

MÉMOIRES  
DU  
MUSÉUM NATIONAL  
D'HISTOIRE NATURELLE

*NOUVELLE SÉRIE*

Série A, Zoologie

TOME LXXXV

Pierre ROBAUX

RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA BIOLOGIE  
DES ACARIENS « THROMBIDIIDAE. »



PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM  
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V<sup>e</sup>)

1974



RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT  
ET LA BIOLOGIE DES ACARIENS « THROMBIDIIDAE »

par

Pierre ROBAUX

Laboratoire d'Écologie générale du Muséum National d'Histoire Naturelle

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS .....	5
INTRODUCTION .....	6
REMARQUES PRÉLIMINAIRES : LES STASES — LES STADES — LES CALYPTOSTASES.....	8
<b>PREMIÈRE PARTIE. — LES STASES DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LES THROMBIDIIDAE.</b>	<b>11</b>
<i>Chapitre 1. — Matériels et techniques utilisés.</i> .....	11
A. — Espèces étudiées.....	11
B. — Récolte et transport des animaux.....	12
C. — Techniques d'élevage.....	12
D. — Techniques d'observation.....	12
<i>Chapitre 2. — Morphologie de l'œuf et de la prélarve. Formation de la prélarve et de la larve..</i>	14
A. — L'œuf .....	14
I) Anatomie .....	14
II) Formation de la prélarve.....	14
B. — La prélarve.....	15
I) La prélarve de <i>Campylothrombium barbarum</i> .....	17
II) La prélarve d' <i>Allothrombium fuliginosum</i> .....	20
III) Étude comparative.....	20
IV) Formation de la larve.....	22
<i>Chapitre 3. — Étude des larves.</i> .....	25
A. — Caractères généraux des larves, principe d'étude, conventions, terminologie .....	25
I) L'aspidosoma.....	27
II) Le gnathosoma.....	28
III) L'opisthosoma .....	28
IV) Le podosoma.....	29
V) Les pattes.....	29
B. — Descriptions de quelques larves.....	30
I) La larve d' <i>Allothrombium fuliginosum</i> .....	31
II) La larve de <i>Thrombidium cancelai</i> .....	36
III) La larve de <i>Campylothrombium barbarum</i> .....	40
IV) <i>Microthrombidium thaumapilosum</i> n. sp.....	47
V) <i>Microthrombidium spasicutum</i> n. sp.....	51
VI) La larve d' <i>Euthrombidium trigonum</i> .....	55



<i>Chapitre 4. — Les larves de Thrombidiidae parmi les Thrombidoidea. Comparaison avec les Erythraeidea et quelques familles voisines.</i>	61
A. — Le scutum sensoriel et les yeux.	61
B. — Les gnathosoma.	62
C. — L'opisthosoma.	64
D. — Le podosoma.	66
E. — Les pattes.	67
F. — Diagnose des larves de Thrombidiidae.	72
<i>Chapitre 5. — Les stases inactives (calyptostases) post-larvaires : protonympe et tritonympe.</i>	74
A. — La protonympe.	74
I) Le stade pupal.	74
II) La protonympe proprement dite.	74
III) Comparaisons avec d'autres protonymphes inertes.	76
D. — La tritonympe.	77
I) Le stade pupal.	77
II) La tritonympe proprement dite.	77
III) Comparaisons avec d'autres formes inertes.	79
<i>Chapitre 6. — Les stases actives post-larvaires : deutonympe (nymphe) et adulte.</i>	80
A. — L'aspidosoma.	80
B. — Le gnathosoma.	83
C. — L'opisthosoma.	86
I) La face dorsale.	86
II) La face ventrale.	86
D. — Le podosoma : coxae et région coxisternale.	91
E. — Les pattes.	91
I) Caractères généraux.	91
II) Chétotaxie.	92
F. — Les mues post-adultes. Comparaison avec la périodomorphose des Diplododes.	95
<i>Chapitre 7. — Conclusions de la première partie.</i>	97
<i>Résumé de la première partie.</i>	101
<b>DEUXIÈME PARTIE. — BIOLOGIE, ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DES THROMBIDIIDAE.</b>	103
<i>Chapitre 1. — Étude de la reproduction.</i>	105
A. — Émission et capture des spermatophores.	105
I) Émission des spermatophores chez <i>Allothrombium fuliginosum</i> .	105
II) Comportement de la femelle : capture du spermatophore.	107
III) Influence de la lumière et de la température sur l'émission des spermatophores.	107
IV) Attraction sexuelle chez <i>Parathrombium megalochirum</i> .	108
V) Phénomènes externes de la reproduction chez les autres Thrombidiidae.	109
VI) Phénomènes externes de la reproduction chez les autres Acariens.	110
B. — La ponte.	111
I) Lieu de ponte.	111
II) Description des pontes.	111
III) Modalités de la ponte.	112
IV) Influence des facteurs du milieu sur l'émission des pontes.	112
C. — Fécondité et types de pontes.	116
I) Relations entre le nombre d'œufs, la taille des œufs et la taille des femelles.	116
II) Comparaisons avec d'autres formes.	120
<i>Chapitre 2. — Influence des facteurs externes sur le développement embryonnaire et larvaire.</i>	122
A. — Action de la température.	122
I) Période embryonnaire.	122

II) Stase prélarvaire.....	124
III) Variations de l'optimum thermique au cours du développement embryonnaire et de la stase prélarvaire.....	126
B. — Action de l'humidité.....	128
I) Phase d'absorption d'eau.....	128
II) Optimum hygrométrique.....	128
Chapitre 3. — Biologie et éthologie des larves.....	131
A. — Éclosion et facteurs d'éclosion.....	131
I) Éclosion proprement dite.....	131
II) Diagramme d'éclosion.....	131
III) Action de différents facteurs physiques sur l'éclosion.....	133
B. — Comportement de la larve avant sa vie parasitaire.....	133
I) Regroupement.....	133
II) Réactions de la lumière.....	134
III) Géotaxie.....	134
IV) Durée de survie des larves.....	137
C. — La vie parasitaire de la larve.....	139
I) Facteurs de fixation.....	139
II) Spécificité parasitaire.....	140
III) La fixation sur l'hôte.....	146
IV) Localisation et nombre de parasites sur l'hôte.....	147
V) Durée de fixation et accroissement de taille.....	148
VI) Le détachement de l'hôte.....	150
VII) Action du parasite sur l'hôte.....	150
D. — Comportement de la larve après son départ de l'hôte.....	151
Chapitre 4. — Développement post-larvaire.....	152
A. — Recherche d'un lieu pour la métamorphose.....	152
B. — Influence des différents facteurs sur la durée du développement de la deutonymphe d' <i>Allothrombium fuliginosum</i> .....	152
I) Action de la température.....	152
II) Action de l'humidité relative de l'air.....	154
III) Action de la lumière.....	154
IV) Influence de la quantité de nourriture ingérée par la larve.....	155
V) Influence de l'hôte.....	156
C. — Influence de différents facteurs sur la durée du développement de la deutonymphe chez d'autres <i>Thrombidiidae</i> .....	156
I) Action de la température.....	156
II) Influence de la quantité de nourriture ingérée par la larve.....	157
D. — Émergence des deutonymphes.....	157
E. — Comportement des deutonymphes. Durée de vie. Métamorphoses.....	159
I) Chez <i>Allothrombium fuliginosum</i> .....	159
II) Chez les <i>Thrombidiinae</i> .....	161
III) Chez les <i>Microthrombidiinae</i> .....	162
F. — Durée de la stase tritonymphe.....	162
I) Chez <i>Allothrombium fuliginosum</i> .....	162
II) Chez <i>Thrombidium mediterraneum</i> .....	163
III) Chez les <i>Microthrombidiinae</i> .....	163
G. — Émergence des adultes.....	163
Chapitre 5. — Comportement et activité des adultes.....	164
A. — Chez les <i>Allothrombiinae</i> .....	164
I) Période d'activité d'automne.....	165
II) Période hivernale.....	165
III) Période d'activité de printemps — Premières sorties.....	167

IV) Durée de vie.....	168
V) Sex-ratio.....	168
B. — Chez les <i>Thrombidiinae</i> .....	168
I) Activité.....	168
II) Durée de vie.....	170
III) Sex-ratio.....	170
C. — Chez les <i>Microthrombidiinae</i> .....	170
I) Activité et durée de vie chez les endogés stricts.....	170
II) Activité et durée de vie chez <i>Microthrombidium fasciatum</i> .....	173
III) Sex-ratio.....	173
D. — Chez les <i>Euthrombidiinae</i> .....	173
Chapitre 6. — Conclusions de la deuxième partie : Le cycle vital des <i>Thrombidiidae</i> .....	174
Résumé de la deuxième partie.....	177
BIBLIOGRAPHIE.....	179

## AVANT-PROPOS

Le présent travail a été réalisé au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Nancy et au Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

C'est avec une profonde émotion que je rends ici hommage à la Mémoire de Monsieur Marc André Sous-Directeur du Laboratoire de Zoologie du Muséum. Malgré ses lourdes charges il a toujours su m'accueillir très chaleureusement. C'est auprès de lui que je me suis initié à la Systématique des *Thrombidiidae*. Ses conseils et ses grandes connaissances sur les Acariens m'ont épargné bien des tâtonnements.

Monsieur le Professeur Bocquet, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, m'a fait le grand honneur d'accepter la présidence du présent Jury, je tiens à lui exprimer ici ma profonde et respectueuse gratitude.

Mes remerciements et ma vive reconnaissance vont à Monsieur le Professeur Delamare Deboutteville, Directeur du Laboratoire d'Écologie du Muséum qui m'a proposé le sujet de cette thèse et n'a cessé, depuis, de me prodiguer conseils et encouragements. Pour les longues heures qu'il m'a toujours si largement dispensées, et en particulier pour la mise au point de ce travail, je le remercie particulièrement.

Je remercie Monsieur le Doyen Bergerard, Professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay, d'avoir bien voulu accepter, si aimablement, de faire partie du Jury appelé à juger les résultats de mon travail.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur Vachon, Directeur du Laboratoire de Zoologie du Muséum, qui a bien voulu me parrainer au C.N.R.S., à qui je n'ai jamais fait appel en vain ; il m'a toujours témoigné la plus grande bienveillance. Je lui suis particulièrement reconnaissant d'avoir bien voulu me confier la collection de *Thrombidiidae* de Marc André, ce qui m'a évité de nombreux déplacements et épargné bien des difficultés.

J'exprime toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur Condé, Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy, qui m'a accueilli dans ses Laboratoires au début de mes recherches.

Mes remerciements vont aussi à tous ceux à qui je dois soit de très nombreuses et toujours très intéressantes récoltes, soit des conseils éclairés, soit l'hospitalité. Ma reconnaissance leur est acquise.

J'adresse enfin mes vifs remerciements à ma famille, à mes collaborateurs et collègues qui ont participé à la réalisation de ce travail et en particulier à Messieurs Dubost, Thibaud et Vannier, également à Messieurs Poivre et Alain Delamare Deboutteville qui ont contribué à l'illustration de ce Mémoire, à Mademoiselle Tupet pour son aide technique dévouée et toujours désintéressée, à Madame Monnot qui a dactylographié ce manuscrit et à la Direction du Laboratoire Aimé Cotton de la Faculté des Sciences d'Orsay qui a mis à ma disposition son matériel de reproduction.

## INTRODUCTION

Les *Thrombidiidae* appartiennent, dans la sous-classe des *Acarida*, au super-ordre des *Actino-trichida* qui est caractérisé par la présence, dans l'axe des poils, d'une substance biréfringente appelée actinopiline. Ils sont classés dans l'ordre des *Actinedida* (autrefois *Thrombidiformes* ou *Prostigmata*) (Van der Hammen, 1970 a).

Par leur taille, leur couleur, leur forme, ils constituent l'une des familles les plus représentatives des Acariens. Le nombre d'espèces, compte tenu des incessants remaniements opérés par les systématiciens, ne dépasse pas 1000. Ils sont connus par leurs nymphes ou leurs adultes, peu par leurs larves. Les premiers sont des formes libres vivant soit dans le sol, soit à la surface. Ils sont de grande taille (1000  $\mu\text{m}$  — 3000  $\mu\text{m}$  en moyenne), rouges et couverts de nombreux poils (fig. 1 et 2). Les larves, par contre, sont parasites d'Arthropodes terrestres. Elles sont de même couleur que les adultes mais de très petite taille (500  $\mu\text{m}$  maximum) et portent un petit nombre de poils.

..

Le plus souvent, lorsqu'on parle de « Thrombidions », on envisage uniquement les nymphes et les adultes. Toutefois, avant de devenir adultes, ces Acariens subissent des métamorphoses si profondes qu'il est pratiquement impossible d'établir des corrélations entre les différentes étapes de la vie, en particulier entre la larve hexapode et la deutonymphe ou l'adulte octopode. Dans la première partie de ce travail, nous étudierons essentiellement ces rapports. Nous mettrons en évidence, au cours de l'ontogenèse, non seulement tous les caractères qui sont susceptibles de changer ou d'évoluer, mais aussi tous ceux qui persistent. Cette voie nous permettra de situer phylétiquement les *Thrombidiidae*.



FIG. 1. — *Thrombidium meyeri*, adulte; habitus, vue latérale.

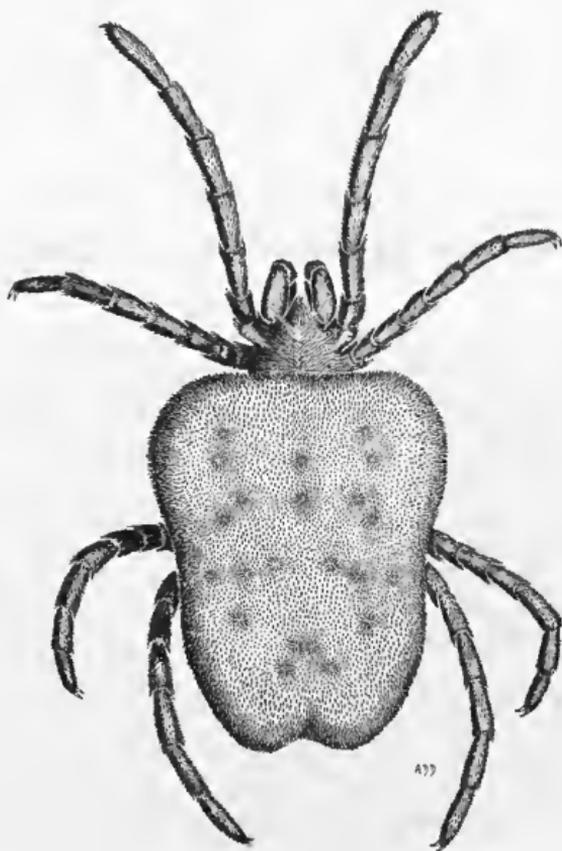


FIG. 2. — *Thrombidium meyeri*, adulte; habitus, vue dorsale.

parmi les familles voisines, en particulier les *Erythraeidae*, les *Balaustiidae*, les *Smarididae*, *Johnstonianidae*, *Thrombellidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, *Trombiculidae*, *Stygothrombiidae* et *Calyptostomidae*.

Dans la seconde partie, nous nous attacherons à l'étude de la biologie de quelques espèces de *Thrombidiidae* de nos régions. A chaque étape de la vie, nous étudierons l'influence des facteurs du milieu, tant sur la durée ou les processus du développement embryonnaire ou postembryonnaire que sur le comportement. Cela nous permettra de mettre en évidence les différences et les caractéristiques qui sont à relier au biotope, aux caractères morphologiques et à la position phylétique.

## REMARQUES PRÉLIMINAIRES

## LES STASES — LES STADES — LES CALYPTOSTASES

En 1882, Henking décrit le développement d'*Allothrombium fuliginosum* (Hermann, 1804). Il distingue, au cours de l'ontogenèse, 9 étapes successives : l'œuf, le stade schadonophan, la larve, la nymphochrysalide, le stade nymphophan, la nymphe, la téléochrysalide, le stade téléophan et l'adulte. Cette terminologie est ensuite reprise par de nombreux acarologues, en particulier par tous ceux qui observent au cours du développement postembryonnaire des stades pupaux. Incommode, souvent mal interprétée, elle reste encore de nos jours souvent employée et cela en dépit des travaux de Grandjean qui datent pourtant de 1938.

Cet auteur propose, en effet, une terminologie qui tient compte également de toutes les étapes par lesquelles passe un Acarien au cours de sa vie. Ce sont : la prélarve, la larve, la protonymphe, la deutonymphe, la tritonymphe et l'adulte. Ces étapes sont appelées *stases*. L'auteur définit alors ce terme : « j'appelle stase les formes successives d'un animal lorsque ces formes sont séparées les unes des autres, dans l'ontogenèse, par des mues qui établissent entre elles des discontinuités ». Cette définition, reprise en 1957 *b*, est à nouveau précisée en 1969 : « Les stases sont des formes qu'un animal a ou acquiert successivement par ses mues, au cours de son ontogenèse postembryonnaire, à condition que ces formes se distinguent les unes des autres, d'une mue à la suivante par des caractères de surface qui soient précis, de tout ou rien, idionymiques ». L'auteur précise un peu plus loin : « Je rappelle aussi qu'il ne faut pas dire *stade* au lieu de *stase*. Nous définissons les stades à notre gré pour décrire un changement. Les stases au contraire, ne dépendent pas de nous, ce sont des fruits de l'évolution naturelle. Une stase est toujours un stade, mais rien n'oblige un stade à être une stase ».

Certaines stases ont perdu leurs appendices ou l'usage de ceux-ci. Elles ne peuvent donc ni se nourrir, ni se mouvoir. Ces stases inertes et rudimentaires sont désignées par Grandjean (1938 *d*) par le terme *calyptostases*. Chez les *Thrombidiidae* les stases prélarvaire, protonymphale et tritonymphale sont des calyptostases. Les calyptostases sont le fait d'une évolution régressive. Nous verrons que cette régression peut atteindre différents degrés.

*PREMIÈRE PARTIE*

LES STASES DU DÉVELOPPEMENT  
CHEZ LES *THROMBIDIIDAE*



## CHAPITRE I

## MATÉRIELS ET TECHNIQUES UTILISÉS

## A. — ESPÈCES ÉTUDIÉES

Le choix des espèces étudiées a été dicté par les obligations suivantes :

- Nécessité d'avoir au minimum un représentant des différentes sous-familles européennes et de chacun des principaux biotopes.
- Nécessité de pouvoir récolter chaque année un nombre suffisant d'exemplaires dans des stations connues.

Les espèces étudiées sont les suivantes :

*Allothrombiinae* Thor, 1935 :

- Allothrombium fuliginosum* (Hermann, 1746)<sup>1</sup>
- Allothrombium meridionale* (Berlese, 1887)<sup>2</sup>
- Allothrombium* sp.<sup>1</sup>

*Thrombidiinae* Michaël, 1884 :

- Thrombidium holosericeum* (Linné, 1746)<sup>3</sup>
- Thrombidium mediterraneum* (Berlese, 1910)<sup>2</sup>
- Thrombidium heterotrichum* (Berlese, 1910)<sup>2</sup>
- Thrombidium meyeri* (Krausse, 1916)<sup>3</sup>
- Thrombidium cancelaei* Robaux, 1967<sup>3</sup>
- Parathrombium megalochirum* (Berlese, 1910)<sup>2</sup>
- Podothrombium flipes* (Koch, 1837)<sup>3</sup>
- Podothrombium strandi* (Berlese, 1910)<sup>3</sup>
- Podothrombium spinosum* Feider, 1955<sup>3</sup>
- Podothrombium vogesianum* Robaux, 1966<sup>3</sup>

*Microthrombidiinae* Thor, 1935 :

- Microthrombidium fasciatum* (Koch, 1836)<sup>1</sup>
- Microthrombidium corcyraeum* (Berlese, 1912)<sup>2</sup>
- Georgia pulcherrima* (Haller, 1882)<sup>3</sup>
- Valgothrombium major* (Halbert, 1920)<sup>3</sup>
- Campylothrombium barbarum* (Lucas, 1847)<sup>2</sup>

*Euthrombidiinae* Thor, 1935 :

- Euthrombidium trigonum* (Hermann, 1804)

1. Espèce qui ont fait l'objet d'un élevage complet à partir de l'œuf.
2. Espèces qui ont fait l'objet d'un élevage au moins jusqu'à la stase larvaire.
3. Espèces pour lesquelles il a été obtenu au moins des œufs.

## B. — RÉCOLTE ET TRANSPORT DES ANIMAUX

La plupart des espèces étudiées dans ce travail sont habituellement chassées à vue et récoltées au pinceau. Elles sont transportées au laboratoire dans des boîtes en plastique ou des piluliers en verre dont le fond est garni de plâtre de Paris humide, recouvert de mousse. Le transport dans ces conditions, même sur de longues distances, n'entraîne aucune mortalité.

Certaines lois, et plus particulièrement en hiver, lorsque les animaux sont rares ou profondément enterrés, nous recueillons les Acariens par la méthode de lavage de terre. Elle fut employée pour la première fois par le Coléoptériste Normand (1911) (*in* Vannier, 1970 ; *in* Winkler, 1912). Cette méthode, encore employée par certains entomologistes (Coiffait, 1958), consiste à prélever plusieurs kilos de terre, puis à brasser celle-ci dans un récipient contenant 5 à 10 fois plus d'eau que de matière prélevée. Le brassage terminé, on laisse reposer quelques minutes ; les débris ligneux ainsi que certains Arthropodes, dont les Thrombidions, remontent en général à la surface. L'ensemble est recueilli grâce à un tamis fin, puis déposé sur un chiffon sec qui absorbe l'excès d'eau. Le tout est ensuite posé sur un appareil Berlese dont on a remplacé le tube à alcool par un autre tube contenant du plâtre de Paris humide. Les animaux, au fur et à mesure de la déshydratation, tombent au fond : il ne reste qu'à séparer les Thrombidions des autres Arthropodes. Cette méthode donne d'excellents résultats tant du point de vue qualitatif que du point de vue quantitatif (tout au moins en ce qui concerne les Thrombidions).

## C. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Pour conserver les adultes et obtenir des pontes, nous utilisons des piluliers de différentes tailles selon qu'il s'agit d'élever des Thrombidions séparément ou en groupes.

Dans le fond de ces piluliers, nous coulons du plâtre de Paris additionné de noir animal. Ce substrat est humidifié tous les deux ou trois jours. Suivant l'espèce étudiée, il est déposé sur le substrat soit de la terre ou du sable, soit des détritons sous lesquels les animaux peuvent se réfugier (animaux à tendance endogée), soit des brins de mousse pour les espèces à tendance épigée (*Allothrombium*). Quelques jours avant de mettre en élevage des Thrombidions, nous déposons dans ces enceintes, quelques Collemboles Isotomides ou Poduromorphes. Ces Insectes Aptérygotes sont en effet une source de nourriture pour nos Acariens. Si certains, comme les *Allothrombium*, attaquent les adultes, les représentants des autres genres se nourrissent des œufs de ces Insectes. Les Collemboles sont nourris avec de la levure de bière.

Les piluliers sont fermés au moyen d'une toile à bluter ou d'une gaze à mailles très fines, maintenue par un bracelet en caoutchouc. Ce procédé permet d'éviter les condensations d'eau sur les parois internes des enceintes d'élevage.

Les adultes et les deutonymphes des espèces à tendance épigée sont conservés dans des lieux recevant la lumière du jour. Les formes à tendance endogée sont maintenues dans la pénombre ou dans l'obscurité.

Les œufs, prélarves, protonymphes et tritonymphes sont placés dans l'obscurité. Les larves suivent le rythme naturel de l'éclairement journalier.

Les stases post-larvaires sont élevées isolément dans des petits piluliers.

Les élevages sont maintenus soit à la température du laboratoire (17°C-21°C), soit dans des étuves à -5°C (± 2), 0°C (± 1), 7°C (± 1), 13°C (± 1), 17°C (± 1), 21°C (± 1), 25°C (± 2), 31°C (± 3), 35°C (± 3).

## D. — TECHNIQUES D'OBSERVATION

### 1) FIXATION ET CONSERVATION.

Les Thrombidions, à toutes les stases de la vie, sont fixés et conservés dans l'alcool éthylique à 75-80° Réaumur.

## II) ÉCLAIRCISSEMENT.

Quelle que soit la stase, l'étude au microscope s'effectue après éclaircissement. Les liquides éclaircissants que nous employons sont :

a) l'acide lactique concentré, utilisé froid pour les stases prélarvaires, chaud (60°C) pour les stases post-larvaires.

b) un liquide dérivé de la formule n° 1 de Marc André, également froid pour les stases prélarvaires, chaud pour les stases post-larvaires. La formule employée est :

Eau distillée	30 cc
Chloral hydraté	40 gr
Acide acétique	30 cc
Glycérine	15 gr

L'adjonction de glycérine au liquide de Marc André permet d'éviter en partie la brusque rétraction des appendices lors du passage de ce liquide dans le milieu de montage.

c) lorsque les animaux sont trop sombres ou trop épais, nous utilisons le liquide bouillant suivant :

Acide acétique	30 cc
Acide lactique	30 cc
Chloral hydraté	40 gr

Les animaux qui ont séjourné plusieurs jours dans ce liquide sont ensuite transférés dans le liquide chaud de Marc André pendant plusieurs heures.

## III) MONTAGE.

L'observation microscopique se fait entre lame et lamelle, suivant deux techniques :

a) Lames creuses. L'Acarien est placé dans la concavité d'une lame creuse contenant une ou deux gouttes d'acide lactique. La lamelle, placée sur l'animal, ne recouvre pas complètement l'excavation. Ainsi peut-on orienter aisément l'Acarien, soit en exerçant manuellement sur la lamelle de très courts déplacements latéraux soit en manipulant l'animal avec une minutie que l'on glisse entre la lame et la lamelle. Cette technique, mise au point par Grandjean (1949 b) est utilisée par les Oribatologues et un bon nombre d'Acarologues européens.

b) Pour les études de série ou pour le montage définitif, nous utilisons le liquide n° 2 de Marc André. Afin de permettre un collage rapide et d'éviter des cristallisations, nous avons modifié la formule originale de la manière suivante :

Eau distillée	50 cc	(50 cc) <sup>1</sup>
Chloral hydraté	200 gr	(200 gr)
Glycérine	45 gr	(30 gr)
Gomme arabique	30 gr	(20 gr)

Le démontage des préparations s'effectue en laissant la lame plusieurs heures dans l'eau. On peut également placer la préparation au-dessus d'une source ponctuelle de vapeur d'eau chaude en plaçant un entonnoir renversé au-dessus d'un ballon contenant de l'eau bouillante.

1. Les chiffres entre parenthèses sont ceux de la formule originale de Marc André, commercialisée aux États-Unis sous le nom de Hoyers.

## CHAPITRE II

MORPHOLOGIE DE L'ŒUF ET DE LA PRÉLARVE —  
FORMATION DE LA PRÉLARVE ET DE LA LARVE

## A. — L'ŒUF

## I) ANATOMIE.

Les œufs (entre 20 et 3000) sont émis en une seule fois et en une seule masse. Ils sont réunis et collés les uns aux autres grâce à une mince couche de mucus translucide qui donne aux œufs et plus généralement à la ponte un aspect brillant. L'absence d'un épais mucus permet de les séparer les uns des autres sans dommage : une simple goutte d'eau suffit parfois.

Ovoïdes lors de leur émission, les œufs deviennent rapidement sphériques. Selon les espèces, leur diamètre varie entre 135  $\mu\text{m}$  et 365  $\mu\text{m}$ . (Dans la seconde partie de ce travail, nous étudierons les relations qui existent entre la taille des œufs, leur nombre et la taille des femelles). Leur couleur rappelle celle des adultes : elle est en général plus nuancée et plus délicate.

L'œuf est entouré de deux membranes lisses, minces et élastiques étroitement appliquées l'une contre l'autre. L'externe, le chorion, n'a pas la même épaisseur partout : elle varie entre 1  $\mu\text{m}$  et 0,7  $\mu\text{m}$ . Les zones de moindre épaisseur correspondent peut-être aux zones de déhiscence. Il n'y a pas de mamelon comme chez l'Erythroïde *Balaustium florale* Grandjean, 1946 (Grandjean, 1957 a). Au microscope photonique, cette membrane est lisse. Dans les milieux de montage habituels, cette paroi externe est faiblement colorée en brun clair, si peu même, que l'on peut suivre de jour en jour, après éclaircissement au Marc André 1, le développement des appendices.

La membrane interne, ou membrane vitelline, est plus mince que la précédente. Elle est incolore et étroitement appliquée contre le chorion. A l'intérieur va se former la prélarve, première calypstose dans la vie d'un Thrombidion.

## II) FORMATION DE LA PRÉLARVE.

Nous avons limité cette étude à la description des phénomènes qui sont visibles par observation à travers les membranes de l'œuf d'*Allothrombium fuliginosum*.

Henking (1882) fut le seul, à notre connaissance, à avoir étudié chez les *Thrombidiidae* la formation des appendices à l'intérieur de l'œuf. Du fait de la méthode utilisée, nous n'avons guère été plus loin que lui. En effet, pour une étude approfondie, il aurait été nécessaire d'utiliser les méthodes propres aux embryologistes (histologie, marques colorées). Cette étude serait sortie du cadre imparti à ce travail. Nous avons essayé la méthode utilisée par C. Juberthie (1964), qui consiste à placer les œufs dans de l'huile de paraffine et à suivre à la loupe binoculaire les premiers stades du développement. Cette

méthode n'a rien donné ici : la coloration interne de l'œuf empêche toute observation en profondeur, en particulier l'étude des phases de segmentation et de la formation de la bandelette germinative.

Devant les faibles connaissances des Acarologues dans ce domaine, il serait souhaitable que cette étude soit entreprise un jour. Le nombre élevé d'œufs, leur taille, associés à une évolution régressive particulière, font semble-t-il, des Thrombidions, un matériel de choix.

En ce qui nous concerne, cette étude a été réalisée à partir de deux pontes maintenues pendant la durée du développement à 19°C. Le passage de l'œuf à la prélarve s'est effectué dans ces conditions en 13-14 jours. Chaque jour, jusqu'à l'éclosion, nous avons prélevé une dizaine d'œufs, dans chaque ponte. L'examen de ceux-ci nous a montré que les œufs évoluaient à la même vitesse jusqu'à l'éclosion.

Jusqu'au 8<sup>e</sup> jour, on assiste à une concentration du matériel cellulaire à l'un des pôles de l'œuf. Par la suite, ce pôle se révèle être la zone d'insertion des pattes de la prélarve.

Le 9<sup>e</sup> jour, on remarque la formation de 5 paires d'ébauches appendiculaires se répartissant symétriquement de part et d'autre d'une ligne qui deviendra ultérieurement la ligne médio-ventrale. L'aspect de l'embryon à la fin de cette journée est représenté fig. 3 A.

Au 10<sup>e</sup> jour, les ébauches des chélicères, qui étaient la veille en position post-orale, acquièrent définitivement une position préorale. Les ébauches des pattes continuent leur croissance (fig. 3 B).

Au 11<sup>e</sup> jour, les ébauches de P I se glissent dans l'intervalle des pattes P II ; ces dernières ainsi que les P III se courbent vers la ligne médio-ventrale : leurs parties distales deviennent parallèles à cette ligne (fig. 3 C).

Au 12<sup>e</sup> jour, tandis que sur les palpes et les pattes apparaissent de nombreux plis, on commence à apercevoir l'ornementation générale. On note également l'apparition de deux poils résiduels *p. re.* ainsi que celle de l'organe de Claparède *Cl* (fig. 3 D).

Entre le 13<sup>e</sup> et le 14<sup>e</sup> jour, sous la pression qu'exerce la prélarve à présent formée, les parois de l'œuf cèdent à la hauteur de la 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> paires de pattes. Quelle que soit l'espèce de *Thrombidiidae*, le tracé de la ligne de rupture est identique ; nous l'avons figuré en 3 G. Aussitôt la rupture réalisée, les pattes s'engagent dans l'ouverture. Lors de la croissance de l'animal, cette ligne de rupture va s'agrandir et gagner en profondeur. D'autres lignes de rupture apparaissent ; elles sont en général perpendiculaires à la première ligne de déchissance. Certaines sont même visibles dès le 12<sup>e</sup> jour (fig. 3 E en *ld*). A présent, le seul fait de déplacer la prélarve ou de la mouiller, suffit à faire éclater les parois de l'œuf en multiples lambeaux en forme de croissant. En l'absence de tout stimulus externe, la prélarve reste entourée par ses enveloppes jusqu'à l'éclosion de la larve.

La figure 3 E nous montre que cette ligne de déchirement est indépendante de la position des poil *p. re.* Par contre, une des lignes de déchissance qui apparaît après la première rupture est toujours située à proximité de ces poils. Il est donc possible, mais nous n'en avons pas la preuve, qu'ils interviennent dans la succession des cassures multiples qui permettront ultérieurement à la larve de se libérer.

## B. — LA PRÉLARVE

Bien que pourvu de pattes, l'animal qui apparaît après la rupture des parois de l'œuf est immobile. Il possède une cuticule et des organes propres. Ceci a fait supposer à certains auteurs, parmi lesquels Grandjean (1938 *b-d*), qu'à l'origine, tous les Acariens étaient actifs à cette stase. A la suite de phénomènes d'inhibition, ces organes, tout en restant présents, ont perdu leur fonction ; puis d'inhibition en régression, certains, par exemple les appendices, ont disparu ou ne subsistent que sous forme de vestiges. Parmi les formes les plus régressives, nous pouvons citer la prélarve de *Balaustium florale* décrite pour la première fois par Grandjean (1957 *a*). Parmi les plus primitives, c'est-à-dire celles qui n'ont pas subi toutes les régressions constatées chez *B. florale*, signalons les prélarves actuellement décrites des *Actinedida* libres : *Allothrombium fuliginosum*, décrite pour la première fois par Henking (1882), des *Lapidaria* Kramer, 1881 (Tragardh, 1910), *Anystis* sp. (Grandjean, 1938 *b*), *Microcaeculus*

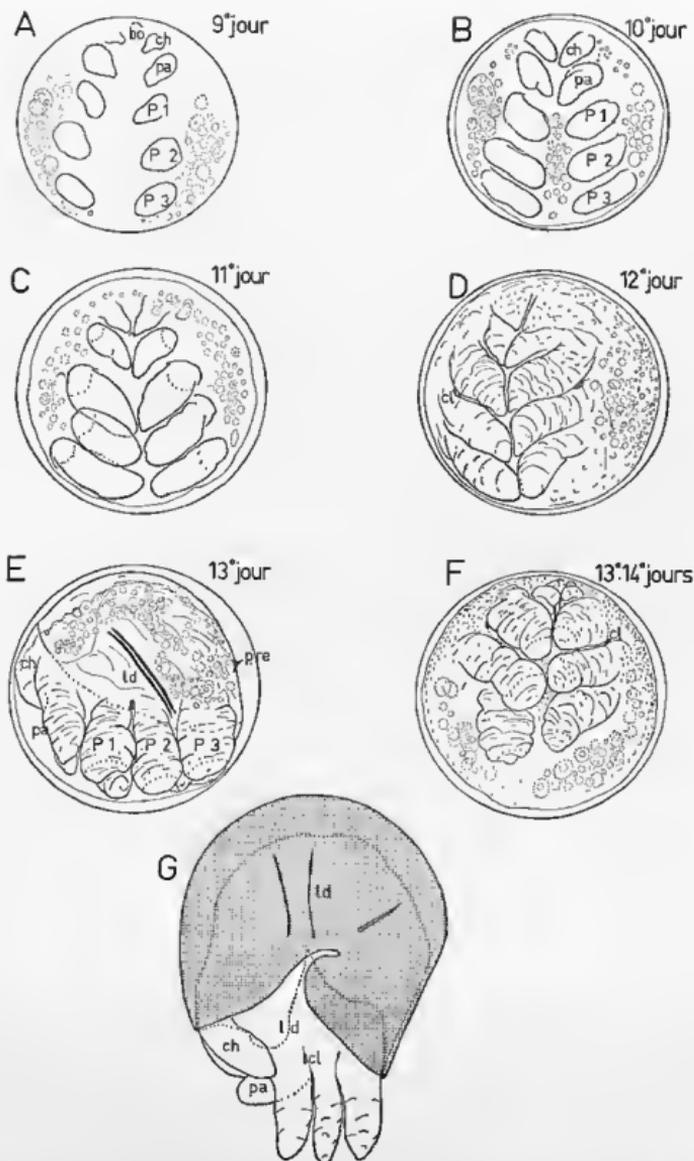


FIG. 3. — Stades du développement embryonnaire (œufs-prélarves) d'*Allotrombium fuliginosum*. (bo : ouverture buccale, ch : chélicère, pa : palpe, P I : patte I, P II : patte II, P III : patte III, cl : organe de Claparède, pre : poil résiduel, ld : ligne de déhiscence).

*sabulicola* Franz, 1952, *Caeculus echinipes* Dufour, 1832 (Coineau, 1973, Mém. Mus.) et *Campylothrombium barbarum* (Lucas, 1847) (Robaux, 1970 a). On doit des descriptions ou des dessins de prélarves à Feider (1950 a), Michener (1946 a et b) et Severin (1944). Ces auteurs n'ont fourni que de simples schémas, parfois quelques mensurations : ces données ne sont d'aucun intérêt, car elles peuvent s'appliquer pratiquement à n'importe quelle espèce de Thrombidiidae.

Nous reprenons à présent la description de la prélarve de *Campylothrombium barbarum*. Elle sera comparée à celle d'*Allothrombium fuliginosum* que nous décrivons de nouveau également, puis à toutes les prélarves actuellement connues.

## I) LA PRÉLARVE DE *Campylothrombium barbarum* (fig. 4 et 5).

Sur le vivant, la prélarve, comme l'œuf est jaune-orangé. Comme chez *Anystis* sp. (Grandjean, 1938 b), la distribution des aspérités « est en rapport avec la segmentation et l'accentue ». Les nombreuses stries latérales déjà observées lors de la formation des appendices donnent l'impression que les pattes sont segmentées. L'animal n'a qu'un seul poil de chaque côté du corps : *p. re.* ; grand, pointu, en forme de pointe de flèche (fig. 4-5 E), latéral, il s'insère au-dessus de la deuxième paire de pattes, dans une légère dépression circulaire. Ce poil est biréfringent.

L'organe de Clarapède *cl.*, ou organe larvaire, se situe au-dessus du premier coxa, légèrement en arrière de celui-ci (fig. 4). Il est saillant et a la forme d'une cloche d'horticulteur (fig. 5 D). A son extrémité distale, on observe un opercule : celui-ci, toutefois, ne s'ouvre pas à l'extérieur, car il est recouvert par la peau de la prélarve.

Au-dessus du coxa I, on observe une dépression circulaire qui correspond probablement à la zone d'insertion du coxa I. Une dépression semblable a déjà été signalée au-dessus du coxa II.

La zone frontale se prolonge par une paire d'expansions lamelliformes que nous appelons expansions frontales (*ex. f.*). Elles forment une sorte de toit au-dessus de la zone buccale. Comme nous pouvons le voir sur la figure 5 A, elles sont soudées à leur base et couvertes de petites aspérités arrondies.

Les pattes sont sensiblement perpendiculaires à l'axe du corps et dirigées ventralement (fig. 4). L'ornementation, plus que la striation, permet de mettre en évidence la segmentation en 5 articles. Dans le tiers distal des pattes I et II, on observe deux ergots dirigés vers l'avant. Celui de P I est plus prononcé que celui de P II.

