ACARIENS ACTINOCHITINEUX

PAR

François GRANDJEAN

I. Introduction.

Le présent travail résume et classe les connaissances que nous avons aujourd'hui sur les nombres d'articles aux appendices des Acariens actinochitineux et sur les changements apportés à ces nombres par des évolutions générales ou particulières. Les appendices sont les 8 pattes, les 2 palpes (pédipalpes) et les 2 mandibules (chélicères).

Le nombre des articles, à un appendice quelconque, est habituellement inférieur à 7. Il est assez souvent égal à 7. S'il est supérieur à 7, ce qui est très exceptionnel, on constate toujours qu'il y a deux sortes d'articles, les vrais et les faux. J'appelle *vrais articles* ceux auxquels s'attachent des muscles ou des tendons, de sorte qu'ils sont mus directement, et *faux articles* ceux auxquels ne s'attache aucun muscle ou tendon, de sorte qu'ils sont passifs.

Les vrais articles étaient autrefois tous pareils, le terminal excepté, mais ils se distinguent maintenant très bien les uns des autres. Nous savons les reconnaître dans tous les cas, lorsqu'ils sont simples, et les désigner correctement par des noms, quels que soient les appendices auxquels ils appartiennent et les rangs qu'ils occupent dans ces appendices. Un tibia, par exemple, est homologue d'un autre tibia, qu'il soit le 5e article à partir de la base comme aux pattes d'une Bdelle

adulte, ou le 4e comme aux pattes d'un Oribate supérieur, ou le 2e comme au palpe d'un *Phthiracarus*.

Les vrais articles ont donc une « personnalité », une idionymie, qui est la même chez tous les Acariens actinochitineux. Ils ont par conséquent une origine commune. Un appendice avait primitivement un nombre déterminé d'articles et ce nombre est vraisemblablement le même aux 12 appendices d'un Acarien actinochitineux quelconque.

Déterminer le nombre primitif n'est pas facile. Trois questions principales se posent d'abord:

1° Le coxa, toujours soudé au corps chez les Acariens actinochitineux, était-il autrefois un article libre ?

2° La griffe, aux pattes ambulatoires, est-elle un article primitif ou l'extrémité d'un tarse, rendue mobile secondairement ? Et si la griffe est un article, de quel article est-elle homologue au palpe et à la mandibule ?

3° De nombreux Acariens ont deux fémurs à leurs pattes et de nombreux autres en ont un seulement. Les premiers sont-ils plus primitifs que les seconds, ou l'inverse ? S'il n'y avait primitivement qu'un fémur il faut savoir, quand l'animal a deux fémurs, si le 2e fémur est un article neuf, secondaire, ou s'il est une partie du fémur primitif, celui-ci s'étant divisé en deux. S'il y avait primitivement deux fémurs il faut savoir, lorsque l'animal n'en a qu'un, si l'un des deux fémurs primitifs a disparu ou si les deux fémurs primitifs se sont réunis.

Les Acarologues qui se sont occupés du nombre primitif n'ont donné à ces questions que des réponses partielles, insuffisantes ou inexactes. Je ne crois pas utile de les citer et je me contente de relever mes propres erreurs. En 1938 et 1939 [**4**, p. 21 et 22; **5**, p. 38] j'ai écrit que le nombre des articles est 5 parce que j'omettais alors la griffe et que je croyais un fémur entier plus primitif qu'un fémur divisé en deux. Entre les deux parties d'un fémur divisé l'articulation n'est pas en général aussi bonne qu'entre deux autres articles de la même patte, de sorte que j'ai été amené à dire, ce qui est faux, qu'elle s'est faite secondairement, pour des raisons mécaniques. Plus tard

j'ai compté deux fémurs et j'ai porté le nombre primitif à 6 [**9**, p. 101]. Ensuite je l'ai porté à 7 par addition de la griffe.

C'est ce dernier nombre que je crois juste. J'admets qu'il y a 7 articles primitifs aux appendices des Acariens actinochitineux et je les désigne par *trochanter*, *basifémur*, *télofémur*, *génual*, *tibia*, *tarse* et *apotèle*. *Apotèle* est un nom nouveau que j'ai proposé récemment pour l'article terminal [**15**, p. 563].

Les Acarologues modernes emploient généralement les mots basifémur, télofémur, génual et tibia dans le même sens que moi. Ils donnent presque tous au mot tarse un sens différent car ils ne prennent pas l'apotèle en considération et la griffe est pour eux une partie du tarse. Quelques-uns disent coxa pour l'article que j'appelle trochanter.

J'appelle *coxa* la région du corps d'où part le trochanter d'un appendice, ou bien, si l'appendice n'a pas de trochanter individualisé, celle d'où part l'article proximal de l'appendice. Cette région n'est évidemment pas un article et je crois, contrairement à l'opinion de nombreux auteurs, que ce n'est pas non plus un ancien article ayant perdu sa liberté. Les raisons de répondre ainsi négativement à la première question posée plus haut sont tirées principalement de l'absence, chez les Acariens actinochitineux, de tout argument sérieux qui favoriserait l'autre réponse. Le coxa ou région coxale n'est pas séparé de l'idiosoma par une limite primitive, ni même, fondamentalement, par une limite quelconque. S'il en est séparé néanmoins, c'est à titre secondaire, d'une façon qui varie beaucoup. Chez les Oribates, sa limite ventrale témoigne seulement du degré superficiel de scléritisation atteint par telle espèce, à telle stase [**1**, p. 504 et 505; **14**, p. 14 et 15].

Plusieurs auteurs ont admis comme moi que l'appendice est primitivement composé de 7 articles, mais c'est parce qu'ils ont compté le coxa comme article et qu'ils n'ont pas compté l'apotèle. Un accord numérique entre deux auteurs ne signifie évidemment rien.

Un accord nominal ne signifie rien non plus lorsque les animaux dont on parle appartiennent à des phylums différents et que la correspondance des articles, d'un phylum à l'autre, est incertaine ou simplement conventionnelle. Un article de

Gamase n'a aucune raison, à priori, d'être homologue d'un article portant le même nom chez un Acarien actinochitineux.

Si les comparaisons à des Gamases sont déjà téméraires dans l'état de nos connaissances, que dire des comparaisons à des Insectes, à des Crustacés, à des Trilobites ? On a cherché un 2e palpe chez des Acariens et même cru trouver ses vestiges en partant du fait qu'il y a un 2e palpe chez des Coléoptères. On a interprété la structure buccale en partant de l'idée qu'elle dérive d'une structure observée dans d'autres classes d'Arthropodes. On a parlé de coxopodite, de basipodite, de galea, etc. à propos du palpe. Tout cela me paraît appartenir au domaine de l'imagination. Dans ce qui suit, je ne fais intervenir que des caractères observés chez des Acariens actinochitineux ou des hypothèses fondées sur ces caractères.

II. Le 7e article, ou article terminal primitif, ou apotèle.

Aux pattes cet article est l'ambulacre, ordinairement représenté par une griffe. Nicolet, dès 1855, l'avait compris et la griffe était pour lui le 6e article de la patte [**20**, p. 405][1].

L'idée de Nicolet n'eut aucun succès. Elle fut rejetée par Michael en 1883 [**19**, p. 18]. Il fut dès lors admis par tous les Acarologues, d'abord parce que les opinions de Michael faisaient loi, et ensuite par habitude, que la griffe était une partie du tarse. Dans l'énumération des articles, l'ambulacre fut oublié.

