

**Zeitschrift:** Archives des sciences physiques et naturelles  
**Herausgeber:** Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève  
**Band:** 29 (1947)  
  
**Artikel:** L'origine de la pince mandibulaire chez les acariens actinochitineux  
**Autor:** Grandjean, François  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-742263>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 22.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# L'ORIGINE DE LA PINCE MANDIBULAIRE CHEZ LES ACARIENS ACTINOCCHITINEUX

PAR

**François GRANDJEAN**

(Avec 4 fig.)

---

## I. INTRODUCTION

J'ai attiré l'attention à plusieurs reprises et dès 1935 (2, p. 120 à 122) <sup>1</sup> sur le rôle essentiel des poils dans l'évolution du gnathosoma et de ses appendices chez les Acariens actinochitineux. L'hypertrophie <sup>2</sup> adaptatrice de certains poils a construit, dans cette région du corps, des organes importants ou des parties importantes d'organes. Un Oribate, par exemple, saisit toujours sa nourriture entre des poils, soit qu'il la pince entre les mors de ses mandibules, ou chélicères, soit qu'il la broie entre ses maxilles. Un caractère si étrange et si rare

<sup>1</sup> Voir à la fin l'index des travaux cités.

<sup>2</sup> Il y a deux sortes d'hypertrophies. Celle proprement dite est le grossissement considérable d'un organe. Celle par coalescence est le grossissement par la soudure d'organes voisins. L'organe composé, ou multiple, qui en résulte, peut être hypertrophié, en même temps, au premier sens. Dans ce travail, si aucune indication contraire n'est donnée, tous les cas sont rassemblés sous le vocable « hypertrophie ». Ainsi lorsque je dis que le mors fixe ou mobile de la mandibule est un poil hypertrophié je n'entends pas exclure qu'il soit le résultat d'une coalescence entre poils. Du reste, la coalescence est une hypothèse très sérieuse (11, p. 1252). On y est conduit par la remarquable mandibule de *Pterochthonius angelus* (fig. 4). J'en parle notamment page 346.

aurait dû, semble-t-il, avoir attiré depuis très longtemps l'attention des observateurs. Il a passé, au contraire, inaperçu, et c'est parce que, dans la presque totalité des cas, il ne se révèle à aucun degré dans les formes extérieures. Rien n'avertit, au premier examen, que les mors et les maxilles soient des poils. Les mandibules des Oribates ont des formes en pince très ordinaires (fig. 2) et leurs maxilles ressemblent aux coxas masticateurs d'une paire d'appendices articulés qui seraient les palpes. La convergence est intervenue.

Pour démasquer celle-ci nous disposons de deux moyens principaux. Le premier est d'étudier à fond la structure. Le deuxième est de chercher des espèces primitives, c'est-à-dire à convergence moins parfaite, ou même, s'il en existe encore, ayant échappé complètement à la convergence.

Le premier moyen donne des résultats remarquables. On découvre et on définit une espèce particulière de chitine, à laquelle j'ai donné, à cause de son apparence optiquement fibreuse et rayonnée, le nom d'*actinochitine* (2, p. 119 à 126). L'*actinochitine* est très biréfringente, uniaxe, négative, iodophile. On la distingue facilement des autres espèces de chitine car il suffit d'observer entre nicols. L'iodophilie, c'est-à-dire la colorabilité sélective par l'iode, est à vérifier de temps en temps (1, p. 37).

Ensuite, ayant étudié, dans des cas aussi nombreux et variés que possible, la manière dont l'*actinochitine* est distribuée dans le tégument d'un Acarien qui en possède, on se convainc qu'elle existe seulement dans les poils. La division des Acariens en deux groupes majeurs en résulte. D'un côté sont ceux dont les poils contiennent de l'*actinochitine*; je les appelle *Actinochitinosi* ou *Acariens actinochitineux* (Oribates, Tyroglyphes, Acariens prostigmatiques et endéostigmatiques, Tarsonemini, Tetrápodili). De l'autre sont ceux dont les poils ne contiennent jamais d'*actinochitine*; je les appelle *Anactinochitinosi* ou *Acariens anactinochitineux* (Gamases, Uropodes, Ixodes, Argasidés, Holothyridés) <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Un 3<sup>e</sup> groupe majeur est formé par les *Notostigmata*, avec le seul genre *Opilioacarus*.

Enfin on aboutit à une règle qui s'énonce ainsi: *tout organe contenant de l'actinochitine, s'il n'est pas manifestement un poil par sa forme et ses autres caractères, provient de la transformation phylogénétique d'un poil.*

D'après cette règle, ou plutôt ce *critérium actinochitineux*, les deux mors de la mandibule, la maxille et l'ongle tibial du palpe, chez les *Actinochitinosi*, ne sont pas des parties, ou des apophyses du squelette chitineux externe (ectosquelette), mais des poils hypertrophiés. Les apophyses de l'ectosquelette, extrêmement communes et diverses dans certaines familles, sont toujours monoréfringentes, donc éteintes entre nicols croisés à angle droit. Les 4 organes que je viens de citer, au contraire, sont fortement éclairés et leurs limites sont nettes, le passage à la zone obscure qui les entoure à leur base étant brusque.

Le deuxième moyen de démasquer la convergence, qui est de chercher les cas primitifs, exige davantage de travail, mais ses résultats sont aussi remarquables que ceux du premier, plus remarquables même, car les cas primitifs nous font voir les choses plus directement. Disons tout de suite qu'ils confirment, sans aucune exception, le critérium actinochitineux, de sorte qu'ils enlèvent à la règle énoncée plus haut ce qu'elle pouvait paraître avoir d'hypothétique au premier abord.

Il est toujours bon, lorsque l'on étudie un organe, de savoir s'il est constant ou susceptible de manquer. Relevons donc pour les *Actinochitinosi*, les fréquences des 4 organes, sans tenir compte, toutefois, des espèces trop spécialisées, celles qui ont des mandibules styloformes par exemple <sup>1</sup>:

Le mors mobile de la mandibule, c'est-à-dire le poil hypertrophié du doigt mobile, ne manque jamais.

Le mors fixe de la mandibule, c'est-à-dire le poil hypertrophié du doigt fixe, n'est pas constant, car dans plusieurs familles importantes d'Acariens prostigmatiques la mandibule n'en possède aucune trace (mandibule trombidiforme) et nous

<sup>1</sup> Plus généralement, dans ce travail, je n'étudie pas les effets extrêmes de l'évolution. Je m'occupe seulement des formes normales et de celles qui sont plus primitives que les normales.



n'avons pas de motif sérieux pour le déclarer disparu par régression.

La maxille est un organe exceptionnel réservé aux Oribates proprement dits, aux Palaeacariformes et à la plupart des *Endeostigmata*.

Quant à l'ongle tibial du palpe il n'existe que dans la section *Dactylognatha* des Acariens prostigmatiques.

L'échelle des fréquences, pour les 4 organes, a donc des degrés très différents. La probabilité que nous avons de trouver actuellement, parmi les *Actinochitinosi*, des cas primitifs, a-t-elle un rapport avec cette échelle ? Bornons-nous à constater, sans nous poser une question aussi générale et scabreuse, que cette probabilité a aussi des degrés très différents, et qu'ils sont rangés dans le même ordre :

Je n'ai pas encore trouvé un seul mors mobile dont on puisse dire qu'il est franchement primitif.

Au doigt fixe au contraire il y a des Acariens peu nombreux, mais d'un grand intérêt, qui portent en guise de mors un poil évident ou même plusieurs poils.

La maxille est presque aussi fréquemment primitive que perfectionnée. Chez les *Endeostigmata* elle est peu différente d'un poil quand elle existe et il en est souvent ainsi dans une section importante des Oribates, celle des *Enarthronota*.

L'ongle tibial, enfin, se révèle presque toujours, au premier examen, pour un poil, sans qu'il soit nécessaire d'employer les nicols.

Dans le présent travail nous n'étudierons que les mandibules. Cependant je devrai citer les maxilles, à cause de la ressemblance de leur forme primitive, chez les *Hypochthoniidae*, avec le mors supérieur des mandibules du type *Amnemochthonius*. Je parlerai aussi de l'ongle tibial pour discuter son apparente analogie à un mors supérieur de mandibule. Il me semble, dans ces conditions, et à cause de la communauté d'origine des 4 organes, qu'il n'est pas inutile, pour terminer cette introduction, de donner quelques brefs renseignements sur la maxille et sur l'ongle tibial du palpe.

La *maxille*, de chaque côté, est un poil implanté derrière la lèvre latérale de la bouche. Ce poil « maxillaire » a subi, dans

certaines phylums, une évolution progressive. Il a grossi et s'est aplati. La maxille primitive ainsi formée est un organe allongé flanquant la lèvre. Ordinairement, son bord distal, et la partie distale de son bord inférieur, sont découpés en lobes arrondis ou anguleux (2, p. 121, fig. 1C; 7, p. 77, fig. 12B; 6, p. 59, fig. 2C, 2D). Sa région proximale isotrope représente le tubercule de base du poil maxillaire. A ce stade la maxille n'est pas un organe mobile et elle est incapable de toucher sa symétrique. Son rôle physique est de protéger la lèvre molle, ou de râcler le bord antiaxial de la pince mandibulaire quand celle-ci recule, ou encore simplement de guider le mouvement de la mandibule en l'empêchant de trop s'écarter du plan sagittal.

A un stade plus avancé de l'évolution, celui que nous montrent la plupart des Oribates, les deux maxilles symétriques se sont agrandies du côté ventral jusqu'à se toucher. Elles sont devenues mobiles, car une charnière s'est formée derrière elles. Ce sont alors de grands organes, solides et dentés, insérés devant les palpes, s'ouvrant et se fermant sous la bouche (2, p. 121, fig. 1A, 1B). Il est donc naturel de les appeler des mâchoires, ou des maxilles, bien qu'elles ne soient pas homologues de ce que l'on désigne ordinairement par ce nom chez les Arthropodes.

L'ongle tibial du palpe, toujours disto-dorsal, n'est parfois qu'un calcar à peu près droit, de forme simple et de taille peu considérable. Il peut aussi être grand et denté, bifide ou trifide. A son plus haut degré de différenciation, chez les larves de *Smaris latreillei* par exemple, c'est un énorme harpon à deux branches, bien plus long que le tarse, aussi large que le tibia à sa base et fondu exactement avec cet article, du côté dorsal, comme s'il n'en était qu'un prolongement.

La qualification de « tibial », pour cet ongle, est juste, car l'article terminal primitif du palpe a complètement disparu chez tous les Acariens actinochitineux<sup>1</sup>. L'article terminal actuel est donc le tarse et le pénultième, porteur de l'ongle, le tibia.

<sup>1</sup> Il en subsiste des traces chez les Acariens anactinochitineux; ce que j'ai dit autrefois de l'« ongle du palpe » à propos d'*Holothyrs*

## II. LA STRUCTURE D'UN POIL ACTINOCHITINEUX

La figure 1, en A, B, C, D, schématise la structure d'un poil actinochitineux et la manière dont il est implanté dans le squelette externe. Bien que l'ectostracum soit en général formé de deux couches différemment colorables, je suppose, pour simplifier, qu'il est homogène. Je suppose aussi que la racine du poil est actinochitineuse à sa surface comme dans sa masse. Le schéma ne fait alors intervenir que 4 espèces de chitine, indiquées par la légende. Observées sous une faible épaisseur elles sont toutes monoréfringentes, sauf l'actinochitine.

Celle-ci est représentée par un pointillé. J'ai cependant mis par exception, au lieu de pointillé, sur les coupes B et D, des lignes rayonnantes. Un rayon quelconque, en un quelconque de ses points, est l'axe optique  $Np$  de l'actinochitine (1, p. 37). En lumière ordinaire on ne voit pas de rayons tandis que la lumière polarisée fait apparaître en noir ceux qui sont parallèles ou perpendiculaires aux vibrations des nicols, les autres rayons étant éclairés. La section transversale d'un poil actinochitineux, par conséquent, montre une croix noire dont l'orientation ne change pas quand on fait tourner la platine du microscope. Sur les coupes B et D les faisceaux accentués de rayons à angle droit rappellent ce fait.

Dans l'orientation longitudinale tous les points de l'axe actinochitineux sont éteints ensemble, à condition, naturellement, que le poil soit rectiligne et à peu près cylindrique. Il est alors parallèle ou perpendiculaire aux nicols. Dans un autre azimuth l'axe actinochitineux du poil est éclairé selon deux

et des *Mesostigmata*, s'applique aux derniers vestiges de l'article terminal primitif (5, p. 429, en renvoi).

L'article terminal primitif existe au palpe des *Notostigmata* (*Opilioacarus*), où c'est un petit article bidactyle, à l'extrémité du tarse, ayant tous les caractères d'un ambulacre pédieux simple. Les deux tendons *ts* et *ti*, qui sont fixés de la manière habituelle à la minuscule pièce basilaire portant les 2 ongles, ne sont pas dessinés (ni la pièce basilaire) sur mon ancienne figure de 1936 (5, p. 434, fig. 5 A).

bandes parallèles de bordure, séparées par une zone centrale qui reste noire. Dans cette zone centrale, en effet, les rayons lumineux qui traversent l'actinochitine ont partout la direc-

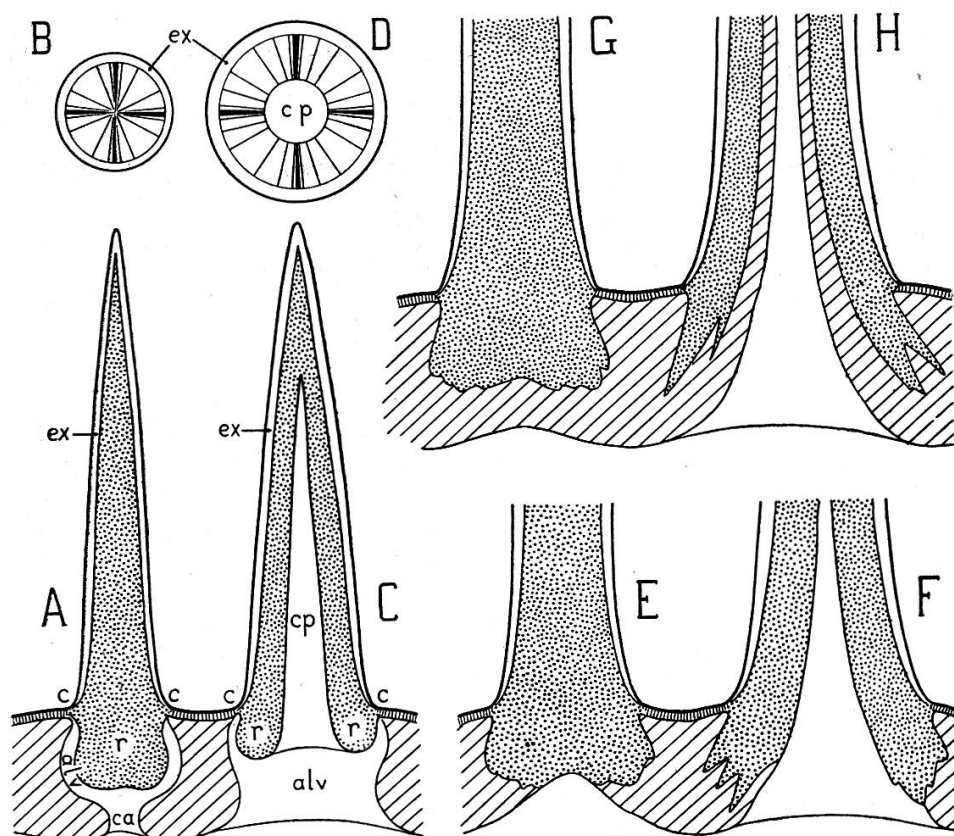


Fig. 1.