Le gnathosoma est visible par transparence (fig. 5 A-5 B). Sous les deux expansions frontales (*ex. f.*), s'étend une large plage, concave à son extrémité antérieure, que l'on appelle plage frontale (*pl. f.*). Elle est ornementée comme le reste du corps. En outre, elle présente une dépression centrale assez sensible pour que, de profil, on puisse croire qu'il s'agit de deux expansions symétriques latérales. Dans cette plage viendra se loger le scutum dorsal antérieur de la larve. Les palpes (*pa*) s'insèrent d'une part, sous la plage frontale, à ses deux extrémités latérales, d'autre part, sous les faces internes des pattes I. Ils sont courbés vers l'intérieur, et l'extrémité distale du palpe se glisse entre les premiers articles des P I. A l'exception de l'article basal, les articles palpaires se distinguent par l'ornementation et la segmentation. Le basal, toutefois, est à peine esquissé : on le distingue souvent grâce à une légère interruption de l'ornementation, parfois aussi par un sillon, qui se confond souvent avec le bord de la plage frontale.

Les chélicères (*ch*) sont situées entre les palpes, un peu au-dessus d'eux. Elles ne laissent entre elles qu'un mince intervalle et elles ne portent aucune trace de segmentation ni d'ornementation. Entre les chélicères, on observe par transparence la bouche (*bo*), qui apparaît sous la forme d'une petite ouverture ronde. En regardant latéralement, on peut suivre le canal qui part de la bouche. Ce canal, que l'on appelle pharynx (*ph*), est étroit tant qu'il longe les chélicères mais il s'élargit lorsqu'il pénètre à l'intérieur de l'animal. Bouche et pharynx ne sont pas fonctionnels : ils constituent les vestiges de ce qui existait chez une prélarve autrefois active. Cette structure est proche de celle qu'a observée Grandjean chez *Anystis*.

Il reste enfin à signaler la présence d'organes énigmatiques, que nous appelons organes cuticulaires (*oc*). Ils sont distribués sur le corps, aux extrémités des pattes et des palpes (fig. 4-5 A — 5 B).

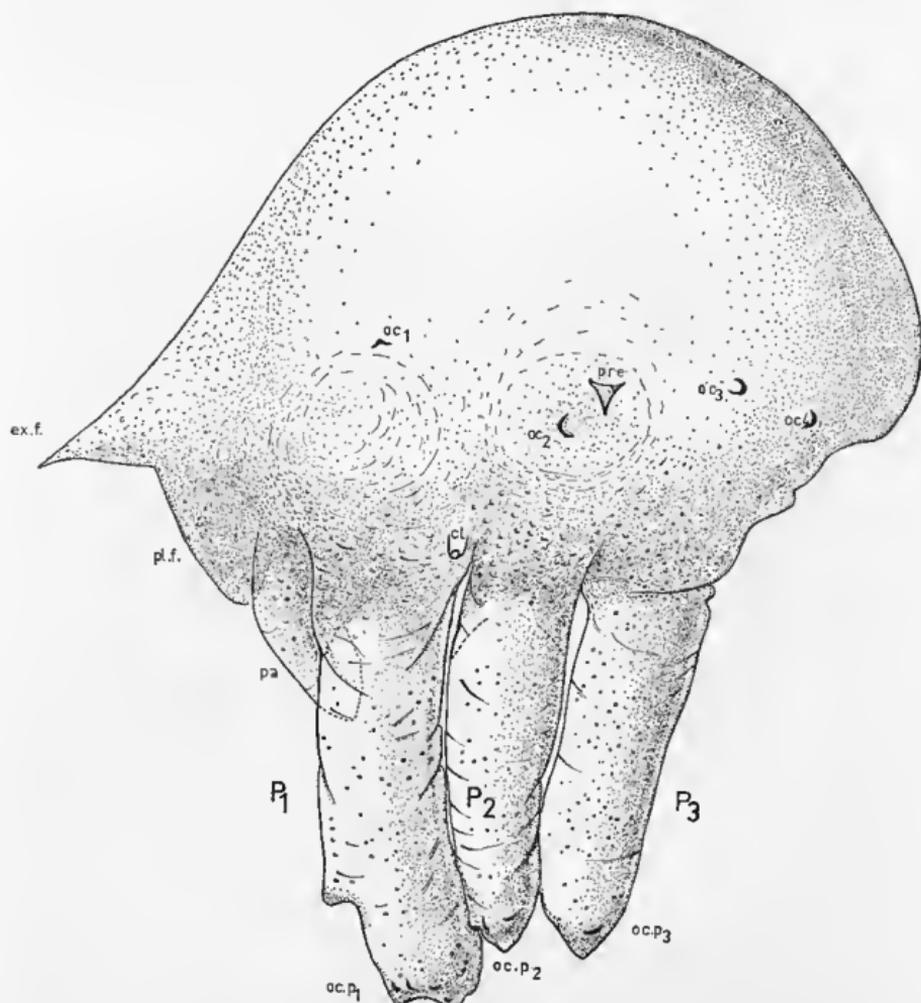


FIG. 4. — Prélarve de *Campylothrombium barbarum* : habitus, vue latérale. (oc. : organe cuticulaire, ex.f. : expansion frontale, pl.f. : plancher frontal, pa : palpe, pre : poil résiduel, cl : organe de Claparède, P1, P2, P3 : pattes I, II, III).

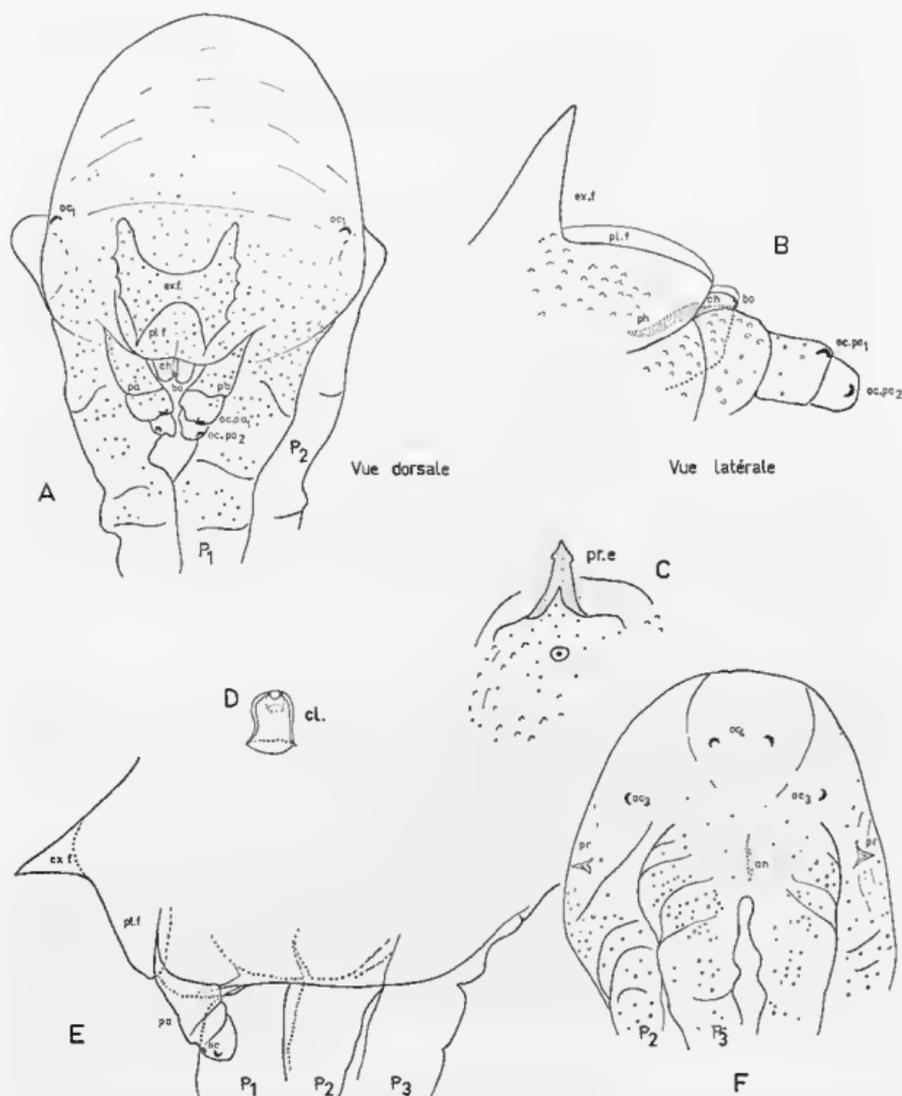


FIG. 5. — Prélarve de *Campylothrombium barbarum*. A : vue dorsale ; B : détail de la partie antérieure ; C : détail du poil résiduel ; D : détail de l'organe de Claparède ; E : coupe longitudinale ; F : vue postérieure. (oc : organe cuticulaire, ex.f : expansion frontale, pl.f : plancher frontal, ch : chélicère, pa : palpe, bo : bouche, ph : pharynx, p.re : poil résiduel, cl : organe de Claparède).

Dans notre milieu de montage et d'observation (Marc André II, acide lactique), ils apparaissent sous forme de croissants et se distinguent des aspérités et des ornements divers par une forte brillance qui tranche sur le fond plus sombre. Sur la prélarve de cette espèce, il en existe

- une paire ( $oc_1$ ) au milieu de la dépression circulaire antérieure accompagnant P I ;
- une paire ( $oc_2$ ) au milieu de la dépression circulaire située au-dessus de P II ;
- deux paires ( $oc_3$  —  $oc_4$ ), tout à fait postérieures.

Ces quatre paires sont visibles, car elles sont situées en dehors de la zone d'ornementation (fig. 4). Sur les pattes, ces organes sont situés aux extrémités et sur la face antiaxiale. Sur P I, il y en a 4 ( $oc_{p1}$ ), sur P II, 2 ( $oc_{p2}$ ), sur P III, 1 ( $oc_{p3}$ ) (fig. 4). Sur les palpes, ils sont dorsaux et placés à l'extrémité distale des deux derniers articles.  $oc_{pa_2}$  (dernier article) est en position latérale, et antiaxial par rapport à  $oc_{pa_1}$  (avant dernier article) (fig. 5 B).

Il nous est impossible de préciser la nature et le rôle de ces organes cuticulaires. Si l'on peut être tenté de rapprocher  $oc_1$  —  $oc_2$  et  $oc_3$  des lyrifissures observées chez de nombreux Acariens, on ne sait pas à quoi correspondent ces formations observées sur les pattes et les palpes.

Récemment (Robaux, 1970 a), nous avons émis l'hypothèse que les paires  $oc_1$  à  $oc_4$  correspondraient au débouché des glandes coxales.  $oc_1$  serait alors un vestige appartenant au territoire de la 4<sup>e</sup> paire de pattes qui a disparu au cours de l'évolution et dont on peut suivre la disparition au cours de l'embryogenèse (Aeschlimann, com. 2<sup>e</sup> Réunion des Acarologues de Langue française, février 1969, Brunoy). Cet essai d'interprétation reste hypothétique puisque nous n'avons jamais observé sur la prélarve les orifices des canaux évacuateurs des glandes coxales que Grandjean (1957 a) et Coineau (1972) ont mis en évidence, le premier sur *Balaustium florale*, le second sur diverses espèces de *Caeculidae*.

La ligne de déhiscence n'a pas été observée. En effet, rien dans l'ornementation ni dans la disposition des aspérités ne permet de la deviner. On peut supposer à la lumière des travaux de Grandjean (1938 b) sur *Anystis* et des observations faites lors de l'éclosion d'*Allothrombium fuliginosum*, qu'elle passe à l'extrémité distale des expansions frontales.

## II) LA PRÉLARVE D'*Allothrombium fuliginosum* (fig. 6).

Elle ressemble à celle de *Campylothrombium barbarum*. Toutefois, l'ornementation générale est plus discrète ; les costules ont perdu leur caractère spiniforme pour devenir des excroissances arrondies à peine saillantes. Les rides sur les pattes sont également plus effacées.

L'organe de Claparède n'est plus ici qu'une tache vestigiale qu'il serait difficile d'interpréter si l'on ne connaissait pas d'organes semblables plus primitifs.

Les pattes sont plus courtes et plus fines. La segmentation est difficile à percevoir. Les ergots des pattes I et II ont disparu.

La plage frontale est plus étalée. Elle s'étend, sans limite précise, entre les deux expansions frontales qui sont arrondies. Les palpes ont perdu toute trace d'ornementation et de segmentation ; ils sont plus rapprochés l'un de l'autre. Les chélicères forment au-dessus des palpes une sorte de toit. La bouche s'ouvre dans l'espace que laissent entre eux les chélicères et les palpes. A l'intérieur du corps, on remarque le pharynx, plus large que dans l'espèce précédente.

Les organes cuticulaires ne sont plus visibles : s'ils sont présents, ils se confondent avec l'ornementation générale.

## III) ÉTUDE COMPARATIVE.

Différents caractères permettent de penser que *C. barbarum*, à cette stase, est plus primitif qu'*A. fuliginosum*. Ces caractères sont : une ornementation plus accentuée, la présence d'une segmentation nette sur les pattes et les palpes, l'existence d'un organe de Claparède bien différencié, la position

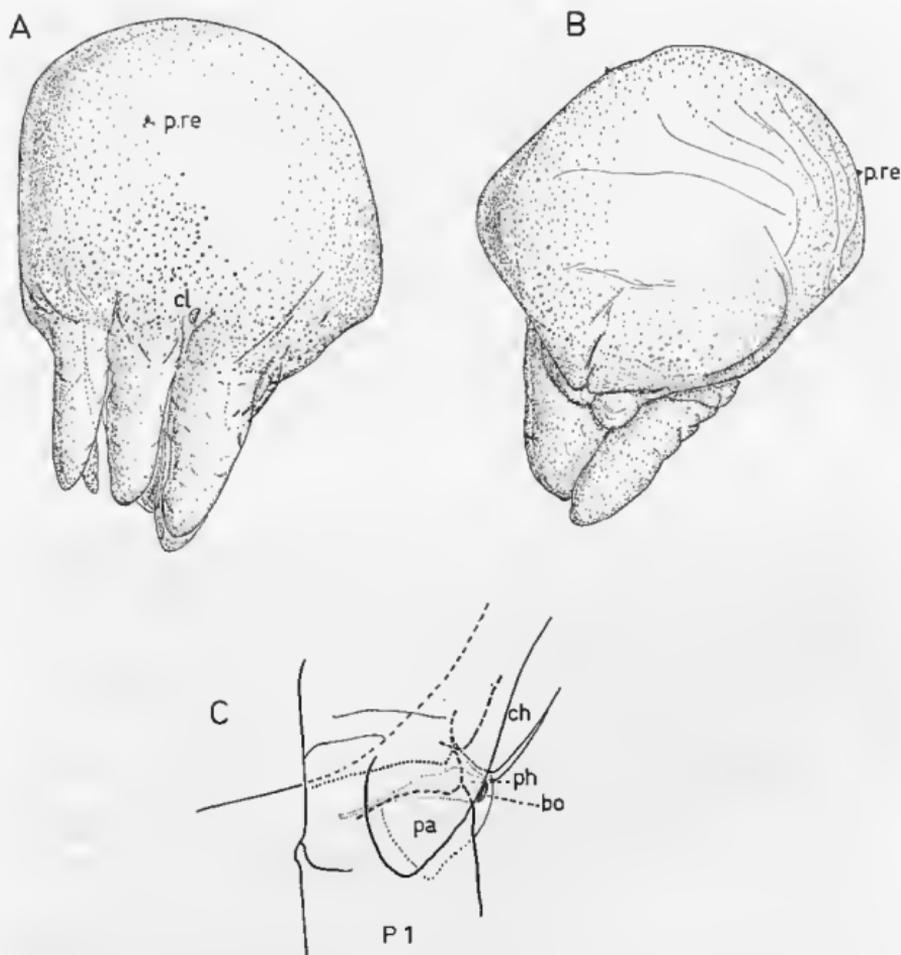


FIG. 6. — Prélarve d'*Allothrombium fuliginosum*. A : habitus, vue latérale ; B : habitus, vue frontale ; C : détail de la partie antérieure. (p.re : poil résiduel, cl : organe de Claparède, ch : chélicère, bo : houe, ph : pharynx, pa : palpe).

préorale des chélicères, la persistance d'un ergot sur les pattes et peut-être la présence ou le plus grand développement des organes cuticulaires.

Si l'on compare ces prélarves avec celles décrites jusqu'à présent, on constate qu'elles se rapprochent beaucoup de celles d'*Anystis* (persistance à la fois des poils résiduels et de la segmentation, présence d'un organe de Claparède développé). L'effacement progressif de ces caractères chez les *Thrombidiidae* indique que les prélarves que nous venons de décrire sont moins primitives que celles décrites

par Grandjean. Elles le sont, par contre, beaucoup plus que celles des *Caeculidae* qui ont perdu, entre autres, les poils résiduels et les traces de segmentation sur les appendices. Les comparaisons avec *Balaustium florale* ne sont guère possibles. Grandjean (1957 a), qui les a décrites, résume en quelques mots tout ce qui les sépare des autres prélarves actuellement décrites : « *B. florale* à cette stase est très régressif. Il a perdu ses pattes et ses autres appendices. Il ressemble à une graine. Sa peau est également striée et costulée, sauf dans une région qu'il faut appeler ventrale car elle contient des vestiges évidents de la bouche et de l'organe de Claparède... On remarque aussi, formant une sorte de couronne incomplète autour de la bouche, les 3 paires de minuscules entonnoirs... Ces entonnoirs ne peuvent avoir appartenu qu'à des glandes coxales. Ce sont les orifices de leurs canaux excréteurs ».

Johnston et Wacker (1967) ont donné quelques précisions sur la prélarve de *Eutrombicula splendens* (Ewing, 1913). Ils signalent la présence de lèvres latérales et d'une ouverture préorale.

La stase prélarvaire est, nous venons de le voir, à plus d'un titre très intéressante. Elle montre qu'à l'origine, la prélarve était un animal libre qui évoluait aussi librement que le font actuellement les larves. La présence d'un pharynx est à cet égard caractéristique. Si cet organe n'avait jamais servi, pourquoi donc, chez certaines espèces, et plus spécialement chez les formes que l'on considère habituellement comme primitives, apparaît-il aussi bien développé ? D'un autre point de vue, ces observations ont mis en évidence la persistance, chez les prélarves, d'organes vestigiaux comme l'organe de Claparède, le pharynx et peut-être les canaux excréteurs. Quel que soit le groupe d'Acariens on retrouve l'un ou l'autre de ces organes.

#### IV) FORMATION DE LA LARVE.

Cette étude a été réalisée à partir de deux pontes d'*Allothrombium fuliginosum* maintenues pendant la durée du développement à 19°C. Le passage de la prélarve à la larve s'est effectué en 14-15 jours. Ces temps correspondent au moment écoulé depuis l'éclosion de la prélarve. Nous avons pu vérifier, à partir de prélèvements effectués chaque jour, que les individus évoluaient suivant le même processus et parvenaient aux mêmes stades au même moment.

Les 7 premiers jours qui suivent l'éclosion des prélarves, il ne se passe apparemment rien. Les prélarves conservent l'aspect qu'elles avaient le jour de leur éclosion. Il est vraisemblable qu'il se produit de profonds remaniements cellulaires et peut-être même une lyse des organes internes de la prélarve.

À la fin du 8<sup>e</sup> jour, on note l'apparition des ébauches des pattes avec leurs griffes ; il n'y a cependant aucune trace de segmentation. À l'avant des ébauches des pattes I, se détache une zone claire qui sera reconnue plus tard comme l'organe de Claparède (fig. 7 A).

Au 9<sup>e</sup> jour, on distingue les articles des pattes. Les palpes et les chélicères sont visibles. Le bord du scutum antérieur de la larve se différencie également. La bothridie du poil bothridique<sup>1</sup> apparaît. À la fin de cette journée, les poils, avec leurs barbules apparaissent, comme en filigrane, sur les ébauches des articles des pattes ainsi que sur la face dorsale. Les embases de ces poils sont à peine perceptibles (fig. 7 B).

Au 10<sup>e</sup> jour (fig. 7 C), les tarsi, tibias, genoux et fémurs des pattes se sont différenciés. Par contre, on ne peut pas encore isoler trochanter et coxa : leurs limites sont imprécises. Sur les articles terminaux des pattes, les pbanères sont reconnaissables grâce à leurs emplacements respectifs. On reconnaît également les poils de la face dorsale et de la face ventrale. Leurs embases sont à présent bien visibles. Toutefois, entre ces dernières et les poils, il existe une interruption qui apparaît comme une « ombre nuageuse » : c'est à ce niveau qu'apparaîtra, le 12<sup>e</sup> jour, l'axe actinopilineux.

Au 11<sup>e</sup> jour, apparaît de chaque côté de la prélarve, de part et d'autre des bothridies, une tache rouge uniforme qui correspond aux yeux de la future larve. L'observation au microscope fait apparaître

1. Grandjean (1936) dans une étude sur les Oribates, introduit les termes de *bothridie* pour désigner le pseudostigmat, *trichobothrie* pour l'ensemble du pseudostigmat et de son organe, et *poil bothridique* pour l'organe pseudostigmatique qui est un poil modifié.

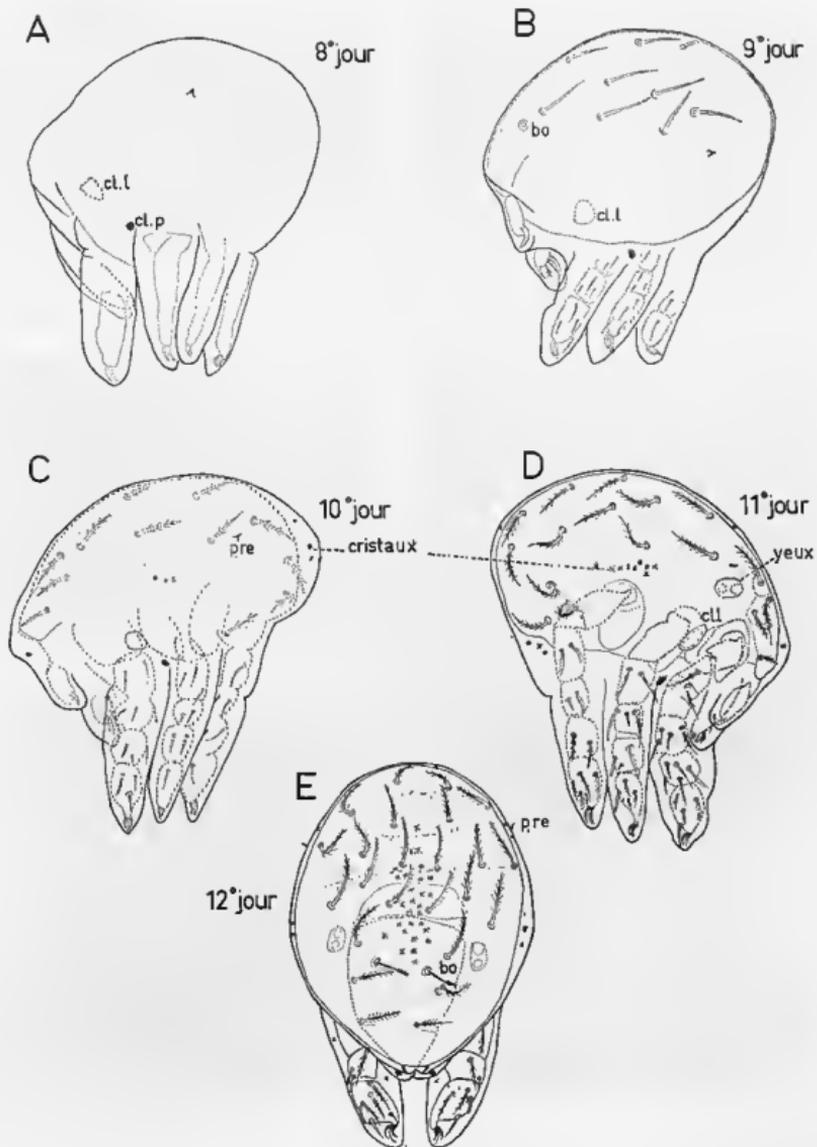


FIG. 7. — Quelques stades du développement de la larve d'*Allothrombium fuliginosum*. (clp : organe de Claparède de la prélarve, cl.l : organe de Claparède de la larve, bo : bothridie, pre : poil résiduel).

une légère différenciation du tégument à ce niveau. On ne voit pas cependant apparaître les scuta oculaires et encore moins les cornéules. D'autre part, si les poils du scutum antérieur sont visibles, les bords postérieurs de ce scutum ne sont pas encore différenciés. Trochanter et coxae des pattes sont par contre bien délimités. On note parfois le pli qui indique la division primitive du fémur. A partir de ce moment, tous les organes sont en place (fig. 7 D). Trois jours sont pourtant nécessaires avant la libération de la larve.

Au 12<sup>e</sup> jour, l'actinopiline<sup>1</sup> fait son apparition, dans l'axe creux des poils de la face dorsale, dans le mors mobile de chélicères, dans les ongles bifurqués des tibiais palpaires. Elle apparaît d'abord à la hauteur de la zone « indifférenciée » du poil (fig. 8 A) entre l'embase et le poil proprement dit. On constate qu'il n'y a pas de dépôt d'actinopiline sur les poils des pattes, ni sur les griffes des tarses, ni sur les poils des palpes.

Parallèlement à cette apparition, les scuta se différencient : les limites deviennent précises et la ponctuation apparaît. De chaque côté du scutum antérieur, les yeux se différencient et on voit les cornéules. On est à même de reconnaître les articles des palpes.

Au 13<sup>e</sup> jour, l'actinopiline a rempli les poils actinopilineux (fig. 8 B) y compris ceux des pattes et des palpes. Toutefois, en lumière polarisée, les nicols étant croisés à angle droit, les ongles des griffes des pattes restent encore isotropes. Les membranes articulaires des articles des pattes sont différenciés et la ponctuation sur les scuta dorsaux est nette.

Au 14<sup>e</sup> jour, tandis que les ongles des pattes deviennent biréfringents, la scléritisation des organes et appendices se poursuit. L'organe de Claparède et les bords antérieurs des coxae se scléritisent sur une large surface. L'actinopiline est présente partout.

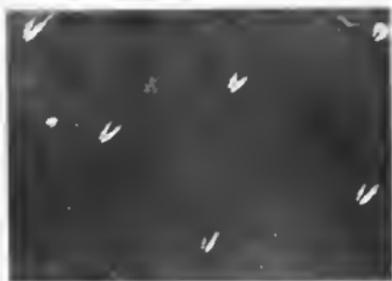
Au 15<sup>e</sup> jour, la larve, à présent formée, s'agit dans sa peau prélarvaire qui commence par se fendre à l'extrémité des expansions frontales. Le gnathosoma est le premier tandis que la peau prélarvaire est rejetée vers l'arrière sur les pattes. La ligne de déchirance qui n'avait pu être mise en évidence sur la prélarve apparaît là où nous avons défini hypothétiquement son tracé.

A partir du 10<sup>e</sup> jour qui suit l'apparition de la prélarve, croissent de nombreuses granulations biréfringentes dans l'espace laissé par l'apoderme prélarvaire et la peau de la larve en formation. Ces granulations augmentent de taille au cours des jours : de l'ordre de quelques  $\mu\text{m}$  le 12<sup>e</sup> jour, elles atteignent parfois 60  $\mu\text{m}$  la veille de l'éclosion (fig. 8 D, e).

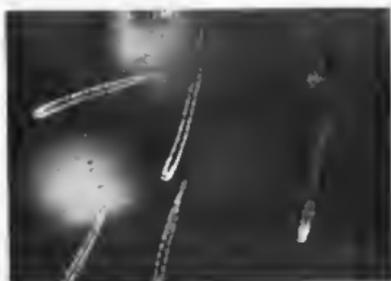
De nombreux auteurs ont signalé de telles granulations. Parmi eux Henking (1882), puis récemment Jones (1950-1954), Barra (1969) et Coineau (1971). Les recherches actuelles tendent à définir plus l'origine des cellules qui entourent ces granulations que leur nature. Certains auteurs s'accordent à penser que ces cellules dérivent de l'hypoderme et qu'elles jouent un rôle dans l'histolyse de la cuticule prélarvaire. La biréfringence de ces structures, extrêmement ténues, peut faire penser à des produits d'excrétion (urate, oxalate, cristaux d'acide urique) de la prélarve ou de la larve en formation.

1. Matière biréfringente existant dans l'axe des poils ordinaires et de tous les organes qui sont des poils modifiés chez les Acariens Actinotriches.

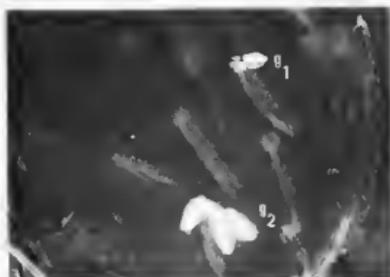
FIG. 8. — A : Apparition de l'actinopiline à la base des poils (zone indifférenciée) au cours du développement de la larve ; B : fin de la période de dépôt d'actinopiline dans les poils dorsaux de la larve d'*Allothrombium fuliginosum* en cours de formation ; C et D : granulations biréfringentes apparaissant au cours du développement larvaire entre la cuticule de la prélarve et celle de la larve (les granulations  $g_1$  et  $g_2$  respectivement sur les photos C et D sont représentées après une rotation de 45° de la platine porte-objets du microscope) ; E et F : Aspect du scutum sensoriel et du scutellum de *Campylothrombium barbarum* lorsque les nicols sont croisés (F : position normale, E : après une rotation de 45° de la platine). (sc : scutum sensoriel, sc : scutellum, bo : poil bothridique, d : poil du scutellum, a : un des poils de la première rangée dorsale).



A



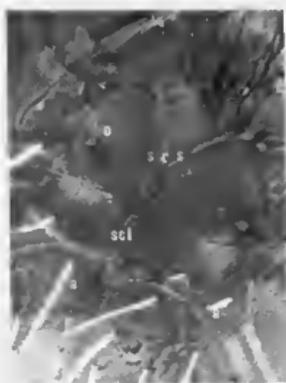
B



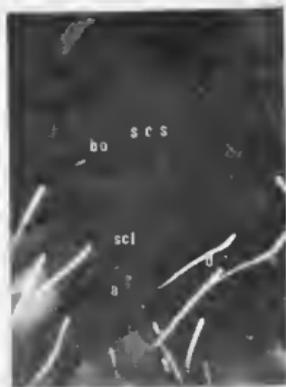
D



C



E



F





## CHAPITRE III

## ÉTUDE DES LARVES

Bien qu'ayant fait des progrès ces dernières années, la connaissance des larves de *Thrombidiidae* est loin d'atteindre celle des *Trombiculidae*, famille voisine, qui appartenait encore il y a quelques années à celle que nous étudions ici.

Jusqu'en 1940, l'étude des larves de ces familles ne présente aucun caractère rigoureux. Mais devant l'importance des découvertes chez les *Trombiculidae*, les descripteurs, vers 1944, sont amenés à définir des règles précises d'observation. Elles sont codifiées en 1951 par Wharton et son équipe, puis définitivement par Vercammen-Grandjean (1965 *b*). Avant tout utilitaires, elles permettent de déterminer d'une manière rapide, sûre et efficace, les nombreuses espèces qui parasitent aussi bien l'Homme que les animaux (Vertébrés ou Invertébrés). Paradoxalement, la plupart des auteurs qui décrivent des larves de *Thrombidiidae* ne tiennent aucun compte de ces découvertes et de ces règles et continuent de décrire les nouvelles formes larvaires comme auparavant. Newell (1957-1958-1960) rompt le premier avec ce principe et conçoit une méthode d'étude basée essentiellement sur les observations de Grandjean. Devant le nombre croissant de formes larvaires nouvelles et l'existence d'individus assez semblables aux larves de *Trombiculidae*, nous avons défini (Robaux, 1967 *b*, 1969 *d* et 1970 *b*) un modèle d'étude et d'observation qui tient à la fois compte des recherches faites sur les *Trombiculidae* et des travaux de Grandjean. Le modèle de 1967, construit à partir de l'examen d'une quinzaine de larves est ici modifié. Il devra l'être encore selon les progrès de l'inventaire des larves, et chaque fois qu'un problème nouveau sera soulevé.

#### A. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES LARVES. PRINCIPE D'ÉTUDE, CONVENTIONS, TERMINOLOGIE

A ce stade de développement, les *Thrombidiidae* sont de petits animaux hexapodes, ne ressemblant en aucune façon aux adultes. Ils se caractérisent par la présence de deux scutae sur la face dorsale ainsi que par un petit nombre de poils disposés en rangées transversales sur l'opisthosoma.

Lors de la description d'une larve, nous étudierons successivement :

- l'aspidosoma ou prodorsum
- le gnathosoma
- l'opisthosoma
- le podosoma et les pattes

La terminologie en « soma » que nous utilisons ici est celle qui a été établie récemment par Grandjean (1969). Dans cette terminologie, l'aspidosoma et le gnathosoma réunis forment l'*épiproso* chez les larves de *Thrombidiidae*; l'*épiproso* est limité dorsalement par le bord postérieur du scutum

sensoriel, ventralement par le bord postérieur du subcapitulum. Les parties ventrales et antérieures de cette zone constituent le gnathosoma, la partie dorsale, l'aspidosoma. Si le gnathosoma est parfaitement délimité latéralement (fig. 9), les limites de l'aspidosoma par contre, sont plus difficiles à établir. Cependant, chez les larves de certains *Microthrombidiinae*, comme celles de *Campylothrombium barbarum* que nous étudierons plus loin, nous verrons se développer, de part et d'autre des bords latéraux du scutum sensoriel (partie centrale de l'aspidosoma), deux expansions réticulées. Les bords latéro-ventraux de ces expansions représentent peut-être la limite de l'aspidosoma. Ils formeraient la limite visible du sillon appelé par Grandjean (1969) sillon abjugal (*abj*).

Le podosoma est la partie du corps qui porte les pattes. Il comprend les coxae et la zone sternale intercoxale. Il est limité à l'avant par le bord postérieur du gnathosoma et le sillon abjugal. Les limites postérieures et latérales sont imprécises : elles passent derrière la dernière paire de pattes, suivant un sillon (non visible) que l'on nomme sillon disjugal (*disj*).

L'opisthosoma comprend toute la partie située en arrière du sillon disjugal (fig. 9). Ce dernier se confond dorsalement avec le sillon abjugal (*abj*) et le sillon séjugal<sup>1</sup> pour former le sillon *das*. Chez

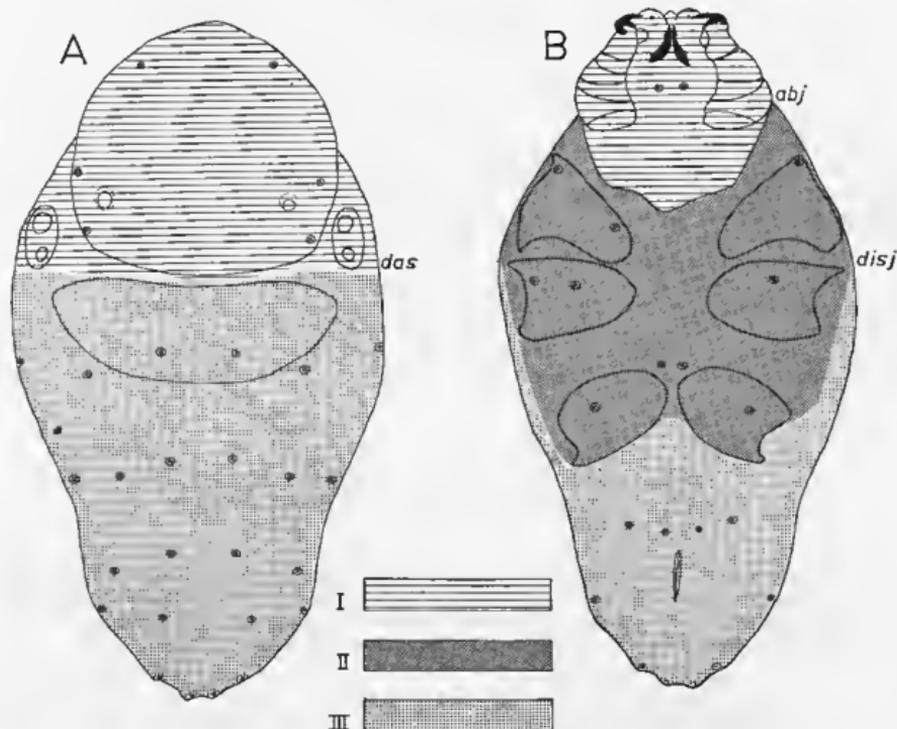


FIG. 9. — Organisation générale des larves de *Thrombidiidae*, terminologie en soma. A : larve, vue dorsale ; B : larve, vue ventrale. (I : épiprosoma, II : podosoma, III : opisthosoma, *abj* : sillon abjugal, *disj* : sillon disjugal, *das* : rencontre de *abj* et *disj*).

1. Le sillon séjugal divise le podosoma en deux parties, l'une antérieure appelée propodosoma, comprenant les coxae I et II, l'autre, postérieure ou metapodosoma, incluant les coxae III (et IV pour les stases post-larvaires).

les larves de *Thrombidiidae*, le sillon *das* correspond probablement au bord postérieur du scutum sensoriel.

### I) L'ASPIDOSOMA.

L'examen de l'aspidosoma correspond, chez les larves de *Thrombidiidae*, à une étude du scutum (sensoriel) antérieur. Sur celui-ci s'insèrent 4 paires de poils, parmi lesquels les poils bothridiques. Leur disposition les uns par rapport aux autres, leur forme et leur longueur définissent chaque espèce. Ces résultats sont rassemblés suivant une terminologie qui est définie sur la figure 10. Les yeux sont étudiés également ici.

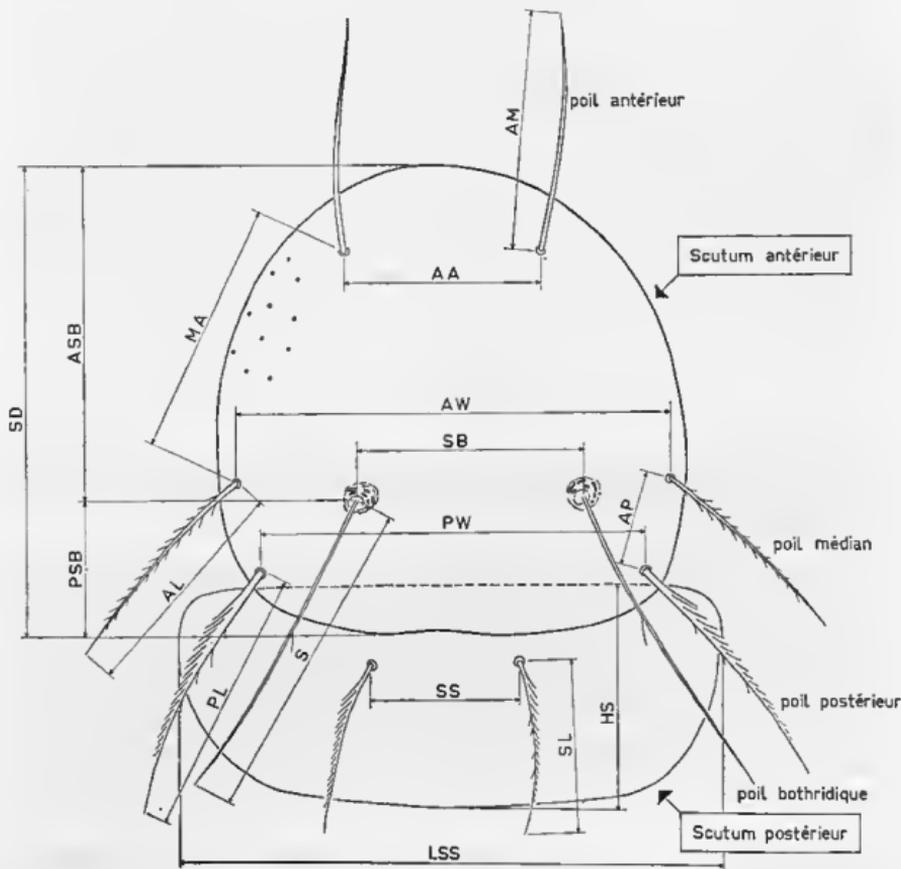


FIG. 10. — Méthode d'étude du scutum sensoriel et du scutellum chez les larves de *Thrombidiidae*. Identification des sigles.