En 1941 j'ai attiré de nouveau l'attention sur lui. Nicolet n'avait pas étudié la structure des griffes d'Oribates (il n'aurait pu le faire, faute d'instruments assez perfectionnés et de connaissances microtechniques). Il voyait seulement que la griffe était toujours mobile et toujours indépendante du tarse. Maintenant il est facile de constater que les ongles de la griffe sont implantés sur une pièce basilaire formée de la même chitine ectostracale que le tarse et qu'à la pièce basilaire sont fixés deux tendons qui la font tourner, de sorte que l'ambulacre

[1] Il comptait un seul fémur, naturellement, puisqu'il parlait d'Oribates et que les Palaeacaroïdes n'étaient pas connus.

a les caractères d'un article de la patte [**6**, p. 429]. La même structure se retrouve, exactement, chez les autres Acariens actinochitineux [**8**, p. 303 à 309].

En 1947 j'ai montré que le doigt mobile de la mandibule est homologue de l'ambulacre des pattes [**11**, p. 76 à 79; **10**, p. 321 à 324] [1].

Au palpe l'ambulacre n'a pas d'homologue et l'article terminal est un tarse.

Avoir un mot pour parler en général du dernier article primitif d'un appendice, que cet appendice soit une patte, un palpe ou une mandibule, est indispensable. Il me paraît indispensable aussi et j'en ai donné déjà les motifs [**10**, p. 328 à 330], que ce mot ne contienne pas, par sa signification, l'idée que le 7e article est un article de second rang, un article dont l'indépendance n'est pas complète.

La première condition élimine le mot « ambulacre ». Ce mot, que j'ai emprunté à Michael (Michael s'en sert dans ses descriptions de Tyroglyphes), n'est justifié qu'aux pattes et il ne faut pas oublier qu'il signifie « ambulacre simple », l'ambulacre composé étant, quand la patte a un prétarse, la somme de ce prétarse et de l'ambulacre simple [**11**, p. 76 et 77].

La deuxième condition élimine les anciennes désignations du 7e article, car elles sont composées avec le mot « tarse ». Les mots « post-tarse », « prétarse », « transtarse », etc., ne lui conviennent pas [2]. Le 7e article n'est pas un prolongement du tarse. Il n'est à aucun degré dans la dépendance du 6e. Il en reste toujours distinct par sa structure et par sa fonction, même

[1] Cette homologie n'est pas particulière aux Acariens actinochitineux. Elle est générale chez les Arachnides. Vachon l'a signalée en même temps que moi (par des observations indépendantes des miennes) chez les Scorpions, Pseudoscorpions, etc... [**21**] et Kästner l'a confirmée plus récemment, pour les Araignées et les Pédipalpes, par ses études sur la structure et l'embryologie des chélicères [**18**, p. 142].

[2] Les mots « télofémur » et « basifémur » sont au contraire acceptables, chez les Acariens actinochitineux, parce que le fémur n'est pas un article simple. Un télofémur, par exemple, n'est pas indépendant du fémur. S'il n'y a apparemment qu'un fémur, le télofémur est la moitié distale du fémur. S'il y en a deux, le mot « fémur » désigne la somme du basi- et du télofémur.

s'il y a un prétarse. Sa fonction, qu'il est seul à avoir puisqu'il est seul terminal, l'a différencié de bonne heure. On peut même dire, avec raison, qu'il est le plus important des sept articles.

Le mot « apotèle » (ἀπο-τελέω, terminer) convient pour le désigner. Ce mot est bon pour tous les appendices. Il est applicable à tous les Arachnides, car l'article terminal primitif est certainement le même aux six paires d'appendices, dans cette classe entière. Il est court et euphonique, de sorte qu'il est commode à employer.

Les apotèles ne sont gros qu'aux mandibules. Aux pattes leur petitesse est un résultat d'adaptation à la marche et à la course terrestre. Ce résultat est nécessaire et très ancien, antéprimitif. N'oublions pas que les inégalités superficielles du milieu dans lequel ou sur lequel se meuvent les Acariens, même celles d'un sol qui nous semble uni, sont énormes à l'échelle d'animaux dont les dimensions linéaires sont généralement très inférieures au millimètre. A chacun de ses mouvements, une patte d'Acarien rencontre une surface très différente de celle à laquelle elle s'était accrochée au mouvement précédent. Pour qu'elle soit capable de s'accrocher efficacement et sans peine à la nouvelle surface, et ensuite à toutes les autres, si variées par leurs inclinaisons, leurs formes et leurs natures, il faut que sa griffe change très rapidement et à tout instant d'orientation. Il faut par conséquent que cette griffe tourne sur elle-même, pour ainsi dire, ou du moins autour d'un axe aussi rapproché que possible de sa base. Or l'axe est déterminé par deux condyles à l'extrémité du tarse. Donc il faut que l'ambulacre soit très court [**10**, p. 324 à 327].

Si l'apotèle pédieux antéprimitif ne s'était pas raccourci, il aurait fallu qu'il se divisât en plusieurs parties séparées les unes des autres par des zones de déformabilité, ou que des faux articles apparussent entre ses deux bouts. Or l'observation démontre que de tels changements évolutifs n'ont jamais affecté les apotèles des Acariens actinochitineux. Ils n'ont affecté que les tarses.

III. Les articulations secondaires des tarses, aux pattes.

Prétarse.

Un tarse d'Acarien actinochitineux n'est pas toujours rigide. Chez certaines espèces, à certaines pattes ou à toutes, il peut se plier à un endroit qui est toujours beaucoup plus voisin de son extrémité antérieure que de l'autre et les deux parties du tarse font alors un angle ayant cet endroit pour sommet. Appelons cet angle l'*angle prétarsal.* Le prétarse est la partie du tarse qui est devant le sommet de l'angle prétarsal, jusqu'à l'ambulacre.

A l'angle prétarsal, la cuticule du tarse est modifiée. Elle ne l'est jamais de la même façon sur tout le pourtour de l'article. En gros elle donne l'impression d'être devenue plus molle dorsalement (on voit bien que l'ectostracum habituel est interrompu) et plus élastique ventralement, mais tous les cas ne sont pas pareils et aucun d'eux n'a été jusqu'ici étudié de près. Il faudrait, pour ce genre d'étude, colorer artificiellement et sélectivement les diverses parties de la cuticule.

L'articulation prétarsale est une fausse articulation. Elle diffère des articulations vraies parce qu'aucun muscle, aucun tendon, ne s'attache à un prétarse. Quand la griffe se relève, tirée par le tendon supérieur de l'ambulacre (le tendon *ts*), le prétarse est entraîné dans le mouvement et il se relève aussi. Il s'abaisse quand la griffe s'abaisse, tirée par le tendon inférieur de l'ambulacre (le tendon *ti*). Lorsque rien n'agit plus pour le relever ou l'abaisser, il revient à une position d'équilibre, à cause de l'élasticité de la cuticule à l'angle prétarsal.

Faux articles.

Je les ai définis plus haut. Ils ne peuvent se confondre avec les vrais car aucun muscle, aucun tendon, n'est fixé à leur cuticule. Chez *Tarsolarkus* [**16**, p. 113 à 123, fig. A, B, D, E] les faux articles se meuvent sous l'action conjuguée des tendons de

l'ambulacre et de leur élasticité tégumentaire. Ils occupent une zone de croissance entre les deux extrémités du tarse. Ce sont des formations nouvelles, des additions dont l'effet est d'allonger la patte et de la rendre plus souple à son extrémité distale, avant l'ambulacre.