Structure schématique d'un poil actinochitineux. — A, poil normal coupé en long. — B, *id.* coupé en travers dans sa partie externe. — C, poil creux coupé en long. — D, *id.* coupé en travers. — E, poil à racine soudée coupé en long, 1<sup>er</sup> type, région proximale, quand il est plein. — F, *id.* quand il est creux. — G, poil à racine soudée coupé en long, 2<sup>e</sup> type, région proximale, quand il est plein. — H, *id.* quand il est creux. — Le pointillé représente l'actinochitine; les hachures larges obliques, l'ectostracum; les hachures serrées perpendiculaires à la surface, l'epiostracum; la couche externe du poil, *ex*, est en blanc; *c*, collet; *r*, racine; *alv*, alvéole; *ca*, canal de l'alvéole; *cp*, canal du poil.

tion de *Np* et par conséquent ne peuvent donner lieu à biréfringence.

Les ornements d'un poil, ses barbes ou barbules en particulier, sont constitués d'ordinaire par la couche externe seule. L'axe actinochitineux est simple, lisse. Dans certains cas

cependant il reproduit, par sa surface, d'une façon vague ou précise, la forme extérieure du poil. Aux sensilli de *Parhypochthonius aphidinus*, par exemple, il émet des branches secondaires qui s'engagent dans les barbes et en forment les axes.

Un poil peut aussi, sans être orné, avoir acquis une forme particulière adaptée à une fonction. A cette catégorie appartiennent les poils hypertrophiés de grande importance dont j'ai parlé dans l'introduction. Rien d'essentiel n'est changé à la structure et l'on reconnaît les mêmes espèces de chitine, avec la même façon d'être disposées les unes par rapport aux autres; mais les formes n'étant plus simples il ne peut plus être question de croix noire ou d'extinction simultanée. La seule règle, s'il y en a une, est probablement que les lignes optiques ayant pour condition, à l'intérieur de l'actinochitine, d'être partout tangentes à  $Np$ , aboutissent perpendiculairement à la surface extérieure. Par surface extérieure il faut entendre la surface de contact entre l'actinochitine et la couche externe du poil.

J'ajoute que cette dernière couche, chez les Oribates supérieurs, et aussi chez d'autres Acariens, s'est modifiée aux dents des maxilles et des mors mandibulaires, et qu'elle est devenue très dure et biréfringente. Dans ce cas une 5<sup>e</sup> espèce principale de chitine, la *chitine dentaire*, intervient, et les nicols ne suffisent pas toujours à la distinguer simplement et complètement de l'actinochitine. Des colorations sélectives permettent d'y parvenir.

#### SOUDURE DU POIL AU TÉGUMENT

Ordinairement la racine d'un poil est libre dans son alvéole ectostracal et elle communique avec l'intérieur du corps par un canal. Le poil, comme on sait, a un rôle sensitif, et des cellules, à sa base, exercent ce rôle.

Il arrive cependant quelquefois qu'il n'y ait plus d'alvéole, ni de canal, et que la racine soit soudée à l'ectostracum. Le rôle sensitif a disparu, remplacé par un rôle mécanique. Deux cas généraux sont possibles a priori, suivant que la racine du poil reste en contact avec le milieu interne (fig. 1 E, 1 F) ou

en est séparée par l'ectostracum (fig. 1 G, 1 H), le 2<sup>e</sup> cas paraissant correspondre à une évolution progressive plus accentuée.

La soudure s'est faite à des degrés très divers. Quand elle a conservé à la racine sa forme simple arrondie elle n'est pas toujours facile à déceler, surtout s'il s'agit d'un poil creux dont le canal, avant la soudure, était déjà large comme sur la figure 1 C. Ce cas doit être celui de nombreux calcars.

Lorsqu'elle est plus avancée la soudure se révèle beaucoup mieux, principalement par la forme de la racine, qui est alors anguleuse et même pourvue d'indentations très aiguës. Il en est ainsi, le plus souvent, à l'ongle central des ambulacres (8, p. 427, fig. 1 C, 2 A; 9, p. 307, fig. 2 C), aux mors de la mandibule (fig. 2 B, 2 C; 2, p. 121, fig. 1 D) et à la maxille (2, p. 121, fig. 1 A, 1 B, 1 C).

La soudure amène l'actinokhitine biréfringente de la racine et la chitine isotrope de l'ectostracum à un contact très intime, sans jamais les mélanger. Quelque fortement compénétrées qu'elles soient les deux sortes de chitines restent distinctes et leur surface de séparation est visible entre nicols<sup>1</sup> pourvu qu'elle se présente avec des contours apparents du type ordinaire, plus ou moins largement arrondis. On la voit même alors sans le secours des nicols, dans la plupart des cas, discrètement, mais nettement, parce que la chitine ectostracale est plus colorée et moins limpide que l'actinokhitine, et qu'elle n'a pas exactement le même indice moyen.

On aura localement de la peine à voir une limite si la surface est déchiquetée, et notamment si l'actinokhitine est une lame étroite pénétrant comme un coin dans la chitine ectostracale. Ce cas est fréquent. Quand une lame de cette sorte est vue de champ, sur la tranche, elle est bien éclairée entre nicols. Quand elle est à plat, ou faiblement inclinée sur le plan de la préparation, elle ne donne lieu, au contraire qu'à des effets optiques insignifiants et elle peut échapper complètement à l'examen.

<sup>1</sup> Il faut faire tourner la platine d'un angle convenable. Cette condition est toujours sous-entendue quand on parle d'examen en lumière polarisée.



### III. LES CARACTÈRES NORMAUX DE LA MANDIBULE

*Camisia segnis* (HERM.), un Oribate commun, nous servira d'exemple (fig. 2).

La mandibule se compose d'une partie principale, ou *corps mandibulaire*, portant le *doigt fixe*, et d'un article terminal ou *doigt mobile*. Elle n'est pas entièrement externe car la peau synarthrodiale très souple et très mince qui la relie au reste du gnathosoma ne s'attache pas à elle à sa base. Elle lui est fixée selon la ligne *en* qui passe à peu près à son tiers postérieur.

Derrière *en* la chitine ectostracale est incolore, limpide, compacte. Cette région n'est pas de nature apodématique. Elle a fait partie du squelette extérieur et c'est par un phénomène secondaire de décollement entre les couches épi- et ectostracale qu'elle est devenue interne.

Devant *en* la chitine ectostracale est teintée, un peu trouble, et poreuse. La porosité se manifeste, dans l'examen à plat, par une ponctuation forte, et quand on observe le squelette sur sa tranche, par des « stries », lesquelles sont de fins canaux qui percent l'ectostracum perpendiculairement à sa surface et s'arrêtent à l'epiostracum. Elle est du même type qu'aux aires poreuses respiratoires et de même aspect. Elle occupe la plus grande partie de la surface antiaxiale du corps mandibulaire, devant *en*, traverse le dos et descend sur la face paraxiale. Je ne l'ai représentée que sur la figure 2 C, incomplètement. En avant elle ne peut aller au delà du poil *chb*, car le mors fixe, contre la base duquel ce poil est implanté, n'appartient pas à l'ectosquelette.

La région ventrale du corps mandibulaire est compliquée et intéressante mais je n'en dis qu'un mot dans ce travail. Je crois qu'il faut considérer tout ce qui est au-dessous de la ligne *sr* des figures 2 A et 2 C comme un reste de trochanter. En avant, ce reste est terminé par un long processus (*pr. v.*, fig. 2 C). En arrière on en voit partir le tendon *toi* (fig. 2 A). Un autre tendon, plus gros que le précédent, désigné par *tos*,

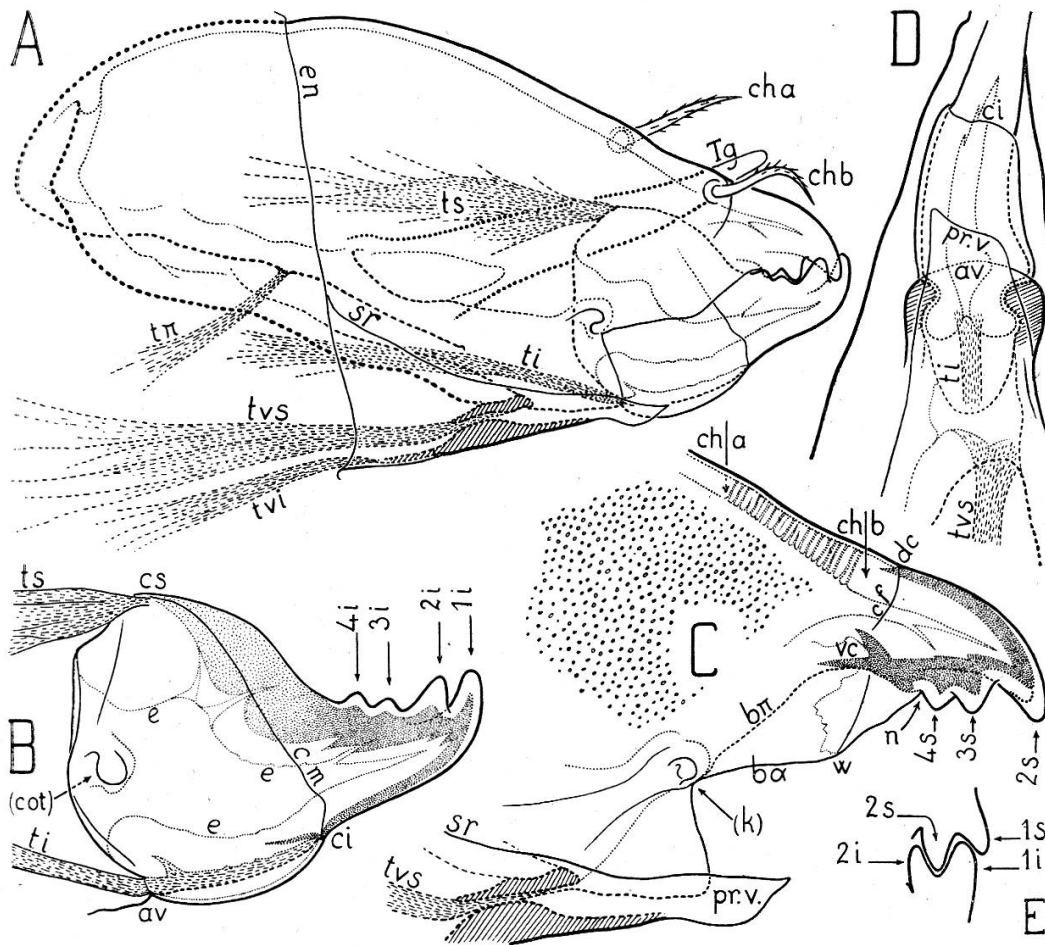


Fig. 2.

*Camisia segnis* (Herm.). Mandibule droite. Exemple de Périgueux (Dordogne). — A ( $\times 607$ ), entière, vue latéralement. — B ( $\times 898$ ), le doigt mobile, séparé, dans la même orientation. — C ( $\times 898$ ), l'extrémité antérieure de la même mandibule, dans la même orientation, après l'enlèvement du doigt mobile; les gros points sont les pores de l'aire poreuse; les canaux perpendiculaires à la surface, sur le contour apparent dorsal, sont les mêmes pores vus en long. — D ( $\times 792$ ), mandibule vue de dessous, dans la région des condyles. — E ( $\times 792$ ), dents antérieures vues de devant, quand la pince est fermée. — Le pointillé fin représente l'actinochitine en coupe optique, c'est-à-dire sensiblement son intersection avec le plan de pseudosymétrie; un figuré de traits parallèles interrompus distingue les tendons; des hachures obliques ont été mises localement sur l'ectostracum en coupe optique (région ventrale de la mandibule en A et C, condyles en D).



attaché à la base de l'article principal indivis, est situé à un niveau légèrement plus élevé. Un troisième tendon,  $t\pi$ , part de la nervure paraxiale de base.

Dorsalement le corps mandibulaire est pourvu de 2 poils ordinaires, *cha* et *chb*. Le poil *chb* ne pourrait pas être implanté plus distalement puisqu'il n'a devant lui que le mors fixe, c'est-à-dire un autre poil.

Latéralement, du côté paraxial, la figure 2 A montre l'organe de Trägårdh, en forme de cône allongé et aplati. Sa pointe, en *Tg*, dépasse un peu le contour apparent dorsal.

Les deux condyles (*k*) du doigt mobile sont portés par le corps mandibulaire à son bord antérieur et ils font surtout saillie du côté interne. On ne voit clairement leur fonction que sur la figure 2 D où je les ai marqués par des hachures. Le condyle paraxial est un peu plus gros et plus accentué que l'antiaxial. Sur les figures 1 A et 1 C les condyles se projettent l'un sur l'autre puisqu'ils sont pseudosymétriques; les contours qui leur correspondent sont en traits pleins pour l'antiaxial et en traits pointillés pour le paraxial.

Au doigt mobile deux fossettes, ou cavités cotyloïdes, reçoivent la convexité des condyles (fig. 2 D). Comme pour les condyles, j'ai représenté aussi ces fossettes à plat, projetées l'une sur l'autre, en traits pleins pour l'antiaxiale et en traits pointillés pour la paraxiale (fig. 2 B, en *cot*). L'absence d'arêtes vives donne à leurs contours beaucoup de mollesse et d'indécision lorsqu'on les voit dans l'orientation latérale.

Les fossettes cotyloïdes et les condyles définissent un axe transversal autour duquel le doigt mobile peut tourner. Deux tendons antagonistes, le releveur *ts* et l'abaisseur *ti*, commandent la rotation.

Les dents des deux mors alternent et s'engagent les unes dans les autres quand la pince est fermée (fig. 2 A). La dent paraxiale antérieure du mors fixe est cachée dans l'orientation des figures 2 A et 2 C. On la voit figure 2 E, en 1 s.

Le doigt mobile a aussi une aire poreuse. Je ne l'ai pas représentée. Sur la figure 2B elle occuperait la plus grande partie de la surface entre la ligne *cm* et le bord postérieur. Les pores sont gros et irréguliers.