## II) LE GNATHOSOMA.

Lorsqu'on décrit le gnathosoma, on décrit les palpes, les chélicères et le subcapitulum.

Un palpe se définit par la formule  $fP_p$ , qui indique, sur chaque article, le nombre, la nature et la position de chaque poil. Dans cette formule, chaque article du palpe, en commençant par le trochanter, est séparé du suivant par un tiret. Les lettres  $N$  et  $B$  indiquent qu'un poil peut être lisse ( $N$  = nude, en Anglais) ou barbulé ( $B$ ). Un article glabre est signalé par la lettre  $O$ . Les lettres  $\omega$  et  $\zeta$  à la fin de la formule indiquent que, sur le dernier article (tarse), s'insèrent respectivement un solécidion et une eupathidie. Les indices ' ou ", indiquent la position d'un poil ou d'un organe par rapport au plan de symétrie d'un animal. En fonction des lois de l'homologie parallèle établies par Grandjean (1939, 1940 et 1961), l'indice ' signifie paraxial, c'est-à-dire rapproché du plan de symétrie pour les palpes et les pattes I et II et antiaxial (c'est-à-dire éloigné du plan de symétrie) pour les pattes III et IV. " indique une position antiaxiale pour les palpes et les pattes I et II, paraxiale pour un organe quelconque situé sur les pattes III et IV. Le nombre de cuspidés sur la griffe du tibia palpaire est indiqué par un chiffre, en général 2, parfois 3. L'indice inférieur, 1 — 2 ou 3, situé parfois derrière une lettre  $B$ , signale que ce poil porte, quel que soit l'individu choisi, 1, 2 ou 3 barbules latérales.

Les chélicères sont caractérisées par un mors mobile, un mors fixe et un processus hyalin. On les définit par une formule,  $fch$ , qui indique le nombre de dents sur la carène tranchante du mors mobile et la nature du poil (lisse  $N$ , ou barbulé  $B$ ) qui s'insère, parfois à la base du processus hyalin. Elles se prolongent postérieurement par les piliers éphippiaux<sup>1</sup>.

Le canal podocéphalique (*c.p.c.*)<sup>2</sup> et la bouche sont décrits avec le subcapitulum. Sur cette partie du corps s'insèrent deux paires de poils caractéristiques : les poils  $cs$  et  $bs$ .

## III) L'OPISTHOSOMA.

Il se caractérise :

- face dorsale : par le scutum postérieur (scutellum) et par des poils disposés en rangées transversales.
- face ventrale : par un sclérite anal (souvent vestigial) et des poils, peu nombreux, également disposés transversalement.

Le scutellum est étudié comme le scutum antérieur. Il est défini par sa hauteur, sa longueur, la distance qui sépare les deux poils médians et la longueur de ces deux poils. Deux formules,  $fD$  et  $fV$  traduisent le nombre de rangées et le nombre de poils par rangée qui s'insèrent respectivement sur les faces dorsales et ventrales. Une troisième formule  $NDV$  donne la sétation complète de l'opisthosoma, y compris les poils appartenant au scutum postérieur. Un des chiffres de  $fV$  peut être affecté de l'indice  $u$  : celui-ci indique que le sclérite anal est situé juste après cette rangée. Ces données sont complétées par l'étude des longueurs de quelques-uns des poils caractéristiques de ces différentes rangées. Ces poils, appelés  $D$  et  $V$ , appartiennent à la première rangée comportant le plus grand nombre de poils : ils sont situés de part et d'autre du plan de symétrie de l'animal. Les valeurs indiquées sont les moyennes arithmétiques des longueurs. La moyenne des longueurs des poils pygidiaux  $P$  est établie. On pourra distinguer les poils pygidio-dorsaux,  $Pd$  des poils pygidio-ventraux,  $Pv$ .

1. Les piliers éphippiaux sont deux petits sclérites internes qui prolongent postérieurement les chélicères avec lesquelles ils semblent articulés.

2. Canal interne allant du coxa I jusqu'à l'extrémité postérieure de la chélicère correspondante. Il pourrait drainer les produits des trois glandes coxales que l'on observe parfois.

## IV) LE PODOSONA.

Il est caractérisé par les formules *fcx* et *fst*. La première indique la pilosité des coxae, la seconde celle de la cuticule sternale. Pour chaque article les symboles *N*, *B*, *O* (*O* = zéro), définissent le nombre et la nature des poils de cette région. Un examen attentif montre que la cuticule de l'opisthosoma et du podosoma est parcourue de stries cuticulaires qui ressemblent aux empreintes digitales.

## V) LES PATTES.

La patte d'une larve de *Thrombidiidae* est composée de 6 segments qui sont : le trochanter, le fémur, le genou, le tibia, le tarse et l'apotele (ambulacre).

Le coxa n'est pas considéré ici comme un article. En effet, Grandjean (1945 *b*) pense que les coxae des pattes des Acariens Actinotriches (pour ceux qui en possèdent) sont des différenciations de zones privilégiées du podosoma, qui ont pris secondairement la forme d'un article. La preuve apportée à cette hypothèse est que la scléritisation varie en intensité suivant le coxa considéré. Grandjean (1954 *b*) écrit dans son article intitulé « Sur les nombres d'articles aux appendices des Acariens Actinochitineux » : « ... Le coxa ou région coxale n'est pas séparé de l'idiosoma par une limite primitive, ni même fondamentalement, par une limite quelconque. S'il en est séparé néanmoins, c'est à titre secondaire, d'une façon qui varie beaucoup. Chez les Oribates, sa limite ventrale témoigne seulement du degré superficiel de scléritisation atteint par telle espèce, à telle stase ».

Chez les larves de *Thrombidiidae*, le fémur n'est pas divisé en basifémur et téléfémur, comme c'est le cas chez de nombreux Acariens primitifs. Cependant, chez la plupart des larves, il arrive que l'on puisse discerner sur l'un ou l'autre fémur une ligne séparatrice. Dans certains cas, elle peut être nette et faire le tour de l'article ; dans d'autres, elle est vague et incomplète. Cette ligne représente un reste de la division primitive du fémur en deux articles secondaires. On devine dès à présent combien la fusion des deux fémurs en un seul peut avoir d'importance tant du point de vue phylogénétique que du point de vue ontogénétique, en particulier lorsqu'on sait qu'aux stases actives suivantes (deuto-nymphes et adultes) il y a deux fémurs.

Les pattes des larves de *Thrombidiidae* sont définies en étudiant leur longueur, leur segmentation et leur chétotaxie. Les trois paires de pattes sont d'abord mesurées sur le plus grand nombre d'individus possible. On établit ainsi (moyenne arithmétique) leurs longueurs : *pa* sera la longueur moyenne de la patte P I, *pm* celle de la patte P II, *pp* celle de P III. La somme de ces trois moyennes définit l'indice *Ip*.

La formule de segmentation (*fsp*) traduit pour chaque espèce le nombre d'articles à chaque paire de pattes. Lorsque la division du fémur en basifémur et téléfémur est soulignée par une ligne séparatrice, le chiffre qui indique le nombre d'articles à la patte considérée sera entouré de parenthèses. Dans l'exemple  $fsp = 6 - (6) - 6$ , les parenthèses entourant (6) montrent que l'on peut apercevoir sur le fémur de la 2<sup>e</sup> paire de pattes un reste de division primitive.

La nature et la disposition des phanères sur les pattes permet de compléter la description des larves. Dans cette partie de l'étude, nous distinguons les phanères suivants :

a) *les poils simples*. Ils sont désignés par la lettre *n*. L'actinopiline qui les remplit est, par définition, biréfringente. La couche externe (chitine) qui entoure cette matière est isotrope. Si le poil possède des barbules, c'est la couche externe qui forme seule, ou presque, ces diverticules. La partie basale du poil forme un bulbe qui est formé d'actinopiline (fig. 8 B).

b) *les eupathidies*. A la stase larvaire ce sont des poils spéciaux aux tarses des pattes et des palpes. Le plus souvent lisses, elles sont canaliculées sur toutes leur longueur. On les désigne par la lettre  $\zeta$ . Elles sont biréfringentes. On peut établir pour chaque forme larvaire une formule eupathidiale  $f\zeta$  qui indique le nombre d'eupathidies, respectivement sur chacun des tarses I — II — III.

c) *les famuli*. Ce sont de très petits poils canaliculés, biréfringents. On les trouve uniquement sur les tarses des pattes I et II. Ils sont désignés par la lettre *e*.

d) *les poils vestigiaux*. De taille moyenne, plutôt petits, ils sont lisses, canaliculés et biréfringents. Ils s'insèrent dans les régions antéro-dorsales des genoux et des tibias des pattes I et II. On les désigne par la lettre *k*.

e) *les solénidions*. Ce sont des pbanères creux ne contenant pas d'actinopiline. En lumière polarisée, nicols croisés à angle droit, ils restent obscurs quelle que soit leur orientation. Ils sont donc isotropes. Leur surface externe est lisse. Les parois de ces organes sont très fines : la face interne est parcourue d'une fine striation hélicoïdale. Si leur extrémité distale est presque toujours arrondie, ils peuvent avoir néanmoins différentes formes. Grandjean (1935) signale des solénidions claviformes, bacilliformes (diamètre sensiblement égal aux deux extrémités), cératiformes (moins épais à l'extrémité qu'à la base) et piliformes (extrémité distale fine). Ils peuvent être courbés ou droits. Les solénidions n'ont pas de bulbe. On les désigne par les lettres suivantes :  $\omega$  = solénidions des tarses,  $\varphi$  = solénidions des tibias,  $\sigma$  = solénidions des gœnaux. Pour chaque espèce on peut établir une formule solénidionale (*f. sol*) qui indique le nombre de solénidions sur chaque article de chaque patte, (en commençant par le génuéal de la patte I). Signalons enfin que sur le tarse palpaire il n'y a en général qu'un solénidion.

f) *les poils spéciaux aux tarses des pattes III*. Chez certaines espèces s'insèrent sur les tarses des pattes III des poils modifiés qui interviennent probablement comme organes de saut, lorsque la larve est à la recherche d'un hôte, ou comme organes de fixation lorsqu'elle l'a atteint. Le tarse III fait donc l'objet d'une étude spéciale comparative.

Dans cette partie de l'examen, nous n'oublierions pas d'étudier l'ambulacre. Celui-ci a la forme de griffe. L'ensemble est formé de 3 ongles. Si l'ongle du milieu est toujours lisse, les ongles latéraux peuvent porter des barbules. Chez les espèces qui ont des poils modifiés aux tarses III, les ongles latéraux suivent un processus de modification analogue à celui des poils.

Nous abandonnons résolument ici la terminologie employée par la plupart des auteurs travaillant sur les *Trombiculidae*. En effet, des termes comme *microgenuala*, *microtibiala* (ou *genual microspur*, *tibial microspur*), *genuala*, *tibiala*, laissent sous-entendre que les premiers sont de même nature et de même structure que les seconds, qu'ils en dérivent, la seule différence étant une question de taille. Or, nous savons qu'il n'en est rien. Les *microgenualae* (ou *genual microspur*) sont les poils *k*. Ceux-ci sont biréfringents, toujours uniques sur l'article en question et évoluent, au cours de l'ontogenèse d'une manière différente des *genualae* (ou des *tibialae*) qui ne sont pas autre chose que les solénidions. Ces derniers, rappelons-le sont isotropes en lumière polarisée. La confusion se poursuit lorsque ces auteurs étudient les tarses des pattes. Contre toute logique, le terme *tarsala*, qui devrait être utilisé pour désigner l'unique solénidion est employé sous la forme *pretarsala* (ce terme laisse supposer qu'il existe une *tarsala*... il n'en est rien !) pour définir les eupathidies, le solénidion étant alors appelé *spur*. La confusion se poursuit encore plus loin puisque le famulus s'appelle *microspur*. Ce dernier terme laisse donc sous-entendre que le poil en question est de même nature et de même origine que les poils vestigiaux *k* (*genual microspur* ou *tibial microspur*) ou que le solénidion tarsal. Signalons enfin que Newell, en 1957, avait déjà noté quelques-unes de ces contradictions, puis modifié en conséquence une terminologie ambiguë en partant des travaux de Grandjean qui datent sur ce sujet, de 1935 — 1940 — 1941 — 1943...

## B. — DESCRIPTION DE QUELQUES LARVES

Dans cette partie du travail, nous décrivons ou redécrivons une ou plusieurs espèces pour chacune des 4 grandes sous-familles appartenant aux *Trombiculidae* :

- 1) *Allothrombiinae* : *Allothrombium fuliginosum* (Hermann, 1804)
- 2) *Trombiculidae* : *Trombidium cancelai* Robaux, 1967

- 3) *Microthrombidiinae* : *Campylothrombium barbarum* (Lucas, 1847)  
 4) *Microthrombidiinae* : *Microthrombidium thumapilosum* n. sp.  
 5) *Microthrombidiinae* : *Microthrombidium spasicutum* n. sp.  
 6) *Euthrombidiinae* : *Euthrombidium trigonum* (Hermann, 1804)

Si certaines de ces formes, à cette stade, ont été décrites (1 et 6), 4 autres sont nouvelles. Sans nous étendre sur les comparaisons avec d'autres espèces appartenant aux mêmes sous-familles ou aux mêmes genres, ce contact nous permettra de cerner l'originalité des larves de *Thrombidiidae*. Cette étude, qui se veut sommaire, nous conduira à définir les caractères persistants dans la phylogénèse des larves. Cette partie du travail se fera alors en comparant les larves étudiées avec celles des familles voisines.

### 1) LA LARVE D'*Allothrombium fuliginosum*.

Nous croyons utile de reprendre la description de cette larve. En effet, si depuis Henking (1882) de nombreux Acarologues ont pris cette espèce comme modèle tant du point de vue anatomique que du point de vue biologique, sa diagnose est restée depuis lors<sup>1</sup> imprécise. Cette forme continuera à poser de nombreux problèmes aux systématiciens.

On ne saura probablement jamais si la forme larvaire décrite par De Geer en 1778, sous le nom de *Acarus aphidis* correspond au *Thrombidium fuliginosum* figuré d'abord par Hermann en 1804, puis par Henking en 1882. Quoiqu'il en soit, ce dernier auteur a décrit toutes les stases d'un même *Allothrombium*. Ses descriptions et les conclusions qui en découlent (nous pensons en particulier à la nomenclature en « stadium ») sont à la base de toutes les observations, discussions et conclusions ultérieures, aussi bien chez les *Thrombidiidae* que chez les autres Acariens<sup>2</sup>.

A partir des données numériques et chétotaxiques fournies par ce dernier auteur, nous avons choisi parmi deux formes larvaires différentes celle qui se rapproche le plus de la forme décrite par l'auteur allemand. La description que nous allons faire n'est que provisoire et n'est qu'une pièce à verser à un dossier souvent contradictoire.

#### a) L'aspidosoma.

Il est formé par le scutum sensoriel, sur lequel s'insèrent 4 paires de poils, dont les poils bothridiques. La paire de poils antérieurs permet de diviser ce scutum en deux zones inégales :

— une zone proximale, quadrangulaire, ponctuée de nombreux pores et portant 3 paires de poils, parmi lesquels les poils bothridiques.

— une zone distale, apparemment lisse, arrondie à l'extrémité, formant un toit au-dessus du gnathosoma et portant une paire de poils.

Ces deux zones sont séparées par des épaisissements cuticulaires latéraux en forme de doigt de gant (fig. 11).

Les poils bothridiques sont barbules dans la moitié distale. Les autres poils portent sur une face deux rangées de barbules courtes et serrées qui leur donnent un aspect pectiné, sur l'autre face, quelques barbules courtes et couchées le long de la hampe.

Les dimensions de ce scutum, ainsi que la longueur et la disposition des phanères les uns par rapport aux autres, sont indiquées dans les formes ci-dessous :

	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S	MA
>	73	101	113	68	75	55	129	36	50	56	75	63	42
<	65	90	93	53	58	50	110	26	45	48	68	56	37
M	68	95	103	57	67	52	120	31	48	51	72	60	39

1. Oudemans a cependant redonné en 1913 une diagnose de cette espèce I, mais il reste imprécis et n'apporte rien de nouveau par rapport à la description de Henking.

2. Nous suggérons que la Commission Internationale de Nomenclature se réunisse afin de mettre au point le statut de cette espèce et éventuellement décide la création d'un néotype. Nous pensons que l'animal qui devra être pris comme type devra se rapprocher au plus près de celui décrit par Henking.

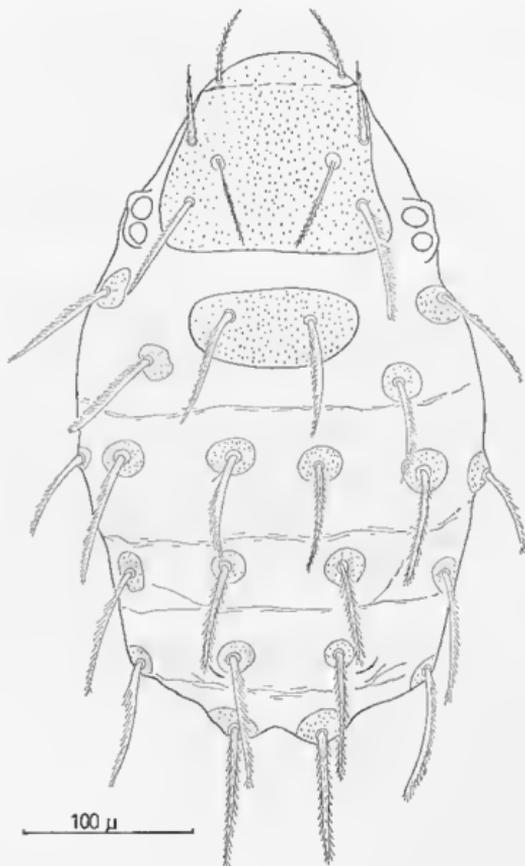


FIG. 11. — Larve d'*Allothrombium fuliginosum*, vue dorsale.

Les yeux s'insèrent latéralement par rapport aux bords postérieurs de ce scutum. Il y en a une paire de chaque côté. Chacune est entourée d'un petit scutum ellipsoïde. La cornée antérieure a un diamètre supérieur à celui de la postérieure.

b) Le gnathosoma.

Il est ventral et caché par la zone antérieure du scutum sensoriel (fig. 12 B).

Les palpes qui s'insèrent latéralement sont formés de cinq articles : trochanter (soudé au subcapitulum), fémur, genou, tibia et tarse. Le tarse a une position ventrale. La chélotaxie du palpe se définit par la formule  $fPp = O-O-O-N^* N' B' 2-B' B^* N^* N' \omega \zeta$ . Les deux poils  $B' B^*$  sur le tarse sont couverts de nombreuses et longues barboles. Ils mesurent respectivement en moyenne,  $B' = 45 \mu\text{m}$ ,  $B^* = 52 \mu\text{m}$ . Le solénidion, bacilliforme, a  $10 \mu\text{m}$  de long, l'eupathidie  $25 \mu\text{m}$  environ, les autres poils  $N^*$  et  $N'$  entre  $5 \mu\text{m}$  et  $7 \mu\text{m}$  de long. La griffe terminale du tibia est bifide et courbée.

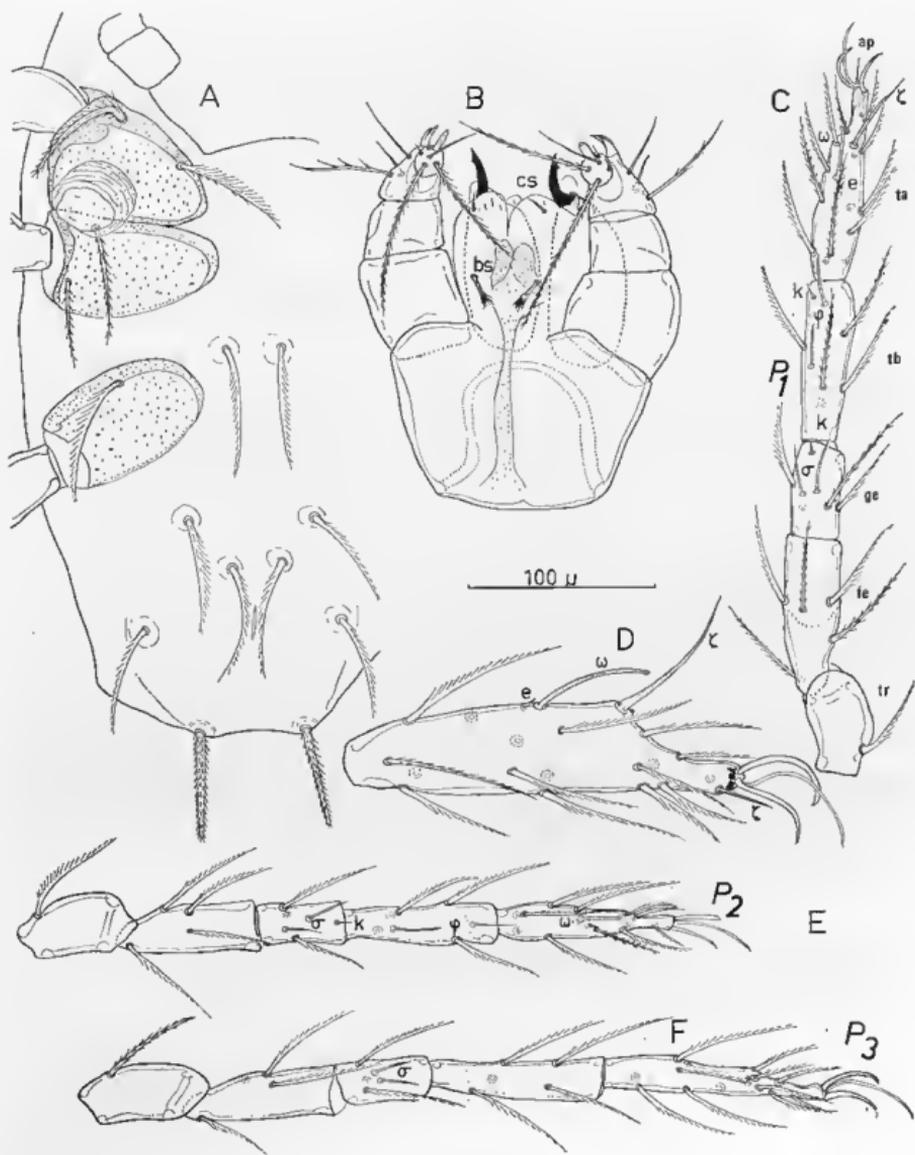


FIG. 12. — Larve d'*Allothrombium fuliginosum*. A : podosoma ; B : détail du gnathosoma ; C : patte I ; D : détails du tarse I ; E : patte II ; F : patte III.

Les chélicères, glabres, sont du type Thrombidion. Elles se définissent par la formule  $fch = 1-0$ . Un processus hyalin en position paraxiale atteint parfois l'extrémité distale du mors mobile dont la pointe distale est dirigée dorsalement comme chez tous les *Thrombidiidae*. Le mors inférieur est fortement scléritisé. Sur la face dorsale de chaque chélicère s'appuient les piliers épibipiaux. A l'extrémité distale de chaque pilier, deux condyles permettent l'articulation avec la chélicère.

La figure 12 B montre une partie du canal podocéphalique *c.p.c.* Celui-ci n'est visible qu'à partir du coxa I. Il se dirige jusqu'au pilier éphippial le plus proche. A ce niveau, on perd sa trace. Rappelons que ce canal n'est pas une trachée, comme sa structure le laisse parfois supposer, mais le conduit qui amène le produit de sécrétion des glandes coxales vers la bouche. Précisons également que les larves de *Thrombidiidae* ne possèdent pas de trachée puisqu'on n'observe ni ouverture, ni stigmate sur la face dorsale.

La bouche, située à l'extrémité distale du subcapitulum, est entourée par 3 lèvres, une dorsale et une paire latérale. Sur chaque lèvre latérale s'insère un petit poil glabre (*bs*). Un peu en arrière, on observe une autre paire de poils (*cs*) courts, possédant 5 ou 6 barbules terminales. Ils ont parfois l'aspect d'un pinceau (fig. 12B).

### c) L'opisthosoma.

Cette partie du corps se caractérise par la présence d'un scutum postérieur dorsal sur lequel s'insèrent deux poils et par des poils disposés sur les deux faces en rangées transversales.

1) Face dorsale. — Le scutum postérieur est défini par les symboles HS, LSS, SS et SL, qui indiquent respectivement sa hauteur, sa longueur, la distance qui sépare les deux poils et la longueur de ces deux poils.

	HS	LSS	SS	SL
>	50	101	48	75
<	43	86	42	65
M	47	93	44	69

Le scutum est semblable à la partie proximale du scutum antérieur. Comme lui, il est scléritisé et on observe des pores cuticulaires.

Les poils qui garnissent la face dorsale de l'opisthosoma se répartissent suivant la formule :

$$fD = 2 (+2)^1 - 2-6-4-4-2 = 20 (+2)$$

A l'exception des poils pygidiaux (*P*) qui ont en moyenne 78  $\mu\text{m}$  de long, tous les autres poils ont sensiblement la même longueur : ( $D = 69 \mu\text{m}$ ). Une des faces du poil est garnie de barbules courtes, serrées et disposées sur 2 rangées. Sur l'autre face, s'insèrent quelques barbules couchées le long de la hampe. Chaque poil s'insère sur un scutum ovale dont la structure rappelle, en plus atténuée, celle du scutum postérieur (fig. 11).

Entre ces sclérites, les stries dermiques, qui sont des replis de la cuticule, parcourent l'opisthosoma. Chez cette espèce, elles ne sont pas très apparentes. Elles consistent en sillons qui contournent chaque scutum en se resserrant de plus en plus. Sur la figure 11, nous avons représenté ces plis par des lignes en traits pleins. On ne les retrouve pas à la même place sur tous les individus mais l'allure générale de ces plis reste la même. Lorsque la larve sera gorgée de nourriture, ces sillons seront éloignés les uns des autres.

2) Face ventrale. — La pilosité de la face ventrale se définit par la formule :

$$fV = 2 - 2u - 2 - 2 = 8$$

L'uropore se présente sous la forme d'une ligne longitudinale de 30  $\mu\text{m}$  de long que contournent les stries dermiques (fig. 12 A). Il n'est pas fonctionnel. Les poils de cette face sont semblables aux dorsaux bien qu'un peu plus longs :  $V = 73 \mu\text{m}$  en moyenne, mais moins touffus.

### d) Le podosoma.

Les coxae qui s'insèrent sur le podosoma sont plus puissantes que les articles des pattes. Sur chacun, la scléritisation s'accroît en allant du bord postérieur vers le bord antérieur. Entre les bords antérieurs fortement scléritisés et les bords postérieurs, la cuticule est apparemment percée de pores. La pilosité des coxae se définit par :

$$fcx = NBB - BB - B$$

1. (+2) signifie que les 2 poils du scutum postérieur sont comptés.

Le poil *N* du coxa I est difficilement visible : il est caché par le trochanter. Il s'insère dans l'angle antéro-distal derrière un épaississement cuticulaire ventral. Les autres poils pectinés ou barbulés s'insèrent dans les zones de sclérisation maximum (fig. 12 A).

Entre les coxae I et II, qui sont contigus, s'insère l'organe de Claparède. Chez cette espèce, il est volumineux et très saillant. Il déprime le bord postérieur du coxa I. Il est formé d'une membrane byaline plissée.

Dans la zone intercoxale, s'insère une paire de poils à la hauteur du coxa III. La formule *fst* s'établit :

$$fst = O - O - B$$

Ces poils sont semblables à ceux des rangées transversales de la face ventrale de l'opisthosoma.

e) Les pattes (fig. 12 C — E — F).

La formule de segmentation est :

$$fsp = 6 - 6 - 6$$

Cependant sur certains exemplaires, on note la présence sur les fémurs I et II d'une ligne transversale qui indique la segmentation primitive de l'article en basi et telofémur. Cette ligne est soulignée par un étranglement brusque de la cuticule. *fsp* s'écrit *fsp* = (6) — (6) — 6.

Les pattes sont plus longues que le corps de la larve. Elles mesurent P I (= *pa*) : 375  $\mu$ m, P II (= *pm*) : 365  $\mu$ m, P III (= *pp*) : 385  $\mu$ m. L'indice moyen des pattes pris sur une trentaine d'exemplaires, à droite et à gauche est égal à *I<sub>p</sub>* = 1110  $\mu$ m.

Mis à part les tarsi I et II, le nombre et la disposition des différents phanères sur les autres articles des pattes sont constants.

Sur une centaine de larves examinées, appartenant à une quinzaine de pontes provenant de stations éloignées les unes des autres, nous avons observé douze écarts dans la chétotaxie. Sur ces douze écarts, 11 sont des déficiences. Les phanères déficients sont : le solénidion proximal du genou III (4 fois), le solénidion proximal du genou II (2 fois), l'épine du genou II (1 fois), un poil du tibia III (2 fois), un poil du tibia II (1 fois), un poil du genou I (1 fois).

TABLEAU I. — Répartition des différents phanères sur les pattes d'*Allothrombium fuliginosum*.

Articles	Phanères	P I	P II	P III
Trochanter	n	1	1	1
Fémur	n	5	5	4
Genou	n	4*	3	3
	$\sigma$	2	2*	2*
	k	1	1*	0
Tibia	n	5	5*	5*
	$\varphi$	2	2	0
	k	1	0	0
Tarse	n	15(14-17)*	14(13-16)*	13(12-15)*
	$\omega$	1*	1	0
	e	1	1	0
	$\zeta$	2	0	0

\* : écarts observés : voir texte.

Le seul écart par excès consiste en la présence de deux solénidions sur un tarse I. Si la chétotaxie est stable sur l'ensemble des articles des pattes, les tarsi font exception en ce qui concerne les poils n normaux.

Leur nombre varie souvent sur un même exemplaire, d'une patte gauche à une patte droite. Sur le tarse II on compte entre 13 et 16 poils, avec une moyenne de 14 poils dans plus de 80 % des cas et sur le tarse III entre 12 et 15 poils, moyenne 13 (95 % des cas). Les phanères spéciaux (eupathidies, famuli, solénidions) sont toujours présents aux mêmes endroits.

La formule solénidionale s'établit :

$$sol = I (2-2-1), II (2-2-1), III (2-0-0)$$

La formule eupathidiale sera :

$$f\zeta = 2-0-0$$

L'ambulacre des pattes est tridactyle. L'ongle central est plus fin et plus long que les ongles latéraux. Tous sont lisses.

#### f) Comparaisons avec d'autres espèces.

Les comparaisons avec d'autres formes sont difficiles à établir, essentiellement parce que nos méthodes d'observation s'éloignent de celles des autres auteurs. La chétotaxie d'*Allothrombium lerouxi* Moss, 1960 (exemplaires larvaires que le Dr. Moss a bien voulu nous faire parvenir) est dans l'essentiel semblable à celle que nous venons de décrire. Les formules  $fD$ ,  $fV$ ,  $fPp$ ,  $fcc$ ,  $fst$ ,  $sol$ ,  $f\zeta$  sont les mêmes. Les poils  $n$  des pattes et les famuli  $e$  se retrouvent aux mêmes endroits. Ces observations confirment celle que nous avons pu faire sur *Allothrombium neapolitum* Oudemans, 1910 et sur une forme inédite que nous allons décrire prochainement. Les variations observées sont relatives aux dimensions du corps et des différents organes. Récemment, Feider et Agekian (1967) ont décrit une espèce nouvelle de larve, *Allothrombium recki* Feider et Agekian, 1967. Nous supposons, faute d'avoir pu observer plusieurs exemplaires, que ces auteurs ont décrit sous le même nom les larves de deux espèces. En effet, les variations dans les formes et les dimensions des scuta antérieurs et postérieurs justifient cette opinion. Ces auteurs signalent, d'autre part, la présence sur le tarse II d'une « terminale » et d'une « pré-tarsale » (il fait lire eupathidies dorsale et ventrale) ; or, la règle chez les *Allothrombium* veut qu'il n'y ait d'eupathidie que sur le tarse I et sur le palpe. Il serait intéressant de voir si un solénidion (tibial) existe sur le tibia III. L'absence d'un solénidion sur le genou III semble étrange. L'absence du famulus sur le tarse II devra être confirmée.

## II) LA LARVE DE *Thrombidium cancelai*.

La larve de *Thrombidium cancelai* Robaux, 1967, que nous allons décrire à présent, a été obtenue par élevage au laboratoire. Les adultes ont été recueillis pendant plusieurs années en Mai, dans un massif de rosiers contigu aux bâtiments du Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum à Brunoy, près de Paris. Les animaux que nous étudions n'ont parasité aucun bôte. Les moyennes des mensurations sont établies à partir d'une cinquantaine d'individus provenant de 5 pontes.

#### a) L'aspidosoma (fig. 13 A).

Il est formé par le scutum antérieur. Celui-ci est divisé en deux zones : une antérieure à ponctuations fines, visibles aux forts grossissements, une postérieure ponctuée de pores cuticulaires. Ces deux zones sont séparées par deux épaississements cuticulaires internes latéraux. Dans la zone antérieure s'insèrent deux poils glabres. Dans la postérieure, nous retrouvons 3 paires de poils, dont les bothridiques. Tandis que ceux-ci sont lisses, les deux autres paires sont garnies de barbules latérales. Leur disposition et leur longueur sont données par les formules suivantes :

	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S	MA
>	75	136	127	105	109	47	157	32	44	39	50	88	70
<	69	127	118	96	93	42	144	29	40	35	45	81	63
M	72	131	123	101	103	45	151	30	42	37	47	84	67

Les yeux (une paire de chaque côté) sont latéraux. Ils sont situés à la hauteur des poils postérieurs du scutum sensoriel. Chaque paire est portée par un petit scutum faiblement scléritisé. La cornée antérieure a un diamètre double de celui de la cornée postérieure.

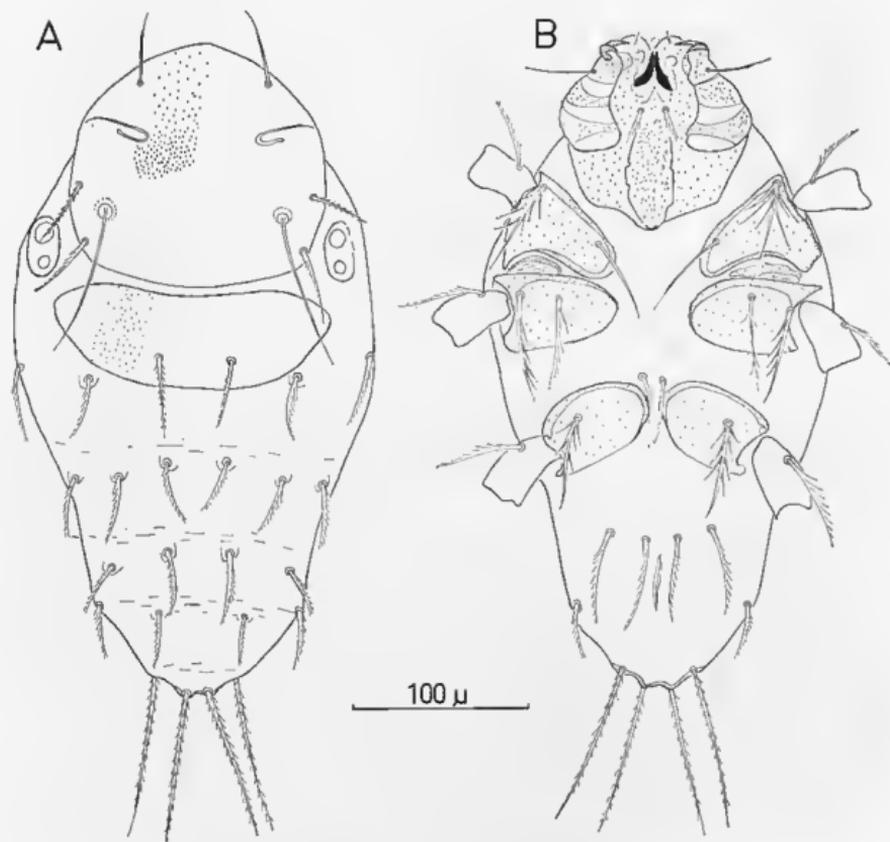


FIG. 13. — Larve de *Thrombidium cancelai*. A : vue dorsale ; B : vue ventrale.

b) Le gnathosoma (fig. 14 D).

Il est recouvert par le scutum sensoriel.

Les palpes sont formés de 5 articles : trochanter, fémur, genou, tibia, tarse. La chétotaxie est définie par la formule  $fPp = O - N^s - O - N^s N^s N^s 2 - N^s N^s N^s N^s N^s \omega$ . La bouche est entourée de 3 lèvres : une paire latérale, bilobée portant chacune un poil lisse monté sur un tubercule et une dorsale. En arrière, on observe deux poils possédant 4 — 5 ou 6 barbules latérales disposées en palette. Le reste du subcapitulum est glabre. Les chélicères (fig. 13 B) sont définies par la formule  $ch = 1 - 0$ . Elles sont puissantes puisque le mors fixe a 30  $\mu\text{m}$  de long et le mors mobile 70  $\mu\text{m}$  de long (le tiers de l'animal environ). La membrane hyaline, paraxiale, n'a pas 10  $\mu\text{m}$  de haut. Le pilier épippial a 30  $\mu\text{m}$  de long ; il est bilobé à son extrémité distale. Le canal podocéphalique (c.p.c., fig. 13 D) n'est visible qu'à partir de la bordure antérieure du coxa 1 ; il s'arrête à la hauteur du pilier épippial correspondant.