La structure observée chez *Tarsolarkus* est probablement la structure normale des faux articles. Remarquons qu'elle exige l'intervention des deux tendons *ts* et *ti*, deux tendons de très grande longueur qui sont particuliers à l'ambulacre. Elle n'est possible que dans un tarse. En d'autres termes, le tarse est le seul article qui puisse être morcelé à la façon de *Tarsolarkus*. Si d'autres articles sont morcelés par de faux articles, ils le sont d'une autre manière.

L'apparition de faux articles à un tarse est-elle précédée, dans le temps phylogénétique, par celle d'un prétarse ? Je crois qu'il faut répondre négativement. La structure à prétarse et celle à faux articles ne paraissent avoir entre elles, au point de vue de l'évolution, aucun rapport. Dans la structure à faux articles, il y a une zone de croissance. Il n'y en a pas dans la structure à prétarse. Un prétarse n'est pas un article. C'est un fragment d'article, un morceau du vieux tarse. Il n'est pas secondaire. La fausse articulation, à l'angle prétarsal, est seule secondaire.

IV. De vrais articles peuvent-ils apparaître, ou disparaître, au cours de l'évolution ?

Apparition de vrais articles.

Nous savons que des organes très divers, ou des parties du corps, peuvent se multiplier. Il en est ainsi, par exemple, pour des métamères. Les anneaux d'un Géophile sont multipliés en cosmiotaxie linéaire et ce sont de vrais anneaux. Y a-t-il des cas semblables aux appendices des Acariens actinochitineux, les métamères étant remplacés par des articles ?

C'est pour le savoir que j'ai étudié le cas de *Tarsolarkus*. Aux tarses de cet animal une cosmiotaxie linéaire est évidente,

mais nous venons de voir que ce sont des faux articles, et seulement des faux articles, qui se sont multipliés. Malgré eux, on reconnaît le tarse aussi bien que s'il n'était pas divisé. Il n'a pas changé à ses deux bouts.

J'ai étudié d'autres cas, toujours avec le même résultat. Lorsque des articles apparaissent et se multiplient, ce sont de faux articles. Nous pouvons admettre, jusqu'à preuve contraire, à titre de règle fondée sur l'observation, qu'aucun véritable article n'a jamais apparu aux pattes des Acariens actinochitineux et plus généralement à leurs appendices. Les seuls vrais articles sont les articles primitifs.

Suppression de vrais articles.

Un article primitif, au contraire, peut disparaître, ou du moins l'un d'eux, l'apotèle. De cette disparition nous avons des exemples aux pattes. Les pattes IV chez certains *Acaridiae* parasites, les pattes I et IV chez des *Tarsonemini*, les pattes I chez quelques *Tydeidae (Pronematus*, *Proctotydaeus)* ont perdu leur ambulacre.

Nous en avons surtout au palpe, car il est très exceptionnel qu'un palpe d'Acarien ne soit pas terminé par un tarse.

Comment peut-on démontrer que le dernier article d'un palpe est un tarse ? Les arguments sont nombreux et sûrs. Ils sont donnés par l'absence, à ce dernier article, du tendon releveur, par la présence d'une lyrifissure placée exactement comme aux tarses des pattes, par les caractères de la phanérotaxie et par la spécialisation eupathidique.

Constater la présence d'un vestige d'apotèle à la surface du dernier article du palpe serait une autre manière de prouver que cet article est un tarse. J'ai donc cherché un tel vestige. Chez les Acariens actinochitineux je n'en ai pas trouvé [1], mais chez les *Gamases* et les *Uropodes* il y en a un, qui est le poil

[1] Le « fil chitineux » du palpe de *Bimichaelia arbusculosa* [**9**, p. 39 et 40, fig. 12A, 12B, en *gx*], décrit en 1945, serait-il un tendon d'apotèle ? Je n'ai remarqué aucune trace d'apotèle à l'extrémité du tarse, à l'endroit d'où part ce fil, et j'ai supposé que le fil est un ductus chitineux de glande. Il faudra revenir sur la question.

fourchu, ou en pelle fourchue (gabel, forkshaped bristle), implanté dans la région proximale du dernier article, du côté paralatéroventral. Ce poil remarquable représente la griffe (les ongles) de l'apotèle disparu [1]. Je propose de l'appeler *apotélique*. Sa très ancienne origine est prouvée par sa quasi-constance à toutes les stases chez les *Mesostigmata*. J'ai constaté chez plusieurs espèces qu'il est biréfringent à sa base et dans sa tige, tandis que les autres poils sont isotropes. La biréfringence, quoique négative, n'est pas due à de l'actinochitine.

Si l'on hésitait à reconnaître dans le poil fourchu un vestige d'apotèle, il faudrait observer *Holothyrus*. A la même place que chez les Gamases, presque au bord proximal du dernier article du palpe, on voit chez *Holothyrus* un poil, ou plutôt un groupe de poils, de la base duquel partent deux tendons [2]. Ces deux tendons, très voisins l'un de l'autre, sont caractéristiques d'un apotèle. Il est certain que l'apotèle existe encore au palpe d'*Holothyrus*, très régressif, mais reconnaissable, et peut-être même n'a-t-il pas perdu complètement sa mobilité.

Je rappelle aussi le cas d'*Opilioacarus*, si remarquable, signalé depuis longtemps par With. Dans ce genre, une griffe bidactyle très belle existe encore à l'extrémité du palpe. Elle est constituée comme un ambulacre, avec la pièce basilaire et les deux tendons [3]. C'est un apotèle incontestable.

[1] J'ai signalé déjà, à propos d'*Opilioacarus* [**3**, p. 429, en renvoi] que l'on devait interpréter ainsi le poil en pelle fourchue du palpe des Gamases. Dans cet ancien travail (1936) le mot « apotèle » est remplacé par « ongle du palpe ».

[2] Ces poils diffèrent beaucoup, par leur aspect, des autres poils du palpe. Ils m'ont même paru ressembler davantage à des griffes ayant perdu leur courbure qu'à des poils ordinaires. Ce n'est pas, bien entendu, de leurs racines que partent les tendons, mais d'une pièce basilaire très petite sur laquelle ils sont implantés. On distingue nettement une limite, à la surface de la cuticule, entre cette pièce, qui est l'apotèle, et le tarse.

[3] J'ai bien dit en 1936 [**3**, p. 429] que la griffe est munie des muscles releveur et abaisseur habituels (ces muscles sont ceux qui agissent sur les tendons *ts* et *ti*) mais j'ai omis de dessiner les tendons sur ma figure 5A [**3**, p. 434]. Cette figure représente les deux derniers articles du palpe et non le dernier seulement, contrairement à ce qu'indique la légende.

Ainsi, pourvu que nous fassions intervenir tous les Acariens, nous voyons l'apotèle du palpe à plusieurs degrés de réduction. Il n'est totalement supprimé que dans une seule des trois divisions majeures des Acariens, celle des *Actinochitinosi* [1]. Son existence primitive et son homologie à l'ambulacre des pattes ne sont pas douteuses.

Laissons maintenant l'apotèle. Ayant établi, par son exemple, qu'un article primitif peut disparaître, sachant que les articles secondaires sont de faux articles bien différents des vrais, ayant répondu d'autre part aux deux premières questions posées plus haut dans l'introduction, abordons la troisième question, la plus complexe, celle des fémurs.

V. Comparaison de deux fémurs à un fémur unique, aux pattes.

Le basi- et le télofémur, aux pattes des Acariens actinochitineux, diffèrent des autres articles parce qu'ils ne sont pas toujours bien séparés et qu'ils peuvent être remplacés par un seul article.