## OBSERVATION ENTRE NICOLS

La description précédente, très résumée, est faite d'après le seul examen en lumière ordinaire. Entre nicols on s'aperçoit, comme je l'ai dit plus haut, que les mors s'éclairent à la manière des poils. Ils le font plus vivement car ils sont plus épais. Ce sont des poils hypertrophiés.

*Le doigt mobile.* — Pour étudier le poil hypertrophié du doigt mobile détachons cet article et examinons-le à part (fig. 2B). Déjà en lumière ordinaire, quoique faiblement, et beaucoup mieux en lumière polarisée, les limites du poil apparaissent. Sa base va de *ci* à *cs*. Entre ces points la ligne superficielle *cm*, dessinée seulement sur la face antiaxiale, est le collet.

En mettant au point dans le plan de pseudosymétrie on voit les deux contours apparents quasi continus qui limitent en arrière la chitine ectostracale et l'actinochitine. Le premier est indiqué par des lettres *e*, *e*... D'un côté de ce contour, à l'extérieur, nous avons l'ectostracum et de l'autre, à l'intérieur, la cavité centrale<sup>1</sup>. Le deuxième contour sépare la zone pointillée, c'est-à-dire l'actinochitine, de l'ectostracum. Les détails de ces contours, naturellement, changent un peu d'un exemplaire à l'autre. L'ectostracum s'avance fortement du côté distal et il tapisse partout la cavité du doigt mobile comme dans le schéma de la figure 1H.

L'ancienne racine est profondément modifiée mais on la reconnaît à certains endroits, notamment près de *ci* où la mince bande actinochitineuse qui part de ce point, sur la figure 2B, et se dirige en arrière, est sa coupe optique. Ce qui représente la racine est donc une lame de très faible épaisseur partant du collet, enrobée dans la chitine ectostracale et for-

<sup>1</sup> Le doigt mobile est creux. Sa cavité centrale disparaît en pointe en avant tandis qu'en arrière elle s'ouvre dans le corps mandibulaire après s'être rétrécie. La figure 2 D montre cette cavité entre les deux parois latérales épaisses du doigt mobile. On constate aussi, en comparant les figures 2 B et 2 D, que le doigt mobile est aplati dans un plan vertical.

mant à la base du poil hypertrophié une sorte de couronne à bord libre aigu. Je n'ai pas dessiné ce bord car il est extrêmement difficile à voir tout entier dans l'orientation de la figure 2B.

*Le doigt fixe.* — Le doigt mobile une fois enlevé, on voit mieux la structure du doigt fixe. Son mors, c'est-à-dire son poil hypertrophié, est dessiné sur la figure 2C avec les conventions adoptées pour le mors inférieur. La structure est la même. Cependant il y a une difficulté.

La ligne *cf*, qui est le collet, est nette sur le dos de la mandibule. Elle reproduit exactement la ligne *cm* du doigt mobile. On la suit d'abord sans peine vers le bas, mais elle devient vague ensuite et on ne voit pas clairement à quel endroit elle rejoint le bord  $b\alpha$  de la joue antiaxiale.

Celle-ci est un tectum très mince qui recouvre et protège le doigt mobile. Du côté paraxial existe un tectum semblable (joue paraxiale) qui est moins grand et dont le bord est en  $b\pi$  sur la figure 2C.

Sur la joue antiaxiale j'ai marqué deux lignes, l'une en trait plein et l'autre en pointillé, partant toutes les deux du bord au point  $\omega$ . La petite surface triangulaire qui est à droite de la ligne en trait plein, jusqu'au bord de la joue, s'éclaire notablement entre nicols tandis que celle entre les deux lignes s'éclaire à peine. Le reste de la joue est noir. Des deux lignes, celle en trait plein est la mieux marquée. L'autre est extrêmement pâle et cependant, quand on l'a repérée entre nicols, on arrive à la voir en lumière ordinaire à condition d'éclairer très obliquement.

La ligne *cf*, prolongée, irait-elle en  $\omega$  par la ligne en trait plein, ou par celle en pointillé, ou n'irait-elle pas en  $\omega$ ? Je n'ai pu résoudre ce petit problème bien que j'aie examiné beaucoup de mandibules de *Camisia segnis*. La solution qui s'accorderait le mieux à l'apparence optique et à la structure générale serait que *cf* arrivât en  $\omega$  par la ligne en trait plein, laquelle représenterait, sur la joue antiaxiale, la position du collet; la petite région de cette joue qui est comprise entre la ligne en trait plein et celle en trait pointillé serait occupée par la racine. Pour savoir s'il en est ainsi je crois qu'il vaudrait

mieux étudier d'abord d'autres mandibules, plus grosses ou plus favorables que celle de *C. segnis*. En attendant j'ai préféré ne mettre, sur la joue antiaxiale, aucun figuré.

Dorsalement, en *dc*, la racine du poil hypertrophié est courte mais elle a bien les caractères décrits au sujet du mors mobile. Elle est malheureusement cachée par le poil *chb* dans l'orientation des figures. J'ai donc enlevé ce poil et je n'ai même pas dessiné sa base sur la figure 2C. Une flèche indique simplement, par sa pointe, l'emplacement de sa racine. J'ai traité le poil *cha* de la même façon.

De l'autre côté, en *ec*, à l'endroit où commencent les joues, la structure est plus complexe. On voit deux pointes en coupe optique. La pointe principale est la supérieure et l'actinochitine y est particulièrement éclairée entre nicols.

*Les dents.* — Les dents de la mandibule sont principalement formées par la couche externe des deux poils hypertrophiés, mais cela n'est pas clair au premier examen. Chez *Camisia segnis* en particulier on a plutôt l'impression qu'elles sont en actinochitine car elles sont biréfringentes et incolores. On ne distingue sous elles aucune limite précise qui séparerait deux espèces de chitine.

Un examen plus complet montre cependant que la structure optique n'est pas ce qu'elle devrait être si les dents n'étaient que de simples protubérances de la couche actinochitineuse, car celles-ci, entre nicols, n'admettent pas un axe *Np* perpendiculaire à leur surface en chaque point. Au lieu d'une continuité optique entre elles et le socle actinochitineux il y a plutôt discordance, comme si le signe optique changeait au passage. Les observations obligent à conclure que les dents sont constituées par une chitine spéciale, ou « dentaire », laquelle ne peut être que le produit local d'une différenciation dans la couche externe du poil hypertrophié. Cette couche aurait durci et aurait acquis en même temps une structure nouvelle, optiquement fibreuse et biréfringente. Il ne nous manque, pour en être sûrs, que de faire apparaître nettement la limite, à la base des dents, entre la chitine dentaire et l'actinochitine. On y parvient avec l'aide des colorants sélectifs.

## COLORATION SÉLECTIVE

Pour *Camisia segnis*<sup>1</sup> j'ai obtenu le meilleur résultat de la manière suivante:

La mandibule est d'abord cuite dans l'acide lactique bouillant jusqu'à destruction totale des tissus. D'autre part on met dans de l'eau distillée, à froid, un peu de bleu polychrome de UNNA en poudre<sup>2</sup>. Le colorant ne se dissout qu'à peine et l'eau prend une teinte violacée très pâle. La mandibule est mise dans cette eau et on l'observe sous le microscope entre lame et lamelle. Les progrès de la coloration sont rapides et très sélectifs. On les note jusqu'à ce que la mandibule ait tellement foncé qu'elle soit devenue presque opaque. Dans cette phase les dents se colorent moins vite que la chitine ectostracale, sans doute parce que leur chitine est plus compacte. Pour être certain qu'elles on pris toute la coloration possible, l'observateur doit laisser la mandibule au moins deux heures dans le colorant en excès.

La deuxième phase est une décoloration. On porte la mandibule dans l'acide lactique froid et on regarde entre lame et lamelle, comme précédemment. Les effets obtenus ne reproduisent pas, dans l'ordre inverse, ceux de la première phase. A un moment ils sont le plus sélectifs en ce qui concerne les dents. Celles-ci sont violettes et l'actinochitine incolore. L'ectostracum des mors est bleu foncé. La limite interne de la chitine dentaire, celle que j'ai dessinée sur les figures 2B et 2C, est alors bien apparente.

Un autre réactif intéressant est l'iode (1, p. 37). L'actinochitine se colore seule, en brun.

<sup>1</sup> Chez d'autres Oribates la coloration artificielle n'est pas nécessaire. Souvent la chitine dentaire se distingue par sa coloration naturelle brune et même presque noire. J'ai constaté dans certains cas qu'une perpendiculaire à la surface de la dent, en chaque point, est un axe *Ng*. Il arrive aussi que l'on voie une limite à la base des dents lorsqu'on observe en lumière ordinaire, ou encore entre nicols non croisés à angle droit, parce qu'il y a toujours une différence d'indices entre les deux espèces de chitine. Même chez *C. segnis* la limite n'est pas vraiment indiscernable.

<sup>2</sup> J'ai employé la marque R.A.L.

La coloration sélective permet de mieux voir la couche externe. Loin des dents celle-ci est plus mince. C'est un caractère général des poils qu'elle ait son minimum d'épaisseur au collet, où elle semble même s'annuler. A cet égard comme aux autres les mors se comportent comme des poils.

#### IV. L'ORIGINE DU DOIGT MOBILE

En Acarologie le doigt mobile de la pince mandibulaire est considéré comme un tarse. C'est une erreur. Il est homologue de la griffe et plus exactement de ce que j'appelle aux pattes un ambulacre simple.

J'ai traité ce sujet récemment (10, p. 76 à 79) et je rappelle que les travaux de VACHON (14, 15) poursuivis indépendamment des miens et relatifs à divers Arachnomorphes et Arachnides (Limules, Scorpions, Pseudoscorpions, Télyphonides etc.) ont abouti déjà à la même conclusion car ils affirment l'homologie d'un doigt mobile de chélicère ou de pédipalpe avec l'article terminal de l'appendice primitif. Cet article est représenté aux pattes, chez les Acariens, par l'ambulacre simple.

Il est cependant nécessaire de revenir sur la question afin d'ajouter, aux arguments déjà publiés, un argument nouveau et de grande importance, savoir: l'identité des rapports qu'ont les tendons *ts* et *ti* avec le poil hypertrophié du doigt mobile, d'une part, et avec l'ongle central d'un ambulacre <sup>1</sup>, de l'autre.

#### FIXATION DES TENDONS MOTEURS A LA BASE DU POIL HYPERTROPHIÉ DU DOIGT MOBILE ET A LA BASE DE L'ONGLE CENTRAL D'UN AMBULACRE

Remarquons sur la figure 2B que les tendons moteurs *ts* et *ti* prennent tous les deux naissance, sur le doigt mobile, à

<sup>1</sup> Dans le présent travail « ambulacre » veut toujours dire *ambulacre simple*. Pour la définition de ce terme voir la publication précitée (10, p. 76). Les autres définitions sont dans mon travail de 1941 (8, p. 422 à 429). La griffe est la pièce basilaire avec les ongles implantés sur elle.



la base du poil hypertrophié. Or les tendons des ambulacres, homologues évidents de *ts* et de *ti*, prennent aussi naissance, chez le même Acarien, à la base de l'ongle central (8, p. 424, fig. 1). *Camisia segnis* aurait-il à cet égard des caractères exceptionnels ? Certainement non. Il nous montre au contraire un cas normal. A des détails près, compte tenu des difficultés sur lesquelles je m'explique un peu plus loin, la même similitude se retrouve en général chez les Acariens actinochitineux<sup>1</sup>. Elle est d'autant plus remarquable et frappante qu'il s'agit d'une structure très particulière. Je n'en connais pas d'exemple en dehors des ambulacres de pattes et des doigts mobiles de mandibules.

La base du poil hypertrophié, ou celle de l'ongle central, est son collet. Nous avons appelé *cs* et *ci*, respectivement, les points le plus dorsal et le plus ventral du collet. Désignons par *zs* et *zi*, sans marquer ces lettres sur les figures, les petites zones où la matière tendineuse de *ts* et de *ti* s'attache au mors mobile, c'est-à-dire se substitue à la couche épiostracale en lui faisant suite, car elle n'en est qu'une invagination. Dire que les tendons *ts* et *ti* prennent naissance à la base du poil hypertrophié, ou de l'ongle central, signifie que ces petites zones atteignent en avant les points *cs* et *ci*. En est-il à peu près ainsi, ou rigoureusement ainsi ? J'ai parlé plus haut de difficultés. Voici en quoi elles consistent :

Au bord supérieur du doigt mobile une difficulté vient du collet, car ce bord, entre les dents et *zs*, est presque toujours très mince. L'éclairement de biréfringence que peut donner l'actinochitine, dans ces conditions, est extrêmement faible, et si la mandibule est très petite, il devient indiscernable. On ne sait plus où est *cs*.

Au bord inférieur du doigt mobile aucune difficulté ne vient du collet, l'épaisseur plus grande permettant de voir sans ambiguïté, entre nicols, la place de *ci*; c'est au tendon qu'on en rencontre une, car il est parfois difficile de dire jusqu'où

<sup>1</sup> Quand l'ongle central manque les tendons sont disposés, relativement aux ongles latéraux, comme si cet ongle existait. Pour simplifier je suppose toujours, dans ce travail, que l'ongle central existe.

va, en avant, sa petite zone d'attache *zi*. Désignons par *av* (fig. 2B) le point ventral d'articulation du doigt mobile avec le corps mandibulaire. Chez tous les Acariens actinochitineux que j'ai vus le tendon *ti* s'attache au doigt mobile en *av* de la manière la plus nette, mais 3 cas sont possibles relativement à *ci*:

1° *ci* coïncide avec *av*.

2° *ci* et *av* sont distincts et joints par le tendon, comme sur la figure 2B. Par ces mots j'entends que la petite bande chitineuse qui est accolée à l'ectostracum du doigt mobile, de *ci* à *av*, et qui est distincte de l'épiostracum, a le même aspect que le tendon. Cela signifie vraisemblablement que la zone *zi* est grande et qu'elle va de *ci* à *av*.

3° *ci* et *av* sont distincts et ne paraissent joints que par la couche épiostracale ordinaire.

A cause de ce 3<sup>e</sup> cas, dont les figures 3C, 3G et 4A donnent des exemples, et à cause de l'incertitude où l'on est parfois sur l'exakte position de *cs*, il nous faut admettre qu'aux doigts mobiles un intervalle peut exister entre l'attache du tendon et la base du poil hypertrophié. Dans la proposition énoncée plus haut le mot base veut donc dire, soit la vraie base, c'est-à-dire le collet lui-même, soit un point voisin du collet, placé un peu derrière lui.