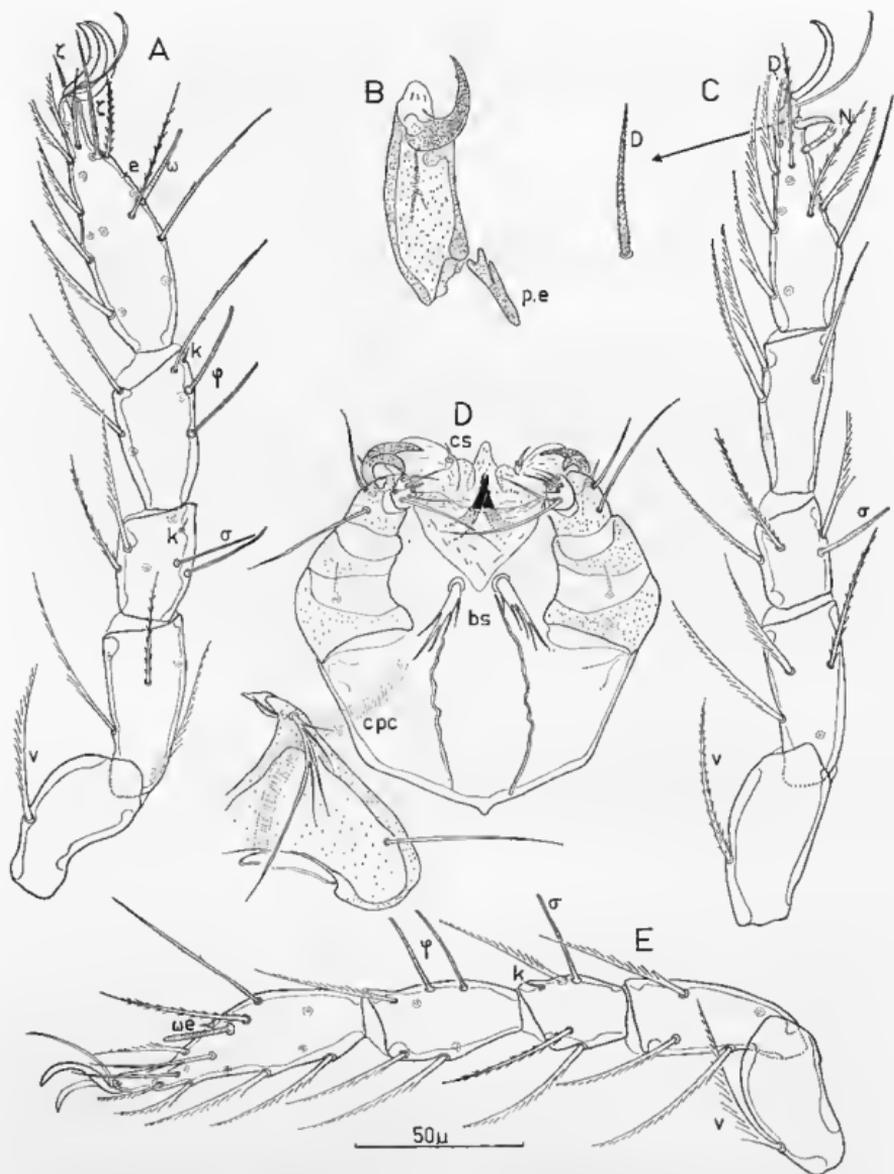


FIG. 14. — Larve de *Thrombidium cancelai*. A : patte I ; B : chélicère ; C : patte III ; D : gnathosoma ; E : patte II. [ps : pilier éphippial, cpc : canal podocéphalique].

## c) L'opisthosoma.

1) Face dorsale (fig. 13 A). — Le scutum postérieur est défini par :

	LSS	MS	SS	SL
>	162	56	44	38
<	148	51	40	33
M	155	53	42	36

La scléritisation est plus atténuée que sur le scutum sensoriel. Les deux poils qui s'y insèrent sont barbulés. La partie dorsale de l'opisthosoma se définit par :

$$fD = (2) - 4 - 6 - 4 - 4 - 2 = 20 (+2)$$

Les poils *D* ont 40  $\mu$ m de long en moyenne. Les pygidiaux *P* = 96  $\mu$ m. Les premiers sont pectinés, les seconds barbulés. Ils sont portés par de petits pédoncules hyalins faisant saillie à la surface du corps. Les stries cuticulaires n'apparaissent pas dans les milieux de montage que nous utilisons : on ne les distingue qu'à de forts grossissements, on peut suivre alors leur tracé.

2) Face ventrale (fig. 13 B). — Elle se définit par la formule :

$$fV = 4 u - 2 - 2$$

Le sclérite anal est à peine visible. Les poils ventraux *V* de la première rangée sont plus grands que les dorsaux (59  $\mu$ m) mais, comme eux, pectinés. Ils ne s'insèrent plus sur des tubercules hyalins mais sur la peau. Les poils de la seconde rangée sont plus petits (35  $\mu$ m) mais s'insèrent par contre sur de tels tubercules. Les poils pygidio-ventraux sont semblables aux dorsaux.

## d) Le podosoma (fig. 13 B et 14).

Les coxae. — Dans la formule  $fcx = NBN - B - B$ , le poil *N* est le poil supra-coxal (fig. 14 A). Le second poil (*B*) du coxa I possède 5-7 longues barbulles proximales. Comme chez *A. fuliginosum*, les bords antérieurs des coxae sont fortement scléritisés. Si l'organe de Clapsrède déprime le bord postérieur du coxa I, il ne fait pas saillie à la surface. Signalons un écart dans la chérotaxie du coxa II où nous avons observé, une fois, la présence de 3 poils barbulés.

Une paire de poils s'insère sur la face sternale ( $fst = O - O - B$ ). Ils sont situés en avant des coxae III, puisque les coxae homologues sont presque contigus.

## e) Les pattes (fig. 14 A, C, E).

La segmentation et l'indice des pattes sont donnés par :

$$fsp = 6 - 6 - 6$$

$$Ip = pa + pm + pp = 255 \mu\text{m} + 240 \mu\text{m} + 250 \mu\text{m} = 745 \mu\text{m}$$

La chérotaxie détaillée des pattes est indiquée dans le Tableau II suivant. D'après ce tableau, nous pouvons établir la formule soléndonale :

$$fsol = I (2-2-1), II (1-2-1), III (1-0-0)$$

La formule eupatbidiale s'écrit :

$$f\zeta = 2 - 0 - 0$$

On peut voir que les écarts ne touchent que les poils *n* des pattes et ceux des tarsi et des pattes II. On note, après l'étude d'une cinquantaine d'exemplaires, l'absence d'un poil *n* sur le genou I, mais aussi (1 cas) la présence d'un poil surnuméraire. Une seule déficience a été constatée sur le tibia : elle concerne un poil *n*. Les variations du nombre de poils sur les tarsi I et II sont peu fréquentes (5 % des individus) et de faible amplitude. On constate autant d'écarts positifs que d'écarts négatifs.

Si l'ambulacre est tridactyle sur les tarsi I et II (un angle central lisse et fin entouré de deux angles latéraux), celui de la patte III est modifié (fig. 14 C). L'angle paraxial *a* a effectué un glissement latéral. Sa pointe se dirige dorsalement et non plus ventralement comme pour I et II. Il est plus court et plus épais. Le sclérite interne qui le porte a effectué avec lui un glissement dorsal. En arrière de cet angle modifié, on observe

un poil épais en forme de « boomerang » dont la courbure est dirigée vers la partie distale de l'article. Ce poil, que nous avons appelé *N* (Robaux, 1967 *b*), est en position antiaxiale. Il est cilié sur toute sa surface. Un des poils terminaux, le poil *D*, est modifié en forme d'ogive allongée; il est cilié sur toute sa surface, et en position paraxiale \*. Ces deux poils sont homologues des poils *N* et *D* normaux, que l'on trouve au même endroit chez *A. fuliginosum* (fig. 12 F).

TABLEAU II. — Répartition des différents phanères sur les pattes chez *Thrombidium cancelai*.

Articles	Phanères	P I	P II	P III
Trochanter	n	1	1	1
Fémur	n	5	4	4
Genou	n	4*	3	3
	σ	2	1	1
	k	1	1	0
Tibia	n	5*	5	5
	φ	2	2	0
	k	1	0	0
Tarse	n	17*(16-18)	14*(13-15)	13
	ω	1	1	0
	ζ	2	0	0
	e	1	1	0

\* : écarts en plus ou en moins observés.

#### f) Comparaisons avec d'autres espèces.

Lors de la description de la larve de *Thrombidium mediterraneum*, nous avons indiqué (Robaux, 1967 *b*) les raisons qui rendent impossibles les comparaisons avec d'autres formes larvaires appartenant au même genre.

Celle que nous venons de décrire diffère essentiellement de *T. mediterraneum* par la disposition et la forme des poils sur le scutum ainsi que par l'absence de barbules sur les différents poils du tarse palpaire. Les différences avec *Thrombidium rhopalicus* (Vercammen-Grandjean et Popp, 1967) sont subtiles : elles tiennent dans les mensurations du scutum et des pattes.

Sur les 3 formes larvaires de *Thrombidium* actuellement connues, les formules *fD*, *fV*, *fσ*, *fPp*, *fσp*, *fσol* et *fζ* sont semblables. Nous pensons que la formule *fcx* est également commune aux 3 espèces : il est possible en effet, que Vercammen-Grandjean et Popp (1967 *a*) n'aient pas remarqué le poil *N* supracoxal sur le coxa 1. Signalons que les poils *k* et les famuli sont disposés au même endroit chez les 3 espèces. Des différences dans le nombre de poils *n* sur les torses ont été notées : elles devront être confirmées.

### III) LA LARVE DE *Campylothrombium barbarum*.

Le but de ce travail n'étant pas la révision systématique des *Thrombidiidae*, nous garderons pour l'étude de cette forme larvaire le nom générique de l'adulte : *Campylothrombium*. Signalons que des espèces aussi différentes à la stase adulte que *Microthrombidium fasciatum* (Koch, 1836), *Willmanella racovitsae* (Feider, 1948), et bien d'autres encore, ont à la stase larvaire le même aspect sinon les mêmes formules chétotaxiques. Ceci tend à prouver que la classification des adultes (ou des nymphes), basée essentiellement sur la forme des poils dorsaux, n'est qu'un pis-aller, pratique certes, mais qui ne repose sur aucune base scientifique solide. Nous avions déjà signalé ce fait (Robaux, 1967 *b*) lors de notre travail sur les *Thrombidiidae* adultes de la Péninsule Ibérique.

A cette époque, afin de différencier et rapprocher les genres appartenant aux *Microthrombidiinae*, nous avons suggéré que le nombre et la nature des poils sensoriels à l'extrémité du tarse palpaire des adultes pouvaient être des critères génériques. L'étude des larves permet dès à présent d'envisager le regroupement en une dizaine de genres, d'une trentaine de Thrombidiens appartenant actuellement à plus de 20 genres. L'absence de documents précis sur les larves, dont les adultes sont les types de différents genres, ne permet pas d'établir une classification rationnelle qui pourrait faire le lien entre les adultes et les larves.

La larve de *Campylothrombium barbarum*, que nous allons décrire a été obtenue par élevage au laboratoire. Elle est inédite. Les animaux étudiés proviennent de 4 pontes. A l'état vivant, l'Acarien est de couleur orange. Sa longueur est en moyenne de 325  $\mu\text{m}$ , sa largeur de 165  $\mu\text{m}$  (moyenne calculée sur 30 exemplaires).

#### a) L'aspidosoma (fig. 15).

Il est caractérisé par un scutum sensoriel pentagonal qui recouvre plus du tiers de l'animal. Sa forme générale est précisée sur la figure 15. Il est parcouru longitudinalement par de nombreuses stries fines auxquelles se mélangent des pores cuticulaires. Il est fortement scléritisé et porte 4 paires de poils dont les bothridiques. Seule la paire postérieure est barbulée. La longueur des poils et leur disposition, les uns par rapport aux autres, sont données par les formules suivantes :

	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S	MA
>	64	129	160	110	145	34	172	56	48	30	51	103	77
<	59	120	144	100	130	29	160	52	43	27	47	96	71
M	61	124	151	107	136	32	168	54	45	28	49	98	75

Entre les poils antérieurs, on observe, sous le scutum, deux formations lobées dont on ignore le rôle. Également dans la partie antérieure, à la hauteur des poils antérieurs et médians, se développent latéralement deux expansions réticulées. Après étalement, on remarque qu'elles sont triangulaires et qu'elles se prolongent jusqu'à l'extrémité distale du scutum sensoriel (fig. 16 D).

De chaque côté du scutum, à sa base, s'insère une paire d'yeux, portés par un petit écusson ovale faiblement scléritisé. Ils sont saillants à la surface du corps. Le diamètre de la cornée antérieure a un diamètre double de celui de la cornée postérieure.

#### b) Le gnathosoma.

Cette partie du corps est caractéristique de certains *Microthrombidiinae* et différente de ce que nous avons jusqu'à présent observé.

La formule palpaire s'écrit :

$$fPp = 0 - 0 - 0 - N' N' N' 3 - N' N' N' N' N' \zeta \omega$$

Elle indique que les trois articles proximaux sont glabres. Sur le tibia, un seul poil,  $N'$ , est reconnaissable ; les deux autres ( $N'' - N''$ ) ne s'insèrent pas directement sur l'article, mais sur une membrane hyaline qui supporte également la griffe palpaire tricuspidée. Ces deux poils ne possèdent plus d'embase apparente. Le plus petit apparaît comme une tache au milieu de la membrane qui le soutient. Le second, plus grand, est fusiforme. A de forts grossissements ( $\times 1200$ ), on observe dans le prolongement proximal de ce dernier une interruption dans la chitine du tibia palpaire : elle correspond à l'embase du poil. Ces deux poils sont difficiles à mettre en évidence : ils se confondent avec la membrane hyaline. La biréfringence permet de les situer sur l'article. La membrane hyaline qui supporte la griffe tricuspidée terminale est bilobée à son extrémité distale.

Sur le tarse palpaire s'implantent 7 phanères, parmi lesquels le solénidion. Un de ces poils mesure 50  $\mu\text{m}$  de long environ, un autre 15  $\mu\text{m}$ , les suivants entre 3 et 7  $\mu\text{m}$ . Parmi ces derniers, il est difficile de reconnaître l'eupathidie terminale.

La bouche est entourée d'un anneau chitineux comprenant en moyenne 21 dents ; il se prolonge en avant par une membrane hyaline. Au premier examen, l'ensemble apparaît comme une véritable boucle continue. En réalité, l'anneau chitineux dentelé est interrompu dorsalement. A l'intérieur de cet anneau, jaillissent les mors mobiles des chélicères. Latéralement, de chaque côté de l'orifice buccal, s'insère une paire de poils lisses. Vers l'arrière, on observe deux curieux poils portant chacun 8 expansions.

Les chélicères sont puissantes. Le mors mobile possède deux dents dorsales. La formule qui les définit est  $fch = 2 - 0$ . Si le mors fixe a 95  $\mu\text{m}$  de long, la longueur du mors mobile varie entre 20  $\mu\text{m}$  et 25  $\mu\text{m}$ . La membrane hyaline a 10  $\mu\text{m}$  de long. Le pilier éphippial qui prolonge les chélicères vers l'arrière a 30  $\mu\text{m}$ .

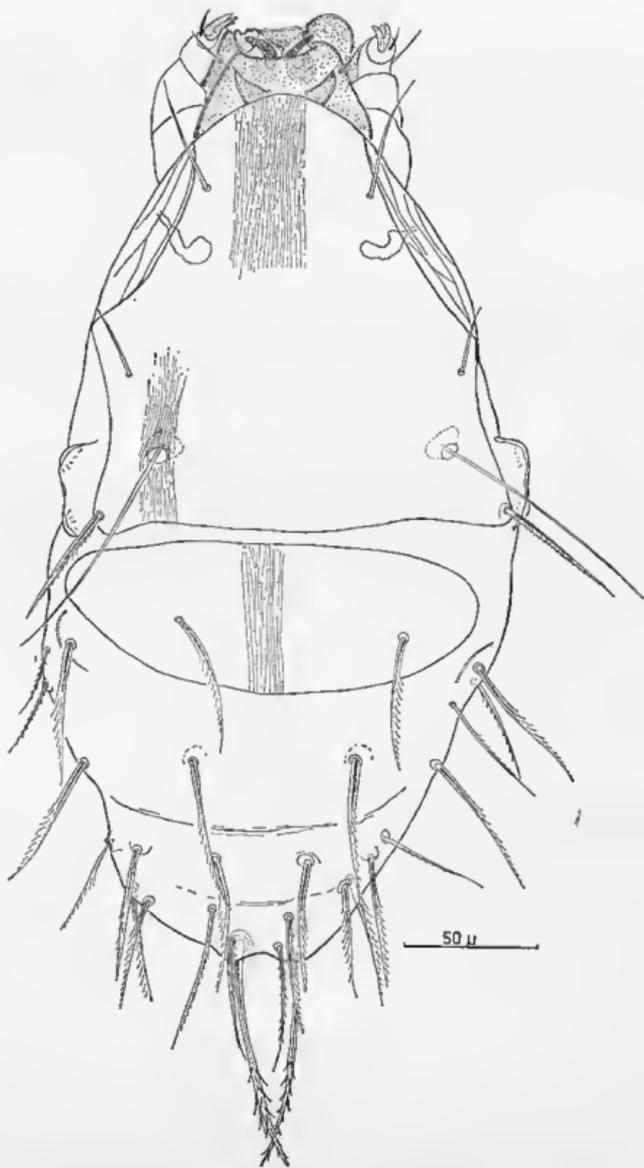


FIG. 15. — Larve de *Campylothrombium barbarum*, vue dorsale.

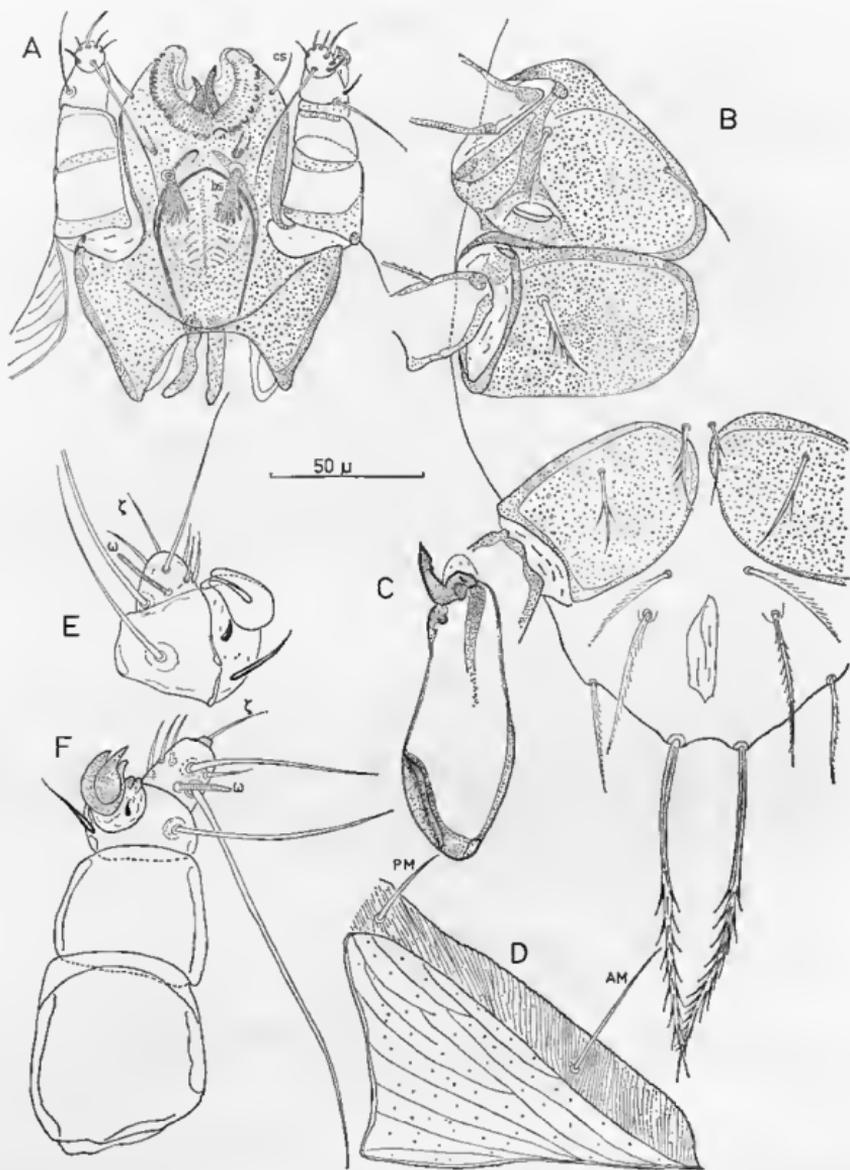


FIG. 16. — Larve de *Campylothrombium barbarum*. A : gnathosoma ; B : podosoma ; C : chélicère ; D : scutum latéral ; E : détail du tarse et du tibia palpaire ; F : palpe, vue latérale interne. (AM : poil antérieur, PM : poil médian).

## c) L'opisthosoma.

1) Face dorsale (fig. 15). — Le scutum postérieur qui fait suite au scutum sensoriel est parcouru de stries longitudinales. Il ne s'y insère que deux poils pectinés. Ce scutum est défini par les formules :

	LSS	HS	SS	SL
>	162	65	102	62
<	150	55	80	55
M	155	58	88	58

Le reste de l'opisthosoma est garni de poils, les uns dorsaux, les autres latéro-dorsaux. Les premiers sont plus épais et plus grands ( $D = 55 \mu\text{m}$ ) que les seconds ( $25 - 35 \mu\text{m}$ ). Dans la formule développée  $fD$ , nous signalons la position latéro-dorsale des poils par des crochets :

$$fD = (+2) - 2 - [2] - [2] - 4 - [2] - 4 - 2$$

$$fD = 24 (+2)$$

Les poils en position dorsale s'insèrent sur un écusson légèrement scléritisé. Les pygidio-dorsaux sont plus petits que les dorsaux :  $Pd = 45 \mu\text{m}$ .

2) Face ventrale (fig. 16 B). — Les poils se répartissent de la manière suivante :

$$fV = 2 + 2u + 2 = 6$$

Ceux des premières rangées ont entre 45 et 50  $\mu\text{m}$  ( $= V$ ). Ils sont pectinés. Ceux de la dernière rangée ( $Pv$ ) ont entre 90 et 110  $\mu\text{m}$  de long; ils sont lisses dans la première moitié, barbulés dans la seconde moitié distale.

L'uropore est représenté par un sclérite glabre ovale. Il ne semble pas être fonctionnel.

## d) Le podosoma (fig. 16 B).

La pilosité des coxae est donnée par :

$$fcx = BN - B - B (1, 2)$$

Notons qu'il n'y a pas de poil supracoxal et que le poil qui s'insère sur le coxa III possède une ou deux rebules latérales.

La scléritisation antérieure sur le coxa I se prolonge vers le bord postérieur suivant un Y renversé. Chaque branche du Y entoure la dépression que fait dans le coxa I l'organe de Claparède. Celui-ci a l'aspect d'un tronç de cône. Il fait à peine saillie à la surface. Si les coxae I et II sont toujours contigus, le coxa III, qui est souvent éloigné du coxa II, n'est ici distant du second que d'une dizaine de  $\mu\text{m}$ .

Entre les coxae, s'insère une paire de poils. Ici ils sont au niveau du coxa III. La formule  $fat$  s'écrit donc :

$$fat = O - O - B (2, 3)$$

## e) Les pattes (fig. 17).

Elles sont d'abord caractérisées par les formules  $fsp$  et  $I_p$  :

$$fsp = 6 - 6 - 6$$

$$I_p = 300 + 245 + 305 = 820 \mu\text{m}$$

Le nombre de phanères sur chaque article de chaque patte est indiqué dans le tableau III, qui nous permet de définir les formules solénioidales et eupathidiales :

$$fsol = I (2, 2, 1), II (1, 2, 1), III (1, 0, 0)$$

$$f\zeta = 2 - 1 - 0$$

Notons la présence d'une eupathidie (ventrale), sur le tarse II. La figure 17 A nous permet de voir que le famulus I est proximal et éloigné du solénioid dorsal (chez *Allothrombidium fuliginosum* et *Thrombidium cancelai*, il est situé près de lui). Le lamulus du tarse II accompagne le solénioid de cet article. Les écarts sont peu nombreux et peu significatifs. Ils n'affectent que les poils ordinaires n.

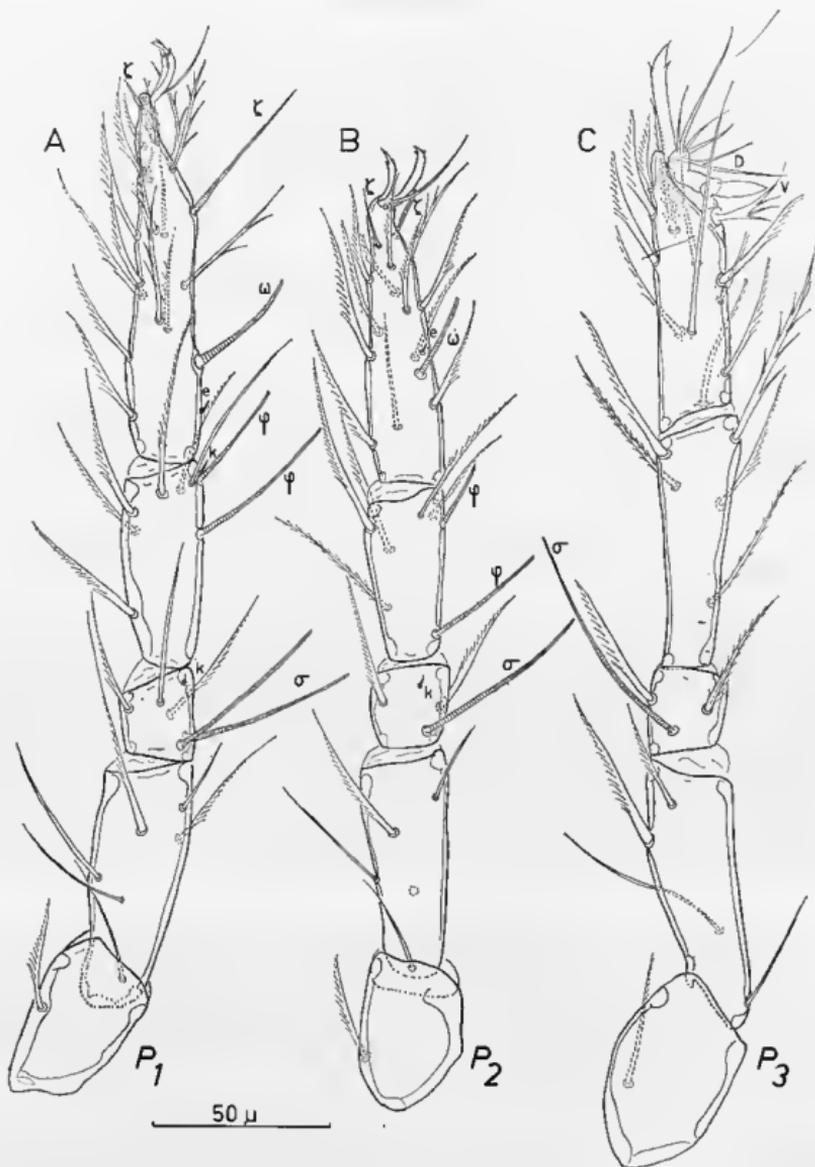


FIG. 17. — Larve de *Campylothrombium barbarum*. A : patte I; B : patte II; C : patte III.

TABLEAU III — Répartition des différents phanères sur les pattes de *Campylotrombium barbarum*.

Articles	Phanères	P I	P II	P III
Trochanter	n	1	1	1
Fémur	n	6	5	4
Genou	n	4(3)*	2	2
	$\sigma$	2	1	1
	k	1	1	0
Tibia	n	5(6)*	5	5
	$\varphi$	2	2	0
	k	1	0	0
Tarse	n	16	14(12)*	13(14)*
	$\omega$	1	1	0
	$\zeta$	2	1	0
	e	1	1	0

\* Les nombres entre parenthèses indiquent les écarts en plus ou en moins qui ont été observés à la suite de l'examen de 30 exemplaires.

Les ambulacres des pattes sont tridactyles, mais, comme chez *Thrombidium cancelai*, celui de la 3<sup>e</sup> paire est modifié (comme d'ailleurs le reste de l'article qui le porte). Dans les exemples précédents, nous avons remarqué que les ongles étaient lisses, chez *C. barbarum*, mis à part l'ongle central qui est toujours long, lisse et fin, les latéraux portent de chaque côté un cil. Toutefois, seul l'ongle antiaxial de la patte III porte ces deux barbules.

Le tarse III est modifié, plus encore que celui de *T. cancelai* (fig. 17 C). L'ongle paraaxial (\*) a effectué un glissement latéro-ventral (et non latéro-dorsal comme chez les *Thrombidium*). Il est en forme d'ogive et vertical par rapport à l'axe longitudinal de la patte. Il s'insère sur un pédoncule tendineux. L'ongle antiaxial ('), celui qui porte deux barbules latérales, est environ 3 fois plus large que son homologue de la patte II. Il n'est plus courbé ventralement mais rectiligne. Un poil, V a subi une transformation semblable à celle du poil N des *Thrombidium*. Il est en position ventrale et porte 3 ou 4 longues barbules latéro-ventrales qui reposent sur le sol lors des déplacements de la larve. En arrière du poil V s'observe un autre poil ventral, pectiné dans sa moitié distale. Au milieu de l'article, en position paraxiale s'insère un long poil lisse. Tous les autres portent des barbules.

#### f) Comparaisons avec d'autres espèces.

Des formes larvaires apparemment semblables à celles que nous venons d'étudier ont été signalées ou décrites par différents auteurs : Womersley (1945), Michener (1946 b), Feider (1965 a). Il nous est impossible pour les raisons déjà exposées, de les comparer entre elles. Toutefois, de notre côté, nous avons entrepris l'étude de la larve de *Microthrombidium fasciatum* obtenue par élevage au laboratoire. Cette larve diffère de celle que nous venons de décrire par l'aspect du scutum antérieur sensoriel, par la forme et la disposition des poils les uns par rapport aux autres ; les poils dorsaux et latéro-dorsaux chez *C. barbarum* et *M. fasciatum* sont implantés de toute autre façon ; la formule *fcx* est également différente chez *Microthrombidium fasciatum*, elle s'écrit :

$$fcx = BB - B - B$$

D'autres caractères interviennent, tels que la forme du poil pluridigité du gnathosoma, le nombre de dents formant l'anneau buccal. Enfin, si le nombre de poils sur les pattes est le même chez les deux espèces, leur disposition et leur forme varient d'une espèce à l'autre : D et V du tarse III sont plus développés chez *M. fasciatum* que chez *C. barbarum*.

IV) *Microthrombidium thaumapilosum* n. sp.

Pour des raisons identiques à celles que nous avons déjà exposées lors de l'étude de la larve de *Campylothrombium barbarum*, nous placerons cette espèce dans le genre *Microthrombidium*. Cette classification arbitraire ne préjuge en rien des modifications systématiques ultérieures.

La larve que nous allons décrire a été récoltée par Delamare Deboutteville le 7 mars 1959 en Argentine dans le Parc du Nahuel Huapi à Puerto Blest sur un sol de *Nothofagus dombevi*. L'animal (un seul exemplaire) a été extrait au moyen d'un appareil Berlese. Il mesure 330  $\mu\text{m}$  de long.

## a) L'aspidosoma.

Le scutum antérieur, qui forme l'essentiel de cette partie du corps, est représenté sur la figure 18. Il s'y insère 4 paires de poils. Les antérieurs sont pectinés, les médians barbules, les postérieurs possèdent de fortes barbules latérales. Sur les poils bothridiques se détachent quelques rares barbules. Le scutum est défini par les formules suivantes :

MA	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S
44	58	98	105	55	90	17	107	32	52	92	115	122

La sclérisation est plus accentuée autour des poils postérieurs que partout ailleurs. Deux replis cuticulaires délimitent ces zones.

De part et d'autre des bords latéraux du scutum, à la hauteur des poils médians et postérieurs, on remarque la présence d'une paire d'yeux. Chaque paire s'insère sur un écusson qui déprime les bords du scutum sensoriel. Le diamètre de la cornée antérieure est supérieur à celui de la cornée postérieure.

## b) Le gnathosoma (fig. 19 B).

Il nous est difficile d'interpréter correctement cette partie du corps, du seul fait que nous ne possédons qu'un exemplaire de cette larve. La formule palpaire peut s'établir :

$$fPp = 0 - 0 - 0 - N' N' N' 2 - N N N N N N N N \omega$$

Notons, sur le tarse, la présence de 8 phanères lisses au lieu de 6 chez *Campylothrombium barbarum*. Parmi ces poils, il nous a été impossible de discerner l'eupathidie. Le solénidion est le plus grand de tous les phanères. Il a 14  $\mu\text{m}$  de long. Sur le tibia s'insèrent 3 poils.  $N'$  est le plus grand : il mesure 25  $\mu\text{m}$ . Les deux autres ont à peine 3  $\mu\text{m}$  de long. Ils s'insèrent, comme chez *C. barbarum*, sur la membrane byaline qui supporte la griffe bidentée du tibia palpaire ; ils ne semblent pas avoir d'embase et sont difficilement identifiables. La bouche est entourée par une couronne hyaline qui se projette vers l'avant. A l'extrémité de cette couronne, on compte une soixantaine d'épaississements cuticulaires disposés en cercle. Du fond de cette couronne se détache une membrane byaline festonnée à son extrémité. L'ensemble forme un anneau discontinu autour de la bouche puisqu'il y a formation d'une gouttière dorsale.

De part et d'autre de l'orifice buccal, tout en avant, on observe deux poils lisses longs d'une dizaine de  $\mu\text{m}$  environ. Derrière l'anneau buccal s'insèrent deux poils : l'un est glabre, l'autre porte une barbule.

Les chélicères sont définies par la formule :

$$feh = 1 - 0$$

## c) L'opisthosoma.

Il est caractérisé, comme chez tous les *Thrombidiidae*, face dorsale, par un scutum postérieur et par des poils disposés en rangées transversales, face ventrale par des poils alignés.

1) Face dorsale (fig. 18). — Le scutum postérieur est défini par les formules suivantes :

HS	LSS	SS	SL
75	130	125-140	40

La sclérisation de ce scutum est plus accentuée que celle du scutum sensoriel antérieur. Les poils qui s'y insèrent portent des barbules épaisses disposées sur deux rangées, qui donnent au poil un aspect pectiné.

Les poils qui garnissent l'opisthosoma se répartissent de la manière suivante :

$$fD = (+2) - 2 - [2] - 6 - 6 - 4 - 2$$

$$fD = 22 (+2)$$

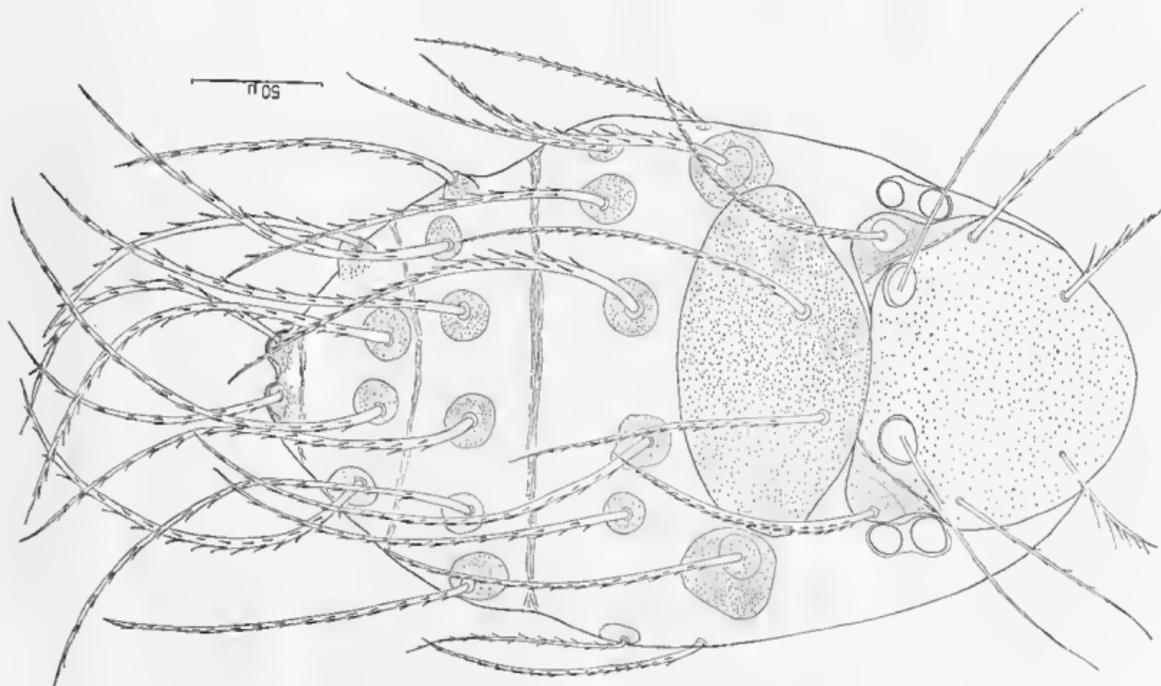


FIG. 18. — *Microthrombidium thaumapilosum* n. sp., vue dorsale.

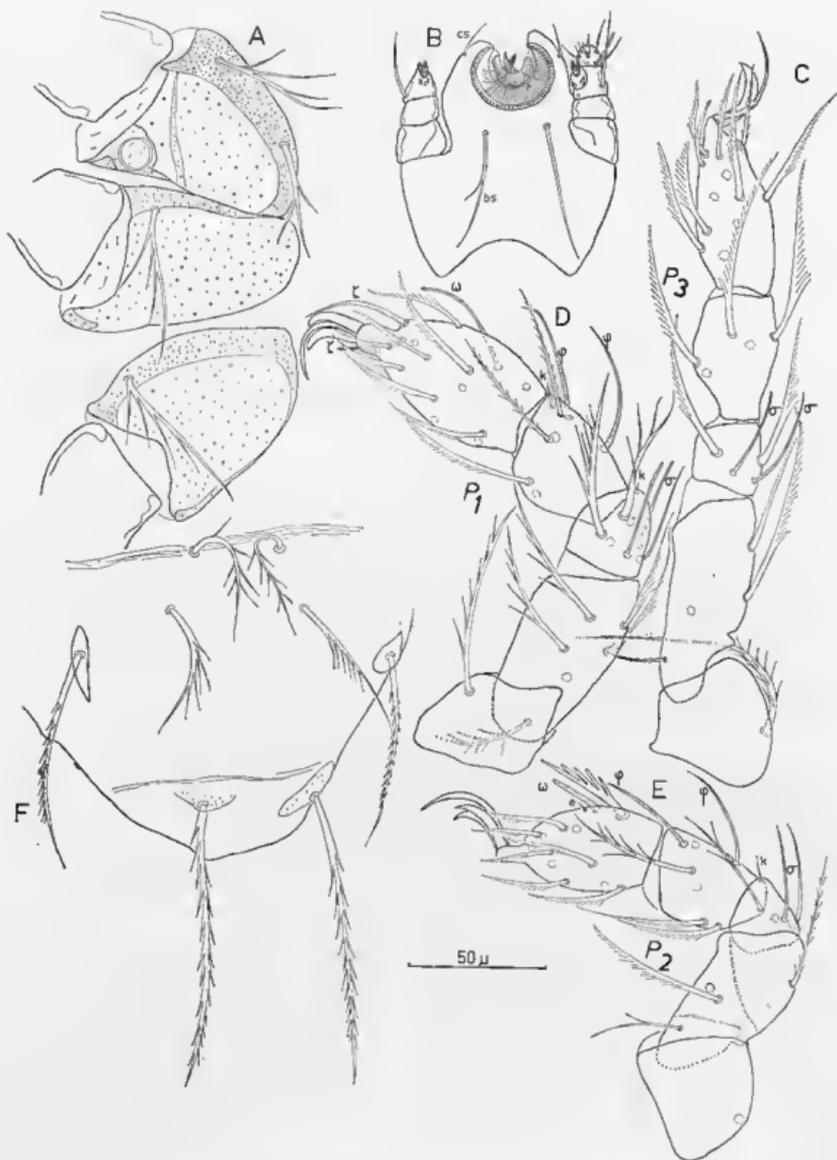


FIG. 19. — *Microthrombidium thaunapitosum* n. sp. A : podosoma ; B : gnathosoma ; C : patte III ; D : patte I ; E : patte II ; F : zone ventrale de l'opisthosoma.