Leur séparation peut être excellente, aussi parfaite, apparemment, qu'entre deux autres vrais articles. Le télofémur est alors très bien individualisé, très mobile, comme en témoigne l'ampleur de la peau synarthrodiale qui le relie ventralement au basifémur. Dans d'autres cas, cette mobilité est faible, ou même nulle, et la peau synarthrodiale est étroite ou absente. L'ensemble basi-télofémoral, dans ces cas, a fréquemment la même silhouette qu'un article unique, bien qu'on voie à sa surface une ligne séparatrice médiane, transversale, absolument nette et complète. Dans d'autres cas encore la ligne séparatrice n'est pas nette, ou n'est pas complète, ou est à la fois vague et incomplète. Il arrive enfin qu'on ne puisse discerner aucune trace de cette ligne, de sorte que la patte, apparemment ou

[1] C'est pourquoi j'ai dû parler des *Anactinochitinosi* et des *Notostigmata*, bien que le sujet du présent travail soit limité aux Acariens actinochitineux.

réellement, n'a qu'un fémur. Ce dernier cas est le plus commun.

Par une extension du sens du mot « fémur », le basi- et le télofémur sont appelés les deux fémurs. On dit aussi que le fémur est divisé en deux quand il y a deux fémurs. Ces façons de parler sont incorrectes, mais elles sont commodes et ne prêtent pas à confusion, de sorte que je les emploierai.

Désignons par *fémur entier* un fémur unique lorsqu'il ne porte aucune marque de séparation transversale. Dans le cas contraire, que la séparation soit bonne ou mauvaise, complète ou incomplète, qu'il y ait deux fémurs bien distincts ou qu'il n'y en ait apparemment qu'un seul, je dirai que le fémur est *divisé*. Je dirai aussi qu'il est *biparti*. Division et bipartition seront des mots synonymes, conventionnellement. Des cas de division du fémur en trois existent *(Labidostomma*, *Sphaerolichus)* et ils sont peut-être importants, mais ils sont rares et je les laisse de côté faute d'avoir pu les étudier jusqu'ici.

Bipartition ontogénétique.

Classons maintenant les Acariens actinochitineux en catégories selon que leurs fémurs, aux stases actives, sont bipartis ou entiers. Nous trouvons trois catégories:

A. Qu'il soit adulte ou immature, l'animal a des fémurs divisés à toutes ses pattes *(Thrombicula*, *Smaris*, *Hauptmannia*, etc.);

B. A certaines pattes, ou à toutes, le fémur est d'abord entier (à la stase larvaire s'il s'agit d'une patte I-II-III, à la stase protonymphale s'il s'agit d'une patte IV). Il reste entier jusqu'à une *stase de bipartition* à laquelle il est divisé. Après cette stase, il reste divisé *(Bdella*, *Pachygnathus*, *Palaeacarus*, etc.);

C. Qu'il soit adulte ou immature, l'animal a des fémurs entiers à toutes ses pattes *(Tetranychus*, *Stigmaeus*, *Galumna*, *Tyroglyphus*, etc.).

Ce qu'il faut remarquer avant tout, dans cette classification, c'est l'absence totale d'une quatrième catégorie, celle qui con-

tiendrait des Acariens ayant des fémurs bipartis jusqu'à une certaine stase, puis entiers jusqu'à la stase adulte. La règle sans exception est qu'au cours du temps ontogénétique, un fémur entier reste entier ou se divise, mais qu'un fémur divisé reste divisé.

Corrélativement, on ne voit jamais une division basi-télo-fémorale devenir moins bonne au cours d'une ontogenèse. Elle s'améliore ou ne change pas.

Dans la catégorie B, la stase de bipartition dépend de l'espèce (ou du genre, ou de la famille). Elle dépend aussi de la patte. Voici des exemples. Je mets entre parenthèses, pour chaque patte, sa stase de bipartition, ou bien le chiffre zéro si le fémur est toujours entier:

Palaeacarus, *Acaronychus*, *Aphelacarus:* I (n2); II-III-IV (n3).
Terpnacarus Bouvieri: I (n3, médiocre); II (0); III-IV (Ad).
Sebaia rosacea: I (n3); II-III (0); IV (Ad, médiocre).
Speleorchestes sp.: I (Ad); II (0); III (n1); IV (n2). Aux pattes I la division est à la fois incomplète, médiocre et aberrante; il y a deux lignes séparatrices.
Pachygnathus et *Petralycus:* I-II-III (0); IV (n2).
Bdelles et *Cunaxes*, en général: I-II-III (n1); IV (n2).
Trachymolgus nigerrimus: I-II (0); III (n1); IV (n2).

La division des fémurs est donc précoce ou tardive et elle ne commence pas toujours par les mêmes pattes. Ce sont les pattes I qui se divisent les premières *(Palaeacarus*, *Sebaia)* ou les pattes III *(Speleorchestes)* ou les pattes IV *(Pachygnathus)*. Tous les cas ou presque sont réalisés. Ils ne sont pas réalisés au hasard bien entendu, mais conformément aux affinités naturelles. Il faudra tenir compte de cela dans les diagnoses des familles et les rapprochements taxonomiques. Si plusieurs comportements se rencontrent dans une même famille, ils doivent s'accorder.

Chaetotaxie.

Il y a aux fémurs, comme aux autres articles, une orthotaxie primitive des poils, valable pour tous les Acariens actinochitineux. Eliminons les cas où cette orthotaxie a disparu par

multiplication des poils. Dans les autres, de beaucoup les plus nombreux, nous pouvons désigner chaque poil par une notation idionymique. Faisons ce travail de définition pour des espèces aussi variées que possible, à toutes leurs stases.

La première constatation est qu'un poil déterminé, n'importe lequel, lorsqu'on le voit sur un fémur nettement divisé, n'est jamais, quand on passe d'une espèce à l'autre, ou d'une stase à l'autre, tantôt derrière et tantôt devant la ligne qui sépare en deux ce fémur. Il est toujours derrière ou toujours devant. Profitons-en pour lui attacher dans le premier cas, par la pensée, l'étiquette BF et dans le deuxième cas l'étiquette TF.

Constatons ensuite que l'étiquette n'a pas besoin d'être changée si la séparation des fémurs est médiocre, mauvaise, très mauvaise, presque indiscernable. A la limite, le fémur est entier et chacun de ses poils a néanmoins une étiquette BF ou TF [1].

Constatons enfin que le fémur entier (pourvu qu'il ait plus d'un poil) a des poils portant les deux étiquettes. Par exemple, chez les Oribates, lorsque le fémur I est entier et n'a que deux poils, ce qui arrive presque toujours à la stase larvaire, un de ces poils, celui que j'appelle *bv″* et qui est en position antilatéroventrale postérieure, est un poil d'étiquette BF, de basifémur, tandis que l'autre, celui que j'appelle *d* et qui est en position dorsale antérieure, est un poil d'étiquette TF, de télofémur. On retrouve ces mêmes poils, aux mêmes places, quand le fémur est divisé, chez les Palaeacaroïdes et beaucoup d'autres Acariens actinochitineux.