Aux ambulacres il est certain que le tendon *ts*, quelques cas de spécialisation exceptés, part du collet de l'ongle central (8, p. 424, fig. 1A, 1C, 1E, 1F; p. 426, fig. 2A) et que l'on retrouve, pour le tendon *ti*, les mêmes cas qu'aux doigts mobiles, ou du moins des cas de même apparence. Chez *Damaeus* la coïncidence de *ci* avec *av* est nette (8, p. 426, fig. 2A, 2B). Chez *Camisia* j'ai dessiné, à la base de l'ongle, du côté ventral, un double contact entre l'épiostracum et la griffe (8, p. 424, fig. 1C). Le contact supérieur est le collet, c'est-à-dire le point *ci* de ma notation actuelle. L'autre est celui à partir duquel nous sommes sûrs que le tendon existe, puisqu'il se détache de la cuticule et pénètre à l'intérieur de la patte. Ce deuxième contact correspond à *av*. Entre les deux contacts l'épiostracum



est décollé, bombé vers l'extérieur. Or il l'est également, d'après la figure 2B du présent travail, au doigt mobile de la mandibule.

Ainsi la précision que nous avons cherchée accentue la ressemblance des structures plutôt qu'elle ne l'affaiblit.

#### LE RACCOURCISSEMENT DE L'ARTICLE TERMINAL PRIMITIF

Déduisons maintenant des faits une conséquence évolutive.

Les tendons moteurs d'un article s'attachent normalement à l'extrémité postérieure de cet article et ils n'ont aucun rapport avec des poils. Or chez les Acariens actinochitineux, à ce qui représente l'article terminal primitif de la mandibule, ou des pattes, le rapport des tendons moteurs avec un poil est manifeste et ce poil a l'implantation la plus antérieure possible ! Il y a vraiment lieu d'être surpris.

Éliminons d'abord l'idée qu'il s'agit là d'un caractère général de l'article terminal primitif, car chez les Gamases et les autres Arachnides ayant des mandibules (ou chélicères) en pince, un doigt mobile ne possède aucun poil hypertrophié et ses tendons s'attachent à son extrémité postérieure de la manière la plus banale. Les pattes au contraire reproduisent ordinairement à leurs ambulacres, à l'actinochitine près, pourvu que l'on ne compare entre eux que des ambulacres simples, les caractères observés chez les Acariens actinochitineux.

Les pattes et les mandibules n'ont donc pas toujours le même comportement. Occupons-nous d'abord des premières.

*Ambulacres pédieux.* — Aux pattes la structure actuelle ne peut s'expliquer que par le raccourcissement maximum, en corrélation avec la fonction ambulatoire terrestre, de l'article terminal primitif.

Celui-ci, que nous appellerons également l'ambulacre, puisque « ambulacre » veut dire dans ce travail « ambulacre simple », était d'abord, soit un article égal aux autres, soit un article plus court, mais non minuscule. Sans doute portait-il comme eux des phanères (poils, eupathidies, solénidions). Ses deux tendons moteurs *ts* et *ti*, insérés au bord proximal, étaient

éloignés de l'extrémité antérieure, où des ongles, qui étaient de gros poils différenciés, existaient probablement déjà. Au cours du temps phylogénétique cet ambulacre primitif, ou « grand » ambulacre, a beaucoup changé. Distinguons dans son orthogénèse adaptatrice une partie régressive et une autre progressive.

La régression a fortement agi sur la longueur de l'article, et en même temps, bien entendu, sur les deux autres dimensions. Imaginer en effet que la longueur seule diminue conduirait à des formes absurdes au point de vue mécanique. Ce qui a régressé particulièrement, c'est la cuticule, l'ectosquelette. A la limite il n'en est resté que la quantité juste indispensable pour supporter les ongles, la peau articulaire épistrocale et les tendons. Toutes les phanères autres que les ongles ont dû disparaître faute de place. Les tendons sont alors insérés aussi près des ongles qu'il est possible et la structure que j'ai décrite chez les Acariens actinocitineux (8, 9) est réalisée.

Il est naturel que ce soit l'ongle central qu'atteignent les tendons s'il y a un ongle central, car cet ongle est dans le plan de pseudosymétrie et les tendons également. Bien entendu je ne parle ici que des cas habituels où l'animal est terrestre et n'habite pas un milieu trop particulier. Les ongles sont alors en général au nombre de 3, 2 ou 1. Le cas normal le plus complet est celui de 3 ongles, un central et deux latéraux pseudosymétriques.

La partie progressive de l'orthogénèse a porté sur les ongles ainsi que sur les tendons moteurs et leurs muscles. Chez les Acariens ces organes paraissent énormes, comparés au reste de l'ambulacre. En outre les ongles se sont courbés et les tendons se sont allongés et perfectionnés puisque chacun d'eux part en baguette et que *ti* traverse même ainsi tout le tarse. Les muscles moteurs de ces tendons ont reculé, surtout l'abaisseur ou fléchisseur (celui de *ti*), lequel est logé, comme on sait, dans le tibia. Cette disposition a eu pour résultat d'augmenter, aux dépens d'autres muscles moins importants, le volume occupé au total par les muscles moteurs de l'ambulacre.

Les avantages d'une telle évolution sautent aux yeux. L'article terminal primitif, devenu minuscule, réduit à ce qu'il a d'essentiel, se meut désormais avec beaucoup d'agilité. Sa

griffe tourne vers le haut et vers le bas d'un angle qui dépasse toujours, au total,  $90^{\circ}$ , et qui atteint même  $180^{\circ}$  dans de nombreux cas. Malgré son importance la rotation n'exige qu'un déplacement infime des points d'attache de *ts* et de *ti*, donc une faible contraction des muscles. Cela vient de ce que l'article terminal est saisi tout près de ses fossettes articulaires. Les bras de levier maxima des deux muscles, quand ils abaissent ou relèvent l'extrémité des ongles, sont très petits.

Un autre point capital est que la peau d'articulation, entre l'ambulacre et le tarse, n'a pas besoin d'avoir une grande étendue. Sa superficie est en effet proportionnelle, approximativement et en moyenne, pour un déplacement angulaire donné de la griffe, aux carrés des bras de levier maxima. L'effet essentiel de l'orthogenèse, qui est de permettre un changement considérable et rapide dans l'orientation de l'ambulacre, est donc obtenu par un déplacement minimum de matière. La griffe seule paraît bouger.

L'ambulacre est toujours d'une seule pièce. Ses ongles tournent rigidement avec lui. S'il était resté grand il n'aurait pu acquérir une capacité de rotation analogue, par son ampleur, à celle dont je viens de parler pour les petits ambulacres, car cela l'aurait conduit à une structure très défavorable et même étrange; de très grandes membranes d'articulation, dorsales et ventrales, auraient été nécessaires; les muscles moteurs auraient dû posséder une énorme contractilité; il aurait fallu que l'animal, pour changer l'orientation de ses griffes, changeât en même temps et de la même façon l'orientation d'un gros morceau distal de ses pattes.

L'ambulacre n'a certainement conservé, s'il est resté grand, c'est-à-dire s'il est resté primitif, qu'un faible pouvoir de rotation. Rien ne l'empêche alors de fonctionner correctement mais c'est un lourd instrument dans la marche terrestre. Ses ongles sont surtout des points d'appui comparables au bout ferré d'un bâton. Ils sont à peu près droits car une forte courbure les empêcherait de toucher le substratum par leur pointe.

Aux très petits ambulacres, au contraire, c'est-à-dire aux ambulacres perfectionnés, les ongles sont essentiellement des organes rotatifs et capables d'effectuer leur rotation presque

autour d'eux-mêmes. L'animal qui a de tels ambulacres s'appuie principalement sur l'extrémité de ses tarses, laquelle se modifie d'ailleurs, dans de très nombreux cas, pour constituer un prétarse à une ou plusieurs articulations. Le rôle des ongles est alors avant tout de permettre l'accrochage au substratum, quelque varié et inégal que soit celui-ci. Il faut que les ongles soient courbes. On ne voit pas très bien à quoi ils serviraient s'ils étaient droits.

Je termine cette longue discussion par une remarque. De vrais ongles, c'est-à-dire de gros poils différenciés, sont-ils nécessaires ? Ne pourraient-ils pas être remplacés par des apophyses de la cuticule ayant des formes semblables ? Rien ne s'y oppose à priori mais ce cas ne paraît s'être réalisé, à titre normal, dans aucun groupe d'Arachnides. Il exigerait, s'il existait à de petits ambulacres, que le raccourcissement, lequel est une régression de la cuticule, comme je l'ai fait observer plus haut, se fût accompagné de la formation de ces apophyses, donc d'une progression de la même cuticule, ou bien, si ces apophyses existaient déjà, que la régression les eût épargnées, bien qu'elles fussent de nature cuticulaire. On comprend mieux que le raccourcissement n'ait pas agi sur de vrais ongles puisque ceux-ci sont des organes d'une autre nature.

*Doigts mobiles.* — Ce qui précède est relatif à des pattes. Revenons maintenant au doigt mobile de la pince mandibulaire. C'est aussi l'article terminal primitif mais il n'a pas la même fonction qu'aux pattes. Aucun motif n'existe pour que l'évolution ambulacraire ait lieu pour lui. Il n'a pas besoin de tourner beaucoup car le doigt fixe lui interdit toute rotation vers le haut. Il peut se passer d'ongles sans inconvénient. Sa taille n'a aucune raison générale de s'amoinrir ni par conséquent ses tendons de n'être pas attachés de la manière habituelle à son bord postérieur, sans rapports avec des poils. Il en est en effet toujours ainsi, sauf chez les Acariens actinokhitineux.

#### L'EXCEPTION DES ACARIENS ACTINOKHITINEUX

Pourquoi cette exception ? Pourquoi le doigt mobile est-il construit, chez ces Acariens seulement, comme un ambulacre ?

Les réponses à cette question ne peuvent être que des hypothèses. Si l'on veut bien admettre que les caractères actuels d'un organe ont une corrélation, non seulement avec la fonction actuelle de l'organe, mais encore, éventuellement, avec ses fonctions passées, les deux réponses les plus simples sont les suivantes:

1. L'appendice mandibulaire a eu autrefois, chez les *Actinochitinosi*, un rôle locomoteur, et c'est alors que son article terminal a acquis les caractères essentiels d'un ambulacre. Ces caractères ont persisté lorsque l'article terminal est devenu plus tard une des branches de la pince mandibulaire. L'ancien ongle central de l'ambulacre est maintenant le mors du doigt mobile et les seuls changements ont porté sur les formes et les proportions des parties.

2. A l'appendice mandibulaire de ces Acariens un gros poil distal de l'article terminal primitif a joué de bonne heure un rôle dans la saisie de la nourriture. En grossissant il a envahi tout l'article, jusqu'à atteindre les tendons postérieurs <sup>1</sup>.

La première hypothèse, plus précise, explique mieux l'identité complète de structure entre doigt mobile et ambulacre. A la deuxième, plus générale, une forte objection est révélée par les caractères actuels des mandibules les plus primitives. Il en sera question plus loin (p. 349).

#### UTILITÉ D'UN NOM SPÉCIAL POUR DÉSIGNER PARTOUT L'ARTICLE TERMINAL PRIMITIF

L'évolution ambulacraire, dans la très grande majorité des cas, est arrivée à ce point que le tarse paraît être le dernier article et que les ongles très mobiles qui le terminent paraissent lui appartenir.

En Acarologie l'habitude est prise depuis longtemps (je l'ai prise moi-même) de conformer le langage à cette apparence.

<sup>1</sup> Un groupe de poils distaux, au lieu d'un seul poil, a pu jouer ce rôle, le grossissement ayant comporté une coalescence. Je rappelle ici le renvoi au bas de la page 305.

On appelle ces ongles les « ongles des tarsi ». Quand on représente un tarse tout seul on fait remarquer que « ses » ongles ont été omis. Si on le représente avec les ongles on déclare avoir dessiné « le » dernier article. Dans l'énumération des articles pédieux on compte pour 1 le tarse avec les ongles, et on le compte aussi pour 1 s'il s'agit du tarse d'un palpe, qui n'a pas d'ongles. Chez les Oribates, par exemple, le palpe est dit à 5 articles, ce qui est juste, et les pattes aussi, ce qui est faux puisque ces dernières ont un ambulacre et par conséquent six articles.

Tout ceci revient à dire qu'on escamote, ou qu'on est convenu d'escamoter l'ambulacre en temps qu'article<sup>1</sup>. Beaucoup d'auteurs sont même persuadés que l'ambulacre, de quelque nom qu'ils l'appellent, n'est pas un article comparable au tarse, mais représente seulement l'extrémité antérieure du tarse, différenciée secondairement.

Qu'il s'agisse de confusion réelle ou seulement d'habitude verbale, il est clair que nous ne devons pas continuer ainsi et qu'il faut désormais, dans tous les cas, mettre l'ambulacre à son rang, qui est celui d'un article fondamental. Il me semble que cette réforme serait grandement facilitée si l'article terminal primitif avait un nom simple qui soit à lui et rien qu'à lui.

L'appellation « article terminal primitif » est trop longue et incommode. On ne peut pas la raccourcir en supprimant le mot « primitif », parce que l'article terminal primitif a disparu quelquefois, au palpe de presque tous les Acariens par exemple. C'est alors le tarse qui est l'article terminal.

J'ai introduit le terme « ambulacre » mais il n'est approprié qu'aux pattes. Il n'est pas non plus très commode car il faut distinguer les ambulacres simples et les composés, les premiers seuls représentant l'article terminal primitif.

Les désignations adoptées par la plupart des auteurs, quoique variées, ont un caractère commun, qui est de dériver du mot

<sup>1</sup> De bonne heure cependant (1855), à propos des Oribates, NICOLET avait distingué l'ambulacre. C'était pour lui le 6<sup>e</sup> article de la patte et il l'appela le tarse, le 5<sup>e</sup> article (notre tarse actuel) étant le métatarse (13, p. 405). NICOLET ne fut pas suivi.



tarse (prétarse, posttarse, transtarse, tarse 2). Elles ne conviennent pas, parce qu'elles tendent à nous faire croire que l'article terminal primitif est une partie du tarse.

«Prétarse», par exemple, ne peut signifier qu'une portion antérieure du tarse. Lui attribuer le sens d'«article placé devant le tarse» contient une idée fausse; on n'appelle pas le tarse un «prétibia», ni le tibia un «prégénual» etc.; en désignant l'article terminal primitif par prétarse on ne range donc pas verbalement cet article au même niveau que les autres; on ne lui fait pas le même honneur.