Mis à part les deux latéro-dorsaux, tous les poils sont portés par de petits écussons scléritisés qui font saillie à la surface du corps. Les dorsaux sont plus longs que les pygidio-dorsaux.

$$D = 210 \mu\text{m} \qquad Pd = 120 \mu\text{m}$$

2) Face ventrale (fig. 19 F). — La pilosité se définit par :

$$fV = 2 - 4 - 2 = 8$$

Les deux poils latéraux de la seconde rangée ainsi que les pygidio-ventraux sont portés sur des écussons longitudinaux. Ils mesurent respectivement :

$$V = 75 \mu\text{m} \qquad Pv = 108 \mu\text{m}$$

Les 4 autres poils s'insèrent sur la peau de la larve. Ils ont 60  $\mu\text{m}$  environ de long. Nous n'avons pas observé d'uropore.

d) Le podosoma (fig. 19 A).

Alors que les coxae I et II sont contigus, les coxae III ne sont distants des II que de quelques  $\mu\text{m}$  (5  $\mu\text{m}$  environ). La distance qui sépare les coxae homologues est de l'ordre de 10  $\mu\text{m}$ . Cet espace ne permet pas l'implantation des poils sternaux *fst* s'écrit donc :

$$fst = O - O - O$$

La pilosité des coxae est donnée par la formule *fcx* :

$$fcx = B (3, 4) B (2) B (3) B (4)$$

La scléritisation des 3 coxae est plus importante sur les bords antérieurs que sur les bords postérieurs. Dans ces zones scléritisées s'insèrent les poils. D'autre part, le coxa I présente une barre transversale plus scléritisée qui assurent probablement plus de rigidité à l'ensemble.

L'organe de Claparède se présente sous la forme d'un petit disque qui déprime le bord postérieur.

e) Les pattes (fig. 19 C, D, E).

On peut les définir d'abord par :

$$fsp = 6 - (6) - 6$$

$$\text{et } Ip = 245 \mu\text{m} + 235 \mu\text{m} + 240 \mu\text{m} = 720 \mu\text{m}$$

Ces formules appellent deux observations. D'une part, le fémur de la seconde paire de pattes montre un reste de division de l'article en basi et téléfémur, d'autre part, les pattes sont plus courtes que le corps. La chétotaxie des articles de chaque paire de patte est indiquée sur le tableau IV.

TABLEAU IV. — Répartition des différents phanères sur les pattes de *Microthrombidium thaumapilosum*.

Article	Phanères	P I	P II	P III
Trochanter	n	1	1	1
Fémur	n	6	5	4
Genou	n	4	2	2
	$\sigma$	3	2	2
	k	1	1	0
Tibia	n	5	5	5
	$\varphi$	2	2	0
	k	1	0	0

TABLEAU IV. — Répartition des différents phanères sur les pattes de *Microthrombidium thaumapilosum*.

Article	Phanères	P I	P II	P III
Tarse	n	14	11	13
	ω	1	1	0
	ζ	2	0	0
	e	0	1	0

On remarque après examen de ce tableau et des figure 19 C, D, E l'absence de famulus sur le tarse I. Ce poil existe par contre sur le tarse II. L'absence d'un tel organe est exceptionnelle.

Nous pouvons définir les formules solénidionale et eupathidiale :

$$f_{sol} = 1 (3, 2, 1) - 11 (2, 2, 1) - 111 (2, 0, 0)$$

$$f_{\zeta} = 2 - 0 - 0$$

La première de ces deux formules indique la présence de 3 solénidions sur le genou I. C'est la première fois que l'on signale 3 solénidions chez une larve de *Thrombidiidae*. Sur le tarse II, derrière le solénidion, en position paraxiale, on remarque la présence d'un curieux poil digité. Les digitations sont au nombre de 4 ou 5. Ce poil est certainement l'homologue du poil barbulé que l'on rencontre près du solénidion et du famulus chez les autres formes jusqu'à présent étudiées.

Le tarse III n'est pas modifié. L'ambulaire des 3 paires de pattes est tridactyle. Les ongles sont lisses. Celui du milieu est plus grand et plus fin que les latéraux.

#### f) Comparaisons avec d'autres espèces.

Les caractères qui différencient cette espèce des autres actuellement décrites et appartenant à cette même sous-famille sont nombreux et variés. Citons en particulier la présence de barbules sur les poils bothridiques du scutum sensoriel, la forme et la structure de l'anneau buccal, l'absence de poils sternaux, la présence de 3 solénidions sur le genou I, l'absence de famulus sur le tarse I, le curieux poil paraxial derrière le solénidion du tarse II, la non spécialisation du tarse III. Ces caractères contribuent à isoler cette larve de celles décrites jusqu'à présent.

#### V) *Microthrombidium spasicutum* n. sp.

Cette forme larvaire nouvelle a été récoltée par Delamare Deboutteville en Argentine, le 2.111.1959 dans le Parc du Nahuel Huapi dans la terre de la végétation au bord de la lagune Francisco Moreno (B5) (Delamare Deboutteville et Rapoport, 1962).

Sa longueur est comprise entre 290  $\mu\text{m}$  et 340  $\mu\text{m}$ ; sa largeur est d'environ 150  $\mu\text{m}$ .

#### a) L'aspidosoma (fig. 20 B).

Le scutum sensoriel antérieur est caractéristique. Il diffère de ceux jusqu'à présent décrits, puisque le bord postérieur, au lieu d'être arrondi ou rectiligne est découpé à la hauteur des poils bothridiques (fig. 20 B). Sur ce scutum s'insèrent 4 paires de poils. Tandis que les antérieurs et les médians sont couverts de quelques barbules, les poils bothridiques sont lisses. Les principales caractéristiques du scutum et des poils sont indiquées dans les formules suivantes (moyenne M établie à partir de l'étude des 8 exemplaires en notre possession).

	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S	MA
>	44	77	93	58	74	53	127	70	69	64	104	110	26
<	40	71	85	54	65	44	108	63	67	60	96	96	26
M	42	74	87	56	72	47	116	68	68	62	102	108	26

Les yeux s'insèrent en dehors du scutum, entre les poils bothridiques et les poils médians. Les cornées ont le même diamètre.

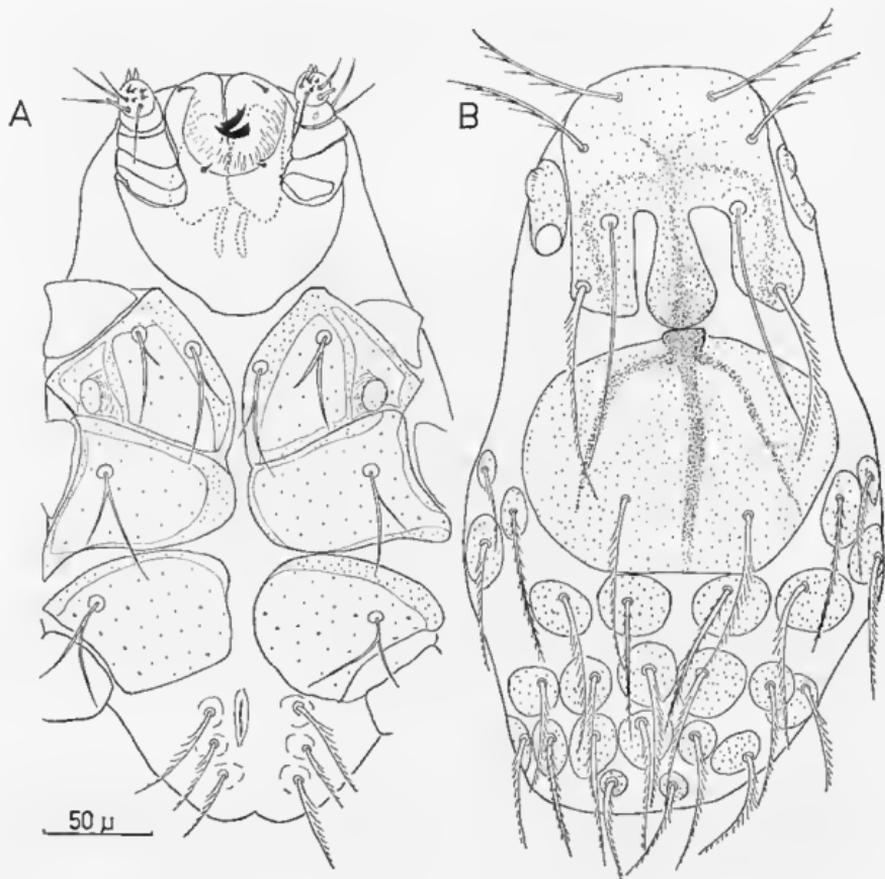


FIG. 20. — *Microthrombidium spasicutum* n. sp. A : face ventrale ; B : face dorsale.

b) Le gnathosoma (fig. 20 A).

Il est de petite taille : 95 µm de long sur 55 µm de large. Tous ses caractères sont à l'échelle de ses dimensions. Les palpes, du fémur jusqu'à l'extrémité de la griffe bicuspidée du tibia, ont 35 µm de long.

La formule palpaire s'établit :

$$fPp = 0 - 0 - 0 - N^r N^r 2 - N N N N N \omega$$

Cette formule indique qu'il ne s'insère sur le tibia que deux poils (chez les autres *Thrombidiidae*, il y en a 3). Toutefois, étant donné la petite taille de cet article (7 µm — 10 µm) et l'extrême réduction qui affecte fréquemment l'un de ces poils, il est possible que celui-ci ait échappé à l'observation. Sur le tarse s'insèrent 7 phanères dont le solénidion. La longueur de ce dernier est de 6 µm. Deux poils ont entre 10 et 15 µm de long, les autres ont moins de 2 µm.

La bouche se prolonge en avant par une membrane hyaline plissée qui se fend dorsalement pour former une gouttière longitudinale. Tout en avant, de part et d'autre de cette membrane, se détachent deux poils glabres longs de 5  $\mu$ m. A l'arrière, s'insèrent deux poils dont la longueur n'excède pas 2  $\mu$ m.

Les chélicères, longues de 45  $\mu$ m se définissent par la formule :

$$fch = 1 - 0$$

c) L'opisthosoma (fig. 20).

1) Face dorsale — Le scutum postérieur. — Son aspect est différent de celui que nous avons jusqu'à présent décrit. Il est parcouru par 3 bandes longitudinales fortement scléritisées qui se rejoignent au sommet pour s'encaster dans le bord postérieur du scutum sensoriel, en s'appuyant sur le pilier intermédiaire de ce scutum. Les caractéristiques du scutellum sont exprimées par les formules suivantes :

	HS	LSS	SS	SL
>	70	125	58	94
<	64	110	53	88
M	68	115	56	90

La pilosité de la face dorsale de l'opisthosoma se définit :

$$fD \quad (+2) - [2] - 2 - 2 - 4 - 6 - 6 - 2$$

$$fD = 24 (+2)$$

Tandis que les deux poils latéro-dorsaux ont moins de 50  $\mu$ m et sont pectinés, les dorsaux (D) ont 75  $\mu$ m et les pygidio-dorsaux (Pd) entre 40  $\mu$ m et 50  $\mu$ m. Ils portent de nombreuses barbules latérales. Ils s'insèrent sur des écussons plus ou moins arrondis, bien scléritisés.

2) Face ventrale. — Les poils se répartissent :

$$fV = 2 + 2 + 2 = 6$$

Comme pour les dorsaux, ils sont pectinés et posés sur des écussons. Les ventraux (V) sont plus courts (35  $\mu$ m — 40  $\mu$ m) que les pygidio-ventraux (Pv = 45  $\mu$ m).

d) Le podosoma (fig. 20 A).

Chez cette larve, les coxae ont pris un développement important. Ils recouvrent avec le gnathosoma plus des 2/3 de la face ventrale de la larve. Ils sont contigus. C'est ainsi que, si la distance qui sépare les coxae homologues n'excède pas 2  $\mu$ m, celle qui sépare II et III ne dépasse pas 5  $\mu$ m. La scléritisation, d'autre part, est accentuée, en particulier sur le coxa I où l'on observe en plus une barre transversale qui coupe le coxa. Enfin, il faut signaler que les bords postérieurs de chacun de ces coxae sont individualisés et ne se confondent plus avec la peau sternale comme chez *A. fuliginosum*. La pilosité des coxae est donnée par la formule :

$$fcx = B (1) B (1) B (1) B (1)$$

L'unique harbule qui se détache de la hampe des poils est aussi longue que le reste du poil. Étant donné le faible espace qui reste entre chaque coxa, il ne s'insère entre aucun poil ; *fst* s'écrit donc :

$$fst = 0 - 0 - 0$$

e) Les pattes (fig. 21).

Nous pouvons les définir par les formules :

$$fap = (6) - (6) - (6)$$

$$Ip = 195 + 165 + 160 = 520 \mu\text{m}$$

La division primitive du fémur en basi et téléfémur est indiquée par un repli cuticulaire qui se traduit par une diminution dans l'épaisseur de la chitine. Le nombre et la disposition des phanères sur les pattes sont respectivement indiqués sur le Tableau V et la figure 21.

TABLEAU V. — Répartition des différents phanères sur les pattes de *M. spasicutum*.

Articles	Phanères	P I	P II	P III
Trochanter	n	1	1	1
Fémur	n	6	5	4
Genou	n	4	2	2
	$\sigma$	2	1	1
	k	0	1	0
Tibia	n	6	5	5
	$\varphi$	2	2	0
	k	1	0	
Tarse	n	17	15	12
	$\omega$	1	1	0
	$\zeta$	2	1	0
	e	1	1	0
	c	1	0	0

On peut définir, à partir de ce tableau, les formules :

$$f_{sol} = I (2-2-1), II (1-2-1), III (1-0-0)$$

$$f_{\zeta} = 2 - 1 - 0$$

La première formule a déjà été mise en évidence chez *Thrombidium cancellai* et *Campylothrombium barbarum*. La seconde,  $f_{\zeta}$ , indique qu'il existe une eupathidie sur le tarse II : celle-ci est ventrale et terminale. Les autres caractéristiques de cette chétotaxie sont :

- la présence d'un poil compagnon, associé à l'eupathidie dorsale du tarse I. Par rapport à l'eupathidie, ce poil est en position paraxiale. Sa longueur ne dépasse pas 1  $\mu$ m ;
- la présence de 6 poils sur le tibia I, au lieu de 5 chez les autres espèces étudiées ;
- l'absence du poil k au genou I ;
- l'étrange position du solénidion proximal du genou I ainsi que celle de l'unique solénidion du genou II. Ces phanères semblent s'insérer sur les membranes articulaires qui relient les fémurs aux genoux.

Les ombulacres des pattes I et II sont bidactyles, tridactyles sur P III. Chez les espèces jusqu'à présent examinées, nous avons vu qu'ils étaient tridactyles. Sur les faces latérales des ongles des 3 paires de pattes, exception faite de l'ongle central du tarse III, s'insère une barbule. L'ongle médian de la patte III est plus long, mais plus fin que les ongles latéraux. Le tarse III ne présente aucune modification comparable à celles que nous avons précédemment décrites.

#### f) Comparaisons avec d'autres espèces.

La larve que nous venons de décrire ressemble à celle décrite par Feider (1955 a) sous le nom de *Microthrombium tirnavense* Feider, 1949. On peut les rapprocher grâce à la forme du scutum postérieur, le nombre d'ongles à l'extrémité des pattes, le nombre de poils qui garnissent la face ventrale et la forme des coxae et des poils qui s'y insèrent. Les caractères qui les différencient sont nombreux : citons le nombre de poils qui garnissent la face dorsale de l'opisthosoma (28 chez *M. tirnavense* au lieu de 26 chez *M. spasicutum*), la longueur des pattes et celle des différents poils qui s'insèrent aussi bien sur les scuta que sur l'opisthosoma. Le nombre et la disposition des phanères sur les appendices sont aussi différents. Il est difficile de comparer ces caractères car Feider n'a pas utilisé les mêmes critères que nous en ce qui concerne en particulier les poils spécialisés des

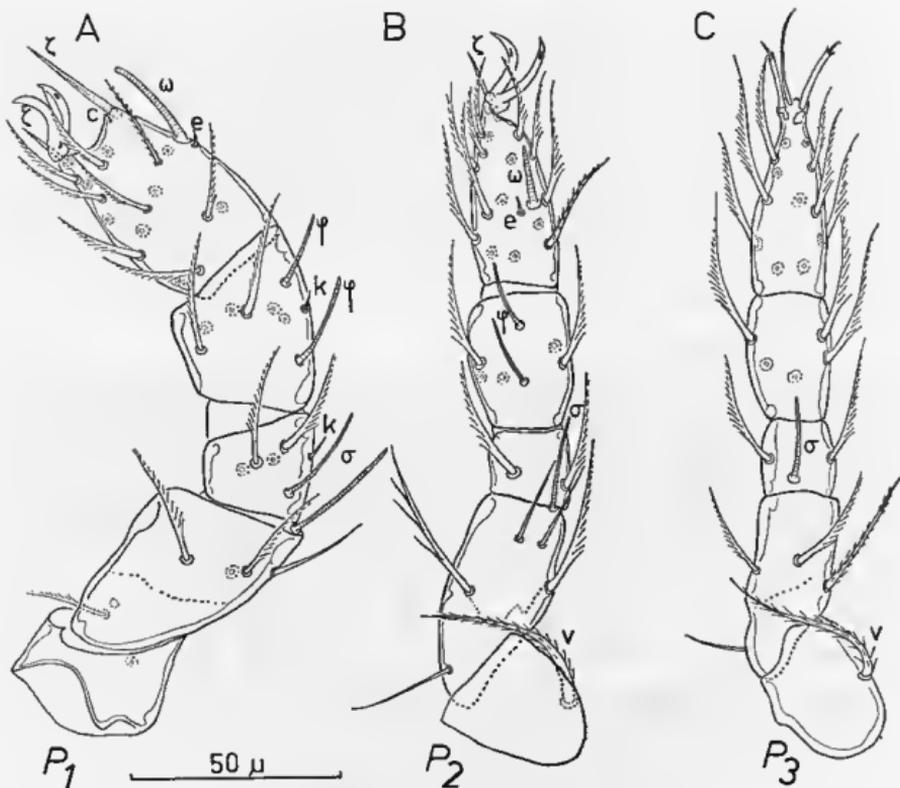


FIG. 21. — *Microthrombidium spasiculum* n. sp. A : patte I; B : patte II; C : patte III.

pattes. L'absence de poils sur le tibia palpaire de *M. tirnavense* n'est pas significative, car, en raison de la petitesse du palpe et des poils qui recouvrent les articles, ces derniers passent souvent inaperçus.

L'adulte de *M. tirnavense* rappelle, par certains aspects, ceux que l'on place parmi les *Valgothrombidium* Willmann, 1940. N'ayant jamais observé cette espèce, et l'auteur, dans une révision récente (Feider, 1955 c) l'ayant laissée dans le genre *Microthrombidium*, nous continuerons à laisser notre espèce dans le genre *Microthrombidium*, persuadé qu'un statut nouveau sera établi pour elle un jour ou l'autre.

#### VI) LA LARVE D'*Euthrombidium trigonum*.

Si l'on s'en tient aux travaux de Verdun (1909), de Berlese (1912) et d'Oudemans (1913), on ne peut tenir pour certain que les larves, d'une part, et les adultes, de l'autre, qui sont rapportés à *Euthrombidium trigonum*, appartiennent à cette espèce. En effet, sans recourir à des élevages minutieusement contrôlés, ces auteurs ont décrit séparément les stases actives d'un certain nombre d'*Euthrombidium*, récoltés souvent dans des stations éloignées les unes des autres (Nord et Sud de la France, Italie), ou en ce qui concerne les larves, sur des hôtes différents. Bruyant (1909) par contre, est le seul auteur à cette époque, à avoir obtenu par élevage,

des larves à partir d'adultes qu'il pense être des *Euthrombidium trigonum* : ce sont les seules données sûres que nous possédons. Par ailleurs, Walsh, en 1860, signale en Amérique du Nord un important parasite d'Acariens, *Euthrombidium locustarum*, Berlese (1912) à partir d'une étude faite sur des adultes reconnaît cette espèce comme valide : Oudemans (1913) par contre, après examen des larves, met en synonymie *locustarum* et *trigonum*, Severin (1944) qui étudie en Amérique du Nord des Acariens semblables, pense que les animaux qu'il examine et élève sont les mêmes que ceux de Walsh et adopte la solution d'Oudemans. En nous basant sur les descriptions de ces auteurs, qui n'ont pas travaillé à partir des exemplaires de Walsh, nous pensons que les *Euthrombidium* d'Amérique du Nord sont distincts des *E. trigonum* de Bruyant.

Une partie des larves que nous allons examiner à présent provient de la collection d'Oudemans<sup>1</sup>, (Musée de Leyden). D'après les indications portées sur les préparations, les présentes larves ont été récoltées ou élevées en 1908 et 1910 par Bruyant. Cet auteur les a fait parvenir à Oudemans après les avoir décrites lui-même (1909). D'autres proviennent de la collection Marc André. Au total, nous avons disposé de onze exemplaires. Tous possèdent la même chétotaxie. Les différences constatées sont dues au fait que, parmi ces larves, 7 ont déjà parasité un hôte. Les caractères que nous indiquons ci-dessous sont indépendants de la déformation du tégument due à l'absorption de nourriture.

#### a) L'aspidosoma.

Il est formé par le scutum sensoriel antérieur. Sa forme est indiquée sur la figure 22. Sur celui-ci s'insèrent 4 paires de poils. Tous les poils sont lisses. Tandis que les antérieurs sont courts et fins, les médians et les postérieurs sont épais. La scléritisation diminue d'arrière en avant de telle sorte que la partie antérieure du scutum est lisse et transparente. Celui-ci se prolonge en avant par une membrane hyaline quadrilobée. Cette membrane a été représentée par Oudemans (1913). Cet auteur la rattache au gnathosoma. L'examen des différents exemplaires montre qu'elle prolonge le scutum antérieur et non l'anneau buccal. Les lobes qui forment cette membrane émettent quelques ramifications latérales. Au centre de chacun d'eux se détache une zone sombre.

Sous le scutum, un peu en arrière des poils antérieurs, on découvre, de chaque côté, une petite expansion en forme de doigt de gant. Elle rappelle celle que nous avons signalée chez *A. fuliginosum* et *T. cancelai*.

Les autres caractéristiques de ce scutum sont données par les formules suivantes :

	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S	MA
>	92	132	144	104	138	30	168	58	46	65	40	?	62
<	86	116	122	94	120	20	140	46	32	50	30	?	52
M	88	122	130	98	125	24	150	50	36	55	34	48 (?)	58

Les yeux s'insèrent de part et d'autre de ce scutum, sur des écussons ovoïdes fortement scléritisés. La cornée antérieure a un diamètre double de la cornée postérieure.

#### b) Le gnathosoma (fig. 23 B).

La formule palpaire s'écrit :

$$fPp = O - O - O - N^* N^* N^* 2 - N N N N N N \omega.$$

Les poils qui s'insèrent sur le tibia sont caractéristiques. Le plus grand,  $N^*$ , est fin et lisse. Le second, également  $N^*$ , est bacilliforme, épais, et ressemble à une griffe palpaire dont l'extrémité serait usée. Le dernier,  $N'$  est petit. Il s'insère à la base de la griffe bicuspidée qui termine l'article : on ne le distingue que grâce à sa biréfringence.

Sur le tarse, s'insèrent 6 poils lisses. Le plus grand, postérieur a environ 35  $\mu$ m. Le plus paraxial a environ 20  $\mu$ m. Les 4 autres ont entre 2 et 7  $\mu$ m. Parmi eux, il est impossible de reconnaître l'eupathidie terminale. Le solénidion a 7 — 10  $\mu$ m de long, il est antiaxial.

La couronne qui entoure la bouche est formée à la base d'un anneau chitineux qui donne naissance à une membrane épaisse. Celle-ci, plissée, se prolonge vers l'avant en s'évasant pour former une large couronne hyaline. En avant de la partie plissée se détachent, dans la partie antérieure (dorsale), deux autres membranes latérales. L'extrémité distale de ces dernières est profondément découpée. Comme chez *C. barbarum*, la couronne est interrompue dorsalement (fig. 23 B C).

1. Elles nous ont été très aimablement confiées pour examen par le Docteur Van der Hammen. Nous le remercions ici bien vivement pour le prêt de ces Acariens.

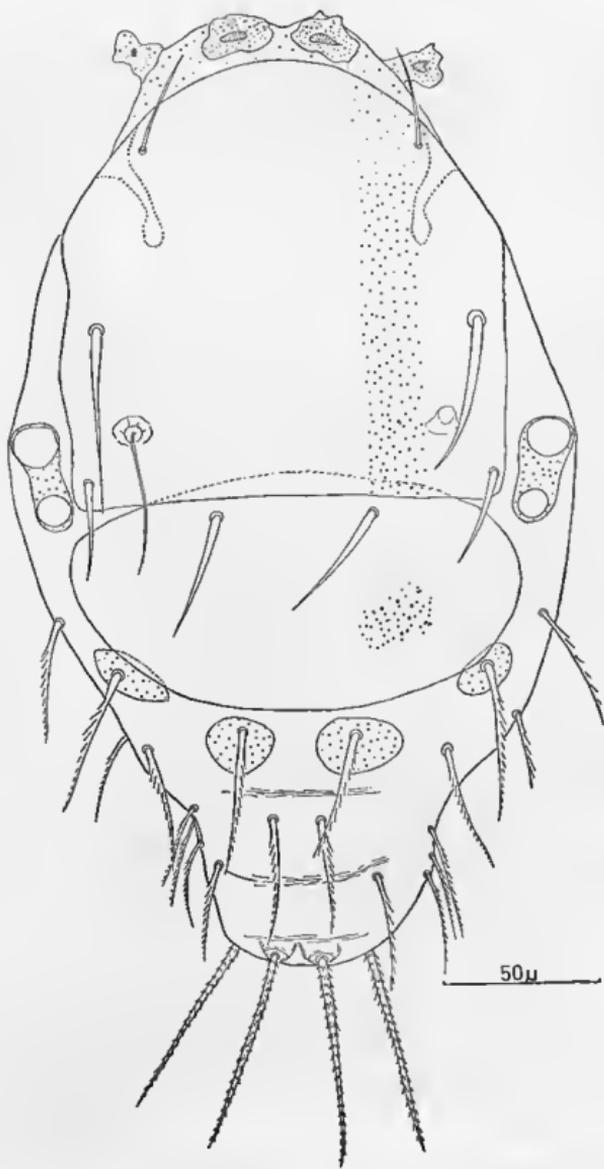


FIG. 22. — Larve d'*Euthrombidium trigonum*. Vue dorsale.

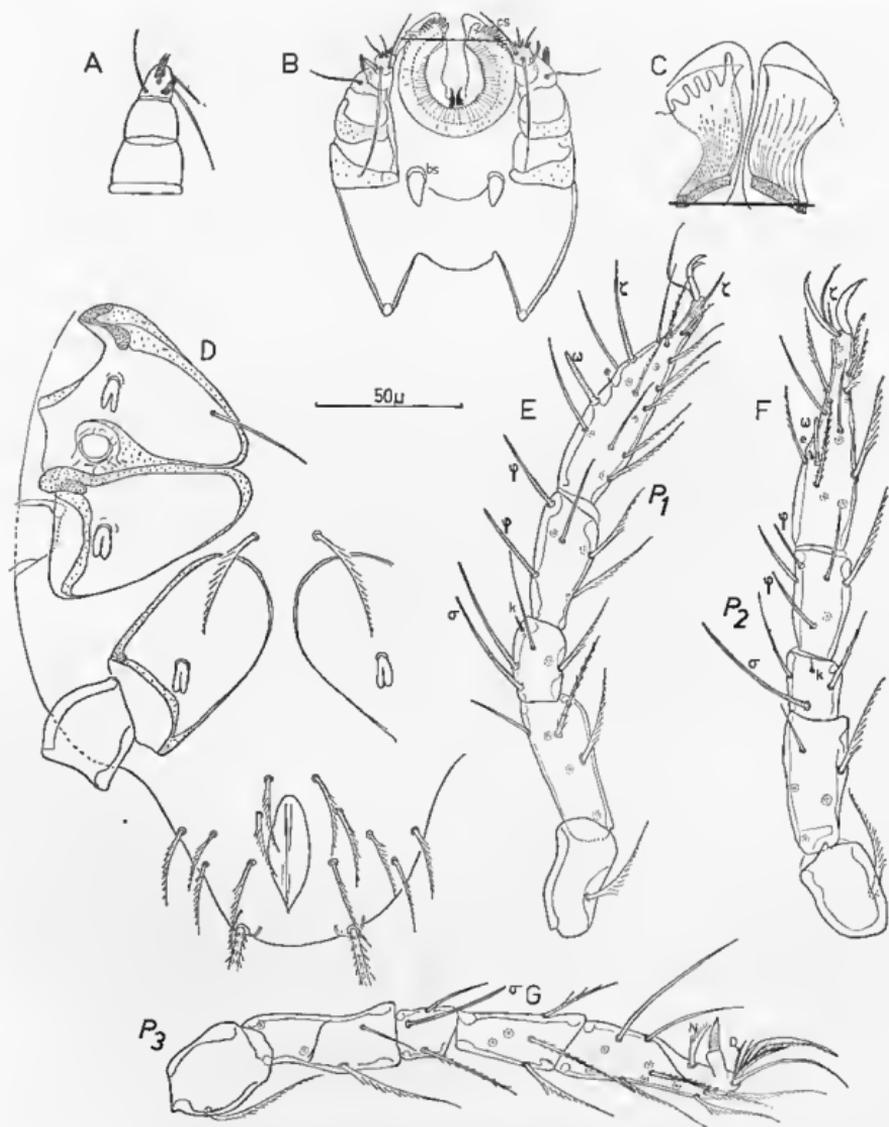


FIG. 23. — Larve d'*Euthrombidium trigonum*. A : palpe ; B : gnathosoma ; C : coupe dans l'anneau buccal ; D : podosoma et vue ventrale de l'hysterosoma ; E : patte I ; F : patte II ; G : patte III.

De part et d'autre de la couronne, à l'extérieur de celle-ci, on observe une paire de protubérances molles qui partent de la lisse de l'anneau chitineux, se glissent dans la partie interrompue de l'ensemble pour s'étaler ensuite derrière l'ouverture buccale. Ces protubérances portent un poil lisse.

Sur le subcapitulum, derrière l'ensemble formé par les précédentes membranes, à la hauteur des fémurs palpaire, s'insèrent deux poils coniques, homologues des poils aux formes diverses signalés chez toutes les larves de *Thrombidiidae*.

Les chélicères, dont nous avons représenté l'extrémité distale sur la figure 23 B, se définissent par la formule :

$$fch = 1 - 0$$

c) L'opisthosoma.

1) Face dorsale (fig. 22). — Le scutum postérieur se définit par les formules suivantes :

	HS	LSS	SS	SL
>	84	150	55	55
<	78	130	42	44
M	82	140	45	50

Les deux poils qui s'y insèrent sont épais et lisses. La scléritisation de ce scutum est plus écartée que celle du scutum antérieur. La pilosité de cette partie du corps se définit :

$$fD = (+2) - 2 - 2 - [2] - 4 - 2 - [2] - 4 - 2$$

$$fD = 20 (+2)$$

Tous les poils sont pectinés à l'exception des pygidio-dorsaux qui portent des barbules sur toute leur surface. Les poils de la première rangée de deux, ainsi que les médians de la première rangée de quatre s'insèrent au centre de petits écussons ovoïdes scléritisés. Les poils dorsaux *D* mesurent 50  $\mu$ m, les pygidio-dorsaux *Pd* 65 — 70  $\mu$ m. Ces derniers sont portés sur des protubérances faisant saillie à l'extrémité distale du corps. Au niveau de la première rangée de quatre poils, l'opisthosoma se rétrécit et donne à la larve son aspect caractéristique.

2) Face ventrale (fig. 23 D). — La pilosité se définit :

$$fV = 2 - 2 u - 4 - 4 - 2$$

$$fV = 14$$

À l'exception des poils pygidio-ventraux qui sont barbuleés, tous les poils de cette face sont pectinés. Les premiers, *Pv* ont 100 — 110  $\mu$ m de long. Les seconds, *V*, entre 30 et 45  $\mu$ m. L'ouverture anale est visible chez cette espèce. Elle est entourée de deux sclérites glabres, longs de 45  $\mu$ m, larges de 15  $\mu$ m. Nous ignorons si cette ouverture est fonctionnelle ou non.

d) Le podosoma (fig. 23 D).

Les coxae I et II sont contigus. La distance minimale qui sépare deux coxae homologues est de 10  $\mu$ m environ. Les bords postérieurs des coxae sont bien différenciés. Tous portent des poils. La formule qui définit cette pilosité s'établit :

$$fex = BiN - Bi - Bi$$

Les poils *Bi* de cette partie du corps sont caractéristiques du genre *Euthrombidium*. Longs de 15  $\mu$ m environ, ils sont bilobés sur la moitié de leur longueur. Une paire de poils, pectinés s'insère entre les coxae II et III ; *fst* s'écrit donc :

$$fst = O - O - B$$

e) Les pattes.

Nous pouvons les définir par les formules :

$$fsp = 6 - (6) - (6)$$

$$fp = 235 + 210 + 195 + 640 \mu\text{m}$$

Le tableau VI indique le nombre de phanères sur chaque article des pattes. Leur aspect et leur position les uns par rapport aux autres sont indiqués sur la figure 23 E, F, G.

TABLEAU VI. — Répartition des différents phanères sur les pattes de *Euthrombidium trigonum*.

Articles	Phanères	P I	P II	P III
Trochanter	n	1	1	1
Fémur	n	6	5	4
Genou	n	4	2	2
	$\sigma$	2	1	1
	k	1	1	0
Tibia	n	5	5	5
	$\phi$	2	2	0
	k	1	0	0
Tarse	n	19	14	13
	$\omega$	1	1	0
	$\zeta$	2	1	0
	e	1	1	0

De ce tableau et des figures on peut déduire :

$$f_{sol} = 1 (2-2-1), \text{ II } (1-2-1), \text{ III } (1-0-0)$$

$$f_{\zeta} = 2 - 1 - 0$$

On constate également que les formules  $fnfe^2 = 6 - 5 - 4$ ,  $fn\zeta^1 = 4 - 2 - 2$  et  $fn\text{tib}^1 = 5 - 5 - 5$  sont celles de tous les *Microthrombidiinas*.

Les ambulacres des pattes I et II sont tridactyles et lisses. Celui de la patte III, ainsi que l'article qui le porte, sont modifiés (fig. 23 G). L'ongle paraxial (\*) s'est déporté latéralement et prend une position intermédiaire entre celui observé chez *Thrombidium cancelai* (ongle en position latéro-dorsale) et celui de *Campylothrombidium barbarum* (position latéro-ventrale). Il est horizontal par rapport à l'axe longitudinal de la patte. Son aspect est peu différent de celui de *C. barbarum* : comme lui il est en forme d'ogive et s'insère sur un pédoncule tendineux. L'ongle anti-axial (') est plus long et plus épais que son homologue de la patte II par exemple. Il porte des barbules ventrales. L'ongle du milieu est plus long, mais aussi fin que ceux des pattes I et II. On retrouve, comme chez *T. cancelai*, un poil N, sur le bord dorsal. Ce poil porte une dizaine de barbules dorsales. Le poil D, à l'extrémité distale de l'article rappelle celui de *C. barbarum*. Il porte des barbules (entre 8 et 12) de plus en plus courtes en allant de la base vers l'apex. Il est intéressant de signaler que les poils n dorsaux et anti-axiaux, situés derrière le poil N modifié sont lisses.

#### 1. Nombre de poils n respectivement sur les fémurs, les genoux et les tibias des patte I à III.

## CHAPITRE IV

LES LARVES DE THROMBIDIIDAE PARMi LES THROMBIDIOIDEA.  
COMPARAISONS AVEC LES ERYTHRAEOIDEA.

Nous étudierons à présent, à partir des descriptions du chapitre précédent les caractères communs à toutes les larves de *Thrombidiidae*. En les comparant avec celles des familles voisines (*Erythraeidae*, *Smarididae*, et *Balaustiidae* formant les *Erythraeoidea*, *Thrombellidae*, *Trombiculidae* et *Leeuwenhoekiiidae* formant les *Thrombidoidea*, enfin les *Johnstonianidae*), nous tenterons de caractériser chaque famille en n'oubliant pas de les replacer dans leur contexte phylogénétique.

## A. — LE SCUTUM SENSORIEL ET LES YEUX.

Chez certains Actinotriches, dont les *Thrombidiidae* et plusieurs familles proches, les poils bothridiques s'insèrent presque toujours sur un large sclérite appelé scutum sensoriel. Celui-ci se développe parfois considérablement : il recouvre chez certains *Thrombidiidae* entre un tiers et un quart de la face dorsale. Autour des poils bothridiques (*bo*) s'insèrent 3 autres paires de poils (*N*) : une paire antérieure, une paire médiane et une paire postérieure. On peut résumer cette chétotaxie par la formule  $6N - 2bo$ . Chez les *Thrombellidae* et *Leeuwenhoekiiidae*, nous avons une formule identique. Chez les *Johnstonianidae*, *Smarididae*, on dénombre également 8 poils, mais la formule ne s'écrit plus  $6N - 2bo$  mais  $4N - 4bo$ . Chez les *Trombiculidae*, cette formule s'établit soit  $5N - 2bo$  (*Trombiculinae*), soit  $4N - 2bo$  (*Gahrlepiinae*).

De toutes ces formules, apparemment contradictoires, où l'on ne sait plus reconnaître tel ou tel poil, sauf deux bothridiques constants, peut se dégager la phylogenèse des différentes familles.

Pour étudier l'évolution de cette partie du corps, un des points de départ peut être le prodorsum d'*Alycus roseus* (Koch, 1841), Acarien *Actinedida* primitif, qui vient d'être réétudié par Van der Hammen (1969 a — 1970 a) (fig. 24 A). Sur le prodorsum de cette espèce s'insèrent 6 paires de poils parmi lesquelles 2 paires de poils bothridiques ; cette chétotaxie peut se résumer par la formule globale suivante  $8N - 4bo$ . Van der Hammen, dans son premier travail (1969 a) note que, lorsqu'il y a disparition d'une paire de poils bothridiques, ce sont les postérieurs qui disparaissent les premiers ; « The regression of setae, however, is passing according to laws. Two of these laws concern the regression of the posterior bothridials. Besides, there will be a certain priority among the setae ; the rostrals e. g. are probably never lacking (they are probably present in nearly all *Arachnidea*) ». Compte tenu de ces informations, nous pouvons tenter d'établir un rapprochement entre le prodorsum d'*Alycus roseus* et celui des familles voisines de *Thrombidiidae*.

Dans les familles qui nous intéressent ici, certaines ont conservé deux paires de poils bothridiques (*Smarididae*, *Erythraeidae*, *Balaustiidae*, *Johnstonianidae*) tandis que d'autres en ont perdu

une paire (*Thrombidiidae*, *Trombiculidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, *Thrombellidae*, *Stygotrombiidae*). Nous pouvons donc définir, à partir du type primitif  $8N - 4bo$ , 2 lignées, l'une avec  $4bo$ , l'autre comprenant  $2bo$ .

Dans la première de ces lignées, l'évolution a supprimé, suivant les familles considérées, une ou deux paires de poils  $N^1$ . Les formules pouvant s'écrire soit  $6N - 4bo$ , soit  $4N - 4bo$  (fig. 24 C, D, E). Toutefois, dans cette lignée, un type primitif de cbétotaxie subsiste chez les *Balaustiidae* puisque l'on retrouve, sur le prodorsum, outre les deux paires de poils bothridiques, les 4 autres paires de poils (Grandjean, 1957 a, chez *Balaustum florale*) (fig. 24 C).