Donc, qu'il s'agisse de chaetotaxie, de comportement ontogénétique ou des caractères de la ligne séparatrice entre les deux fémurs, toutes les observations concordent et nous obligent à dire qu'un fémur entier n'est pas un article simple. C'est la somme non divisée d'un basi- et d'un télofémur. Nous ne pouvons admettre que l'un des deux fémurs ait apparu ou disparu, progressivement ou non. L'argument chaetotaxique,

[1] Il y a toutefois des cas difficiles, surtout quand le fémur unique a des poils assez nombreux alignés longitudinalement.

en particulier, nous en empêche. Si l'un des fémurs disparaissait, il ne laisserait pas ses poils sur l'autre. S'il apparaissait, il aurait des poils à lui, ou il serait glabre; il ne prendrait pas ses poils à l'autre.

VI. L'intégration phylogénétique des fémurs, aux pattes.

Deux hypothèses restent en présence et elles concernent les phylogenèses.

Dans la première, que j'appellerai l'*hypothèse d'intégration phylogénétique* (ou plus simplement d'*intégration*), le basi- et le télofémur sont tous deux primitifs. S'il n'y a qu'un fémur à telle patte de tel Acarien, à telle stase, c'est que les deux fémurs de cette patte se sont réunis à cette stase (à ce niveau de l'ontogenèse), au cours du temps T phylogénétique, chez les ancêtres de cet Acarien.

Dans la deuxième, que j'appellerai l'*hypothèse de division phylogénétique* (ou plus simplement de *division*), le fémur unique, entier, est primitif. S'il y a deux fémurs à telle patte de tel Acarien, à telle stase, c'est que ce fémur s'est divisé en deux, à cette stase, au cours du temps T.

Dans l'une et l'autre hypothèse, l'évolution fémorale est une orthogenèse harmonique qui est représentée en fonction des deux sortes de temps, sur un diagramme chronologique [**13**, p. 276 à 278], pour l'ensemble des Acariens actinochitineux, par une ligne inclinée. C'est l'existence d'une catégorie ontogénétique B, entre les catégories A et C, qui nous apprend que la ligne évolutive est inclinée.

Si l'hypothèse d'intégration est juste, l'harmonie est ascendante. L'évolution des fémurs est une prorégression, c'est-à-dire une régression dans le temps T avec progression dans le temps *t*. Les fémurs bipartis sont à gauche de la ligne évolutive et les fémurs entiers à droite. La séparation basi-télofémorale disparaît dans le temps T, plus ou moins lentement selon les espèces et les pattes, en commençant par le niveau le plus bas. Elle apparaît donc de plus en plus tard dans l'ontogenèse d'un Acarien quelconque et elle finit par ne plus apparaître du tout,

laissant un fémur unique à la place des deux fémurs d'autrefois.

Si l'hypothèse de division est juste, l'harmonie est descendante. L'évolution des fémurs est une proprogression, c'est-à-dire qu'il y a progression dans les temps T et *t*. Les fémurs bipartis sont à droite de la ligne évolutive et les fémurs entiers à gauche. La séparation basi-télofémorale apparaît dans le temps T, plus ou moins lentement selon les espèces et les pattes, en commençant par le niveau le plus élevé. Elle apparaît donc de plus en plus tôt dans l'ontogenèse d'un Acarien quelconque et elle finit par exister à tous les niveaux, remplaçant par deux fémurs l'unique fémur d'autrefois.

Il faut chosir entre les deux hypothèses. Voici les arguments dont nous disposons:

Arguments d'ancienneté.

Les espèces à deux fémurs se rencontrent-elles principalement dans les groupes les plus primitifs ou dans les groupes les plus évolués ?

Faisons d'abord appel à l'ensemble des caractères pour décider qu'un groupe d'Acariens est plus ou moins primitif. La réponse est nette car c'est seulement chez les Palaeacaroïdes et dans certaines familles d'Acariens endéo- ou prostigmatiques qu'il y a deux fémurs, et c'est aussi dans l'un ou l'autre de ces groupes que l'on trouve toujours un caractère quelconque à l'état le plus primitif. Les fémurs des Oribates sont entiers, sauf ceux des Palaeacaroïdes. Chez les Acaridiés, groupe évolué dans lequel nous ne connaissons pas même une espèce que nous puissions qualifier de primitive, tous les fémurs sont entiers. Il en est de même chez les Tarsonemini et les Phytoptes, autres groupes spécialisés.

Faisons ensuite appel à des caractères particuliers, ceux de la chaetotaxie, plus spécialement ceux de la phanérotaxie des pattes. Les phanères sont d'observation facile et elles sont profondément affectées par les changements évolutifs. Nous les connaissons maintenant assez bien pour nous permettre de les utiliser lorsque nous voulons distinguer le primitif du secondaire.

Aux pattes, les caractères primitifs de la phanérotaxie, à chaque stase, sont le grand nombre de poils et de solénidions (pourvu qu'il n'y ait pas néotrichie), la multiplicité des rangées longitudinales, l'absence de changements quand on passe d'une patte à l'autre [1], le nombre élevé et la faible différenciation des eupathidies, l'uniformité morphologique des phanères, la présence, sur les génuaux et les tibias, d'un poil dorsal libre (non accouplé à un solénidion). Or ces caractères ne sont pas du tout, en général, ceux des Acariens à fémur unique tandis qu'on les rencontre, assez bien réalisés, chez des Acariens à deux fémurs. Les Acaridiés, par exemple, n'ont aux pattes qu'un très petit nombre de poils et aucune rangée. Les Oribates ont des rangées aux tarses, quelquefois aux fémurs, et c'est chez les Palaeacaroïdes, Oribates à deux fémurs, que les pattes ont le plus grand nombre de poils et de solénidions. La plus grande similitude chaetotaxique entre les pattes, dans l'état de nos connaissances, est celle observée chez *Anystis* à la stase larvaire [**7**, p. 54 et 55, fig. 6]. Ce sont aussi les larves d'*Anystis* qui ont à leurs pattes le plus grand nombre de poils primitifs. *Anystis* est un genre d'Acarien prostigmatique à deux fémurs.

Les arguments d'ancienneté, qu'ils soient considérés en gros, pour l'ensemble des caractères, ou en détail, pour des caractères compréhensifs comme ceux de la phanérotaxie, favorisent donc l'hypothèse d'intégration. Les Acariens les plus riches en caractères primitifs ont généralement deux fémurs. Ceux qui sont le moins primitifs en ont un seulement.

Rappelons qu'un Acarien primitif actuel a toujours des caractères secondaires et qu'une forte évolution est fréquemment simplificatrice, au moins en apparence, puisqu'elle est fréquemment régressive chez les Acariens actinochitineux. Ajoutons aussi qu'il faut s'assurer, avant de rien déduire des

[1] Ce caractère est primitif parce que la différenciation des pattes a pour conséquence de différencier les chaetotaxies. Il est d'autant meilleur que le nombre des poils est plus grand. Il pourrait ne rien valoir, théoriquement, pour des Acariens à pauvre pilosité, ceux-ci n'ayant conservé que les poils très forts, à condition que ces poils très forts soient les mêmes à toutes les pattes. Ils sont en effet les mêmes, dans certains cas, à certains articles, mais ils ne le sont jamais, à beaucoup près, à tous les ar ticles.

phanères, que celles-ci sont primitives. Un plus grand nombre de poils plétho- ou cosmiotaxiques n'est évidemment pas un signe de plus grande ancienneté.

Argument de séparation chaetotaxique invariable sur les fémurs bipartis.

Nous avons vu plus haut qu'un poil déterminé est toujours devant ou toujours derrière la ligne de séparation basi-télofémorale. Rien n'est plus logique dans l'hypothèse d'intégration, quels que soient le degré et le motif de l'intégration, puisque cette ligne est alors primitive. Un poil est devant ou derrière selon qu'il appartient au télo- ou au basifémur. Il ne peut être tantôt devant et tantôt derrière parce qu'il ne peut pas être à la fois un poil de télofémur et un poil de basifémur.