On me pardonnera d'exprimer ici plus généralement mon opinion sur l'usage d'un mot lorsque celui-ci contient au sens littéral, toutes les conséquences possibles de ce sens étant déduites, une idée fausse. Un tel usage n'est pas dangereux si l'idée en question est absurde, insoutenable, ou simplement dépourvue de toute application qui puisse être prise au sérieux. Il le devient au contraire, à un degré bien plus grand que nous ne le pensons, si elle n'est fausse qu'à moitié, ou si, étant fausse complètement, les apparences la font sembler juste. Quelques précautions que l'on prenne mentalement pour soi, quelques explications que l'on donne aux autres, l'idée fausse reste présente. Elle diminue nos chances de comprendre. Elle nous fait commettre des erreurs. Témoin la confusion entre les ambulacres simples, d'origine primitive, et les articulations secondaires des torses. Témoin l'erreur d'homologie dont j'ai parlé au début de ce chapitre; elle provient de ce que, comparant les articles d'une patte à ceux d'une mandibule on a oublié l'ambulacre tandis que le doigt mobile, aucune mauvaise habitude n'étant prise à son sujet, a été reconnu sans discussion pour un article.

Le mot simple et euphonique qui n'appartiendrait qu'à l'article terminal primitif et le désignerait chez tous les Arachnides, à tous les appendices, pourrait n'avoir aucune signification par lui-même. Ce serait un moyen sûr pour qu'il n'introduisît pas d'idée fausse. N'ayant étudié sérieusement que les Acariens je ne me permettrai pas de proposer un tel mot et je laisse à un autre auteur le soin de le choisir, s'il n'existe pas déjà.

## V. LES MANDIBULES PRIMITIVES

Si la nature des mors mandibulaires est bien celle que l'observation en lumière polarisée nous a conduits à découvrir, des Acariens ont existé autrefois chez qui les mors, ou du moins l'un d'eux, avaient la forme évidente de poils. Il est très remarquable que de tels Acariens existent encore aujourd'hui. Nous allons les étudier en les divisant en 4 groupes, selon que leurs mandibules sont des types *Cosmochthonius*, *Amnemochthonius*, *Pterochthonius* ou *Lordalycus*.

## LE TYPE COSMOCHTHONIUS

De ce type, particulier aux Oribates, je donne 4 exemples qui sont *Cosmochthonius reticulatus* (fig. 3C), *C. domesticus* (fig. 3A), *Sphaerochthonius splendidus* (fig. 3E) et *Cryptoplophora abscondita* (fig. 3B).

Le type *Cosmochthonius* se distingue immédiatement des trois autres types par l'organe palmé *chb*, très grand, qui surmonte le mors *ms*. Les deux organes *chb* et *ms* sont aplatis dans un plan vertical. Le premier est très mince en avant, beaucoup plus que le deuxième.

L'organe palmé *chb* est un poil. Il faut s'attendre en effet, sur une mandibule d'Oribate, à trouver 2 poils<sup>1</sup>, les mors n'étant pas comptés. Ici les 2 poils ne peuvent être que les organes *cha* et *chb* des figures 3C ou 3B. On vérifie sans difficulté, bien entendu, entre nicols, que *chb*, malgré sa forme singulière, a tous les caractères habituels de la structure actinochitineuse.

L'organe lobé *ms*, qui est le mors fixe, ou mors supérieur, les a aussi et par conséquent c'est un poil. Remarquons sa ressemblance au poil *chb*, quasi parfaite chez *Cryptoplophora*, moins bonne chez *Cosmochthonius*, assez médiocre chez *Sphaerochthonius*, mais curieuse dans les trois cas. MICHAEL, le seul

<sup>1</sup> Jamais je n'en ai vu 3 ou davantage. Dans des cas peu nombreux il n'y en a qu'un.



observateur qui ait décrit, avant le présent travail, une mandibule de ce type, a signalé cette ressemblance et a même été trompé par elle, car il dit, à propos d'*Hypochthonius* (= *Cosmochthonius*) *lanatus*, que le mors fixe a deux branches, toutes les deux dentées (12, p. 76). A cette époque (1898) on ne voyait aucune relation entre les mors et des poils.

Constatons maintenant qu'il n'y a pas beaucoup de différences entre le poil *ms* et le poil hypertrophié qui constitue le mors fixe d'une mandibule normale. La principale vient de ce que le poil *ms*, homologue du poil hypertrophié, au lieu de s'élargir de son extrémité distale à sa base, et de se fondre ensuite insensiblement dans le corps mandibulaire, comme chez *Camisia*, se rétrécit chez *Cosmochthonius* avant d'atteindre son collet et garde un contour personnel qui ne prolonge pas celui du reste de la mandibule. A son bord supérieur le poil *ms* a un collet d'autant plus apparent qu'il coïncide avec le point le plus inférieur de la base de *chb*. A son bord inférieur il n'y a pas de limbe ou de tectum comparable à ce que nous avons appelé la joue antiaxiale. Les points *n* et *vc* de la figure 2C sont ici confondus, ou presque.

Une autre différence vient des dents. Pour la bien voir au mors fixe il faut s'abaisser jusqu'au cas le plus primitif à cet égard, celui de *Cryptoplophora* (fig. 3B). Les dents paraissent être alors des découpures profondes et minces dans le poil *ms*. On ne comprend pas comment de telles découpures, si faibles au point de vue mécanique, peuvent avoir un rôle efficace dans l'acte manducatoire. Nous ignorons, il est vrai, de quoi se nourrit cet Acarien. Chez *Cosmo-* et *Sphaerochthonius* les dents sont aussi des lobes au bord du poil plat *ms*. Cependant elles sont plus épaisses et elles ressemblent à des dents ordinaires (fig. 3C, 3E). Le figure 3A nous montre une régression de ces lobes.

Le doigt mobile, dans le type *Cosmochthonius*, est construit comme dans le type normal mais ses dents (sauf chez *Sphaerochthonius*) ont des formes bizarres. La plupart d'entre elles sont antiaxiales, ou paraxiales, relativement à l'autre mors. Les profils des bords dentés, dans l'orientation latérale, ne se correspondant pas d'un mors à l'autre, il est difficile, sinon

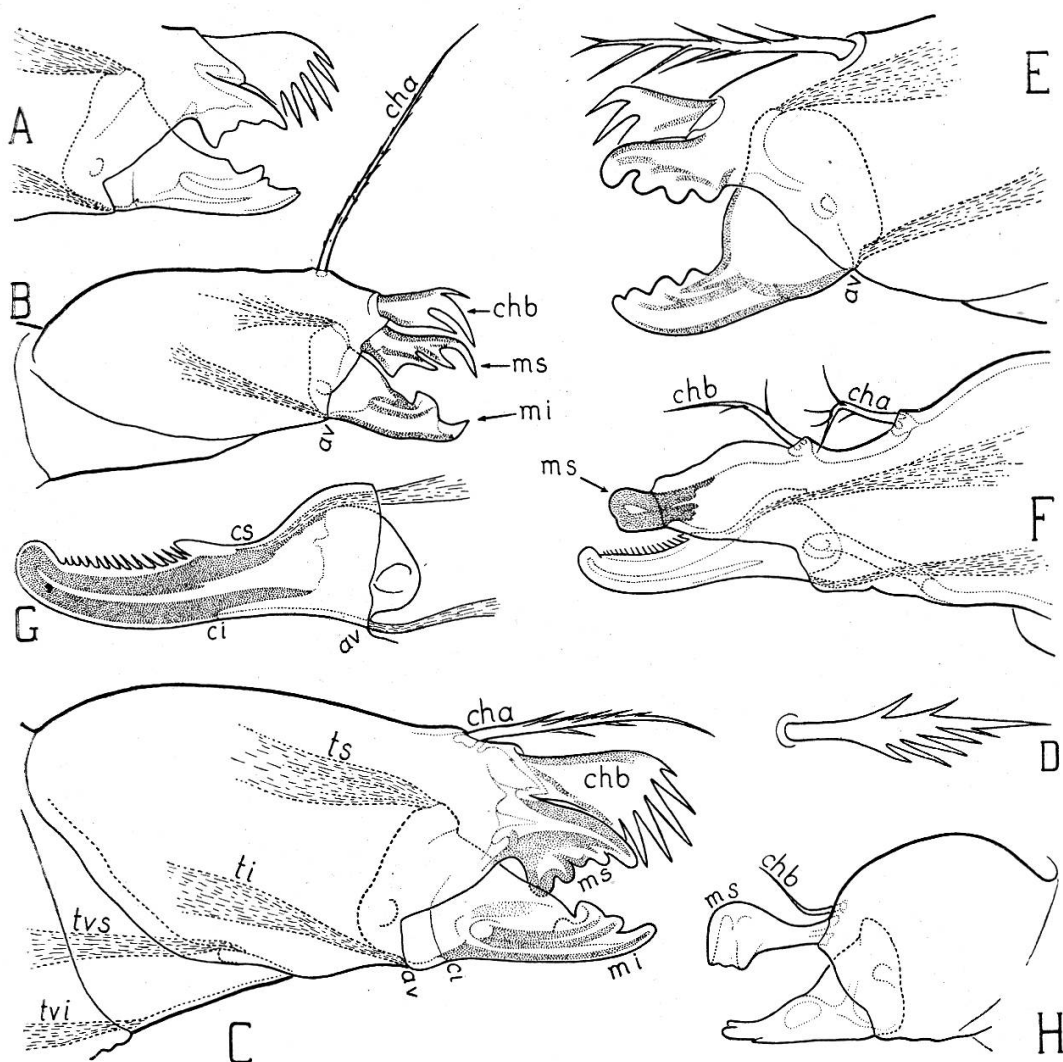


Fig. 3.

Mandibules primitives observées latéralement, du côté antiaxial. — A ( $\times 1220$ ), *Cosmochthonius domesticus* n. sp., exemplaire de Périgueux (Dordogne). — B ( $\times 1330$ ), *Cryptoplophora abscondita* GRANDJ., ex. du Jardin d'essai, Alger. — C ( $\times 1343$ ), *Cosmochthonius reticulatus* n. sp., ex. de Périgueux. — D ( $\times 1343$ ), *id.*, le poil *cha* vu dans l'orientation dorsale de la mandibule. — E ( $\times 1343$ ), *Sphaerochthonius splendidus* (BERL.), forêt de la Mamora (Maroc). — F ( $\times 910$ ), *Lordalycus peraltus* GRANDJ., Menton (Alpes-Maritimes). — G ( $\times 1385$ ), *id.*, le doigt mobile plus grossi, autre exemplaire. — H ( $\times 1346$ ), *Amnemochthonius taeniophorus* GRANDJ., Gruissan (Aude). — L'actinochitine des mors et du poil *chb* est représentée, sur les figures B, C, E, G, par un pointillé, mais seulement aux endroits où elle s'éclaire franchement entre nicols; elle n'est pas représentée sur les figures A, H, ni au poil *cha* de toutes les figures; sur la figure F elle ne l'est qu'au mors supérieur; la surface pointillée correspond sensiblement, sur les figures F, G, à la coupe optique de l'actinochitine.

même impossible, de prévoir les positions relatives que prennent les dents quand la pince est fermée.

L'actinochitine se voit très bien dans les deux mors. Au mors supérieur, elle pénètre dans les lobes et elle en constitue la majeure partie. Ce caractère est d'une évidence particulière à la dent postérieure, chez *Cosmochthonius reticulatus*, à cause de la taille plus grande de cette dent et de sa forte épaisseur. On y constate une disposition nettement sphaerolithique avec *Np* perpendiculaire à la surface en chaque point. Les autres dents ont une structure semblable et la couche externe du poil *y* est mince. Même chez *Cryptoplophora abscondita* l'actinochitine n'est pas restée étrangère à la formation des lobes de *ms*. Un liseré de biréfringence souligne discrètement les contours de ces lobes, surtout à leur base, quand on regarde la mandibule entre nicols dans l'orientation latérale. La même structure est observable au poil *chb* de cet Acarien et de ceux des genres *Cosmo-* et *Sphaerochthonius*.

Au mors mobile, entre nicols, les images que l'on voit ne sont pas simples. Elles indiquent des variations locales, très fortes, de l'axe optique actinochitineux. Pour en rendre compte j'ai distingué par une ponctuation, sur les figures 3B, 3C et 3E, la plupart des zones qui s'éclairent franchement entre nicols. J'ai procédé de la même façon au mors supérieur et au poil *chb*. Il faut bien comprendre que les zones ponctuées sont actinochitineuses mais qu'elles ne représentent pas toute l'actinochitine. Celle-ci n'est pas ponctuée quand elle reste éteinte, c'est-à-dire quand son axe optique est parallèle à l'axe du microscope. Les mors et le poil *chb* étant aplatis et examinés dans une direction perpendiculaire à leur aplatissement les plages de ce genre sont étendues. L'actinochitine n'est pas ponctuée non plus si elle est trop mince pour faire voir nettement sa biréfringence.

La limite postérieure de l'actinochitine, le long du bord inférieur du mors mobile, indique le point *ci* du collet et on la voit bien, le plus souvent, en lumière polarisée. Je l'ai marquée sur la figure 3C où elle est devant le point *av* défini plus haut (p. 333). Sur les figures 3B et 3E elle se confond avec *av*.

Le poil *cha*, dont il n'a pas été question jusqu'ici, est un poil ordinaire barbelé et il est, bien entendu, actinochitineux comme tous les poils. Sur la figure 3A le manque de place m'a empêché de le dessiner. Il y aurait le même aspect que sur la figure 3B. Chez *Cosmochthonius reticulatus* j'ai examiné aussi ce poil de dessus, c'est-à-dire dans l'orientation dorsale de la mandibule, et je l'ai représenté à part (fig. 3D). On voit qu'il est assez aplati horizontalement et qu'il s'est notablement écarté des formes habituelles des poils barbelés.

Les mandibules du type *Cosmochthonius* ne sont pas plongées partiellement dans le milieu interne du gnathosoma, à la différence de celles de *Camisia* et des Oribates supérieurs. Elles sont externes jusqu'à leur extrémité proximale. Elles n'ont pas d'organe de TRÄGÅRDH. Elles paraissent avoir toutes, en plus de *ts* et de *ti*, les deux tendons ventraux *tvi* et *tvs*, moteurs de la mandibule, le premier étant attaché au trochanter et le deuxième à l'article principal indivis. Je n'ai représenté ces tendons que sur la figure 3C. La question de savoir si d'autres tendons existent a été laissée pour plus tard.

Il n'a pas été possible, sur des mandibules si petites, de marquer partout les détails habituellement visibles sur des mandibules plus grosses. Le géant des Acariens qui ont des mandibules du type *Cosmochthonius*, en effet, est *C. reticulatus*, avec 320  $\mu$  de longueur moyenne. *Cryptoplophora abscondita*, lorsqu'il est déroulé et étendu au maximum, ne dépasse pas 180  $\mu$ . Les mandibules correspondantes ont 50 et 33  $\mu$ , respectivement, les poils compris.

Je me hasarderai maintenant à faire sur ce type deux remarques évolutives. On en trouvera d'autres, plus générales, dans le dernier chapitre de ce travail.

1° Aucune filiation directe, cela va de soi, n'existe entre les genres *Cryptoplophora*, *Cosmo-* et *Sphaerochthonius*, mais leurs mandibules sont intéressantes à comparer.