Dans la seconde lignée qui comprend  $2bo$ , l'évolution a supprimé une paire de poils bothridiques et une paire de poils  $N$ . La formule de base est  $6N - 2bo$ . Chez les *Trombiculidae*, formes évoluées de cette lignée, on assiste dans un premier temps à la fusion des poils antérieurs (rostraux) en un seul (*Trombiculinae*) puis à la disparition de ce poil unique (*Gahrlepiinae*). Cette disparition des poils antérieurs étant compensée par une complexité croissante des poils bothridiques qui passent, d'une sous-famille à l'autre, des formes simples (poils légèrement barbules) à des formes compliquées (en masse).

Le naso<sup>2</sup>, considéré par Van der Hammen comme un caractère primitif, est présent dans la lignée des  $4bo$ . Chez les *Thrombidiidae*, *Trombiculidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, on peut le concevoir comme étant la partie lisse antérieure du scutum sensoriel (chez les *Allothrombiinae* par exemple, fig. 11), la bosse médiane chez les *Trombiculidae* (fig. 24 G) (elle disparaît chez les *Gahrlepiinae*) (fig. 24 I, J), la languette médiane chez les *Leeuwenhoekiiidae*. Cette dernière a également tendance à s'effacer chez les formes évoluées (fig. 24 J, K).

De part et d'autre du scutum sensoriel des larves, on observe chez presque tous les *Thrombidiidae*, 2 paires d'yeux. Ils sont sessiles et disposés sur un petit sclérite ovoïde situé à la base du scutum. Dans les familles voisines, en particulier chez les *Leeuwenhoekiiidae*, *Johnstonianidae*, *Thrombellidae*, les yeux sont en général au nombre de 4, une paire de chaque côté. Chez les *Trombiculidae*, *Smarididae*, *Erythraeidae*, il peut ne pas y en avoir du tout ou bien une ou deux paires. On verra, lors de l'étude des adultes, qu'à un nombre donné d'yeux chez la larve correspond généralement le même nombre d'yeux aux stases actives suivantes. On ne connaît pas de cas où l'on observe une larve ayant moins d'yeux que son adulte, l'inverse étant par contre possible.

## B. — LE GNATHOSOMA

### 1) LE PALPE.

Quelles que soient les espèces, il faut constater chez les *Thrombidiidae* une homogénéité dans la pilosité de cet appendice. La règle qui veut qu'un trochanter palprien larvaire soit glabre est ici confirmée.

Sur le fémur des *Allothrombiinae*, *Microthrombidiinae*, *Euthrombidiinae*, il ne s'insère pas de poils. Chez les *Thrombidiinae*, par contre, il y en a un. Ce poil existe, planté au même endroit, chez les *Trombiculidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, *Johnstonianidae*, *Erythraeidae*, *Smarididae*.

Le genou est dépourvu de poils : ceci peut être considéré comme une caractéristique de la famille.

Puisque l'on admet que l'ongle tibial est un poil modifié, on en déduit que le tibia porte 4 poils. La cbétotaxie de cet article a été définie par Grandjean (1947 a) : « Au tibia, la règle des larves est que 4 poils existent quand il y a un ongle tibial et 3 poils seulement s'il n'y en a pas ». Cette règle sous-entend qu'il ne peut y avoir un ongle tibial et seulement 2 poils. Malgré de légers déplacements longitudinaux

1. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de préciser les paires qui ont disparu.

2. Le naso a été défini par Van der Hammen (1968) ainsi : « The unpaired frontal protuberance of the anterior prosomatic extremity ».

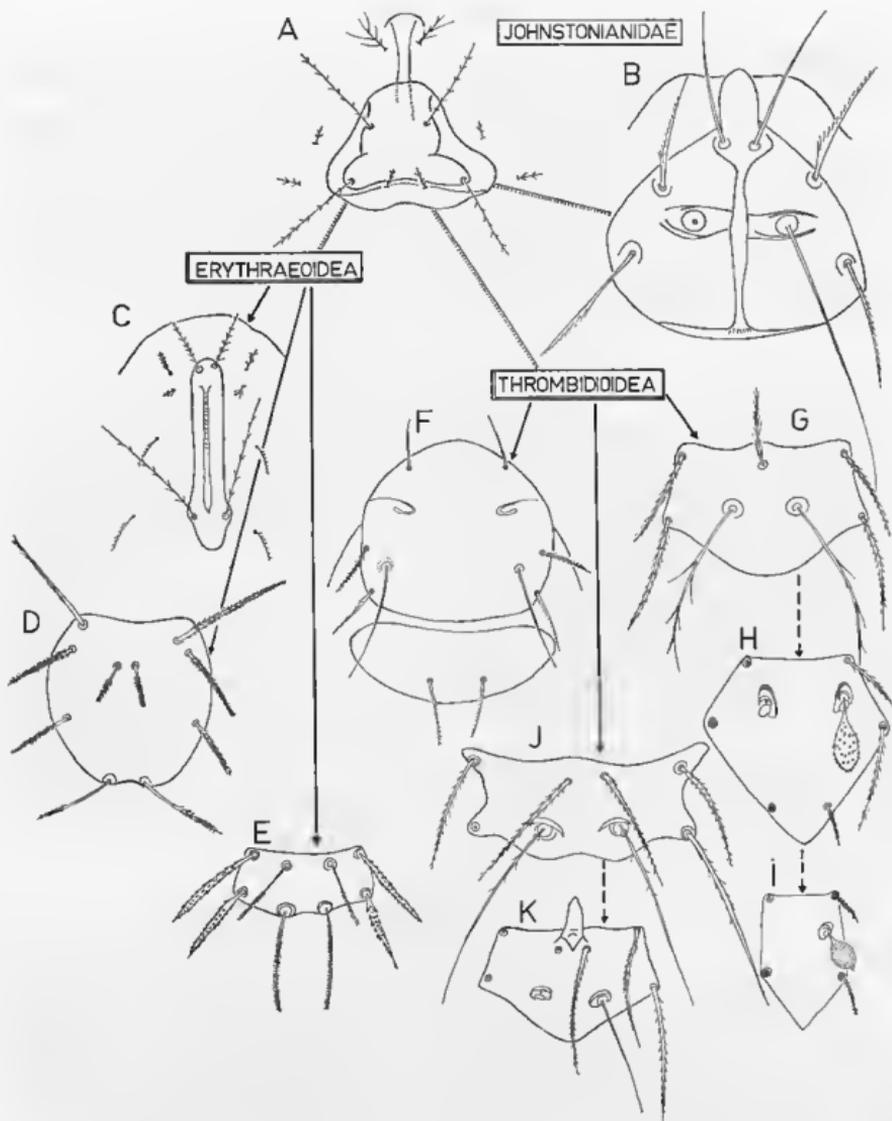


FIG. 24. — Évolution du scutum sensoriel chez les larves de *Thrombidoidea*, *Erythraeoidea* et *Johnstonianidae*. A : *Alycus roseus* (d'après Van der Hammen, 1969) ; B : *Johnstoniana errans* ; C : *Balaustium florale* (d'après Grandjean, 1959) ; D : *Erythrites osmodensis* (d'après Southcott, 1946) ; E : *Smaris prominens* (d'après Southcott, 1946) ; F : *Thrombidium cancelai* ; G : *Neotrombicula autumnalis* ; H : *Schoengastiella lui* ; I : *Walchia chinensis* ; J : *Whartonia lepidopteriscuta*, K : *Tarsalacarus romeri*. (H, I, K : d'après Vercammen-Grandjean, 1968 ; J : *idem*, 1965).

ou latéraux par rapport à l'axe général de l'appendice, malgré, chez certaines formes, une régression de l'un ou l'autre de ces poils, il est vraisemblable que l'on puisse conclure entre ces familles à l'homologie des poils  $n$  qui s'insèrent sur cet article.

Le tarse est, des articles du palpe, celui qui présente le moins de fixité. Le solénidion est toujours présent, de petite taille, implanté du côté antiaxial et unique. A ce propos, rappelons que chez certaines larves appartenant au genre *Parathrombium*, on observe plusieurs solénidions (Robaux, 1969 *b*). Les exceptions concernant l'unique solénidion palpaire larvaire sont rares (Grandjean, 1939, Newell et Tevis, 1960). Aucune explication ne peut être donnée concernant la multiplication de ces phanères. Les autres poils sur cet article sont au nombre de 4 à 8. Parmi eux peut se reconnaître l'eupathidie : l'article étant souvent de petite taille, les phanères qui le recouvrent le sont aussi ; il est donc parfois difficile de différencier l'eupathidie des poils  $n$ . Chaque fois que nous l'avons identifiée, elle était lisse et terminale. Quant aux poils  $n$ , des homologies sont certaines, mais difficiles à mettre en évidence puisque l'on ignore tout de la distribution primitive des poils  $n$  de cet article.

## II) LE SUBCAPITULUM.

C'est probablement à son niveau que l'on observe les plus grandes variations. En effet, les protubérances molles qui entourent la bouche prennent divers aspects, en particulier chez les *Euthrombidiinae* (fig. 23 B) et chez certains *Microthrombidiinae* (fig. 16 A), celui d'un anneau buccal. L'évolution de cette partie du corps n'est pas le reflet de celle de la famille puisque dans la même sous-famille (*Microthrombidiinae*) coexistent deux formes : une forme membraneuse et une forme en anneau. Feider (1956 *a*) pense qu'il s'agit d'une adaptation à la vie parasitaire. Cette adaptation est peut-être aussi un perfectionnement. Elle permet probablement à la larve de puiser la nourriture dans l'hôte sans avoir recours à la formation d'un stylostome (la formation et la description du stylostome sont étudiées dans la 2<sup>e</sup> partie de ce mémoire). Ce perfectionnement est arrivé à un degré nul part atteint chez les Acariens.

En dessous du subcapitulum s'insèrent, chez les *Thrombidiidae*, 2 paires de poils : une paire antérieure et une paire postérieure. Les premiers sont lisses, courts et implantés de part et d'autre de la bouche sur les protubérances latérales. Les seconds (postérieurs) de formes parfois élaborées, caractérisent les sous-familles ou les genres : en forme de pinceau chez les *Allothrombium* (fig. 12 B), de palette chez de nombreux *Thrombidiinae* (fig. 14 D), ils ont l'aspect d'une main chez les *Microthrombidiinae* (fig. 16 A). Chez les *Euthrombidiinae*, les barbules disparaissent et l'on observe un poil verruqueux. Chez les *Trombiculidae*, *Johnstonianidae*, *Thrombellidae*, *Leeuwenhoekidae*, on retrouve ces poils aux mêmes endroits. Chez certains *Erythraeidae* et *Smarididae*, il y en a parfois 3 paires : Grandjean (1947 *a*) les a appelés d'avant en arrière *cs*, *as* et *bs*. La paire *cs* est certainement homologue de la paire postérieure. Pour établir ces homologies, on part du fait que chez *Oecosmaris callitricha* Grandjean, 1947 (*Smarididae*), la paire de poils *as* est vestigiale.

## C. — L'OPISTHOSOMA

Il se caractérise par un scutum postérieur et par des poils disposés en rangées transversales.

Ce scutum, appelé *scutellum* par Vereammen-Grandjean (1967 *b*), caractérise les larves de *Thrombidiidae*. Il est probablement le résultat de l'allongement et de la fusion des sclérites qui entourent l'embase de chacun des deux poils médians dorsaux de la première rangée. En effet, sur ce scutum ne s'insèrent, dans la grande majorité des cas, que deux poils. Ces poils ont les mêmes caractéristiques que ceux de la même rangée ou de la rangée suivante. Ceci explique pourquoi nous les avons inclus dans les formules *fD* et *NVD* sous la forme (+2). Toutefois, chez *Parathrombium quadriseta* Newell, 1958, *Gonothrombium bimaculatum* Feider, 1948 et *Gonothrombium oudemansianum* Feider, 1948, on dénombre respectivement 4 — 10 — 13 poils sur ce scutum. Ces poils sont certainement néotriches. Ce sont les seules exceptions que l'on connaisse jusqu'à présent.

En général il n'y a qu'un scutum derrière l'aire sensorielle. Cependant, chez *Hoplothrombium quinquescutatum* Ewing, 1925, récemment redécrit par Vercammen-Grandjean (1967 b), on en compte 4. Il n'est d'ailleurs pas certains que cette espèce appartienne aux *Thrombidiidae*, les relations entre la larve et un adulte n'ayant pas été établies.

L'implantation des poils sur la face dorsale se fait suivant des rangées transversales. Elle peut être caractéristique des genres et des sous-familles. Le nombre de base des poils semble être de 20 : *Allothrombiinae*, *Thrombidiinae* et *Euthrombidiinae*. Chez les *Microthrombidiinae*, s'ajoutent 2 ou 4 poils. Ces poils sont antérieurs et latéro-dorsaux. Cette néotrichie est constante d'un individu à l'autre. Chez certaines formes, les poils postérieurs prennent souvent un développement caractéristique pour une espèce donnée.

Face ventrale, le nombre de poils varie entre 6 et 8. Ils sont répartis en rangées. Chez les *Euthrombidiinae*, on en compte un plus grand nombre (14 chez *E. trigonum*). Ils s'insèrent symétriquement de part et d'autre de l'uropore vestigial. La dernière paire prend souvent un développement considérable. Elle est comparable à celle de la face dorsale.

L'uropore apparaît sous la forme d'une fente étroite, longitudinale. Il est situé au milieu d'un sclérite impair et glabre. Il ne semble pas qu'il soit fonctionnel.

En comparant les chétotaxies dorsale et ventrale des familles proches des *Thrombidiidae*, on remarque que cette famille est celle qui possède le plus petit nombre de poils sur l'opisthosoma. Il n'est pas rare d'observer, dans les autres familles, des espèces avec 100 poils dorsaux. Dans la plupart des cas, la néotrichie est plus accentuée à l'arrière qu'à l'avant. Les poils sont cependant toujours distribués selon des rangées transversales.

Chez les *Thrombidiidae*, la disposition des poils en rangées indique la segmentation primitive larvaire. Pour définir cette segmentation il faut savoir, d'une part, que chez les *Actiniedida* et en particulier chez *Alycus roseus*, les segments larvaires opisthosomiens sont au nombre de 7 (segments VII à XIII), d'autre part, que l'uropore, primitivement à l'extrémité distale du corps et qui a effectué au cours de l'évolution une migration ventrale (Van der Hammen, 1970 a), occupe le 13<sup>e</sup> segment larvaire, qu'enfin, chez les *Allothrombiinae*, les deux dernières rangées de poils de la face ventrale sont sur les mêmes segments que les deux derniers rangs de la face dorsale. Compte tenu de ces données, nous pouvons établir chez les *Allothrombiinae* et en particulier chez *A. fuliginosum* (fig. 11), la segmentation de l'opisthosoma et suivant le schéma ci-dessous :

Segments :	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
fD (rangées)	2 (+2)	2	6	4	4	2	
<hr/>							
Segments :	VII ?	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
fV (rangées) :	2 — 2				2	2	u

Le problème n'est pas réglé en ce qui concerne les poils ventraux des deux rangées proximales. Il est d'autant plus difficile à résoudre que la définition des rangées sur cette face est une notion arbitraire. En effet, les poils ne se répartissent pas suivant des lignes de segmentation précises et visibles. Il nous semble logique de placer ces poils dans le segment VII, car les segments VIII — IX — X seront occupés au cours des stases ultérieures par l'ouverture génitale.

Les premières observations sur la segmentation des *Thrombidiidae* ont été faites par Henking en 1882 sur *Allothrombium fuliginosum*. Cet auteur observant la disposition régulière des soies depuis l'extrémité antérieure de la larve jusqu'à l'anus, avait dénombré 12 segments. Depuis, aucune mention sur la métamérie ne semble avoir été faite chez les *Thrombidiidae*. A partir des données de Van der Hammen (1969 a et 1970 a), ces notions sur la segmentation sont nouvelles. Elles confirment les observations faites sur *Opilioacarus* et *Alycus*. Il serait nécessaire qu'elles soient reprises chez un grand nombre d'Acariens et non plus chez des Acariens primitifs, comme ce fut le cas, semble-t-il jusqu'à présent.

## D. — LE Podosoma

## 1) LES COXAE.

Chez les *Thrombidiidae*, le nombre de poils (*fcx*) qui s'insèrent sur les coxae est caractéristique de chaque sous-famille (Tableau VII). De 3 — 2 — 1 chez les *Allothrombidiinae*, *fcx* devient 3 — 1 — 1 chez les *Thrombidiinae* et 2 — 1 — 1 chez les *Microthrombidiinae* et *Euthrombidiinae*.

Dans les familles voisines, la formule courante est 1 — 1 — 1. Il existe des exceptions. Chez les *Trombiculidae*, tribu des *Schöngastri*, *fcx* du genre *Tinpinna* Toshioka et Hiromatsu, 1956 s'écrit 1 — 2 — 1 ; dans la même tribu, des espèces du genre *Doloisia* Oudemans, 1910 ont entre 6 et 18 poils sur le coxa III. Chez les *Gahrlepiinae*, des espèces du genre *Walchia* Ewing, 1931 se caractérisent par une plus ou moins grande abondance de poils sur le coxa III. Chez les *Erythraeidae*, on note des exceptions : l'espèce *Pollux workandae* Southcott, 1961 et *Caeculisoma* Berlese, 1888 ont une *fcx* de 1 — 2 — 2. *Forania mentonensis* André, 1929 a comme *fcx* 1 — 3 — 3. Chez les *Leeuwenhoekiiidae*, les exceptions sont rares : *fcx* de *Shunsennia tarsalis* (Jameson et Toshioka, 1953) s'établit : 2 — 1 — 1. Dans ces familles, les poils qui s'insèrent sur les coxae sont lisses ou barbulés. Des exceptions se rencontrent chez les *Thrombidiidae* : les poils des *Euthrombidiinae* sont de petite taille verruqueux et hilobés. Les espèces du genre *Parathrombium* ont, sur le coxa I un poil pluridigité. Chez les *Johnstonianidae* le coxa I se prolonge par une languette chitineuse portant un poil à la stase larvaire. Cette formation est appelée « parmedialis ». On la retrouve aux autres stases actives.

## II) LA ZONE STERNALE.

Dans l'espace libre laissé entre les coxae homologues s'insèrent des poils. Leur position est définie par la formule *fst* qui s'écrit chez la plupart des *Thrombidiidae* :

$$fst = 0 - 0 - B$$

Dans cette famille, deux exceptions ont jusqu'à présent été constatées : il s'agit de *Microthrombidium thaumapilosum* et *M. spasicutum*, où *fst* = 0 — 0 — 0. Chez les *Smarididae*, *fst* peut s'écrire B — 0 — B pour *Smaris latreilli* et B — B — B pour *Oecosmaris callitricha*.

Le plus souvent, il n'y a qu'un poil entre chaque coxa. Toutefois, chez certaines formes d'*Erythraeidae*, les poils inter-coxaux peuvent être nombreux : *fst* s'établit B — B — 20 (?) B chez *Pollux workandae* et B — B — 18 B chez *Mygonia brevipes* Southcott, 1961. Chez les *Trombiculidae* et les *Leeuwenhoekiiidae* les formules rencontrées sont : 0 — B — B, B — 0 — B, B — B — B, B — B — BB.

## III) L'ORGANE DE CLAPARÈDE.

Caractéristique de la stase larvaire chez les espèces à 2 bo, il existe également chez les *Johnstonianidae* (4 bo). Il disparaît aux stases suivantes et Grandjean (1946 et 1949 a) a montré que sa présence à cette stase était liée à l'apparition des verrues génitales aux stases ultérieures. Chez les *Smarididae*, *Erythraeidae* il n'existe pas : il n'y aura pas de verrues génitales chez les nymphes et les adultes. L'organe de Claparède le plus primitif que l'on puisse trouver est celui de l'Orhate *Epilohmannia cylindrica* (Berlese, 1904) (Grandjean, 1946). Il est long claviforme et segmenté. Chez les formes à 2 bo, l'organe de Claparède est une forme régressée intermédiaire entre celui de *Cyta*, Heyden, 1826 (Acarien, *Bdellidae*) et celui de *Damaeus onustus* Koch, 1836 (Acarien, Orhate) tous deux décrits par Grandjean (1938 c et 1955). Chez les *Thrombidiidae*, les formes régressives s'observent chez les *Microthrombidiinae*. Dans

cette sous-famille, l'organe fait à peine saillie à la surface alors que chez les *Allothrombiinae* il est exsertile (fig. 12). Chez *J. errans* (*Johnstonianidae*), l'organe de Claparède est un des plus primitifs qui soient puisqu'il est protégé par une écaille qui prend naissance sur le bord postérieur du coxa I (Robaux, 1970 b).

## E. — LES PATTES

### I) LA SEGMENTATION.

Une patte d'un *Actinotrichida* est composée de 7 articles : trochanter, basifémur, télofémur, genou, tibia, tarse et apotèle.

Chez les larves de *Thrombidiidae*, les 3 paires de pattes ont 6 articles. Toutefois, chez certaines formes, on observe sur l'un ou l'autre des fémurs des pattes, ou sur les trois, un reste de division primaire. Cette division ressemble à une « ligne de déhiscence ». Elle peut faire le tour de l'article ou être limitée à une des faces. Chez les *Trombiculidae*, le fémur peut être ou non divisé : chez les *Trombiculinae*, *fsp* passe de 7 — 7 — 7 à 6 — 6 — 6, chez les *Gahrlepiinae* *fsp* = 7 — 6 — 6. Parmi les *Leeuwenhoekiiidae*, *fsp* = 7 — 7 — 7 chez les *Apoloniinae* et 6 — 6 — 6 chez les *Leeuwenhoekiiinae*. Chez les *Erythraeidae*, on a tous les intermédiaires : de 7 — 7 — 7 chez *Bochartia adrastus* Southcott, 1961 et chez *Balaustium florale*, *fsp* est égale à (6) — 6 — (6) chez *Mypongia brevipes* Southcott, 1961. Chez les *Smarididae*, la formule courante semble être 7 — 7 — 7. Chez les *Johnstonianidae*, les fémurs des larves appartenant aux genres *Centrothrombidium* et *Diplothrombium* sont complètement divisés. Dans le genre *Johnstoniana*, le fémur peut l'être complètement (*J. errans*) ou incomplètement (*J. laticuta*).

Il serait intéressant de comparer l'évolution de la segmentation des pattes chez les larves avec l'évolution des Acariens. Malheureusement, les données sur la segmentation des pattes chez les larves sont en trop petit nombre pour que l'on puisse établir une chronologie valable. A la lumière des observations précédentes, il apparaît que *fsp* tend vers 6 — 6 — 6 chez les formes évoluées.

### II) LA CHÉTOTAXIE.

Sur le Tableau VII, nous avons rassemblé dans l'ordre des pattes I — II — III, le nombre de phanères s'insérant sur chaque article : *fn* tib, *fw* et *fk*g, par exemple, indiquant respectivement le nombre de poils ordinaires sur les tibias, le nombre de solénidions sur les tarsi I et le nombre d'épines *k* sur les genoux.

#### a) Les trochanters.

Sur cet article, quelle que soit l'espèce considérée, il ne s'insère qu'un poil ordinaire *n* ; *fntr* sera égal à 1 — 1 — 1. Ce poil, appelé *v* par Grandjean (1943 a et 1947 a) est unique chez les *Trombiculidae*, *Thrombellidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, *Smarididae*, *Erythraeidae*, *Johnstonianidae*. Dans ces familles, nous n'avons trouvé que trois exceptions : d'une part *Gahrlepiea* (*Lecythaspida*) *ampullata* Traub et Morrow, 1955 et *Gahrlepiea* (*Scrobiculata*) *insigne* (Womersley, 1962) qui possèdent toutes deux, 2 poils sur le trochanter III ; d'autre part, sur les trochanters II et III de *Lassenia lassenii* Newell, 1957 (*Johnstonianidae* ?), Newell (1957) dessine sur chacun de ces articles, 3 poils. D'autres exceptions existent peut-être : elles ne sont pas mentionnées par les auteurs qui, en général, ne s'attardent pas à la chétotaxie de cet article.

TABLEAU VII. — Étude comparée de la chétotaxie chez les larves de *Thrombidiidae*.

Ses-familles Formules	Allothrombidiinae			Thrombidiinae			Microthrombidiinae			Euthrombidiinae	
	O-O-O-NXB2-2B2N 20(+2) 8 30	O-N*-O-3N2-5N 20(+2) 8 30	O-O-O-3N3-6N 24(+2) 6 32	C. barbarum	M. thaumapilosum	M. spasiacutum	O-O-O-3N2-8N 22(+2) 8 32	BB-B-B O-O-O	BB-B-B O-O-O		O-O-O-2N2-6N 24(+2) 6 32
fex fst	NBB-BB-B O-O-B	NBN-B-B O-O-B	BN-B-B O-O-B	BN-B-B O-O-B	BB-B-B O-O-O	BB-B-B O-O-O	BB-B-B O-O-O	BB-B-B O-O-O	BB-B-B O-O-O	BN-B-B O-O-B	
ftr fnle fng fkg fgr fnti fkti fp fnta feta fo fc	1-1-1 5-5-4 4-3-3 1-1-0 2-2-2 1-0-0 2-2-0 15-14-13 1-1-0 1-1-0 2-0-0	1-1-1 5-4-4 4-3-3 1-1-0 2-1-1 5-5-5 1-0-0 2-2-0 17-14-13 1-1-0 1-1-0 2-0-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 2-1-1 5-5-5 1-0-0 2-2-0 16-14-13 1-1-0 1-1-0 2-1-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 2-1-1 5-5-5 1-0-0 2-2-0 16-14-13 1-1-0 1-1-0 2-1-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 3-2-2 5-5-5 1-0-0 2-2-0 14-11-13 0-1-0 1-1-0 2-0-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 0-1-0 2-1-1 6-5-5 1-0-0 2-2-0 17-15-12 1-1-0 1-1-0 2-1-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 3-2-2 5-5-5 1-0-0 2-2-0 14-11-13 0-1-0 1-1-0 2-0-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 0-1-0 2-1-1 6-5-5 1-0-0 2-2-0 17-15-12 1-1-0 1-1-0 2-1-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 2-1-1 6-5-5 1-0-0 2-2-0 19-14-13 1-1-0 1-1-0 2-1-0	1-1-1 6-5-4 4-2-2 1-1-0 2-1-1 6-5-5 1-0-0 2-2-0 19-14-13 1-1-0 1-1-0 2-1-0	BN-B-B O-O-B
fsol	2,2,1-2,2,1-2,0,0	2,2,1-1,2,1-1,0,0	2,2,1-1,2,1-1,0,0	2,2,1-1,2,1-1,0,0	3,2,1-2,2,1-2,0,0	3,2,1-2,2,1-2,0,0	3,2,1-2,2,1-2,0,0	3,2,1-2,2,1-2,0,0	2,2,1-1,2,1-1,0,0	2,2,1-1,2,1-1,0,0	

## b) Les fémurs.

Chez les *Thrombidiidae*, il y a 6 poils au maximum (patte I) et 4 poils au minimum (patte III).

La formule *fn fe*, caractéristique de chaque sous-famille s'établit :

6-5-4 chez les *Microthrombidiinae* et *Euthrombidiinae*,  
5-4-4 chez les *Thrombidiinae*,  
5-5-5 chez les *Allothrombidiinae*.

Lorsqu'on observe une ligne qui divise le fémur en deux, sur le basifémur (ou ce qu'il en reste) s'insèrent toujours 2 poils : un ventral, lisse, et un dorsal, barbulé.

Chez les *Trombiculidae*, où l'on observe aussi bien des divisions complètes que des divisions incomplètes, il semble toujours s'insérer deux poils sur le basifémur. Cette observation demande à être précisée, car les auteurs, comme nous l'avons déjà écrit à propos du trochanter, attachent peu d'importance à la chétotaxie des articles de base. Ces observations sont valables pour les *Leeuwenhoekidae*.

Chez les *Smarididae* et *Erythraeidae*, le nombre et la disposition des poils est variable.

Sur le téléfémur de certaines larves de *Johnstonianidae* (*J. errans*, *J. latiscuta* Newell, 1967 et *Centrotrombidium distans* Newell, 1957) on trouve un solénidion. Dans cette famille, sur les téléfémurs I des *Diplothrombium micidum* Newell, 1957, *Diplothrombium cascadenense* Newell, 1957, on en compte deux, sur les autres téléfémurs il n'y en a qu'un. La présence d'un solénidion sur un téléfémur larvaire est considérée comme un caractère primitif.

## c) Les genoux.

Trois sortes de phanères s'insèrent sur les genoux : des poils normaux *n*, des solénidions, des poils *k*. Les premiers sont au maximum 4 (genou I). Sur les pattes II et III, il y en a 3 (*Allothrombidiinae* et *Thrombidiinae*) ou 2 (*Microthrombidiinae* et *Euthrombidiinae*). Sur la patte I, quelle que soit l'espèce ou la sous-famille, l'implantation des poils est la même. Lorsqu'il n'y a que 3 poils, c'est le poil para qui a disparu, puis le poil latéral anti lorsqu'il n'y en a que 2. Dans ce cas, seuls subsistent un poil dorsal et un poil ventral. Ceux-ci sont certainement homologues des poils *la*" et *va*" que Grandjean a défini chez *Anystis* et *Oecosmaris callitricha*.

Le poil *k* est présent à I et manque toujours à III. A II, la règle veut qu'il soit présent ; il est absent chez *Microthrombidium spasicutum* (fig. 21). Grandjean (1947 a) a signalé son absence chez *Smaris lotreilli*.

Chez les *Thrombidiidae*, les genoux portent entre 1 et 3 solénidions. Il y a autant de solénidions sur le genou II que sur le genou III. Cette constatation est une règle qui ne souffre aucune exception dans la famille qui nous intéresse ici.

Dans les familles voisines, la chétotaxie de cet article est variable. Chez les *Johnstonianidae*, en particulier chez *J. errans*, le nombre de poils *n* est 4, quelle que soit la patte considérée. Chez *Centrotrombidium distans* Newell, 1957, *fng* s'écrit 5-4-4. Chez *Lassenia lasseni* Newell, 1957, *fng* = 8-8-8. Dans cette famille, l'épine *k* est présente sur les genoux I et II, sauf dans le genre *Diplothrombium* où elle semble absente. Le nombre de solénidions dans cette famille varie d'une espèce à l'autre. Chez *J. errans*, on en compte entre 11 et 15 sur le genou I, 4-5 sur le genou II, 3 sur le genou III ; chez *J. latiscuta*, il y en a respectivement 4, 2 et 2 ; chez *Diplothrombium monoense* Newell, 1957, *f* $\zeta$  s'écrit : *f* $\zeta$  = 15-2-2 et chez *Diplothrombium cascadenense*, 8-2-2.

Chez les *Trombiculidae* et *Leeuwenhoekidae*, il est difficile d'établir une règle pour les poils *n* et *k*, les auteurs n'étudiant pas, en général, ce caractère. Par contre, les formules solénidionales sont étudiées avec soin, car elles interviennent dans la séparation des genres. Les exceptions à la règle qui veut qu'il y ait autant de solénidions sur le genou II que sur le genou III sont peu nombreuses : *Walchiella (Evanschichia) simulata* Traub et Evans, 1957 n'a pas de solénidion sur le genou II, il en est de même pour *Dolosisa synoti* Oudemans, 1910.

Il peut ne pas y avoir de solénidions sur les genoux II et III. Ceci s'observe chez *Schoengastiella* (*Colocythiella*) *cucurbita* (Traub et Morrow, 1957), chez *Helenicula lanius* (Radford, 1946) et chez la plupart des *Kayella* Vercammen-Grandjean, 1960. En règle générale, dans ces deux familles, il n'y a jamais plus de 3 solénidions sur le genou I. Les espèces du sous-genre *Magaschoengastia* Vercammen-Grandjean, 1960, peuvent en avoir un plus grand nombre : on en dénombre parfois 16. On ne connaît pas de cas où il n'y ait pas de solénidion sur le genou I. Globalement il semble que les groupes inférieurs ont davantage de solénidions que les groupes supérieurs. Grandjean (1964) a déjà signalé ce fait chez les Oribates.

Nous ne parlerons ici ni des *Smarididae*, ni des *Erythraeidae*, car, mis à part les travaux de Grandjean (1947 a et 1957 a), qui a donné les formules numériques pour quelques espèces, on ne possède aucune autre donnée concernant les différents types de poils qui s'insèrent sur les genoux des pattes larvaires.

#### d) Les tibias.

Comme sur les genoux, sur les tibias peuvent s'insérer des poils normaux *n*, des poils *k* et des solénidions.

Mis à part le tibia I de *M. spasicutum* (fig. 21), les tibias portent 5 poils ordinaires : parmi ceux-ci, 4 sont sur un verticille distal, le cinquième est ventral le plus souvent dans le premier tiers de l'article. Pour les raisons déjà citées plus haut, il est difficile de comparer les différentes chétotaxies dans les familles voisines. Cependant, chez les *Johnstonianidae*, on remarque que le nombre de poils *n* varie peu d'une espèce à l'autre dans les genres *Centrotrombidium*, *Johnstoniana* et *Diptothrombium* où l'on en compte entre 5 et 7. Chez les *Lasseniinae*, par contre, il peut y en avoir entre 8 et 17.

Il n'y a pas de poil *k* sur les tibias II et III, mais toujours un sur le tibia I. On retrouve cette caractéristique aussi bien chez les *Erythraeidae* et *Smarididae* que chez les *Trombiculidae* et *Leeuwenhoekidae*. Chez les *Johnstonianidae*, il n'y a pas de poil *k* sur les tibias, sauf sur les tibias I des *Lasseniinae* (Newell, 1957).

Chez les *Thrombidiidae*, il n'y a pas de solénidion sur le tibia III, mais toujours deux sur chacun des tibias I et II. Chez les *Johnstonianidae*, par contre, si on en trouve 2 sur chaque tibia I et II, il peut s'en implanter un (*J. errans*), 2 (*J. laticuta*) ou 3 (*L. lasseni*) sur la patte III. D'après Grandjean (1947 a), la formule solénidionale des tibias peut s'écrire 3-2-1 chez les *Smarididae* et 2-2-1 chez les *Erythraeidae*. Chez les *Trombiculidae*, il peut y avoir un solénidion sur le tibia III : chez les *Leptotrombidium* Nagayo, 1916 par exemple. Il en est de même chez de nombreux *Leeuwenhoekidae*.

#### e) Les tarses.

L'étude des tarses des pattes chez les 6 espèces étudiées nous permet de conclure à une certaine homogénéité dans la répartition des différents phanères, cela malgré les formes changeantes que l'on peut observer. Cette homogénéité est sensible pour les tarses II et III où l'on dénombre régulièrement et respectivement pour chacun de ces deux articles 14 et 13 poils. Il va de soi qu'une telle égalité numérique est synonyme d'homologie entre les phanères, spécialisés ou pas.

1) Les eupathidies. — Chez les *Thrombidiidae*, on ne rencontre d'eupathidies que sur les tarses I et II. Sur le tarse I, il y en a 2, l'une dorsale, l'autre ventrale. La dorsale, la plus grande, s'insère dans l'angle du coude prêtarsal, elle est lisse. Chez *M. spasicutum* on observe à sa base un poil compagnon (fig. 21). L'eupathidie ventrale est lisse mais plus petite que la dorsale ; elle est en position anti ("). Ces phanères sont certainement homologues des eupathidies *k'* et *p''* décrites par Grandjean (1947 a), chez les *Erythraeidae* et *Smarididae*, où elles sont souvent associées à un poil compagnon.

Chez les *Trombiculidae*, il existe deux eupathidies, disposées, dans la plupart des cas, comme chez les *Thrombidiidae*. Les auteurs les nomment *subterminala* et *pretarsala*. Chez les *Diplectria* Vercammen-Grandjean, 1968, l'eupathidie dorsale a disparu, on en trouve par contre deux sur la face ventrale : l'une, l'ancienne, toujours " , la nouvelle toujours ' .

Chez les *Leeuwenhoekidae* on a la même disposition que chez les *Thrombidiidae*.

Chez *Johnstoniana errans*, dès le stade larvaire, il y a multiplication des eupathidies ventrales :

entre 14 et 19 suivant les animaux. L'eupathidie dorsale, par contre est unique et accompagnée d'un poil compagnon.

Sur le tarse II des *Euthrombidiinae* et *Microthrombidiinae*, subsiste une eupathidie (fig. 17-19-21-23). Il s'agit probablement de *p*<sup>o</sup>. On la retrouve au même endroit chez certains *Trombiculidae*, *Leeuwenhoekidae*, *Smarididae*, *Erythraeidae*. Chez *J. errans*, il y en a 3 ; chez *J. laticuta*, il n'y en a qu'une. Sur le tarse III à la stase larvaire, il n'y a jamais d'eupathidies.

2) Les solénidions. — Les solénidions des tarsi sont dorsaux et baciliformes. Leur position, à l'avant ou à l'arrière de l'article peut être caractéristique d'une espèce ou d'un genre.

Chez les larves de *Thrombidiidae*, il n'y a qu'un solénidion sur les tarse I et II, aucun sur le tarse III.

Ces caractères se retrouvent dans presque toutes les familles voisines : *Trombiculidae*, *Erythraeidae*, *Smarididae*. Cependant, chez certains *Leeuwenhoekidae*, dans les genres *Tarsalacarus* Vercaemmen-Grandjean, 1968, *Shunsennia* Jameson et Toshioka, 1963 et chez certains *Whartonia* Ewing, 1944, on rencontre un solénidion sur le tarse III larvaire.

Chez les *Johnstoniidae*, *J. errans* fait exception à la règle qui veut qu'il n'y ait qu'un solénidion sur le tarse I : suivant les individus, on en compte entre 6 et 20. Par contre, sur le tarse II, il n'y en a qu'un.

3) Le famulus. — Il s'agit, rappelons-le d'un petit poil spécialisé que l'on ne rencontre que sur les tarsi I et II. Il n'y en a jamais sur les tarsi III. Son absence sur un tarse I est exceptionnelle : il est considéré, en effet, comme un organe fort qui résiste à toutes les régressions. Il manque chez *M. thumapilosum* (fig. 19). Grandjean (1947 a) signale son absence chez deux espèces appartenant au genre *Balaustium*.

4) Les modifications du tarse III. — Chez certains *Thrombidiinae* et *Microthrombidiinae* et chez les *Euthrombidiinae*, le tarse III est modifié. Chez les premiers, il s'est vraisemblablement modifié en un organe d'accrochage, chez les seconds en un organe de saut. André (1945) fut le premier à signaler que les larves de *Microthrombidium fasciatum* effectuaient des sauts. Feider (1956 a) relie le saut aux modifications que l'on observe au niveau de l'ambulacre et de certains poils.

Rappelons, avant d'étudier ces modifications, que sur tous les tarsi III des larves que nous avons décrites s'insèrent 13 poils, sauf chez *M. spasicutum* où l'on n'en dénombre que 12. Signalons enfin que chez les *Thrombidiidae*, l'ambulacre est tridactyle, même lorsque celui-ci est modifié.

La modification la plus élémentaire du tarse III s'observe chez les espèces du genre *Parathrombium* : l'ongle para (\*) est présent, mais réduit à un rudiment. Chez les espèces du genre *Thrombidium*, cet ongle a effectué une migration latéro-dorsale. Il se retrouve perpendiculaire à la face dorsale de l'article. Sa forme a changé : il est plus court et plus épais que son homologue anti (\*). Sa pointe est dirigée vers le tibia. Chez certains *Microthrombidiinae*, l'ongle para a effectué une rotation inverse de la précédente puisqu'on le retrouve face ventrale. Il s'insère sur un pédoncule tendineux mobile. Il est court et en forme d'ogive. L'ongle antiaxial n'est plus courbé face ventrale, mais rectiligne. Il est plus épais que son homologue II par exemple. L'ongle central n'a pas changé d'aspect (fig. 17 C).