Dans l'autre hypothèse, la division du fémur est un phénomène secondaire qui n'a eu lieu que chez certaines espèces, tantôt à toutes leurs pattes et tantôt à certaines d'entre elles, très diversement. Nous sommes en présence, dans cette hypothèse, de divisions particulières. Or ces divisions, que nous les considérions ou non comme les effets d'une cause générale, ne se sont pas faites simultanément (dans le temps T) pour toutes les espèces, à une patte, ni même, dans de nombreux cas, pour toutes les pattes d'une même espèce. Elles n'ont donc pas saisi des fémurs entiers identiques les uns aux autres par la distribution de leurs poils. Comment auraient-elles pu néanmoins, dans ces conditions, départager ces poils de la même façon chez toutes les espèces, à toutes les pattes ?

Arguments de structure.

Quand le télofémur est mobile, des tendons faciles à observer partent de son bord proximoventral. A leur autre bout les muscles qui correspondent à ces tendons s'attachent au basifémur. Si l'hypothèse de division était juste, ces tendons et ces muscles seraient d'origine secondaire. Cela ne s'accorde pas avec ce qu'on voit aux articulations qui sont sûrement d'origine secondaire. D'un prétarse quelconque ou de tous les faux

articles que j'ai observés jusqu'ici, c'est-à-dire de tous les articles, hormis les sept que je crois primitifs, on ne voit partir aucun tendon ni aucun muscle.

D'autres arguments de même sorte, plus précis peut-être, seraient vraisemblablement donnés par l'étude comparative des systèmes musculaires, à toutes les pattes et à tous les articles, dans l'ensemble des Acariens actinochitineux. Ce grand travail n'est malheureusement pas encore fait.

Les arguments que nous venons d'exposer ne sont pas tous de même valeur mais ils sont nombreux, importants, variés, et ils sont tous favorables à l'hypothèse d'intégration. Je crois qu'ils nous apportent la certitude que cette hypothèse est seule juste. Je n'ai pas trouvé d'argument qui soit favorable à l'hypothèse de division.

L'objection qui vient à l'esprit est qu'aucun de ces arguments n'est crucial. Il faut répondre qu'il en est toujours ainsi quand on discute une question de phylogenèse. Constater les effets d'une évolution est une chose et savoir si elle a lieu de A vers C ou de C vers A en est une autre qui est de nature différente. Les seuls arguments cruciaux seraient paléontologiques. Ils manquent encore car les Acariens fossiles sont très rares et ils n'ont pas été étudiés sérieusement.

La conclusion de ce chapitre est que les Acariens actinochitineux ont primitivement deux fémurs. Le basi- et le télofémur peuvent se réunir en un seul article (s'intégrer) au cours du temps phylogénétique, à une stase quelconque. S'ils ne sont pas encore intégrés à toutes les stases, chez un Acarien, ils se divisent dans l'ontogenèse de cet Acarien.

Ils nous montrent un bel exemple d'*inversion*, phénomène bizarre au premier abord, car un changement phylogénétique ayant toujours lieu de A vers C, nous ne le voyons se faire que de C vers A. C'est par la considération des deux sortes de temps et de leur indépendance qu'on arrive le mieux à comprendre ce phénomène. Une ligne évolutive LE de diagramme chronologique [**13**, p. 277, fig. 1] a autant de chances, à priori, lorsqu'elle n'est pas verticale, d'être montante que descendante. Un changement évolutif de A vers C a autant de chances,

à priori, d'avoir lieu de C vers A que de A vers C dans une ontogenèse.

Des deux changements inverses, l'intégration dans le temps phylogénétique T et la division dans le temps ontogénétique *t*, quel est celui qui l'emporte ? C'est l'intégration, bien entendu, puisque la seule cause de ce que nous voyons dans les ontogenèses est une tendance effective à l'intégration. Si cette tendance n'est pas arrêtée, les espèces à deux fémurs seront de moins en moins nombreuses dans l'avenir. Elles disparaîtront peut-être totalement.

Lorsque nous disons qu'un fémur entier se divise, nous devrions toujours préciser qu'il le fait dans l'ontogenèse et nous pourrions même ajouter, en rattachant cette division à l'évolution qui la provoque, qu'il se divise *encore* dans l'ontogenèse. Car la division est temporaire. Le résultat définitif est une intégration, et rien autre. Cherchons à montrer, dans les mots que nous employons, que nous ne confondons pas une ontogenèse avec une évolution [1]. Un fémur biparti que nous voyons succéder à un fémur entier dans l'ontogenèse d'un Acarien, à tel niveau (à telle stase, à tel âge) est un fémur qui a toujours été biparti au même niveau chez les ancêtres de cet Acarien [2]. Le fémur est entier au niveau plus bas parce qu'il a cessé d'être biparti, à ce niveau, avant l'époque actuelle, c'est-à-dire avant notre observation de l'ontogenèse.

VII. Nombres normaux et exceptionnels de vrais articles.

Les articles secondaires étant tous faux, le nombre des vrais articles, à un appendice quelconque, est égal ou inférieur à sept.

S'il est inférieur à sept, un problème d'homologie se pose. La solution de ce problème est donnée, dans les cas les plus nombreux et les plus importants, par l'intégration basi-télo-

[1] Je rappelle à ce sujet les « difficultés verbales » [12, p. 339].

[2] Ces ancêtres doivent être aussi des Acariens et il ne faut pas remonter dans le temps T au delà du temps primitif T_0 [**13**, p. 281].

fémorale et par la suppression de l'apotèle. Nous avons vu cela aux chapitres précédents.

Dans les autres cas, le doute ne porte jamais sur la présence ou l'absence de l'apotèle et il s'agit seulement de savoir, lorsqu'un article apparemment simple tient la place de deux ou de plusieurs articles primitifs, s'il est vraiment composé par ces articles, ceux-ci étant tous présents quoique réunis, ou s'il ne l'est pas, un ou plusieurs des articles primitifs ayant disparu. Le problème est donc posé comme celui du ou des fémurs.

On le résoud de la même façon, en étudiant l'article composé chez le plus grand nombre possible d'espèces et à toutes les stases. Si une réunion d'articles est parfaite chez certaines espèces, à certaines stases, elle peut être imparfaite chez d'autres espèces, à d'autres stases. Les réunions imparfaites sont précieuses et fournissent les meilleurs arguments.

La chaetotaxie, plus généralement l'observation des phanères, ou celle de la lyrifissure, en fournissent aussi d'excellents. Lorsque des articles se réunissent, il peut arriver que leurs poils soient tous conservés. C'est le cas le plus favorable et il n'est pas rare. Il est toutefois plus ordinaire que quelques poils disparaissent. Si un poil au moins de chacun des articles simples est gardé, il y a des chances pour qu'on le reconnaisse et qu'on ait, par conséquent, la preuve que ces articles sont présents. Les cas ardus sont ceux où l'un des articles simples, ou plusieurs, ont perdu totalement leurs poils.

J'ai étudié, chez les Acariens actinochitineux, beaucoup d'appendices n'ayant pas les sept articles primitifs. Pour aucun d'eux je n'ai pu prouver qu'un article avait disparu, sauf l'apotèle. Considérons comme très probable et admettons dans chaque cas particulier, jusqu'à preuve contraire, qu'un article primitif, lorsqu'il a perdu son indépendance et qu'il fait logiquement partie d'un article composé apparemment simple, fait réellement partie de cet article.