*Cryptoplophora abscondita* doit être mis à part. Il est plus primitif que les autres à l'égard de *ms*, à cause des découpures foliacées de ce poil, lesquelles ne ressemblent pas du tout à des dents et sont exactement du même style qu'au poil *chb*.

Les genres *Cosmo-* et *Sphaerochthonius*, au contraire, peuvent être mis ensemble. Ce sont des genres apparentés et il est intéressant de constater que l'on passe des caractères de *Cosmo-* à ceux de *Sphaerochthonius*, pour la mandibule, en suivant une ligne évolutive qui tend vers la mandibule normale.

Au mors mobile *Sphaerochthonius* a des dents régulières, bien alignées (fig. 3E), s'engrenant à celles du mors fixe comme chez *Camisia*. Elles diffèrent beaucoup de celles de *Cosmochthonius*.

Au mors fixe, chez *Sphaerochthonius*, l'alignement des dents est « horizontal » (si l'on convient de diriger la mandibule horizontalement). Prolongé, il passerait par l'axe de rotation du doigt mobile, ce qui est évidemment une condition favorable et logique.

Chez *Cosmochthonius*, au contraire (fig. 3C), l'alignement des dents est oblique. Prolongé, il passerait un peu au-dessous de l'axe de rotation, et la dent postérieure, par conséquent, doit pénétrer profondément dans le mors mobile lorsque la mandibule se ferme. C'est probablement à cause de cela que les dents du mors mobile n'ont pas des formes simples. Il est clair, d'autre part, au mors fixe, que la forte saillie de la dent postérieure et l'étranglement derrière elle sont les caractères principaux qui donnent à ce mors son faciès piliforme. Ils ont disparu chez *Sphaerochthonius* et le faciès piliforme de *ms*, en même temps, s'est atténué beaucoup.

2° On ne peut manquer d'être frappé par le nombre des dents. Au mors fixe, sauf chez *Cosmochthonius reticulatus*, il y en a toujours 4 et nous en avons trouvé 4 aussi chez *Camisia*. Au mors mobile il y en a 4 également chez *Camisia* et *Sphaerochthonius* c'est-à-dire toutes les fois qu'elles sont régulières et s'engrènent avec celles de *ms* de la manière simple et transversale habituelle.

Le nombre 4 est donc à retenir. Il me semble qu'il peut servir de base à une notation dentaire générale chez les Oribates. Je n'en puis parler ici car ce sujet est trop vaste. Il sera traité dans un autre travail.

Je signale cependant tout de suite que *Cosmochthonius reticulatus*, avec ses 5 dents à *ms* (fig. 3C) est une exception

dans le genre *Cosmochthonius*. Les autres espèces que j'ai observées ont 4 dents. A la deuxième dent du système des 4, si l'on commence le numérotage par l'avant, correspondent, chez *C. reticulatus*, deux dents plus petites que les autres.

#### LE TYPE AMNEMOCHTHONIUS

Ce type n'est représenté, pour le moment, que par une seule espèce, *Amnemochthonius taeniophorus*, un Oribate extrêmement petit et rare dont je ne possède que très peu d'exemplaires, de sorte que je n'ai pas pu l'étudier en aussi grand détail que je l'aurais désiré<sup>1</sup>.

Ici le mors fixe ou supérieur *ms* (fig. 3H) est bien plus pili-forme que dans le type *Cosmochthonius*. Il a une vraie tige, terminée par une partie plus large, en spatule, aplatie verticalement, et une racine très simple ayant gardé exactement, à la soudure près, les caractères d'une racine ordinaire de gros poil creux. Il n'est pas denté bien qu'on puisse croire qu'il l'est, au premier examen, surtout si on ne le regarde que dans une orientation oblique. Le bord inférieur de la spatule, en effet, est mince et difficile à voir, tandis qu'aux deux extrémités de ce bord aboutissent des zones plus épaisses, ou plus réfringentes, issues du dos de la spatule, dirigées perpendiculairement à l'axe du poil, qui font penser à deux grosses dents d'un peigne, et qui sont bien plus apparentes que le vrai bord inférieur.

J'ai vérifié, bien entendu, que ce curieux mors est actino-chitineux.

Il faut rapprocher sa forme de celle des maxilles, quand ces organes sont primitifs, et de celle qu'a parfois le poil paraxial postérieur des lèvres latérales. Je renvoie pour cette convergence remarquable à une figure que j'ai publiée autrefois et qui est relative à un Oribate exotique de la famille des Hypochthoniidés, *Malacoangelia remigera* (4, p. 241, fig. 2E). On y voit

<sup>1</sup> La mandibule d'*Amnemochthonius taeniophorus* a 25  $\mu$  de longueur. Celle de *Cryptophophora abscondita* n'est guère plus grosse (33  $\mu$ ) mais je disposais de nombreux exemplaires de ce dernier Acarien de sorte que j'ai pu multiplier les préparations.



côte à côte la maxille et le poil adoral en question, tous deux de même allure que le poil *ms* d'*Amnemochthonius*, la principale différence étant que la spatule, chez *Malacoangelia*, est fortement plurilobée. Ces caractères se retrouvent chez *Eniochthonius pallidulus*, mais ils n'ont pas été figurés pour cette espèce. *Hypochthonius rufulus* a une maxille de la même forme (2, p. 121, fig. 1C). Ajoutons que la maxille d'*Amnemochthonius* est aussi un poil différencié terminé par une spatule et qu'elle ressemble au mors *ms* du même Acarien.

En raccourcissant par la pensée la tige de *ms* on aurait un mors fixe assez analogue, aux dents près, à celui du type *Cosmochthonius*. Une forte différence subsisterait cependant entre les deux types à cause des poils *chb*. Chez *Amnemochthonius* le poil *chb* est un poil de forme banale. Le poil *cha* manque <sup>1</sup>.

Le mors mobile d'*Amnemochthonius* n'est pas denté à son bord supérieur. A son extrémité il est brièvement bifide. A son bord inférieur il porte une indentation.

Une protubérance molle en cône large à pointe arrondie existe chez *Amnemochthonius*, du côté paraxial, portée par le corps mandibulaire. C'est un organe commun, sinon même constant chez les Oribates. J'en ai fait abstraction dans ce travail et je ne l'ai représenté sur aucune figure, pour ne pas compliquer.

#### LE TYPE PTEROCHTHONIUS

Ce type vraiment extraordinaire (fig. 4) n'appartient qu'à une seule espèce, *Pterochthonius angelus*. Comme *Amnemochthonius taeniophorus* c'est un Oribate rarissime. Décrit sommairement par Berlese en 1910, figuré en 1913, il n'a plus été signalé. Je n'en ai trouvé jusqu'ici que 4 exemplaires, un adulte et trois tritonymphes.

Ma première impression a été d'un cas tératologique de sorte que j'ai dû d'abord me convaincre, en observant les deux

<sup>1</sup> Lorsque, dans les familles qui contiennent les Oribates à mandibules primitives, ou qui appartiennent au même grand groupe naturel (les *Enarthronota*), un des deux poils de la mandibule est vestigial, c'est toujours le postérieur *cha*. C'est pourquoi je donne ici, au seul poil qui existe, la notation *chb*.

mandibules de l'adulte (provenant des Cévennes) et celles des nymphes (provenant de la Chartreuse) que toutes les mandibules sont identiques.

Le mors fixe est un groupe de 4 poils. Je désigne ceux-ci par *ms* 1, *ms* 2, ... *ms* 4 et plus brièvement, sur les figures, par 1, 2, ... 4. Ils n'ont pas tous la même forme à leur extrémité

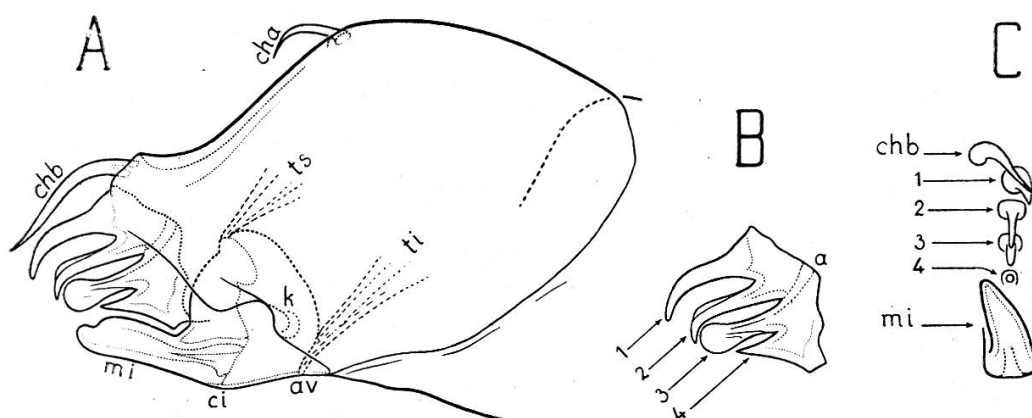


Fig. 4.

Mandibule gauche ( $\times 1346$ ) de *Pterochthonius angelus* (BERL.), exemplaire de St Laurent-le-Minier (Gard). — A, vue latéralement. — B, le mors fixe de la même mandibule, dessiné à part dans la même orientation; il est formé par 4 poils soudés à leur base, numérotés de 1 à 4. — C, disposition un peu schématisée du mors mobile *mi*, des 4 poils du mors fixe et du poil *chb* quand la mandibule est vue de l'avant; le côté paraxial est à gauche de la figure.

(fig. 4A), et leur grosseur, à leur base, diminue de 1 à 4 (fig. 4C). Les figures montrent clairement qu'il s'agit de poils distincts. Cependant ils sont réunis par un socle commun, celui-ci ne pouvant être que le résultat de la soudure des racines. Le socle et les poils forment par conséquent un petit bloc rigide. J'ai réussi à le séparer du reste de la mandibule. Il est représenté à part figure 4B.

Le petit bloc de la figure 4B, ou mors fixe, est actinochitineux. On voit très bien l'actinochitine, avec l'aspect habituel, dans *chacun* des 4 poils. Dans le socle une bande partant du bord supérieur de *ms* 3 et allant jusqu'au point *a* est brillamment éclairée entre nicols, c'est-à-dire a son axe optique orienté parallèlement à la préparation. Ailleurs le socle est générale-

ment obscur et il ne s'éclaire que par endroits. Cela est logique car il est aplati verticalement. Couché horizontalement comme sur la figure 4B il a son axe optique, sauf aux bords libres, orienté selon l'axe du microscope, à condition toutefois que sa structure soit simple et que la coalescence soit parfaite. La bande éclairée qui va jusqu'en *a* nous montre qu'il n'en est pas partout ainsi.

Le poil *chb*, bien qu'il soit implanté contre *ms* 1, est resté indépendant. Sous lui l'ectostracum est percé d'un large trou.

Le mors mobile est sans dents. Il a néanmoins le même aspect que dans le type *Cosmochthonius* car on y voit aussi des bandes en long qui correspondent à des variations brusques ou rapides de la réfringence et de la biréfringence. Sa structure actino-chitineuse est donc assez compliquée.

Au milieu de son bord supérieur le mors mobile est largement échancré de sorte qu'il paraît, dans l'ensemble, presque coudé à angle droit (fig. 4A). Le coude est plus fort que chez *Cosmochthonius*, où la figure 3C ne le représente d'ailleurs pas bien. La différence entre les figures 4A et 3C, à l'égard de ce coude, est exagérée par l'absence, chez *Pterochthonius*, de la lame dont le bord supérieur très mince, difficile à voir dans une préparation, mais très apparent sur une figure, va des dents à la zone proximale où s'attache le tendon *ts*.

Pour le reste la mandibule de *Pterochthonius* n'a rien de particulier. Les points *av* et *ci* sont bien séparés et joints seulement par l'epiostracum. La forme du doigt mobile, du côté proximal, est l'habituelle, ainsi que l'attache des tendons *ts* et *ti*. Le tendon *tvs* existe. Il y a un trochanter dont je n'ai pas vu le bord postérieur. Toute la mandibule est externe.

#### LE TYPE LORDALYCUS

Avec ce type nous quittons les Oribates. *Lordalycus peraltus* est un Acarien endéostigmatique que j'ai étudié en 1939 et j'ai signalé à cette époque les caractères singuliers de sa mandibule (7, p. 113 à 115, fig. 24A, 24B). Les figures 3F et 3G du présent travail ne font que perfectionner un peu les anciennes. Elles ont été dessinées d'après les mêmes exemplaires.

Le mors fixe est un gros calcar lisse, court et épais, complètement identique à un poil. Sa racine est aussi longue que sa partie émergente et on en distingue facilement tous les détails. Il s'éteint presque d'un seul coup, entre nicols, sauf à son extrémité antérieure.

Le doigt mobile a les caractères habituels en ce qui concerne la forme générale, celle de son poil hypertrophié, les fossettes articulaires, les tendons. J'ai marqué les points *cs*, *ci* et *av* sur la figure 3G. Le tendon supérieur *ts* part de *cs* et l'inférieur *ti* de *av*. Les points *av* et *ci*, le long du bord inférieur, ne sont joints que par l'épiostracum ordinaire et ils sont éloignés l'un de l'autre. Le point *cs* aussi est loin en avant. Le poil hypertrophié est creux comme d'habitude. Son collet va de *cs* à *ci* sur les faces anti- et paraxiale du doigt mobile, mais il n'est pas discernable ailleurs qu'en ces deux points. Cela n'a rien de surprenant puisqu'il n'est révélé, optiquement, que par le fond du mince espace entre l'épiostracum et la racine, et que ce fond est très aigu.

La racine du poil hypertrophié, c'est-à-dire toute la partie actinokhitineuse à droite d'une ligne qui joindrait *cs* à *ci* sur la figure 3G, est grande. Sa coupe optique, du côté ventral, est très simple. Elle est plus compliquée de l'autre côté, en bordure du tendon *ts*. La ligne pointillée irrégulière, variable d'un exemplaire à l'autre, que j'ai dessinée entre les extrémités dorsale et ventrale de la racine me semble être son bord du côté antiaxial. Ce serait la limite postérieure de l'actinokhitine, de ce côté.

Les dents ne sont pas des saillies en pointes d'aiguilles. Ce sont des lames transversales très minces qui sont projetées sur leur tranche dans l'orientation latérale. Elles ne sont formées que par la couche externe du poil hypertrophié.

La mandibule de *Lordalycus peraltus* diffère beaucoup de celles des autres types. Au doigt fixe, qui ne s'est même pas ajusté à la longueur du doigt mobile, on ne peut guère descendre à un état moins évolué. Au doigt mobile la structure n'est pas primitive mais c'est la plus simple connue. Les dents n'y sont pas du tout comparables à celles des mandibules d'Oribates.

## VI. REMARQUES DIVERSES

Dans ce chapitre on trouvera des remarques explicatives et d'autres concernant l'évolution.