Les modifications d'emplacement des griffes paraxiales de l'ambulacre entraînent la transformation de certains poils. Si chez les *Parathrombium*, on n'observe aucune modification, chez les larves du genre *Thrombidium*, derrière l'ongle para devenu dorsal, un poil que nous avons appelé *N* s'est transformé. Son aspect varie avec les espèces : il est court et porte des barbules, terminales chez *T. cancelaei* (fig. 14) et *T. rhopalicus*, latéro-ventrales chez *T. mediterraneum*. Chez ces espèces sur la face anti, à l'extrémité distale de l'article, s'est développé un autre poil long, fusiforme et finement barbulé sur toute sa surface. Nous l'avons appelé *D*.

Chez les *Microthrombidiinae*, qui ont un ambulacre modifié, le poil distal *N* dorsal n'a pas changé d'aspect. Par contre, le poil distal ventral, que nous appellons *V* a subi une évolution parallèle à celle du poil *N* (fig. 17). Il est plus court et plus épais que son homologue de la patte II. Les barbules, peu nombreuses, en nombre fixe suivant les espèces, sont dirigées vers le sol. Ce poil est porté par un mamelon qui fait saillie à la surface de l'article. Il est mobile, comme l'est d'ailleurs la griffe para. Le poil *D*

a subi un autre type d'évolution. Il est long et porte de longues barbules dont le nombre caractérise chaque espèce. Ce poil se dirige vers la face ventrale et les barbules sont externes.

Ambulacre et poils modifiés interviennent certainement dans le saut. En temps normal, l'ongle para, les poils *D* et *V* se rabattent vraisemblablement le long du bord ventral du tarse. Ces poils sont certainement mus par des muscles, qui au repos sont à l'état de tension. Le relâchement de ceux-ci joue le même rôle que la furca chez les Collemboles : l'Acarien est projeté en avant.

Chez les *Thrombidiidae* et les *Euthrombidiinae*, la position dorsale de l'ongle et des poils modifiés ne permet pas le saut. Nous pouvons supposer que ces modifications permettent à l'animal de mieux « s'amarrer » à son hôte pendant la phase de parasitage.

Une autre modification du tarse III se rencontre chez *Hoplothrombium quinquescutatum* Ewing, 1925, espèce redécrite par Vercammen-Grandjean (1967 b). D'après les dessins de l'auteur, l'ambulacre semble s'être déplacé à la hauteur du coude pré-tarsal. D'autre part, il n'y a plus que deux ongles : l'auteur ne précise pas celui qui a disparu. L'extrémité de l'article se termine par « un poil » (?) possédant 6 longues barbules terminales.

Chez les *Trombiculidae*, les tarses III sont comparables aux autres tarses. Toutefois, les espèces du genre *Tinpinna* Toshioka et Hiromatsu, 1956, possèdent à l'extrémité du tarse, outre les trois griffes classiques, un empodium tactile que les auteurs nomment *caroncule*. Les espèces du genre *Mackiena* Traub et Evans, 1950, possèdent également cette *caroncule*, mais l'ongle central a disparu (Vercammen-Grandjean et Kumada, 1965 c).

Chez les *Leeuwenhoekiiidae*, il n'y a pas de modification dans la morphologie des articles terminaux des pattes ; tout au plus peut-on signaler chez l'une ou l'autre espèce quelques barbules latérales sur les griffes des ambulacres.

Chez les *Erythraeidae* et *Smarididae*, les modifications sont l'exception, citons celles observées chez les *Phanolphus* André, 1927.

Signalons aussi chez des *Johnstonianidae* du genre *Pteridopus* Newell et Vercammen-Grandjean, 1964, la curieuse disposition en ligne des poils sur le tibia et le tarse III. Les auteurs pensent qu'il s'agit d'un organe d'audition permettant à la larve de localiser un hôte éventuel. Dans cette famille, les larves des genres *Diplothrombium* et *Johnstoniana* ont deux ongles de taille différente.

## F. — CONCLUSIONS : DIAGNOSE DES LARVES DE THROMBIDIIDAE

Scutum sensoriel antérieur avec 4 paires de poils dont une paire de bothridiques. Une paire d'yeux de part et d'autre de ce scutum. Palpe petit comprenant 5 articles : un trochanter glabre, un fémur glabre ou avec un poil (*Thrombidiinae*), un genou glabre, un tibia avec trois poils et un ongle tibial bi- ou trifurqué et un tarse très court portant plusieurs phanères. Bouche entourée de protubérances molles ou d'un anneau chitineux (*Euthrombidiinae*, certains *Microthrombidiinae*). En dessous du capitulum, toujours deux paires de poils : une paire antérieure lisse, une paire postérieure très souvent modifiée (en pinceau, en doigt de gant). Chélicères de type Thrombidion.

Opisthosoma caractérisé par un second scutum (scutellum) sur lequel s'insère une paire de poils. Poils garnissant le reste du corps peu nombreux et disposés en rangées transversales. Poils pygidiaux souvent de taille et d'aspect différents des autres. Uropore ventral vestigial et glabre. Coxae des pattes soudés au corps, les deux premiers toujours contigus, le 3<sup>e</sup> isolé. Entre les coxae I et II, un organe de Claparède. Pilosité des coxae traduite par la formule *fcx* qui peut varier entre 3-2-1 et 2-1-1. Pilosité de la zone sternale traduite par la formule *fst* qui est le plus souvent égale à 0-0-0.

Trois paires de pattes avec chacune 6 segments : trochanter, fémur, genou, tibia tarse et apotèle (*fsp* = 6-6-6). Trochanter avec toujours un poil. Fémur unique avec, parfois, une ligne basale indiquant une division primitive de l'article en basi et téléfémur. Sur cet article, s'insèrent toujours entre 4 et 6 poils normaux. Genou de la patte I avec 4 poils ordinaires et un poil vestigial *k* dorsal. Entre 1 et 3 solénidions sur les genoux mais toujours autant de solénidions sur le genou III que sur le genou II.

Sur les tibias, en général 5 poils ordinaires avec 2 solénidions sur les tibias I et II. Jamais de poil *k* sur les tibias II et III, mais toujours un sur le tibia I. Tarses I et II avec un solénidion et un famulus. Toujours 2 eupathidies (une dorsale et une ventrale) sur le tarse I, et au moins une ventrale sur le tarse II. Ambulacre tridactyle aux 3 paires de pattes. A la 3<sup>e</sup> paire, l'ongle paraxial peut être profondément modifié et avoir une position dorsale ou ventrale. Ces modifications entraînent toujours celles des poils voisins.

## CHAPITRE V

LES STASES INACTIVES (CALYPTOSTASES) POST-LARVAIRES :  
PROTONYMPHE ET TRITONYMPHE

Pour des raisons d'ordre morphologique et pour faciliter les comparaisons, nous avons rassemblé dans ce chapitre les différentes calyptostases post-larvaires. Toutefois, il ne faudra pas perdre de vue qu'entre la protonymphe inerte et la tritonymphe, également inerte, le Thrombidion, quel qu'il soit, passe par une stase active octopode, totalement différente de la stase active précédente.

## A. — LA PROTONYMPHE

## I) LE STADE PUPAL.

Après avoir parasité un Insecte et s'être gorgée de nourriture, la larve quitte celui-ci, tombe sur le sol et s'immobilise. Commence alors une première métamorphose. Au cours de celle-ci, l'animal perd sa peau larvaire, élabore une nouvelle cuticule (celle de la protonymphe proprement dite) à l'intérieur de laquelle apparaîtra la deutonymphe, seconde stase active dans la vie d'un Thrombidion.

Lorsque la larve s'est immobilisée, on remarque que les pattes et le gnathosoma commencent à blanchir, tandis qu'apparaissent sous la peau larvaire les premières rides de la cuticule de la protonymphe. Ce qui était chez la larve l'opisthosoma, s'arrondit et s'allonge légèrement. A l'avant, se développent deux protubérances qui donnent à la protonymphe son aspect caractéristique (fig. 25 A et B). Deux ou trois jours après l'immobilisation, un peu moins si les conditions de température et d'humidité sont optimales, la peau larvaire desséchée devient exuvie. Elle se déchire à l'avant, dans une zone située derrière le scutum sensoriel larvaire, à l'arrière, juste devant les poils pygidiaux. La cuticule de la protonymphe apparaît alors. A l'avant et à l'arrière, elle reste recouverte par des lambeaux de peau larvaire. Autre part, les restes de l'ancienne cuticule tombent ou restent fixés de-ci, de-là sur la nouvelle peau avec parfois, accrochés à elle, les anciens poils. Cet aspect d'une protonymphe est le même quels que soient l'espèce, le genre ou la sous-famille. Lorsque la deutonymphe apparaîtra de plus en plus nette, l'ensemble prendra une forme plus ou moins losangique, celle que représentent les auteurs.

## II) LA PROTONYMPHE PROPREMENT DITE.

La protonymphe, ou première nymphe (N1), est une calyptostase. Nous avons un animal à part entière, inerte car dépourvu d'appendices, mais possédant sa propre cuticule, qui est dans la plupart des cas glabre. Sa taille est variable ; pour une espèce, elle dépend de la quantité de nourriture absor-

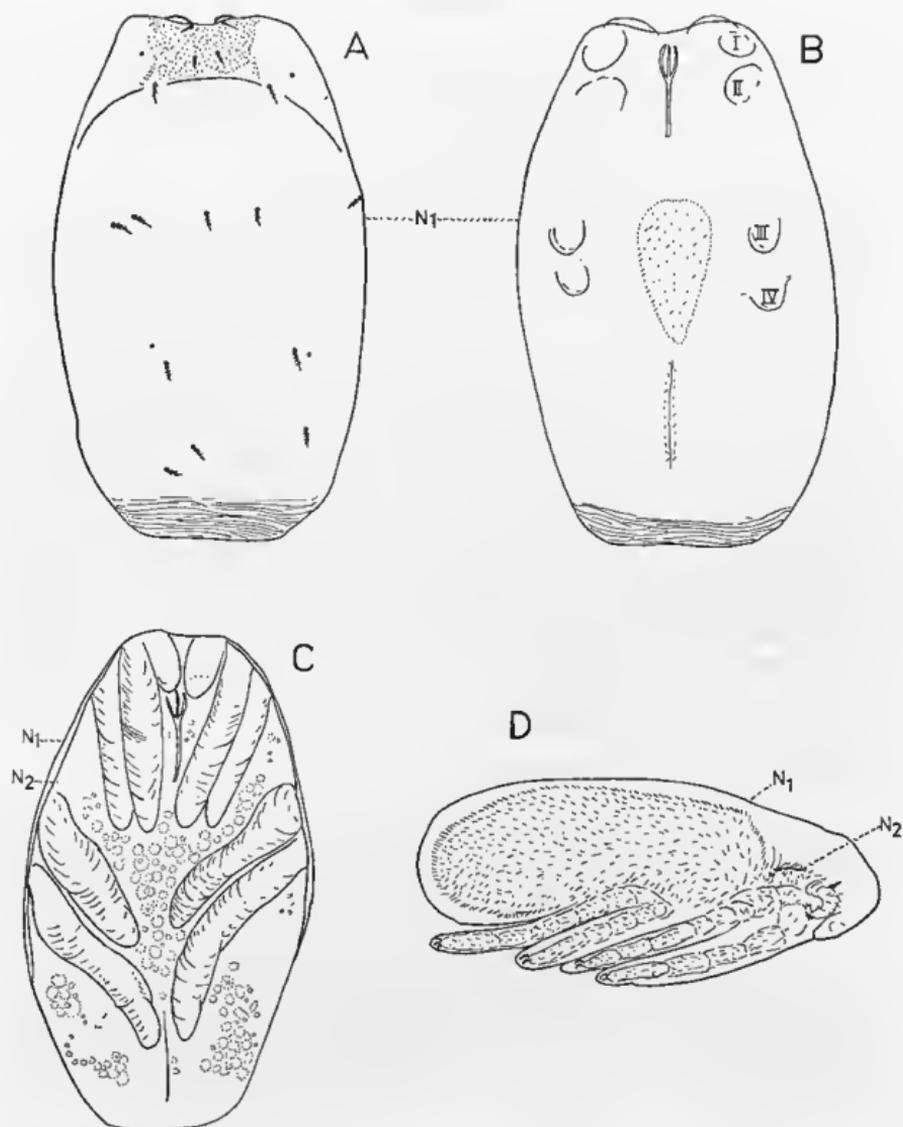


FIG. 25. — Protonympe de *Thrombidium mediterraneum*. A et B : aspect de la protonympe 48 heures environ après l'immobilisation de la larve (A : vue dorsale, B : vue ventrale) ; C : formation des ébauches appendiculaires au cours de la métamorphose, vue ventrale ; D : deutonympe en formation à l'intérieur de la protonympe, vue latérale.

bée au cours de la vie parasitaire (ce problème sera abordé dans la seconde partie de ce travail). Sa couleur est celle de la larve. Sa cuticule est incolore, souple, élastique et susceptible de déformations. Sa surface est irrégulière et parcourue de rides transversales épaisses, (ces rides sont bien visibles lorsqu'on regarde l'animal de profil). Entre les rides, sauf à l'avant, se développent des petites verrues hyalines faisant saillie à la surface et qui achèvent de donner un aspect tourmenté à l'animal.

Sur la cuticule des protonymphes appartenant au genre *Allothrombium* ne s'insère aucun poil. Par contre sur celle de l'espèce *Thrombidium mediterraneum* s'insèrent parfois des poils actinopilineux. Sur 10 individus examinés, nous avons observé un exemplaire avec 14 poils dorsaux répartis comme indiqué sur la figure 25 A. Un autre exemplaire en avait 7 et un troisième un. Les 7 autres exemplaires étaient glabres. Les poils, quand il y en a, sont semblables à ceux de la face dorsale de l'opisthosoma de la larve, pectinés mais plus courts de 10 à 20  $\mu\text{m}$ . L'extrémité antérieure se caractérise par deux mamelons, plus ou moins saillants suivant les individus. Entre les rides qui parcourent cette zone se développe une microsculpture granuleuse. Dans ces mamelons viendront se loger les fémurs des pattes 1 de la deutonymphe.

La face ventrale est glabre. On remarque, dès l'apparition de la nouvelle cuticule, la présence de 4 protubérances plissées faisant à peine saillie à la surface. Elles sont groupées par paire et désignées sur la figure par I, II, III, IV. Ce sont les vestiges des pattes. Dans ces mamelons viendront se loger les 4 paires de pattes de la deutonymphe. Entre les paires III et IV, on note la présence d'une longue ligne médiane, située au fond d'une légère dépression (elle s'observe beaucoup mieux lorsque se dessine la future deutonymphe). Elle se situe au niveau de l'uropore et de l'ouverture génitale de cette dernière. Il s'agit peut-être de vestiges de cette partie du corps. Entre les paires de mamelons I et II, le long d'une ligne sagittale, se développe un cadre chitineux (fig. 25 B). On ne sait à quel organe rattacher cette partie du corps. Peut-être s'agit-il de vestiges du subcapitulum. Ce cadre est particulièrement bien visible chez les protonymphes appartenant au genre *Thrombidium*.

A aucun moment de la vie protonymphale la ligne de déhiscence n'est visible. On ne la voit qu'au moment où la deutonymphe émerge. Son tracé, constant, sera étudié dans la deuxième partie de ce travail, dans le chapitre traitant de la biologie de la deutonymphe.

La deutonymphe se dessine lentement (fig. 25 C et D). Nous n'avons pas étudié les étapes de sa formation. Il est intéressant cependant de constater que les appendices : chélicères, palpes, pattes se dessinent tôt. Les extrémités distales des 4 paires de pattes repoussent vers l'arrière les 4 paires de mamelons correspondant aux vestiges des pattes.

### III) COMPARAISONS AVEC D'AUTRES PROTONYMPHES INERTES.

A notre connaissance, les seules descriptions valables de protonymphes calyptostatiques chez les *Actinotrichida* sont celles de Henking (1882), de Grandjean (1959) et de Johnston et Wacker (1967) respectivement sur *Allothrombium fuliginosum*, *Balaustium florale* et *Eutrombicula splendens* (Ewing, 1913). Il faut ajouter les descriptions des acarologues travaillant sur les Hydracariens. Ces auteurs (en particulier Walter : 1920, Lundblad : 1927, Cassagne-Mejean : 1966) ont reconnu sous la peau larvaire une seconde membrane (le nymphoderme) caractérisé par l'organe *nymphophan* sur lequel se dessinent des scupules caractéristiques du stade. A côté de ces travaux, beaucoup d'auteurs ont cru observer la protonymphé, mais en fait ils ne s'intéressaient qu'à la deutonymphe en formation. La protonymphé des *Balaustium florale* diffère de celle des *Thrombididae* par la présence de poils sur la cuticule protonymphale, en nombre fixe sur ce qui pourrait être l'aspidosoma, en nombre variable dans les régions dorso-anale et ventrale. Dans la région antérieure, Grandjean a mis en évidence un pharynx vestigial.

## B. — LA TRITONYMPHE

## I) LE STADE PUPAL.

Après leur éclosion, les deutonymphes ou nymphes (N2) mènent une vie libre à la surface du sol ou à l'intérieur de celui-ci. Après une période plus ou moins longue, dépendant de la température ambiante de la luminosité et de la quantité de nourriture, les animaux se métamorphosent à nouveau.

Dans la nature, quand arrive l'époque de la métamorphose, les nymphes d'*Allothrombium* cessent de se nourrir et s'enfoncent dans le sol. Au laboratoire, de brusques variations de température accompagnées de jéunes provoquent cette métamorphose, les nymphes se réfugient alors sous les débris divers déposés dans les pots d'élevage.

L'individu s'immobilise : les 4 paires de pattes tendues et raides donnent l'impression que l'animal est mort ; le corps s'assombrit. Cet aspect nous a souvent trompé et des animaux ont été pris pour des cadavres au début de leur métamorphose. Pendant trois ou quatre jours, l'animal garde cette position. Cette période passée, l'extrémité des appendices blanchit puis l'éclaircissement gagne l'extérieur de l'animal. Il change de forme et devient plus ou moins trapézoïdal et s'allonge légèrement. La cuticule de la deutonymphe se fend alors entre l'aréa sensorielle et le bord du sillon *das*, suivant une ligne transverse qui se prolonge ventralement en passant derrière les coxæ II (fig. 26 A et B). L'ancienne cuticule est rejetée à l'avant et à l'arrière, laissant à découvert une faible partie de la nouvelle peau (celle de la tritonymphe (N3) proprement dite) et sous laquelle se dessinent très vite les appendices de l'adulte. La déhiscence apparaît lorsque l'adulte en formation est complètement dessiné. On peut parfois l'obtenir plus tôt en faisant chauffer ou bouillir les individus dans de l'acide lactique. Dans ces conditions de manipulation, on peut enlever la partie postérieure de l'exuvie deutonymphale ; cela est impossible pour l'antérieure qui recouvrira en permanence l'avant de la tritonymphe jusqu'à l'émergence de l'adulte.

## II) LA TRITONYMPHE PROPREMENT DITE.

Elle est semblable à la protonymphe. C'est une calyptostase, inerte, sans appendice et complètement dépourvue de poils. (Nous n'avons pas obtenu de tritonymphes de *T. mediterraneum*, aussi ignorons-nous si des poils apparaissent comme sur la cuticule de la protonymphe).

La peau est parcourue de rides accentuées, plus épaisses qu'à la calyptostase précédente. La couleur de l'animal est rouge sombre chez les *Allothrombiinae*. Les verres hyalines ont disparu et ne sont remplacées par rien.

À l'arrière, après avoir retiré l'exuvie deutonymphale, on observe, comme chez la protonymphe, au fond d'une légère dépression, un long sillon qui correspond probablement aux vestiges de l'uropore et de l'ouverture génitale.

Nous n'avons pas réussi à voir s'il y avait, comme au début de la calyptostase précédente, des mamelons correspondant aux vestiges des pattes. En effet, au moment où l'exuvie se fend, les pattes du futur adulte sont trop différenciées pour que l'on puisse repérer ces formations (fig. 26 B).

À l'avant, sur les faces dorsale et ventrale, le cadre chitineux, les mamelons, les vestiges d'un possible pharynx sont cachés par la partie antérieure de l'exuvie qui adhère à la cuticule de la tritonymphe. Cette adhérence est comparable à celle observée par Grandjean (1969) chez *Balaustium florale*. Cet auteur a remarqué que l'exuvie « emporte avec elle, constamment, deux fragments symétriques de trachée (« de la deutonymphe ») qui sont enfoncés profondément dans sa cuticule... » Sur nos tritonymphes, il n'a pas été possible d'observer ces fragments : les poils accrochés à l'exuvie rendent toute observation en profondeur impossible (fig. 26 B).

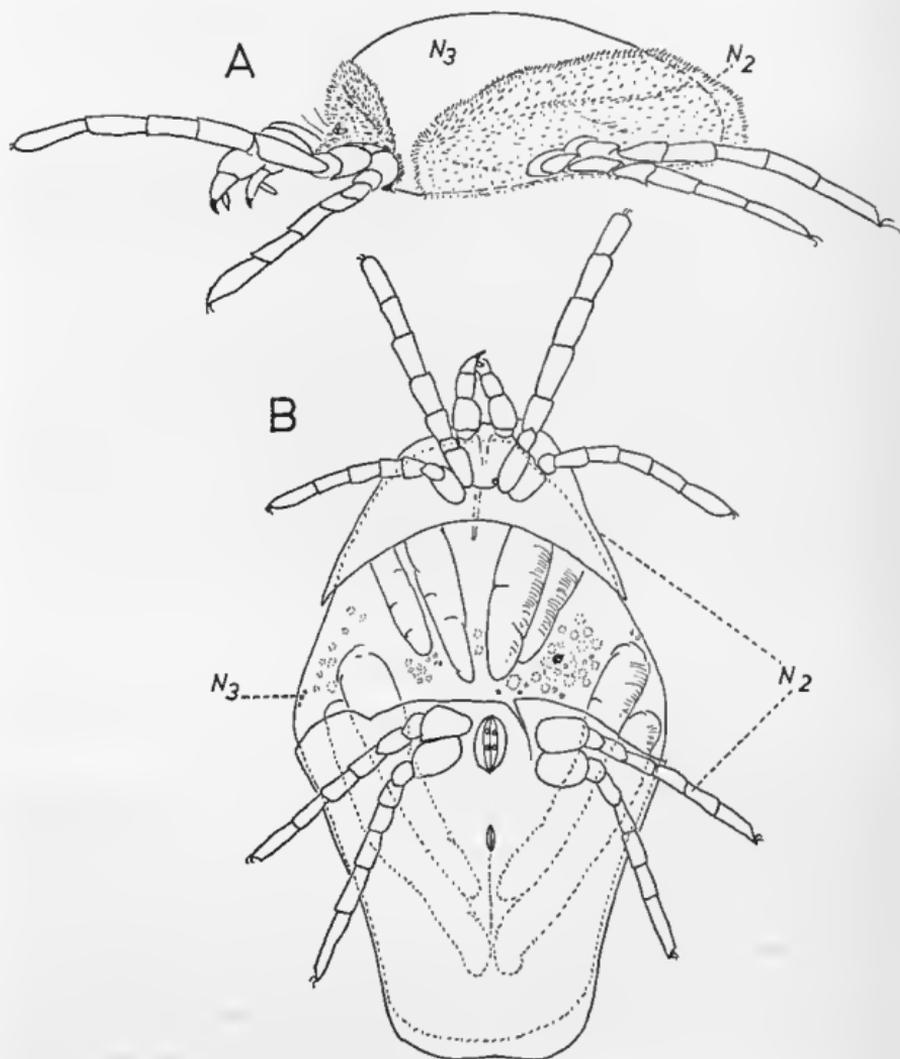


FIG. 26. — A : aspect de la deutonymph 72 heures environ après son immobilisation et le début de la métamorphose ; on remarque que la cuticule de la tritonymph est déjà constituée ; B : formation des ébauches appendiculaires alors que la partie postérieure de l'exuvie n'est pas encore éliminée.

## III) COMPARAISONS AVEC D'AUTRES TRITONYMPHES INERTES.

Les remarques faites à propos de la protonympe peuvent se répéter ici. Nous avons déjà signalé dans la description ci-dessus, ce qui était susceptible de changer avec les tritonymphes de *Balaustium florale*.

Plusieurs chercheurs travaillant sur les *Trombiculidae* ont étudié le développement post-larvaire de ces Acariens. Citons en particulier les travaux de Michener (1946 a) sur *Eutrombicula batatas* (L.), de Wharton (1946) sur *Ascoshöngastia indica* (Hirst, 1915) de Jones (1951-1954) sur *Neotrombicula autumnalis* (Shaw, 1790) de Neal et Barnett (1961) sur *Leptotrombidium akamushi* (Brumpt, 1910).

Ces auteurs n'ont pas étudié les calyptostases, ils ont décrit, comme nous l'avons déjà souligné, la stase suivante. Plus récemment, Johnston et Wacker (1967) ont décrit les différentes stases (de l'œuf à l'adulte) d'*Eutrombicula splendens* (Ewing, 1913). Ils s'attachent en particulier aux nouvelles cuticules des calyptostases. Ils ont observé une paire de verrues génitales sur la cuticule de la protonympe, trois paires sur celle de la tritonymphe.

## CHAPITRE VI

## LES STASES ACTIVES POST-LARVAIRES :

Dans cette partie nous envisagerons simultanément l'étude des nymphes et des adultes car « une nymphe est une réduction de l'adulte et en diffère à peine » (Grandjean, 1947 a). Rappelons qu'entre la deutonymphe et l'adulte (stases actives) se situe une calyptostase, la tritonymphe.

Il convient de préciser que, dans les lignes qui vont suivre, nous ne décrirons pas une nymphe ou un adulte comme des prototypes. Nous essaierons, au regard des familles voisines, de dégager ce qui, chez les *Thrombidiidae* est susceptible de changer et d'évoluer.

Les métamorphoses chez les *Thrombidiidae* peuvent être qualifiées de brutales. Nous rappelons que la néotriche, qui était faible et localisée à la stase larvaire, devient nulle chez la protonymphe. Elle est forte à la stase active suivante (deutonymphe) et redevient nulle à la calyptostase suivante (tritonymphe) pour s'accroître encore à la stase suivante (adulte). Aux stases actives post-larvaires, elle est uniformisante puisqu'elle touche tous les organes, à l'exception des chélicères qui restent glabres.

## A. — L'ASPIDOSOMA (fig. 27)

Cette zone est limitée en avant par le vertex, en arrière par le sillon *das*. On y étudiera successivement la crête métopique et les yeux.

## 1) LA CRÊTE MÉTOPIQUE.

Du scutum sensoriel de la larve ne subsiste qu'un sclérite longitudinal interne recouvert par la peau de la nymphe ou de l'adulte sur laquelle s'insèrent de nombreux poils. L'une des extrémités du sclérite (antérieure chez les *Thrombidiinae*, postérieure chez les *Microthrombidiinae*), s'élargit pour former l'aire sensorielle. Dans cet élargissement sont creusées deux bothridies. De ces deux bothridies partent deux poils lisses (*Microthrombidiinae*) ou barbulés (certains *Thrombidiinae*, tous les *Allothrombidiinae*). De la formule scutale larvaire  $6N - 2bo$  ne subsistent apparemment que deux poils bothridiques : la néotriche a effacé la personnalité des autres poils. Ceci est particulièrement vrai chez les *Microthrombidiinae* et chez les *Euthrombidiinae*. Toutefois, chez les *Thrombidiinae*, *Allothrombidiinae*, *Spelaethrombidiinae*, deux poils ont résisté au phénomène multiplicateur. A plusieurs reprises, nous avons attiré l'attention sur la présence de ces poils (Robaux, 1967 a et 1969 a). Ils passent inaperçus mais leur présence est constante dans les sous-familles que nous venons d'énumérer. Ils s'insèrent en avant, souvent sur le « naso » triangulaire qui recouvre les chélicères. Ils sont au nombre de deux et ont une forme et une taille différentes de leurs voisins (fig. 28 A, B, C). Nous pensons à présent que ces deux

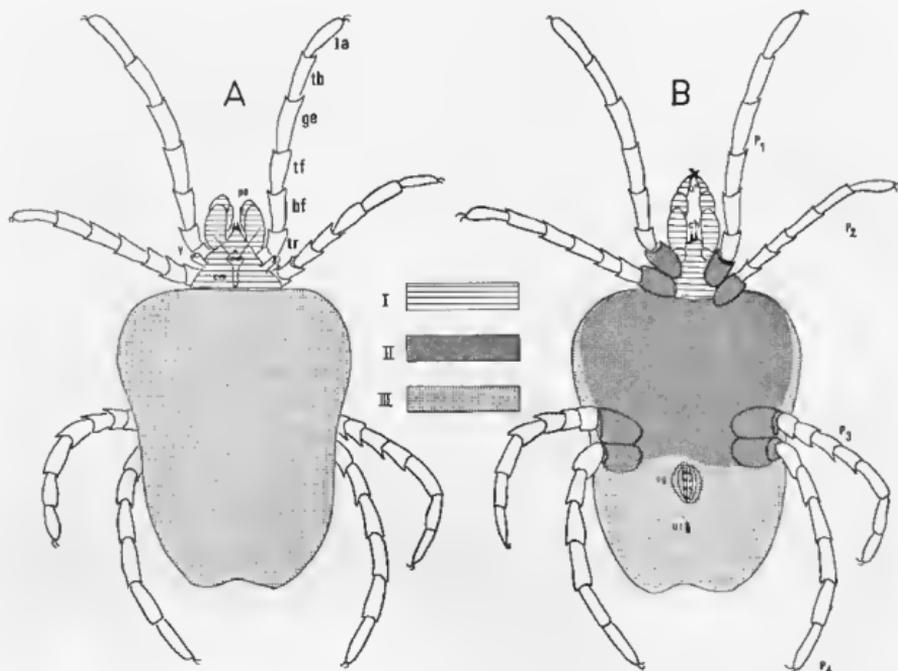


FIG. 27. — Organisation générale des nymphes ou des adultes de *Thrombidiidae*, terminologie en soma. A : adulte, vue dorsale ; B : adulte, vue ventrale. (I : épiprosooma, II : opisthosoma, III : opisthosoma, *cm* : crête métopique, *pa* : palpe, *y* : yeux, *ch* : chélicère, *og* : ouverture génitale, *ur* : uropore).

poils sont les homologues des poils *AM* du scutum sensoriel larvaire. Cette opinion trouve sa justification dans l'ontogenèse du ou des poils *AM* larvaires des *Leeuwenhoekiiidae* et des *Trombiculidae*.

Chez les *Leeuwenhoekiiidae* (fig. 28 D) le scutum sensoriel larvaire est caractérisé par la formule  $6N - 2bo$ , donc par deux poils *AM*. Aux stases actives suivantes, sur le tectum ou vertex, il y a toujours 2 poils. Parmi les espèces dont on connaît le stade larvaire et le stade nymphal, citons : *Acomatacarus arizonensis* Ewing, 1942, *A. plumosus* Greenberg, 1951, *Hannemania eltoni* Sambon, 1928 (fig. 28 D), *H. dunnii* Sambon, 1928, *Leeuwenhoekia americana* (Ewing, 1942), *Whartonia senese* (Greenberg, 1952), *Chotia setosa* Brennan, 1946. Ces espèces possèdent deux poils *AM* à la stase larvaire et on retrouve ces deux poils aux stases actives suivantes.

Chez les *Trombiculidae*, le problème est plus intéressant. Ou bien les poils *AM* à la stase larvaire peuvent disparaître (*Gahrlepiinae*, formule :  $4N - 2bo$ ), ou bien il n'en subsiste qu'un (*Trombiculinae*, formule :  $5N - 2bo$ ). Aux stases actives suivantes, on constate que le tectum des *Gahrlepiinae* est glabre et que celui des *Trombiculinae* possède un poil.

Les exemples concernant les *Trombiculinae* sont trop nombreux pour être mentionnés, citons le plus connu d'Europe : *Neotrombicula autumnalis* (Shaw, 1790), (fig. 28 G). Parmi les *Gahrlepiinae*, dont on connaît une stase active post-larvaire, citons *Walchia enode* (Gater, 1932), *W. rustica* (Gater, 1932), *W. lewthwaitei* (Gater, 1932), *Gahrlepiea ciliata* (Gater, 1932) (fig. 28 H), *G. ornata* Womersley, 1952 et *G. hirsuta* Radford, 1946. Ces espèces qui n'ont pas de *AM* à la stase larvaire ont un tectum

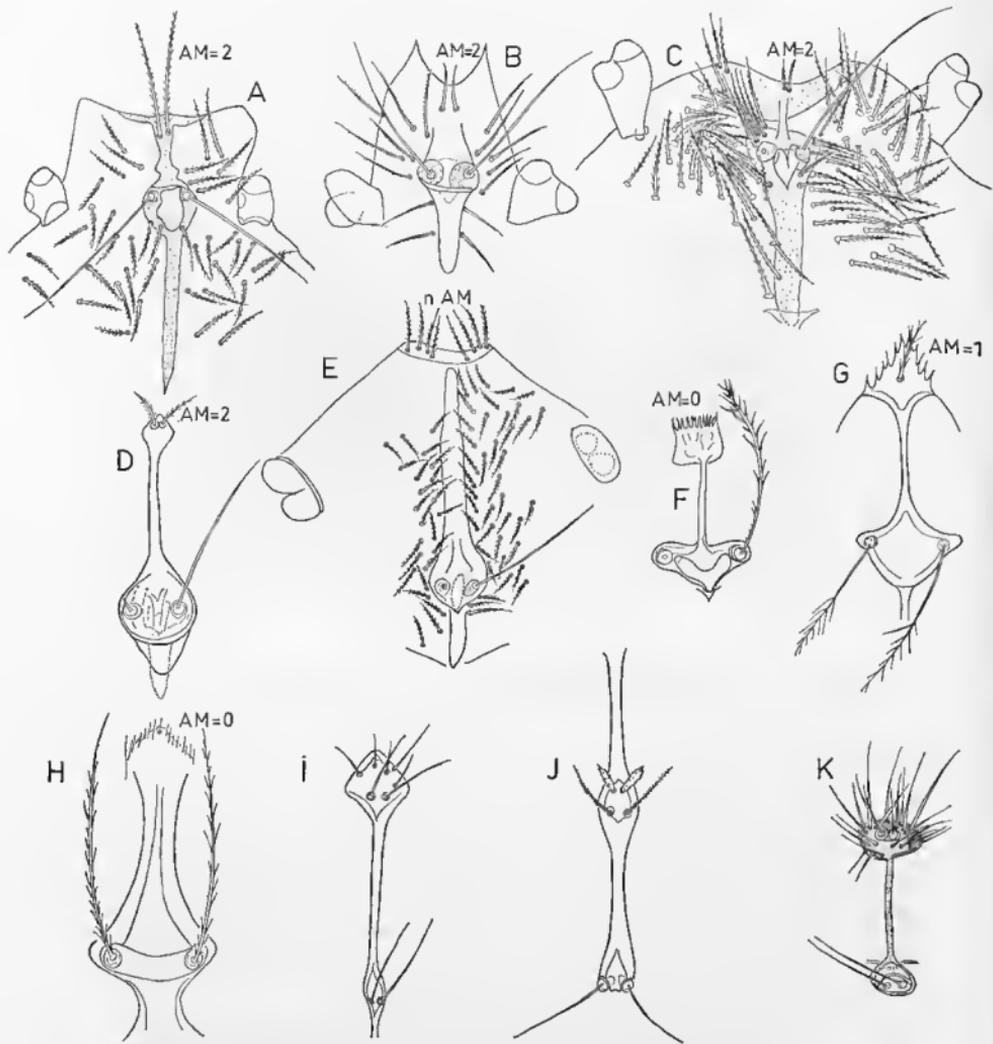


FIG. 28. — Différents types de crêtes métopiques chez les nymphes ou adultes de *Thrombidoidea* et *Erythrooidea*. A : *Variathrombium castrii* ; B : *Podothrombium remyi* ; C : *Caenothrombium cypriensis* ; D : *Hannemania eltoni* ; E : *Pedothrombium pilosum* ; F : *Walchia americana* (d'après Crossley, 1950) ; G : *Neothrombicula autumnalis* (d'après André, 1939) ; H : *Garhliepia ciliata* (d'après Womersley, 1952) ; I : *Balautium curtipapillum* (d'après Schweizer, 1951) ; J : *Fossonia* sp. (d'après Southcott, 1946) ; K : *Erythraeus* sp.

glabre. Certains *Gahrlepiinae* appartenant au genre *Schoengastiella* Hirst, 1915 ont une formule scutale brute  $6N - 2bo$ , ils possèdent donc apparemment deux poils *AM*, mais les auteurs spécialistes sont unanimes à penser que ces *AM* ne sont pas homologues des poils *AM* des *Leeuwenhoekiiidae* et des *Trombiculinae*, et qu'il s'agit de poils surnuméraires que nous devrions alors dénommer néotriches. Cette hypothèse ne se vérifie pas car aux stases actives suivantes, on remarque que sur le tectum de ces différentes espèces s'insère un poil. C'est le cas en particulier de *S. ligula* (Radford, 1946), *S. punctata* (Radford, 1946) et *S. ceylonica* Womersley, 1952<sup>1</sup>. Les larves de ces espèces pourraient faire la transition entre les *Trombiculinae* s. s. et les *Gahrlepiinae* s. s.

À la suite de cette étude, il semble que l'on puisse considérer comme homologues des poils *AM* larvaires les deux poils antérieurs à peine différenciés parfois que l'on trouve dans les différentes sous-familles de *Thrombidiidae* citées plus haut. Chez les *Microthrombidiinae* (fig. 28 E) et les *Euthrombidiinae*, ces poils ont subi le phénomène multiplicateur. Chez la nymphe et l'adulte, ce sont probablement les longs poils qui s'insèrent sur le vertex. Nous n'en avons cependant aucune preuve.

## II) LES YEUX.

Les deux paires d'yeux sont situées de part et d'autre de la crête métopique. Ils peuvent être sessiles (*Microthrombidiinae*) ou portés sur un long pédoncule (*Allothrombiniinae* — *Thrombidiinae*). Il y a autant d'yeux à la stase nymphale (ou adulte) qu'à la stase larvaire. Il existe des adultes (ou des nymphes) chez lesquels on ne distingue pas les yeux (*Anomalothrombium nasigerum* André, 1938, *A. squamosum* André, 1958, *A. vuillaumei* Robaux, 1965 et tous les *Spelaeothrombiniinae*). Malheureusement, on ne connaît pas les larves de ces espèces. Il serait en effet intéressant de savoir si les yeux peuvent disparaître au cours de l'ontogenèse comme cela semble être le cas chez quelques *Trombiculidae*. Il serait également intéressant de savoir si une larve peut avoir moins d'yeux que son adulte. Pour cette dernière hypothèse, le cas ne s'est pas présenté dans les familles voisines que nous étudions avec les *Thrombidiidae*.

## B. — LE GNATHOSOMA

Cette partie du corps diffère beaucoup de celle de la larve. À l'exception des chélicères<sup>2</sup>, les poils ont recouvert tous les organes.

### I) LES CHÉLICÈRES.

Ce sont les seuls organes qui, chez les *Thrombidiidae* n'ont pas été touchés par la métamorphose qui a eu lieu entre la stase larvaire et la nymphe par exemple : elles restent du type « Thrombidion » (fig. 29 C)<sup>2</sup>. Chez les *Smarididae*, il semble utile de le souligner, la métamorphose a atteint cette partie du corps : du type « Thrombidion » chez les larves, les chélicères deviennent styloformes dès la nymphe.