Nombres normaux.

Une patte a normalement six ou sept articles. Les pattes à six articles sont celles qui ont un seul fémur.

Un palpe a normalement cinq articles. Il n'a pas d'apotèle et son fémur est entier. Je ne connais aucun exemple, chez les Acariens actinochitineux, de fémur palpien divisé. Sans doute l'intégration basi-télofémorale a-t-elle eu lieu plus tôt qu'aux pattes, à cet appendice, de sorte qu'elle est maintenant achevée.

Une mandibule a normalement trois ou deux articles. Elle en a trois si l'on distingue encore, à son extrémité proximale, un trochanter. Elle en a deux dans les autres cas. Son article distal, le mors inférieur, ou mors mobile, ou doigt mobile, est l'apotèle. J'ai signalé en 1947 que son article principal, ou le corps mandibulaire, représente à la fois le tarse, le tibia, le génual et le fémur (c'est-à-dire les deux fémurs) éventuellement aussi le trochanter [**10**, p. 343, 344].

A ce que j'ai dit autrefois pour justifier l'homologie du mors mobile avec un ambulacre pédieux, j'ajoute ici un argument qui avait été oublié, celui que l'on tire de la présence, sur les mandibules des *Bdelles*, d'une lyrifissure. Une patte ou un palpe d'Acarien actinochitineux porte habituellement une lyrifissure, jamais davantage, et cette lyrifissure est toujours sur le tarse. La lyrifissure mandibulaire d'une Bdelle [**2**, p. 202, fig. 1C, en $i\alpha$] ne peut être qu'homologue de la lyrifissure d'un tarse. Or elle n'est pas sur le mors mobile. Elle est sur l'article principal indivis, tout près du condyle articulaire antiaxial de ce mors, donc très en avant, et c'est là que l'article principal doit en effet représenter l'ancien tarse.

Le même argument serait peut-être bon aussi pour les *Anactinochitinosi* et les *Notostigmata* si nous avions étudié la distribution des lyrifissures à leurs appendices, car la lyrifissure mandibulaire des Bdelles se retrouve chez eux à la même place [**2**, p. 204, fig. 2C et p. 206, fig. 3D, en $i\alpha$].

Nombres exceptionnels.

Aux pattes les nombres exceptionnels d'articles sont des réductions à cinq ou plus rarement à quatre, par la réunion du tibia au tarse (formation d'un tibiotarse) ou du fémur au génual (formation d'un fémorogénual) ou encore par la suppression de l'ambulacre. Il y a probablement d'autres cas mais je

ne les ai pas rencontrés jusqu'ici. Ces réductions ne sont communes que chez des Acariens spécialisés ou parasites. Elles sont inconnues dans de grands phylums où le parasitisme n'existe pas, celui des Oribates par exemple.

Il n'est au contraire pas rare qu'un palpe ait moins de cinq articles. Dans le genre *Tydeus*, par exemple, le fémur est réuni au génual de sorte que le palpe n'a que quatre articles. Il en a trois seulement chez *Pseudotritia*, le trochanter étant réuni au fémorogénual. Dans le genre *Epilohmannia*, il n'en a que deux parce que l'article composé contient aussi le tibia. L'article terminal (le tarse) garde toujours son indépendance.

Une mandibule non styliforme n'a jamais plus de trois articles, ni moins de deux. Les mandibules styliformes n'ont peut-être souvent qu'un article mais je n'ai guère étudié jusqu'ici ces mandibules spécialisées et je n'ai pas encore d'opinion sur ce sujet. Il y a des mandibules styliformes de plusieurs types. Dans un de ces types, la mandibule a deux articles, un gros article indivis et un apotèle perceur.

VIII. Réunions anergastiques et par ankylose.

Les réunions d'articles ne posent pas seulement des problèmes d'homologie. Elles en posent de plus subtils, où interviennent des causes. Deux articles sont-ils réunis maintenant parce qu'ils ont cessé de se séparer ou parce qu'ils ont été incorporés l'un à l'autre indépendamment de leur genèse ?

Dans le premier cas la réunion, ou intégration, est anergastique (ἀν et ἐργασια, travail). J'appelle *évolution anergastique* une évolution qui consiste seulement en ce qu'une chose qui se faisait autrefois dans le temps T, à tels âges ou à tous les âges, ne se fait plus à ces âges [1]. Les évolutions aner-

[1] Au lieu de dire évolution anergastique, on peut dire *arrêt de développement*, mais cette dernière expression, qui est très employée, me semble criticable parce que le mot « développement » n'y a pas un sens précis. Un arrêt de développement phylogénétique, s'il se fait en harmonie ascendante, n'empêche pas ce qui est supprimé d'exister encore chez l'adulte, de sorte que le développement ontogénétique n'est pas arrêté.

gastiques sont entièrement négatives. Ce sont des suppressions pures. Nous en avons vu un exemple aux fémurs des pattes. Un fémur est entier parce que les deux articles qui occupaient la même place que lui, autrefois, ne se séparent plus l'un de l'autre. Une partie de l'arthrogenèse est annulée.

En 1952 [**15**, p. 563] j'ai donné de l'évolution anergastique une définition un peu différente de celle que je donne maintenant. Je préfère la nouvelle définition parce qu'elle est plus générale, plus complète. Une évolution anergastique peut être ascendante, descendante ou verticale. Rien ne l'empêche aussi d'être dysharmonique.

Les *intégrations anergastiques sont des effets d'une orthogenèse* régressive qui a fortement agi sur les Acariens actinochitineux. Il faut attribuer à cette régression non seulement la réduction très fréquente à un du nombre des fémurs des pattes, mais aussi la réduction constante à un du nombre des fémurs du palpe et la réduction constante à deux, ou à un, du nombre des articles de la mandibule autres que l'apotèle. Aux pattes l'évolution des fémurs n'est pas terminée et cela nous permet de voir qu'elle est ascendante. Les intégrations anergastiques, aux appendices, sont des prorégressions [**13**, p. 278].

Dans le deuxième cas, on peut dire que l'intégration s'est faite par ankylose, ou encore par soudure ou coalescence [1]. Un très bon exemple de ce cas est donné par le fémorogénual de *Fusacarus* [17, p. 387 à 394, fig. 1A à 1F]. Les formes de cet article composé ne peuvent évidemment pas se comprendre si l'on ne fait pas intervenir une cause qui a apporté du neuf et même une forte dose de bizarrerie. J'ai supposé accessoirement que cette cause est une extension des sclérites (une ankylose par scléritisation). L'important est qu'elle soit sûrement d'une autre sorte que celle qui a réuni le télofémur au basifémur chez tant d'Acariens.

On arrive à la même idée par l'ontogenèse car les larves et les nymphes de *Fusacarus* ont des génuaux et des fémurs bien séparés et normaux à toutes les pattes [**17**, p. 390, fig. 2A

[1] Ces mots ne sont guère satisfaisants, car ils ne choqueraient pas s'ils étaient employés pour décrire la réunion des fémurs. Peut-être vaudrait-il mieux, dans ce cas, qualifier l'intégration d'*ergastique*.

à 2D]. L'intégration n'a eu lieu qu'au niveau supérieur, celui de l'adulte. Son statut est donc rétrorégressif.