1° Je n'ai parlé, dans le présent travail, que de mandibules normales ou primitives et j'ai dû, parmi toutes les mandibules normales, n'en choisir qu'une à titre d'exemple. J'ajoute maintenant que nous aurions trouvé, à la mandibule d'un Oribate supérieur quelconque, d'un Tyroglyphe, d'un Pachygnathe, d'une Bdelle et de bien d'autres Acariens actinochitineux, les mêmes caractères fondamentaux qu'à celle de *Camisia segnis*, et que la mandibule, quand elle se transforme profondément, ne perd pas pour cela, du moins en général, son actinochitine. Un stylet d'Erythroïde ou de *Gustavia* possède un axe actinochitineux.

2° Si l'un des mors manque c'est toujours le supérieur, c'est-à-dire le doigt fixe. Le doigt fixe n'est donc pas indispensable, de sorte qu'il pose une question évolutive, celle de savoir, quand il est absent, s'il a existé autrefois.

Vraisemblablement la question ne comporte pas une réponse unique. Dans certaines familles des caractères régressifs se manifestent au mors supérieur. Ils expliqueraient l'existence, dans ces familles, d'espèces à mandibules trombidiformes. Dans d'autres familles, plus nombreuses, il n'y a jamais aucune trace du mors supérieur ni aucun résidu d'actinochitine à l'endroit où il devrait être. Il me semble qu'alors, chez les Trombidions par exemple, ou les Erythroïdes, nous n'avons aucun motif de supposer, d'abord l'existence ancestrale d'un doigt fixe, puis sa régression totale.

Rien n'oblige en effet, dans un phylum quelconque, l'hypertrophie d'un poil d'avoir eu lieu et d'autre part, si elle était susceptible d'avoir eu lieu, il a fallu, pour qu'elle aboutit à la formation d'un mors supérieur, qu'elle fût capable d'affecter un poil bien déterminé, ou un groupe de poils, placé convena-

blement. Une condition préalable, l'existence d'un tel poil, ou d'un tel groupe, à une certaine époque de la phylogenèse, est donc nécessaire. Or nous constatons que la régression numérique des poils est allée plus loin aux mandibules trombidiformes qu'aux normales. La plupart de ces mandibules sont glabres. Très peu ont un poil (*Caeculidae*, *Erythracaridae*) et dans une seule famille (*Anystidae*) elles ont deux poils. La condition préalable a pu manquer.

Bien entendu je ne fais qu'une hypothèse par cette remarque. Mon intention est surtout de montrer que l'absence du mors supérieur est moins étrange si l'on n'oublie pas l'origine pileuse de ce mors.

Nous ne pouvons sérieusement objecter qu'un mors supérieur aurait dû se former tout de même, par le moyen d'une protubérance de l'ectosquelette, sans l'intervention d'aucun poil. Bien qu'un tel procédé soit de beaucoup le plus répandu chez les Arthropodes, l'observation ne nous en a fait rencontrer jusqu'ici aucun exemple aux mandibules des Acariens actinochitineux. Dès lors nous devons croire qu'il est irréalisable, ou presque, dans ce groupe d'animaux.

Une partie du doigt fixe, assez grande dans quelques cas, appartient à l'ectosquelette. Ce n'est pas non plus une objection car cette partie est un tubercule de base pour le poil hypertrophié. Elle n'existe jamais seule, les cas de régression du poil exceptés.

3° Dans une mandibule normale d'Oribate ou même, en général, d'Acarien actinochitineux, et aussi dans une mandibule trombidiforme, on distingue un *trochanter*, un *article principal indivis* et le *doigt mobile*.

Le trochanter n'attire pas beaucoup l'attention car il fait corps avec l'article principal mais il est fréquent que ses limites soient clairement visibles. Il est même grand du côté ventral. Il s'annule dorsalement. Latéralement il est plus développé du côté paraxial que de l'autre. Il est toujours glabre.

L'article principal indivis, que l'on peut appeler aussi, plus simplement, l'*article principal*, ou l'*article indivis*, équivaut à la somme d'un fémur, d'un génual, d'un tibia et d'un tarse.



Au maximum de pilosité, pourvu qu'il n'y ait pas néotrichie <sup>1</sup>, il porte 2 poils ordinaires (*cha* et *chb*) et le mors fixe *ms*.

Bien que ce mors soit un poil, ou plusieurs poils soudés, il vaut mieux ne pas le compter avec les autres. Ainsi j'appelle mandibule à 2 poils, ou à 1 poil, une mandibule qui possède les poils *cha* et *chb*, ou l'un d'eux.

Je désigne par *corps mandibulaire* l'ensemble de l'article principal et du trochanter. Lorsque l'on dit que la mandibule est à 2 articles on compte le corps mandibulaire pour 1. En général c'est parce qu'on ne trouve pas le trochanter suffisamment séparé du reste pour être compté à part. Il arrive aussi que le trochanter soit impossible à distinguer de l'article principal.

4° Il y a convergence entre la mandibule normale d'un Acarien actinochitineux et les chélicères d'autres Arachnides, lorsque celles-ci ont une forme en pince. Dans le premier cas des poils ont joué le rôle constructeur principal et dans le deuxième aucun poil n'est intervenu. Cependant le résultat est le même quant à la forme générale et à la fonction.

Soulignons, en particulier, qu'au point que j'ai appelé *dc* sur la figure 2C, c'est-à-dire à l'endroit où le contour apparent dorsal de la mandibule atteint la base du poil hypertrophié *ms*, l'œil n'est pas averti, s'il suit ce contour apparent, qu'il a quitté l'ectosquelette et qu'il est maintenant sur un poil. Pour exprimer qu'il en est ainsi nous dirons que *le poil s'est incorporé à la mandibule*. Ce n'est pas un phénomène spécial à cet appendice, car à l'ongle tibial du palpe, chez des Erythroïdes, les larves de Smarisidés par exemple, la même incorporation parfaite s'est réalisée.

5° *Lordalycus* excepté, tous les Acariens étudiés dans ce travail pour leurs mandibules primitives appartiennent à un groupe d'Oribates auquel j'ai récemment donné le nom d'*Enarthronota*.

<sup>1</sup> Le seul cas connu de néotrichie mandibulaire est celui du genre *Molgus*.

Le type *Cosmochthonius* est de beaucoup le moins rare. On est surpris de le trouver chez des Protoplophoridés comme *Cryptoplophora* car ces animaux ne ressemblent pas à ceux du genre *Cosmochthonius* et la plupart des Protoplophoridés ont des mandibules normales. Un lien très sérieux de parenté existe cependant entre tous les Acariens qui ont des mandibules du type *Cosmochthonius*. Le genre *Sphaerochthonius* en effet est allié franchement, malgré son faciès tout différent, à la famille des Protoplophoridés, et il possède avec *Cosmochthonius* de nombreux caractères communs.

Le type *Amnemochthonius* est celui qui nous montre, chez un Oribate, le mors supérieur piliforme le plus simple, mais le genre qui est le plus voisin d'*Amnemochthonius* par l'ensemble de ses caractères, *Haplochthonius*, a des mandibules normales.

Le genre *Pterochthonius* est encore trop mal connu pour qu'on lui assigne une parenté proche. Son type mandibulaire est isolé bien qu'on puisse le comparer utilement, en faisant une hypothèse, au type *Cosmochthonius* et même au cas normal des Oribates. J'en parle plus loin, sous le n° 7 de ces remarques.

Au total, malgré des lacunes considérables, je crois que nous pouvons nous permettre de dire, pour les *Enarthronota*, qu'avoir gardé un mors fixe piliforme est un caractère « saltatoire ». On trouve ce caractère dans certains genres, il manque dans des genres assez voisins de ceux-ci et on le retrouve dans des genres plus éloignés.

6° Avons-nous découvert, dans les mandibules qualifiées de primitives, des états ancestraux par lesquels ont dû passer les mandibules normales ? Evidemment non. Les mandibules primitives nous montrent simplement des cas de moindre évolution morphologique. Ces cas sont particuliers. Ils peuvent être restés sur la voie qu'a suivie généralement l'orthogenèse des mors. Le plus souvent ils en sont un peu sortis, ou beaucoup. Même alors leur intérêt est considérable. Etant plus près du point de départ ils nous aident à comprendre comment se sont formées les mandibules normales. Ils nous apprennent que le mors fixe, avant de s'incorporer à la mandibule, a eu non seulement la structure mais la forme d'un poil, ou de plusieurs poils. Ils confirment, par conséquent, le critérium actinochitineux.

7° J'ai fait plus haut (p. 336), à propos du type *Cosmochthonius*, une remarque sur le chiffre 4 et le nombre des dents. Le type *Pterochthonius* nous rappelle plus directement encore le chiffre 4 puisqu'il a 4 poils au mors fixe. En outre une idée de coalescence entre poils, phénomène très rare, nous est imposée par ce type. Tout cela suggère une hypothèse:

Le mors fixe ne serait pas un poil unique hypertrophié mais un groupe de gros poils fusionnés. Le poil *ms* quadrilobé du type *Cosmochthonius* pourrait être composé de 4 poils simples homologues des poils *ms* 1 à *ms* 4 de *Pterochthonius*. Les dents du mors fixe auraient été d'abord des extrémités de poils simples puis des lobes actinochitineux au bord d'un poil multiple. Quant aux dents du mors mobile, elles résulteraient d'une adaptation (ou coaptation) à celles du mors fixe.

L'hypothèse est d'abord applicable à des Oribates, peut-être aussi à d'autres Acariens actinochitineux. Elle ne semble pas convenir à tous les phylums car le poil *ms* est simple, au moins en apparence, chez *Lordalycus* et nous n'avons aucun motif sérieux de le croire composé chez *Amnemochthonius*.

Dans les types *Cosmo-* et *Pterochthonius* le mors mobile laisse voir, entre nicols, et même en lumière ordinaire, des bandes en long qui révèlent une structure complexe. Celle-ci pourrait être due à la coalescence imparfaite de plusieurs poils. Il est donc prudent d'étendre au mors mobile notre hypothèse, en la tenant d'ailleurs pour beaucoup moins justifiée à ce mors. Il lui manque d'être étayée par la découverte d'un Acarien à mors mobile franchement primitif.

8° Remarquons que les dents ont des origines diverses. Les dents de *Lordalycus* n'ont rien de commun avec celles des Oribates. Particulières au mors mobile, comparables à une crénelure d'arête, elles se sont vraisemblablement formées à partir de barbules dorsales comme en portent souvent les ongles des ambulacres ou plus généralement les poils.

9° Je reviens au mors fixe de *Pterochthonius*. Il est formé de 4 poils, de sorte que le corps mandibulaire a 6 poils, tous dorsaux. Nous savons d'autre part qu'à un fémur, un génual ou un tibia, chez les Oribates et beaucoup d'autres Acariens

actinochitineux, un seul poil dorsal existe et qu'il est fort, donc capable de se maintenir, en qualité de dernier témoin, quand s'exerce puissamment la régression numérique des poils<sup>1</sup>. Un tarse a 3 paires dorsales de poils forts. La paire itérale est faible, postlarvaire, et ne saurait être représentée sur une mandibule, organe qui possède toujours, dès la stase larvaire, tous les poils primitifs de la stase adulte. Quant au trochanter il n'intervient pas car il n'a jamais de poils dorsaux.

La répartition logique des 6 poils est donc la suivante: 1 pour le fémur (*cha*), 1 pour le génual (*chb*), 1 pour le tibia (*ms* 1) et les 3 autres pour le tarse (*ms* 2 à *ms* 4). Les 3 poils du tarse seraient un fastigial (*ms* 2), un tectal (*ms* 3) et un proral (*ms* 4).

Je ne prétends pas que cette répartition logique soit prouvée. On peut la regarder avec méfiance parce qu'elle est trop simple. Elle s'accorde trop bien à ce que nous savons de la chaetotaxie des pattes et du palpe !

Remarquons qu'elle nous oblige à compter le tarse parmi les articles qui constituent le corps mandibulaire. Nous aurions été très gênés si nous avions cru, comme autrefois, que le tarse était homologue du doigt mobile.

Elle nous conduit à croire que l'article principal indivis, dans une mandibule quelconque d'Oribate, est surtout un fémoro-génual, le tibia et le tarse n'occupant qu'une petite région antérieure. Pour tous ces articles la zone ventrale s'est réduite à peu de chose. Ainsi les poils ventraux forts ont dû disparaître de bonne heure, faute de place. Les tendons ventraux se sont fusionnés en un seul; celui que j'ai appelé *tvs*.

Au trochanter l'inverse a eu lieu. C'est la zone dorsale qui s'est réduite à rien. L'amoindrissement ventral de l'article indivis a permis au trochanter de former une grande partie du dessous de la mandibule et d'atteindre le doigt mobile, ou presque. Le tendon ventral du trochanter, celui que j'ai appelé *tvi*, a naturellement gardé son indépendance.

<sup>1</sup> Sauf couplage avec un solénidion, mais une mandibule ne porte jamais de solénidion.

10° Les 4 poils du mors fixe, chez *Pterochthonius*, sont de plus en plus courts de 1 à 4 et les poils supérieurs sont arqués vers le bas. Par cette structure les 4 extrémités distales se sont rapprochées et se sont placées obliquement suivant une ligne qui n'est pas très inclinée sur l'horizontale. Il aurait suffi que ce processus de transformation continuât quelque peu pour que le mors mobile devînt capable de toucher les 4 extrémités et qu'une pince analogue à celle des Oribates normaux, une fois comblés les intervalles entre les poils, fût construite.

Cependant cela n'a pas eu lieu et le mors inférieur ne touche que les poils 4 et 3. Dès lors on se demande à quoi servent les autres. Justement ce sont les plus gros et ils paraissent inutiles.

En finalisme nous dirions qu'ils serviront plus tard, quand la mandibule sera parfaite.

Si nous rejetons le finalisme que répondrons-nous ? Que les poils 1 et 2 servent à quelque chose par leurs racines, lesquelles, faisant partie du socle commun, augmentent la solidité du mors. Plus la racine commune est grosse en proportion de la longueur des poils et plus fortement le mors est enchâssé dans le corps mandibulaire.

Je n'insiste pas sur ces « explications » car nous sommes ici en présence du problème ordinaire des adaptations fonctionnelles. Notons que le problème est ici relativement simple et qu'il pourrait bien s'éclairer à la lumière d'autres mandibules (à découvrir) qui appartiendraient au même type ou qui seraient plus primitives encore.

11° Chez les Acariens actinochitineux les mandibules les plus primitives, aux dents près, ont presque le même doigt mobile que les normales et le poil hypertrophié y occupe une place aussi grande, de la même façon discrète, sa limite postérieure et son collet ne s'y révélant pas mieux.

On ne peut certes pas en dire autant du doigt fixe ! A ce doigt la diversité est considérable. C'est à lui seulement que l'on reconnaît au premier coup d'œil, sans avoir besoin des nicols ou des colorants sélectifs, la nature pileuse du mors. Les mandibules que nous avons appelées primitives ne sont guère que des mandibules à doigt fixe primitif, abstraction

étant faite, naturellement, des caractères qui n'appartiennent pas aux mors et qui ne font pas l'objet de ce travail.