J'ai pris *Fusacarus* comme exemple et je l'ai décrit en détail afin de montrer le mieux possible que certaines intégrations ne sont pas anergastiques, mais *Fusacarus* est probablement un cas extrême. Il faudrait en étudier d'autres. Nous sommes loin de pouvoir encore définir les caractères des intégrations « ergastiques ».

IX. Conclusion.

Chez les Acariens actinochitineux, le nombre primitif des articles est sept à un appendice quelconque. Les sept articles primitifs sont le *trochanter*, le *basifémur*, le *télofémur*, le *génual*, le *tibia*, le *tarse* et l'*apotèle*. Ils n'ont subsisté et gardé leur indépendance qu'aux pattes, dans certaines familles. Ce cas mis à part, le nombre actuel des articles est différent de sept. Il n'est supérieur à sept que très exceptionnellement, aux pattes, et les articles en surnombre sont alors de faux articles. Il n'est jamais supérieur à cinq à un palpe, ni à trois à une mandibule.

Les évolutions qui ont changé les nombres d'articles ne sont pas les mêmes à tous les appendices ni chez tous les Acariens. Dans l'état de nos connaissances, nous pouvons distinguer des évolutions de cinq sortes:

La plus générale et la plus importante, régressive, est une *suppression locale de l'arthrogenèse*. Des articles sont maintenant réunis parce qu'ils ont cessé de se séparer. J'appelle *anergastique* ce genre de réunion et je lui attribue le remplacement des deux fémurs par un seul, aux pattes et au palpe, ainsi que la formation, à la mandibule, du gros article indivis. Celui-ci est la somme de tous les articles primitifs moins l'apotèle, qui est le mors mobile, et moins le trochanter dans les cas où ce dernier article est encore discernable. D'autres réunions d'articles, plus particulières, sont peut-être aussi des réunions anergastiques.

Les réunions anergastiques, si elles ont toujours les mêmes caractères qu'aux fémurs des pattes, sont des évolutions harmoniques ascendantes. Elles se traduisent donc, dans une

ontogenèse quelconque, lorsqu'elles ne sont pas achevées, par le phénomène inverse d'une réunion, c'est-à-dire par une division. A l'*intégration phylogénétique* de deux fémurs correspond la *bipartition ontogénétique* d'un fémur.

Une autre sorte d'évolution régressive, celle par *ankylose*, ou par *soudure*, réunit des articles indépendamment de leur genèse. Elle est régressive par son résultat mais est due à une cause de nature progressive ou spécialisatrice. Le seul exemple certain de ce cas (parce qu'il a été seul étudié) est celui des fémorogénuaux de *Fusacarus*. Il y en a certainement d'autres.

La troisième sorte d'évolution régressive est la *suppression d'un article*, ou de plusieurs. Elle est très importante pour l'apotèle car cet article a disparu au palpe dans tous les cas. Rien ne prouve jusqu'ici qu'elle ait supprimé d'autres articles.

L'évolution progressive la moins exceptionnelle est celle qui a provoqué la formation, entre les deux extrémités d'un article, d'une *zone de pliage*. L'article est alors séparé en deux, toujours imparfaitement. Cette évolution a principalement agi sur les tarses. La partie antérieure du tarse, entre la zone de pliage et l'apotèle, est le *prétarse*. Un prétarse est un morceau du vieux tarse. Ce n'est pas un article secondaire.

L'autre évolution progressive, très rare, sauf dans certaines familles d'Acariens prostigmatiques, est celle qui fait apparaître des *articles neufs*. Ceux-ci sont de *faux articles*. Ils ne sont pas équipés comme les vrais. Ils ne sont mus qu'indirectement, par des impulsions données à d'autres articles.

Université de Genève.
Institut de Zoologie
et d'Anatomie comparée.

Mai 1954.

TRAVAUX CITÉS

1. GRANDJEAN, F. « Les poils des épimères chez les Oribates » (*Bull. Mus. Hist. natur. Paris*, 2e série, t. 6, p. 504 à 512, 1934).
2. —— « Observations sur les Acariens » (2e série) (*Bull. Mus. Hist. natur. Paris*, 2e série, t. 7, p. 201 à 208, 1935).

3. GRANDJEAN, F. « Un Acarien synthétique : *Opilioacarus segmentatus* With » (*Bull. Soc. Hist. natur. Afrique du Nord*, t. 27, p. 413 à 444, 1936).

4. —— « Observations sur les Bdelles » (*Ann. Soc. Entom. France*, t. 107, p. 1 à 24, 1938).

5. —— « Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata » (*Ann. Sc. natur. Paris, Zoologie*, 11e série, t. 2, p. 1 à 122, 1939).

6. —— « L'ambulacre des Acariens » (1re série) (*Bull. Mus. Hist. natur. Paris*, 2e série, t. 13, p. 422 à 429, 1941).

7. —— « Le développement postlarvaire d'*Anystis* » (*Mém. Mus. nat. Hist. natur. Paris*, nouvelle série, t. 18, p. 33 à 77, 1943).

8. —— « L'ambulacre des Acariens » (2e série) (*Bull. Mus. Hist. Natur. Paris*, 2e série, t. 15, p. 303 à 310, 1943).

9. —— « Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata » (2e série) (*Ann. Sc. natur. Paris, Zoologie*, 11e série, t. 4, p. 85 à 135, 1942 [1943] et t. 5, p. 1 à 59, 1943 [1945]).

10. —— « L'origine de la pince mandibulaire chez les Acariens actinochitineux » (*Arch. Sc. phys. et natur. Genève*, 5e période, t. 29, p. 305 à 355, 1947).

11. —— « Observations sur les Acariens » (10e série) (*Bull. Mus. Hist. natur. Paris*, 2e série, t. 19, p. 76 à 83, 1947).

12. —— « Les deux sortes de temps du biologiste » (*C. R. Acad. Sciences, Paris*, t. 233, p. 336 à 339, 1951).

13. —— « Les relations chronologiques entre ontogenèses et phylogenèses d'après les petits caractères discontinus des Acariens » (*Bull. biol. France et Belgique*, t. 85, p. 269 à 292, 1951).

14. —— « Au sujet de l'ectosquelette du podosoma chez les Oribates supérieurs et de sa terminologie » (*Bull. Soc. Zool. France*, t. 77, p. 13 à 36, 1952).

15. —— « Sur les articles des appendices chez les Acariens actinochitineux » (*C. R. Acad. Sciences, Paris*, t. 235, p. 560 à 564, 1952).

16. —— « Le morcellement secondaire des tarses de *Tarsolarkus* » (*Arch. Zool. expérim. et générale*, Paris, t. 89, *Notes et Revue*, p. 113 à 123, 1952).

17. —— « La coalescence fémorogénuale chez *Fusacarus* » (*Bull. Mus. Hist. natur. Paris*, 2e série, t. 25, p. 387 à 394, 1953).

18. KÄSTNER, A. « Die Mundwerkzeuge der Spinnen, ihr Bau, ihre Funktion und ihre Bedeutung für das System » (1. Teil, *Orthognatha, Paleocribellata*) (*Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere*, t. 72, p. 1 à 144, 1952).

19. MICHAEL, A. D. « British Oribatidae », t. 1, *Ray Society*, London, 1883.

20. NICOLET, H. « Histoire naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris (*Arch. Mus. Hist. natur. Paris*, t. 7, p. 381 à 482, 1855).

21. VACHON, M. « Remarques sur l'arthrogenèse des appendices à propos d'un cas de symmélie partielle chez un Pseudoscorpion, *Chelifer cancroides* L. » (*Bull. biol. France et Belgique*, t. 81, p. 177 à 194, 1947).