Donc, dans l'évolution mandibulaire des Acariens actinochitineux, les deux mors de la pince ne se sont pas perfectionnés ensemble. Le doigt mobile, aux dents près, a devancé fortement le doigt fixe. Son mors était un poil incorporé analogue à celui des mandibules normales, peut-être aussi bien dissimulé que dans ces dernières, alors que le mors fixe n'était qu'un gros poil apparent, ou un groupe de poils.

Cette remarque nous ramène à la question de la page 328 et aux deux réponses proposées, car nous venons de rencontrer un argument évolutif pour préférer la première réponse. Si l'article terminal primitif de l'appendice mandibulaire a été d'abord un ambulacre, il avait déjà, toujours aux dents près, à la seule condition de changer un peu sa forme et celle de sa griffe, tous les caractères que nous constatons aujourd'hui aux doigts mobiles des mandibules, que celles-ci soient primitives ou normales. Nous comprenons pourquoi ses caractères actuels sont quasi constants et diffèrent si profondément, à cet égard, de ceux du mors fixe.

Avec la deuxième réponse cela ne va pas, car cette réponse implique un parallélisme d'évolution entre les deux mors. Bien entendu le parallélisme n'aurait pas besoin d'être parfait, mais il faudrait au moins qu'aux doigts mobile et fixe des stades franchement primitifs eussent existé simultanément. Or l'observation nous oblige à reconnaître que ces stades, lorsqu'ils sont encore présents chez des Acariens actinochitineux, sont particuliers au doigt fixe. J'appelle ici stade franchement primitif celui qui montre un caractère incontestable et important de moindre évolution et n'est pas susceptible d'appartenir normalement, lorsqu'il s'agit du doigt mobile, à un ambulacre.

**12°** L'ongle tibial du palpe fait penser au mors supérieur de la mandibule, car il a beaucoup d'analogies avec ce mors. C'est aussi un poil hypertrophié, dorsal et distal, fixé au pénultième article d'un appendice. Dans les deux cas ce poil hypertrophié n'a plus qu'un rôle mécanique et il est soudé à l'ectosquelette. Dans les deux cas il peut s'incorporer.



Ces analogies concernent la position, la structure, la tendance évolutive. Elles sont assez fortes pour que l'on ose se demander si elles ne pourraient pas aller plus loin et si une pince dont l'ongle tibial serait le doigt fixe et le tarse le doigt mobile ne pourrait pas, sinon exister, du moins être en voie de formation chez certains *Dactylognatha*.

A cette question je crois qu'il faut répondre par la négative.

Reconnaissons d'abord que le tarse du palpe, chez les *Dactylognatha*, est resté sensitif, comme un tarse palprien quelconque. Il porte en général un solénidion, quelquefois plusieurs, et des eupathidies.

Il est rejeté du côté antiaxial et il donne souvent l'impression d'être une protubérance accessoire plutôt qu'un des articles fondamentaux. Pour acquérir la fonction d'un doigt mobile il faudrait au contraire qu'il restât sous l'ongle tibial et qu'il fût articulé avec force et précision.

En outre il n'est pas pourvu des deux gros tendons antagonistes *ts* et *ti*, comme le serait l'article terminal primitif. Le seul gros tendon que je lui ai vu jusqu'ici est toujours ventral et correspond à *ti*. Or un gros tendon supérieur *ts* (avec son muscle, naturellement) est indispensable à un doigt mobile de pince lorsque le doigt fixe est dorsal, puisque c'est le tendon releveur ou de fermeture. L'absence d'un tel tendon est d'ailleurs très commune, sinon générale, chez les Acariens actinochitineux <sup>1</sup>, aux tarse de tous les appendices.

Nous avons vu qu'à la mandibule des Acariens actinochitineux c'est l'article terminal qui a pris l'avance dans l'évolution formatrice de pince. Remarquons qu'au palpe des *Dactylognatha* l'évolution analogue que nous avons imaginée en partant des caractères de l'ongle tibial, si elle avait été possible, eût différé profondément de celles de la mandibule, car elle eût commencé

<sup>1</sup> Chez divers Arachnides un tendon supérieur assez gros pour être visible sans difficulté existe à d'autres articles que le terminal primitif, par exemple à l'article qui porte le doigt fixe de la mandibule chez les Gamases et *Opilioacarus*; j'ai omis de le dessiner sur la figure d'*O. segmentatus* que j'ai publiée en 1935 à propos des organes lyriformes (3, p. 206, fig. 3D).

par le mors fixe, c'est-à-dire renversé l'ordre mandibulaire des facteurs.

A quoi sert l'ongle tibial du palpe ? Jusqu'ici j'ai constaté son rôle dans deux cas :

Il ne s'oppose pas au tarse, de chaque côté, mais il s'oppose à l'ongle tibial symétrique, qu'il puisse ou non toucher celui-ci dans le plan sagittal. La paire de palpes, terminée pratiquement du côté paraxial, chez beaucoup d'espèces, par la paire d'ongles tibiaux, est un organe préhenseur. Elle saisit et immobilise la proie, que celle-ci soit un animal ou, comme je l'ai récemment constaté pour une espèce d'Erythroïde, quelque chose de végétal (un grain de pollen).

L'ongle tibial joue aussi un rôle locomoteur. Ce rôle est occasionnel mais très important. J'ai souvent observé, dans mes élevages, qu'un Erythroïde en difficulté, retenu en arrière par quelque obstacle, se sert de ses palpes, autant et même plus que de ses pattes antérieures, pour se libérer. Il enfonce ses ongles tibiaux dans le substratum et tire avec force. On voit très bien que les palpes ont plus d'efficacité que les pattes. Ils agissent plus près du plan de symétrie et davantage dans une direction parallèle à ce plan, l'appendice tracteur transmettant tout l'effort dont il est capable, ce que les pattes, à cause de leur direction plus ou moins oblique, ne peuvent pas faire aussi bien. En outre un ongle tibial est plus robuste qu'une griffe d'ambulacre, surtout qu'une griffe d'ambulacre antérieur, et comme cet ongle est naturellement dépourvu d'articulation à sa base il supporte une traction plus énergique.

Concluons que l'extrémité d'un palpe, chez les *Dactylognatha*, n'a aucune possibilité de devenir une pince, ni probablement aucune tendance à le faire. L'ongle tibial a quelquefois des ressemblances avec le mors fixe d'une mandibule parce que c'est, comme lui, un poil hypertrophié à rôle purement mécanique, capable aussi de s'incorporer, et qu'il semble avoir, à cause de la disparition de l'article terminal primitif, le même emplacement.

## VII. RÉSUMÉ

Les mors fixe et mobile d'une mandibule quelconque d'Acarien actinochitineux sont des poils hypertrophiés ou des groupes de poils coalescents. Ils ont la structure actinochitineuse, comme les poils ordinaires, et non celle de parties ou d'apophyses du squelette externe. L'actinochitine s'y reconnaît par sa forte biréfringence ou sa colorabilité sélective. Elle n'existe que dans les poils ou dans les organes formés à partir de poils.

Le doigt mobile d'une mandibule d'Acarien actinochitineux n'est pas un tarse. Il représente l'article terminal de l'appendice primitif. Ce fait important, établi par VACHON pour divers Arachnomorphes et Arachnides (Limules, Scorpions, Pseudoscorpions, Télyphonides) s'applique aussi aux Acariens.

Chez les Arachnides en général, animaux terrestres et marcheurs, l'article terminal primitif a évolué très différemment selon qu'il appartenait aux pattes ou aux autres appendices. Aux pattes il s'est réduit secondairement à un très petit article, celui que j'ai désigné, chez les Acariens, par ambulacre simple, et il a acquis une structure très particulière qui réalise au mieux l'aptitude à la rotation et à l'accrochage. Aux autres appendices, quand il a formé le doigt mobile d'une pince, il est resté gros et plus primitif. Les Acariens actinochitineux sont une exception à la règle générale en ce que le doigt mobile de leur pince mandibulaire n'est pas plus primitif que leurs ambulacres et qu'il a fondamentalement la même structure. L'identité de structure fournit un argument particulièrement fort pour affirmer, chez les Acariens actinochitineux, l'homologie du doigt mobile de la mandibule avec l'ambulacre simple.

Dans presque tous les cas la vraie nature des mors est dissimulée par leur « incorporation », car leur surface, à leur base, prolonge exactement celle du reste de la mandibule, comme si rien de particulier n'existait à cet endroit.

Dans quelques cas la mandibule est cependant encore assez primitive pour posséder en guise de mors fixe un poil certain, reconnaissable au premier coup d'œil. Ces cas très remarquables (*Cosmo-* et *Sphaerochthonius*, *Cryptoplophora*, *Amnemochtho-*

*nus*) appartiennent principalement à un groupe d'Oribates, les *Enarthronota*. Chez un autre *Enarthronota* (*Pterochthonius*), plus remarquable encore, le mors fixe est formé par 4 poils voisins, parfaitement distincts, quoique soudés par leurs racines, superposés dans un plan vertical. Le seul Acarien à mandibule primitive qui ne soit pas un Oribate (*Lordalycus*) a au contraire un mors fixe aussi simple que possible, constitué par un seul poil hypertrophié, court et lisse.

Dans toutes ces mandibules primitives le mors mobile est aussi bien incorporé que dans les mandibules ordinaires. Ce mors est donc, relativement à l'autre, en forte avance évolutive.

Les dents des mors ont des origines diverses. Au mors fixe, chez les Oribates, on peut soutenir, bien que ce soit une hypothèse peut-être encore trop hardie, qu'elles représentent les extrémités des 4 poils (homologues de ceux de *Pterochthonius*) dont ce mors fixe résulterait par coalescence. Au mors mobile, chez les Oribates, elles se seraient formées plus tard par coaptation à celles du mors fixe. Les dents du mors mobile, chez *Lordalycus*, se sont probablement formées à partir des barbules dorsales d'un ongle, ou d'un poil.

Dans une mandibule ordinaire d'Oribate, de forme courte, on reconnaît en général 3 parties: à l'arrière un grand trochanter qui n'a plus de région dorsale et qui est glabre; au milieu l'article principal indivis, qui n'a souvent qu'une région ventrale réduite et qui n'a conservé que des poils dorsaux; à l'avant le doigt mobile.

L'article principal indivis représente le fémur, le génual, le tibia et le tarse d'un appendice. D'après *Pterochthonius* il a 6 poils dorsaux. Le poil postérieur appartiendrait au fémur, le suivant au génual et les 4 autres, formant le mors fixe, à l'ensemble du tibia et du tarse. Ces deux articles occuperaient peu de place. Le fémur et le génual seraient les principaux constituants, en volume, de l'article indivis.

Au palpe des Acariens actinochitineux, lorsqu'un ongle tibial existe, les caractères actuels du tarse ne sont pas favorables à l'idée qu'entre cet ongle, jouant le rôle de mors fixe, et le tarse, jouant le rôle de doigt mobile, une pince comparable à celle de la mandibule puisse apparaître.

## VIII. ADDENDUM CONCERNANT LA NOMENCLATURE

J'ai dû introduire des noms nouveaux pour deux espèces de *Cosmochthonius*. Voici leurs diagnoses, exprimées très brièvement. Des descriptions plus complètes seront publiées plus tard.

*Cosmochthonius domesticus* n. sp.

Longueur: 245 à 285  $\mu$ . Couvert dorsalement, sur l'aspis aussi bien que sur tout l'hysterosoma, d'alvéoles ronds ou ovales, nullement polygonaux, serrés les uns contre les autres, à bords très accusés; leur diamètre est de 7 à 10  $\mu$ . Poils de la rangée érectile postérieure franchement plus courts et moins épais que ceux de la rangée érectile antérieure. Convexité du pygidium troublée en arrière par deux dépressions larges et symétriques; entre ces dépressions la surface est un peu relevée en carène arrondie. Griffe tridactyle hétérodactyle à II, III, IV, bidactyle à I par perte de l'ongle antiaxial. Mors supérieur de la mandibule à 4 dents anguleuses, minces, les deux médianes effacées (fig. 3A). Localité type: environs de Périgueux (Dordogne); dans les maisons.

*Cosmochthonius reticulatus* n. sp.

Longueur: 300 à 340  $\mu$ . Surface dorsale réticulée; alvéoles polygonaux particulièrement réguliers sur le pygidium où ils sont presque tous en hexagones; leur diamètre est de 8 à 14  $\mu$ . Poils des deux rangées érectiles sensiblement de même longueur et de même diamètre. Pas de dépressions ni de carène à l'extrémité du pygidium. Griffes comme dans l'espèce précédente. Mors supérieur de la mandibule à 5 dents arrondies; l'antérieure et les deux postérieures sont les plus fortes (fig. 3C). Localité type: avec l'espèce précédente.

Université de Genève.

Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée.

Mai 1947.

## TRAVAUX CITÉS

1. GRANDJEAN (F.). Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. 1<sup>re</sup> partie. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. 60, p. 6 à 39, 1935.)
  2. ——— Observations sur les Acariens. 1<sup>re</sup> série. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 7, p. 119 à 126, 1935.)
  3. ——— Observations sur les Acariens. 2<sup>e</sup> série. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 7, p. 201 à 208, 1935.)
  4. ——— Observations sur les Oribates. 8<sup>e</sup> série. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 7, p. 237 à 244, 1935.)
  5. ——— Un acarien synthétique: *Opilioacarus segmentatus* WITH. (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, t. 27, p. 413 à 444, 1936.)
  6. ——— Le genre *Pachygnathus* DUGÈS (*Alycus* KOCH). 2<sup>e</sup> partie. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 9, p. 56 à 61, 1937.)
  7. ——— Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata. (*Ann. Sc. Nat., Zoologie*, 11<sup>e</sup> série, t. 2, p. 1 à 122, 1939.)
  8. ——— L'ambulacre des Acariens. 1<sup>re</sup> série. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 13, p. 422 à 429, 1941.)
  9. ——— L'ambulacre des Acariens. 2<sup>e</sup> série. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 15, p. 303 à 310, 1943.)
  10. ——— Observations sur les Acariens. 10<sup>e</sup> série. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> série, t. 19, p. 76 à 83, 1947.)
  11. ——— L'origine pileuse des mors et la chaetotaxie de la mandibule chez les Acariens actinocitineux. (*Comptes rendus Ac. Sciences Paris*, t. 224, p. 1251 à 1254, 1947.)
  12. MICHAEL (A.D.). Das Tierreich, Oribatidae, 93 p., Berlin, 1898.
  13. NICOLET (H.). Histoire naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris. (*Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. 7, p. 381 à 482, 1855.)
  14. VACHON (M.). Remarques sur les appendices du prosoma des Limules et leur arthrogenèse. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 84, p. 273 à 300, 1945.)
  15. ——— 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).
-