### II) LES PALPES.

Les palpes sont difficilement reconnaissables. D'une part, la plétotrichie a effacé la personnalité des poils larvaires, d'autre part, les articles sont parfaitement différenciés. Le trochanter, en particulier

1. La plupart des exemples concernant les stases nymphales ou adultes des *Trombiculidae* et des *Leeuwenhoekiiidae* ont été tirés des ouvrages de Womersley (1952) et de Crossley (1960).

2. Toutefois, chez *Moyanella gigax* Boshell et Kerr, 1942, nous avons signalé que sur le mors fixe des chélicères s'inséraient de nombreux poils (Robaux, 1967 c).

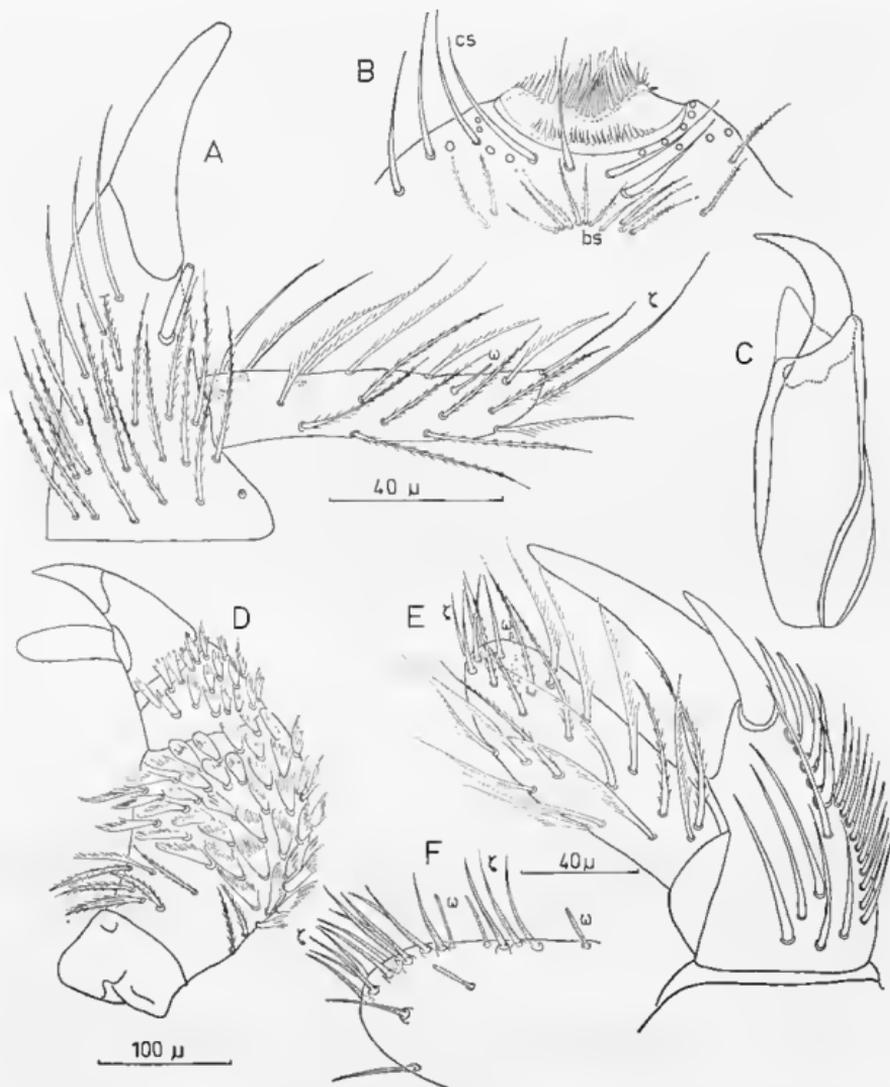


FIG. 29. — Le gnathosoma chez les nymphes ou adultes de *Thrombidiidae*. A : tarse et tibia palpaire de *Microthrombidium vilheanorum*, face externe ; B : extrémité distale du gnathosoma chez *Caenothrombium unisetosum* ; C : chélicère de *Thrombidium* ; D : palpe de *Camerothrombium andrei* ; E : tarse et tibia palpaire de *Compylothrombium barbarum*, face interne ; F : extrémité distale du tarse palpaire de *Caenothrombium unisetosum*.

est développé. Fémurs, genoux, tibias et tarses sont couverts d'une multitude de poils qui, chez certaines espèces, ont un aspect intermédiaire entre les poils normaux barbulés et les poils élaborés de la face dorsale de l'opisthosoma (fig. 29 D). A l'extrémité du tarse palpaire on peut reconnaître les eupathidies. En nombre variable, elles sont lisses. Leur taille peut varier, surtout chez les *Microthrombidiinae* (fig. 29 A, E et F). Chez ces animaux il n'y a qu'un solénidion antiaxial sur cet article. Chez de nombreux *Thrombidiinae*, nous avons signalé la présence de plusieurs solénidions (jusque 6) sur le tarse palpaire (Robaux, 1969 a) (fig. 29 F). La multiplication de ces phanères ne se produit qu'à la stase adulte. Quand il y en a plusieurs, ils peuvent être aussi bien en position antiaxiale qu'en position paraxiale.

Chez la plupart des *Microthrombidiinae* et *Euthrombidiinae*, certains poils du tibia palpaire prennent un aspect spiniforme et s'alignent selon des rangées longitudinales dorso-latérales. Ces formations sont appelées *peignes* (fig. 29 E). Chez les *Allothrombidiinae* et les *Thrombidiinae* (sauf chez les *Podothrombium* et *Variathrombium*) il n'existe pas de tels peignes. Le nombre de peignes, leur disposition les uns par rapport aux autres, le nombre de poils par peigne, caractérisent chaque espèce. Signalons que beaucoup de nymphes n'ont qu'un peigne.

Parmi les poils du palpe, un seul a gardé son originalité larvaire et résisté au phénomène multiplicateur : il s'agit de la griffe terminale du tibia qui, on l'a vu, est considéré comme un poil modifié<sup>1</sup>. Aux stases actives post-larvaires, elle est unique et en position terminale.

### III) LE SUBCAPITULUM.

Les poils du subcapitulum n'ont pas échappé au phénomène multiplicateur. Les poils lisses, autour de l'orifice buccal de la nymphe ou de l'adulte sont probablement les homologues de la paire de poils *cs* que l'on a décrite chez les larves. Les poils *bs* larvaires ont perdu leur originalité : ils recouvrent tout le dessous du subcapitulum. Les espèces qui possèdent un anneau buccal à la stase larvaire, ont perdu cette adaptation aux stases actives suivantes : la bouche, chez les *Thrombidiidae*, est entourée de protubérances molles, hyalines, parfois laciniées (fig. 29 B).

Dans le chapitre III, nous avons décrit à plusieurs reprises le trajet du canal podocéphalique *pcp*. Celui-ci est le système évacuateur des glandes coxales. On le retrouve au même endroit chez la nymphe et l'adulte. Il ne doit pas être confondu avec le système trachéen avec lequel il a quelques points de ressemblance ; il est plus latéral et débouche en avant du pilier éphippial. Feider (1950 b), qui l'a décrit chez de nombreuses espèces, le confond avec les trachées, aussi l'appelle-t-il « tronc trachéen latéral ».

Les trachées et l'orifice externe qui conduisent l'air sont une acquisition des nymphes ; les larves n'en possèdent pas<sup>2</sup>. Nous n'étudierons pas ici l'appareil respiratoire. L'étude en a été faite soigneusement par Feider (1950 b). Rappelons que l'ouverture des trachées se place au niveau de deux stigmates situés entre les chélicères. Le passage de l'air se fait par deux troncs trachéens principaux qui passent à travers les piliers éphippiaux (« gaine chitineuse » de Feider) avant de se subdiviser en de multiples petites trachées qui vont « irriguer » le corps. La présence ou l'absence, au-dessus des stigmates respiratoires, d'alvéoles (taenidies) formant les péritèmes, a permis à Feider de diviser les *Thrombidiidae* en deux familles *Peritremothrombidiidae* (*Allothrombidiinae* et *Thrombidiinae*) et *Stigmothrombidiidae* (*Microthrombidiinae*, *Spelaeothrombidiinae*, *Euthrombidiinae*...).

Dans les familles voisines, si le canal podocéphalique a été quelque peu étudié on ne sait pratiquement rien sur la structure de l'appareil respiratoire : Grandjean (1959) signale que chez *Balaustium florale* « les stigmates de ces trachées sont prolongés à la surface dorsale du capitulum par des taenidies alvéolées (les péritèmes des auteurs) ». Feider est le seul auteur à s'être intéressé à cette partie du corps chez les Acariens proches de *Thrombidiidae* et à en avoir dégagé la phylogénèse.

1. Signalons cependant un changement de structure : la griffe larvaire est bifide ou trifide, celle de l'adulte ou de la nymphe est d'un seul tenant.

2. Les larves de *Lecuwenhoekiiidae* semblent posséder des trachées : l'ouverture se situerait en avant des coxae T.

## C. — L'OSPITHOSOMA

## I) LA FACE DORSALE.

La plétotaxie des poils a effacé les caractères larvaires aussi bien chez la nymphe que chez l'adulte. A une distribution définie et souvent réduite se substituent, sur cette partie du corps, dès la nymphe, l'abondance et le désordre. Le scutellum a disparu, et les poils, en dehors du fait qu'ils sont surabondants, ont totalement changé d'aspect. Il peut même y en avoir de deux ou trois sortes (chez les *Microthrombidiinae* en particulier). En général, plus il en existe de sortes, plus leurs formes sont élaborées : chez *Mastothrombium oltenicum* Feider, 1955, s'insèrent côte à côte des poils claviformes, des poils en massue et des poils barbulés ordinaires (fig. 30 I, J, K et L). Avec les espèces tropicales, l'aspect des poils dépasse ce que l'on peut imaginer : poils globuleux des *Coccothrombium* Feider, 1952, poils parachutes de certains *Camerothrombidiium* Thor, 1936 (fig. 30 C, D), poils spatulés des *Laminothrombium* Womersley, 1945, poils en chandeliers des *Hiothrombidiium* Womersley, 1945 (fig. 30 G, H), poils arborescents des *Dendrothrombidiium* Thor, 1936 (fig. 30 E, F). C'est à l'extrémité postérieure de l'opisthosoma qu'ils atteignent en général leur plus grand développement.

Chez les *Euthrombidiinae*, l'extrémité postérieure de l'opisthosoma est protégée par une plaque ovoïde qui caractérise la sous-famille. Sur ce scutum s'insèrent des poils barbulés.

Chez certains *Spelaeothrombiinae* du genre *Neotyphlothrombium* Robaux, 1968, on note, sur la face dorsale de l'opisthosoma, la présence de « zones glandulaires » disposées symétriquement de part et d'autre de l'axe général du corps. On ignore tout de ces formations signalées aussi chez certains *Thrombellidae* du genre *Thrombella* Berlese, 1887.

Dans les familles proches, les poils changent de forme au cours de l'ontogenèse. Ils sont construits sur le même type : un axe chitineux (plus ou moins enflé) avec des barbules latérales prenant parfois l'aspect d'épines. L'évolution semble se faire à partir du type barbulé. Dans certains cas, les poils perdent une partie ou la totalité de leurs barbules, dans d'autres cas, les barbules s'alignent ou deviennent spiniformes, denticulées...

## II) LA FACE VENTRALE.

## a) La pilosité.

Les poils perdent leurs formes extraordinaires, d'arrière en avant, pour devenir des poils barbulés simples.

## b) L'uropore.

Dès la nymphe l'uropore est fonctionnel. A cette stase, l'orifice excréteur est entouré de deux lèvres latérales formant un « toit » au-dessus de l'ouverture longitudinale (fig. 31 B). Chaque lèvre porte quelques poils, en général peu différenciés. Toutefois, de nombreux *Thrombidiinae* ont des lèvres glabres à cette stase.

A la stase adulte, les lèvres qui bordent l'uropore sont plus développées et garnies de nombreux poils. L'uropore des mâles et des femelles peut être différent. Chez les *Microthrombidiinae*, *Euthrombidiinae* et *Spelaeothrombiinae*, les mâles ont des lèvres (ou valves) plus grandes et plus velues que chez les femelles. Souvent, elle se prolongent par une membrane hyaline finement découpée (fig. 31 C et G). Feider (1959), les appelle uropore hétérouropore macrande. Elles forment un « toit » saillant au-dessus de l'orifice excréteur. Lorsqu'elles sont planes, de même taille et aussi velues chez les deux sexes, l'uropore est qualifié du nom d'uropore isouropore : chez la plupart des *Thrombidiinae* et des *Allothrombidiinae*.

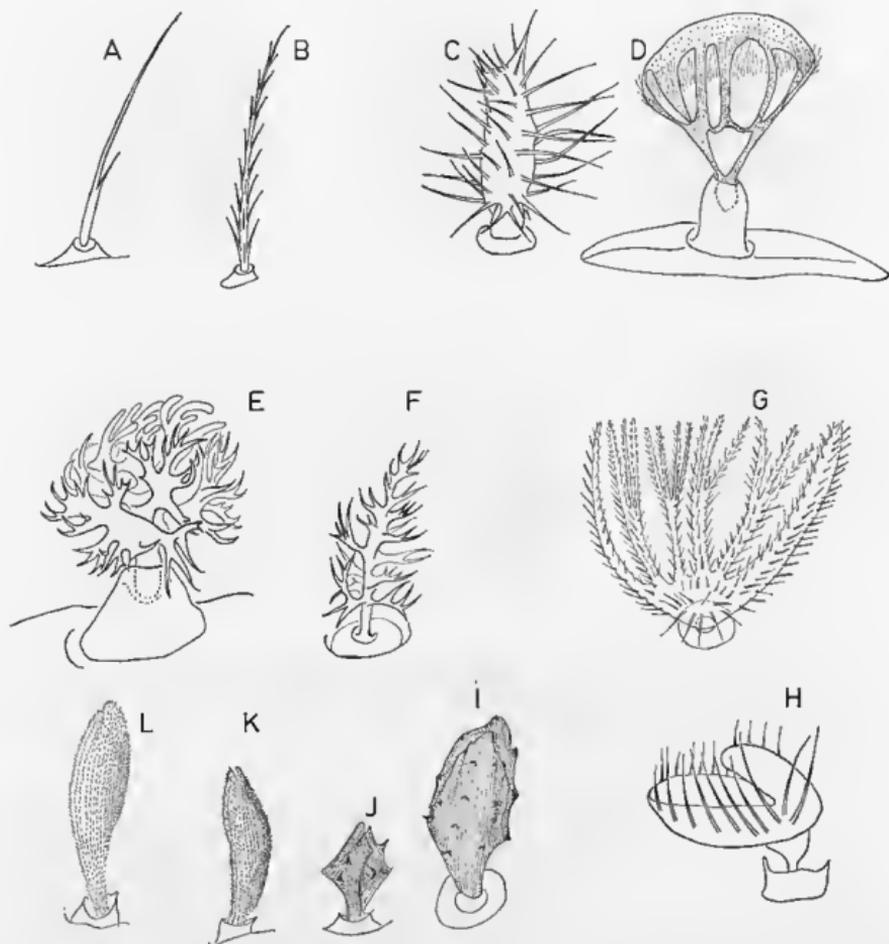


FIG. 30. — Différents types de poils dorsaux chez les nymphes ou adultes de *Thrombidiidae*. A : *Podothrombium remyi* ; B : *Allothrombium fuliginosum* ; C et D : *Camerothrombidium andrei* ; E et F : *Dendrothrombidium betachi* ; G et H : *Hiothrombidium caecum* (d'après André, 1962) ; I, J, K et L : *Mastothrombium allenicum*.

Chez certains *Johnstonianidae*, les valves entourant l'uropore de la femelle sont légèrement plus développées que celles du mâle. Elles portent souvent un plus grand nombre de poils. Chez les *Thrombellidae*, le même phénomène se reproduit, plus atténué. L'uropore est alors qualifié d'uropore hétéropore micrandre.

Chez les *Trombiculidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, *Erythraetidae*, *Smarididae*, le problème n'a pas été abordé de façon satisfaisante.

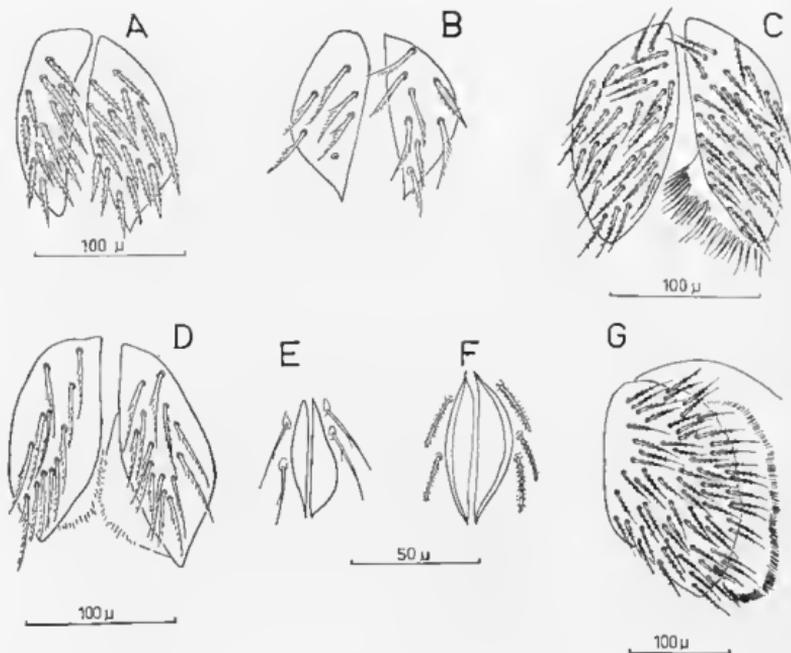


FIG. 31. — Sclérites externes entourant l'uropore chez les nymphes ou adultes de *Thrombidiidae*. A : chez la femelle de *Camerothermbium rasum* ; B : chez la nymphe de *C. rasum* ; C : chez le mâle de *C. rasum* ; D : chez la femelle de *Campylothrombium barbarum* ; E : chez le mâle de *Podothermbium strandi* ; F : chez la femelle de *Thrombidium cancelae* ; G : chez le mâle de *C. barbarum*.

### c) L'appareil génital.

Dès la stase nymphale, l'orifice génital fait son apparition. Il est entouré de deux paires de sclérites longitudinaux que nous appelons centrovalves et épivalves. Sur celles-ci s'insèrent des poils, le plus souvent lisses sur les centrovalves, légèrement barbulés sur les épivalves. À cette stase, les poils sont peu nombreux et souvent disposés sur une seule rangée (*Microthrombidiinae* en particulier) (fig. 32 F). Sous ces sclérites, s'ouvre une chambre indifférenciée entourée de deux paires de verrues (ou ventouses) génitales. Chez certains *Allothrombiinae*, il y en a trois paires. Rappelons que l'apparition des verrues génitales est en relation directe avec l'existence, à la stase larvaire, de l'organe de Claparède. Les Acariens ayant cet organe verront se développer, à chaque stase post-larvaire, une paire de verrues. On ignore pourquoi les nymphes du genre *Allothrombium* possèdent les trois paires des *Thrombidiidae* adultes dès cette stase, étant entendu que la troisième et dernière paire apparaît à la tritonymphie.

Les *Smarididae* et les *Erythraetidae*, qui n'ont pas d'organe de Claparède à la stase larvaire, n'ont pas de verrues génitales.

En général, à la stase nymphale, il est impossible de préciser le sexe, d'après les caractères externes. Toutefois, Feider (1950) a mis en évidence des caractères sexuels dès cette stase chez *Euthrombidium odorheense* Feider, 1938 : « La nymphe femelle présente un bouchier périgénital et l'uropore

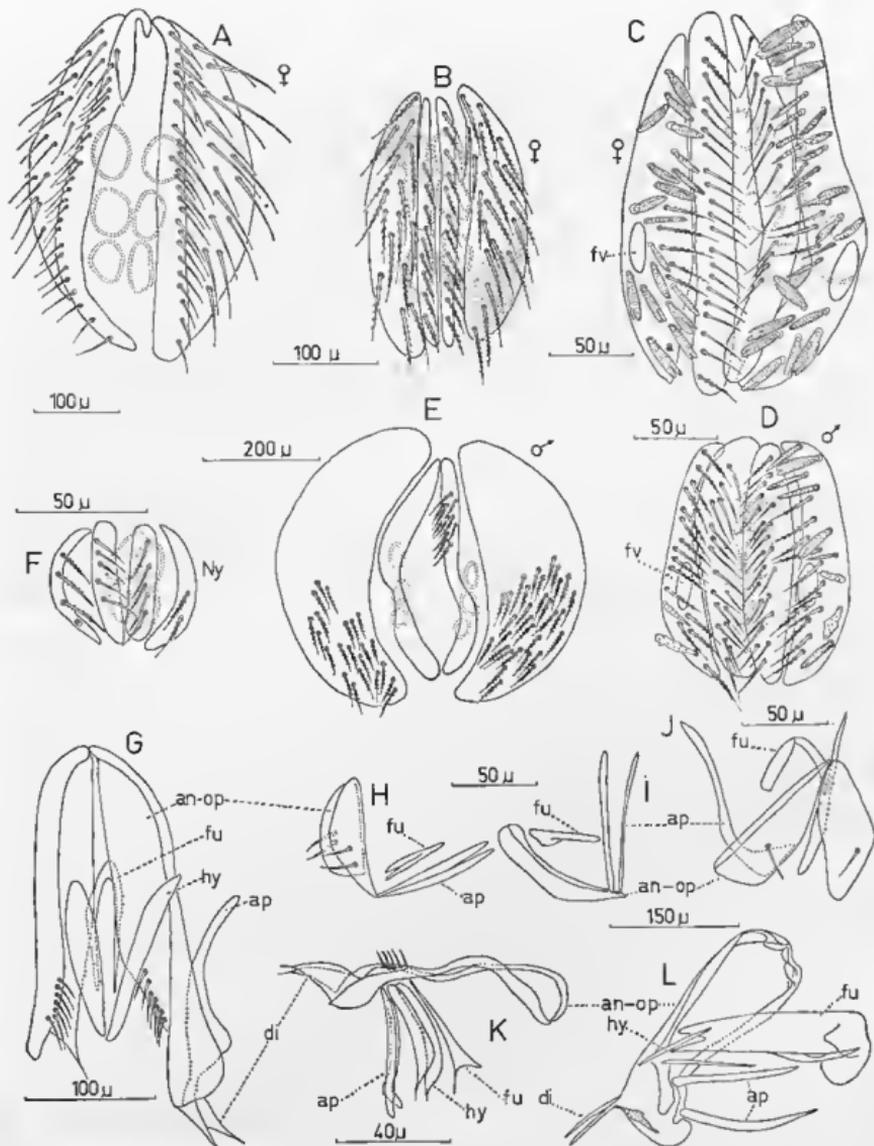


FIG. 32. — Ouverture génitale chez les nymphes et adultes de *Thrombididae*. A : sclérites entourant l'ouverture génitale chez la femelle de *Podothrombium remyi*; B : *idem* chez la femelle de *Thrombidium geniculatum*; C : *idem* chez la femelle de *Mastothrombium olenicum*; D : *idem* chez le mâle de *M. olenicum*; E : *idem* chez le mâle de *T. geniculatum*; F : *idem* chez la nymphe de *Platythrombidium fuscicommum*; G : pièces internes du squelette génital chez les mâles de *T. geniculatum*; H : *idem* chez *M. olenicum*; I : *idem* chez *Microthrombidium marcandrei*; J : *idem* chez *P. fuscicommum*; K : *idem* chez *Dolicho-thrombium fournierae*; L : *idem* chez *Allothrombium meridionale*. [fv : fossette valvaire, an-op : anellus-operculum, di : diverticulum, ap : apodème, hy : hypoapodème, fu : furca].

est glabre. La nymphe mâle est dépourvue de bouclier périgénital et son uropore porte dix poils barbules ».

A la stase adulte, comme chez la nymphe, deux paires de sclérites entourent l'ouverture génitale de chaque côté, sur lesquels s'insèrent de nombreux poils. Sur les centrovalves, ils peuvent être lisses ou barbules et disposés sur une ou deux rangées chez les *Microthrombidiinae*, barbules et sur plusieurs rangées chez les *Allothrombidiinae* et les *Thrombidiinae*. (Une exception doit être faite pour les *Podothrombium* où les poils s'insèrent sur les centrovalves peuvent être tous lisses (fig. 32). Sur les épivalves, les poils sont répartis sur plusieurs rangées ; le plus souvent, ils sont barbules. Chez bon nombre de *Microthrombidiinae*, ils ont un aspect intermédiaire entre les poils dorsaux et les poils barbules. Chez de nombreuses espèces appartenant à toutes les sous-familles, nous avons mis en évidence sur ces sclérites une zone d'aspect poreux appelée *fosslette valvaire*. Une étude histologique devrait nous permettre de connaître le rôle de ces « fossettes ». Dans presque toutes les sous-familles, les sclérites qui entourent l'orifice génital sont plus grands chez les femelles. Toutefois, chez certains *Thrombidiinae* du genre *Thrombidium*, les sclérites peuvent être deux à trois fois plus grands chez les mâles que chez les femelles : les épivalves sont alors plus développées. Elles englobent les centrovalves (chez *Thrombidium dacinum* Feider, 1958, *T. semilunare* Feider, 1955, *T. heterotrichum* Berlese, 1910, *T. geniculatum* Feider, 1955 et *T. cancelai*) (fig. 32 B-E).

Sous les sclérites, on aperçoit les trois paires de verrues génitales. Les antérieures ont souvent un diamètre supérieur aux paires postérieures. Derrière elles s'ouvre une chambre, limitée à l'avant chez les mâles par un arc ayant l'aspect d'un fer à cheval, appelé *anellus-operculum* (Robaux, 1964). C'est un organe double, soudé à son extrémité antérieure. Les extrémités portent souvent des poils, entre 3 et 8 chez les *Thrombidium* (fig. 32 G et K), 2 chez presque tous les *Microthrombidiinae* (fig. 32 H, I et J). Ces poils sont les poils *eugénitaux*. Chaque branche de l'*anellus-operculum* peut se prolonger par une membrane, plus ou moins sclérifiée, appelée *diverticulum*.

A l'extérieur de la chambre, mais entourant celle-ci, on observe d'autres pièces : une paire d'*apodèmes*, longues baguettes qui s'articulent avec la base de l'*anellus-operculum*, et une paire d'*hypopodèmes*, pièces plus petites qui s'appuient sur les zones proximales de l'*anellus-operculum* et des apodèmes. Tout au fond de la cavité génitale, s'appuyant sur les parois externes de la chambre génitale, on trouve une pièce en forme de « U » ou de « V » renversé que l'on appelle *furca*. Ces pièces doivent intervenir dans le modelage du spermatophore ou dans la progression du sperme. Elles ne sont jamais apparentes à l'extérieur.

Chez les femelles, on ne rencontre aucune de ces pièces. Derrière les verrues génitales s'ouvre une chambre qui correspond peut-être au sac pré-génital observé par Grandjean (1947 a) chez *Oecosmaris collitricha*.

Chez les *Trombiculidae*, l'orifice génital est entouré de deux sclérites semblables à ceux que nous avons décrits chez les *Thrombidiidae*. Chez certains mâles, les poils postérieurs des centrovalves peuvent prendre l'aspect de brosse : *Eutrombicula goeldii* (Oudemans, 1911), (Vercammen-Grandjean, 1966) ou d'éventail : *E. splendens* (Ewing, 1913). On observe également des arcs sclérifiés chez les mâles : ceux-ci n'ont pas été étudiés d'une manière systématique.

Chez les *Leeuwenhoekiiidae*, à la stase adulte, il peut n'y avoir que deux paires de verrues génitales : ce sont les mêmes que celles de la deutonymphe.

Chez les *Johnstonianidae*, sclérites externes et verrues génitales sont comparables à ceux des *Thrombidiidae*. Les pièces internes du mâle sont les mêmes : l'*anellus operculum* est cependant plus sclérifié : il a la forme d'une coupe et porte quatre paires de poils eugénitaux.

Chez les *Tanaupodinae*, à l'avant des deux paires de sclérites entourant l'ouverture génitale, on observe un organe, parfois exsertile, pouvant avoir l'aspect d'une verrue génitale, que l'on nomme *infundibulum*. Sa fonction et son origine sont inconnues.

Chez les *Thrombellidae*, les sclérites externes ont parfois des formes élaborées de profondes échancrures coupent les épivalves en deux chez *Nathrothrombidium otiorum* Berlese, 1902. On distingue en outre sur ces valves des protubérances postérieures probablement glandulaires. Le centre des épivalves des mâles s'orne de poils en éventail caractéristiques. Le squelette génital est présent, mais glabre. Il n'y a qu'une paire de verrues génitales chez la nymphe, deux paires chez l'adulte.

Chez les *Erythraeidae* et *Smarididae*, on n'accorde que peu d'importance à l'ouverture génitale et aux sclérites qui l'entourent. Grandjean (1947 a), ne signale qu'un sclérite garni de poils chez *Smaris latreilli* et *Ocosmaris callitricha*. Les verrues génitales manquent (il n'y a pas d'organe de Claparède). Grandjean signale d'autre part que « l'armature chitineuse de l'organe mâle est compliquée et volumineuse. Elle porte de nombreux poils eugénitiaux ».

#### D. — LE PODOSOMA ; COXAE ET RÉGION COXISTERNALE

Les coxae (4 paires) sont soudés au corps et accolés deux par deux : deux paires à l'avant, deux paires à la hauteur de l'ouverture génitale. Les bords des coxae sont soulignés par un épaississement apodématique. Les coxae sont couverts de poils plus nombreux chez l'adulte que chez la nymphe.

La région sternale, située entre les coxae homologues, est couverte de poils barbulés. À l'avant des coxae I, il existe un endosternite transversal. À ses extrémités, on note la présence d'attaches musculaires. Il serait intéressant de rechercher les relations qui existent entre cet endosternite, le sillon disjugal et le sillon séjugal.

Dans les familles voisines, les coxae sont disposés comme chez les *Thrombidiidae*. Chez les *Trombiculidae*, il est à noter que les coxae des pattes I se prolongent par deux plaques coxales, appelées plaques précoxales. Celles-ci peuvent fusionner : elles forment la plaque sternale. Chez les *Johnstoniidae*, les coxae I se prolongent par la *pars-medialis* déjà présente à la stase larvaire.

#### E. — LES PATTES

##### 1) CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Aussi bien chez les nymphes que chez les adultes, il y a quatre paires de pattes (3 paires chez la larve). Dans tous les cas, les fémurs sont divisés en basifémurs et téléfémurs. Très souvent, les pattes I sont plus longues. Chez certains *Podothrombium* (fig. 34 C) et *Microthrombidiinae*, et plus particulièrement dans cette dernière sous-famille, des formes tropicales comme *Orthothrombium africanum* André, 1962, *Microthrombidium longipes* André, 1962, les pattes IV peuvent être plus longues que les pattes I et parfois plus longues que le corps.

L'ambulacre a le même aspect de la patte I à la patte IV, sauf la taille, plus petite à la patte I. Il est bidactyle : l'ongle larvaire central a disparu. Les pattes I n'ont pas un rôle ambulateur, mais exploratoire. Elles sont relevées au-dessus de l'épipsoma (fig. 1, 33). Peut-être faut-il rechercher la cause de la régression des ongles des pattes I dans la position même des pattes. Au repos, l'extrémité distale du tarse repose sur le sol. Il n'y a plus de poils ni d'ongles spécialisés dans le saut. Chez les *Allothrombidiinae*, il existe deux poils en forme de balai-brosse que l'on appelle *empodium*. Ces poils sont situés entre les ongles des 4 paires de pattes. Grandjean (1943 b), qui en a fait l'étude, conclut qu'il ne peut s'agir d'un *empodium* puisqu'ils ne sont pas fixés sur la pièce basilaire qui actionne les ongles. Ils suivent par contre leurs mouvements. Il s'agit de poils aliformes, caractérisés par une « tige creuse, presque sans racine, aplatie dans un plan vertical et garnie d'un seul côté dans ce plan par une rangée unique et serrée de tigelles qui s'épanouissent en gerbes, transversalement au poil et émettant nombreuses ramifications ». Ces poils seraient primitifs. Ils auraient échappé à la multiplication uniformisante qui a frappé les autres poils et auraient pris secondairement l'aspect d'un *empodium*. On peut les rapprocher des poils aliformes des *Anystidae*.

En ce qui concerne la forme des articles des pattes, on peut signaler que le tarse I peut devenir, chez certains *Microthrombidiinae*, aussi large que long (fig. 34 D-E). Rappelons aussi la curieuse coales-



FIG. 33. — *Coccothrombium* sp. : Habitus.

cence du tibia et du tarse chez *Hygrothrombidium tibiotarsale* Robaux, 1969 (Robaux, 1969 b) (fig. 34 G). Signalons également le « télescopage » des articles de la 4<sup>e</sup> paire chez les *Coccothrombium* Feider, 1952 (fig. 33-34 F). Chez un grand nombre de *Microthrombidiinae*, les bords latéraux antérieurs des articles peuvent présenter des prolongements lamelleux chitineux, en dents de scie (genre *Pedothrombium* Womersley, 1945, *Mediothrombium* André, 1958 et chez quelques *Microthrombidium*) (fig. 34 E). Chez les formes qui ont les pattes IV plus longues que le corps, le trochanter est souvent volumineux. Ignorant tout de la biologie de ces espèces, nous pensons qu'il s'agit d'animaux « coureurs » : le développement du trochanter pourrait être en relation avec la « cause » (fig. 33).

## II) CHÉTOTAXIE.

### a) Les poils normaux *n*.

Ils sont nombreux sur les articles : il n'est pas question de reconnaître tel ou tel poil larvaire. La pléotrichie a effacé les caractères de la larve. Comme les poils dorsaux, ils ont subi des modifications : certains sont courts et barbulés, d'autres ont des formes intermédiaires entre le poil barbulé simple et le poil dorsal ou ventral. En général, ils sont simples sur les tarse. Chez les *Coccothrombium* certains poils de la 4<sup>e</sup> paire ont une forme curieuse qui ne rappelle en rien la pilosité dorsale ; André (1958) les décrit ainsi : « Ils sont en forme de feuille de palmier ou de main dont les doigts seraient ployés ». Les poils sont plus longs en allant du tarse vers le trochanter, de la face dorsale vers la face ventrale, de la patte I vers la patte IV.

### b) Les poils *k*.

On arrive parfois à les retrouver parmi les poils qui s'insèrent sur les genoux et les tibias I. On les confond avec les eupathidies : ils ont la même taille et sont canaliculés comme elles. Il n'y en a jamais sur les pattes III et IV. La multiplication de ces poils n'a pas été étudiée systématiquement. Apparemment, il ne semble pas qu'il y ait multiplication de ces phanères dans les cas extrêmes de néotrichie, comme cela est le cas chez les adultes de quelques *Smarididae* (Grandjean, 1947 a).

### c) Les famuli.

Ces poils existent aux stases nymphale et adulte sur les tarse I et II. Ils sont difficiles à observer car ils conservent leur petite taille et sont cachés par les autres phanères de l'article. Ils sont toujours uniques.

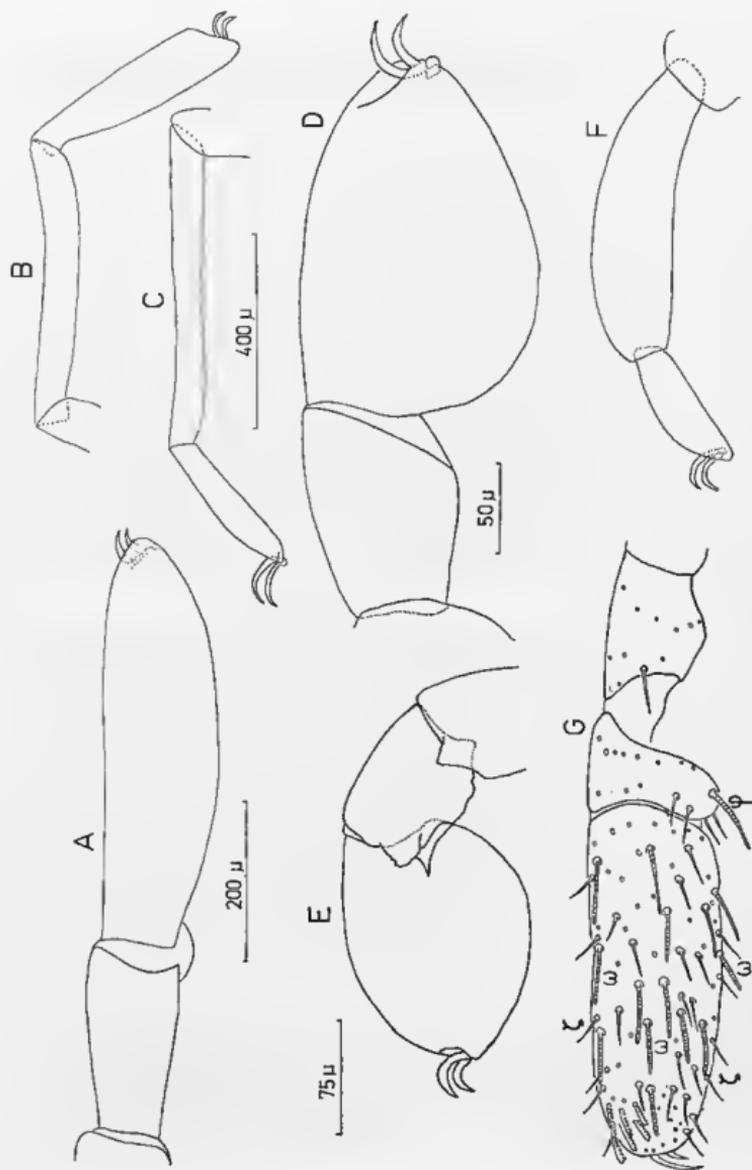


FIG. 34. — Différents types d'articles de pattes chez les nymphes ou adultes de Thrombidiidae. A : tarse et tibia I de *Campylothrombium barbarum* ; B : tarse et tibia I de *Podothrombium peragile* ; C : tarse et tibia IV de *P. peragile* ; D : tarse et tibia I de *Microthrombidium vilkenorum* ; E : idem chez *M. carvalhoi* [d'après André, 1962] ; F : tarse et genu I de *Hygrothrombidium tibiotarsale*.

## d) Les eupathidies.

Bien qu'ayant perdu leurs caractères larvaires, elles se reconnaissent assez facilement aux stases nymphale et adulte : elles sont de grande taille et lisses, se dressent verticalement à la surface de l'article et leur pointe est dirigée vers l'arrière. Sauf sur le tarse I où elles occupent tout l'article, elles sont dorsales ou latéro-dorsales.

Chez les *Allothrombiinae* et *Thrombidiinae*, dès la stase nymphale, il y en a sur tous les articles à partir du téléfémur. Il y en a non seulement sur la patte I mais aussi sur la patte IV. Leur nombre croît d'arrière en avant et de la patte IV à la patte I. Le plus grand nombre d'eupathidies se rencontre sur le tarse I. La multiplication de ces phanères s'exerce à des degrés divers suivant les formes étudiées. Chez *Allothrombium fuliginosum*, sur les téléfémurs et genoux des pattes III et IV, le nombre d'eupathidies est relativement fixe : entre 3 et 4. Sur les tibias I, suivant les individus, on peut en dénombrer entre 18 et 32. Chez certains *Microthrombidiinae*, il n'y en a pas sur les genoux des pattes III et IV, mais seulement 1 ou 2 sur les tibias et tarses (*Microthrombium fasciatum*). Il y en a toujours moins à la stase nymphale qu'à la stase adulte.

La répartition des eupathidies n'a jamais été étudiée d'une manière systématique dans aucune famille voisine. Cela est dû à leur multiplication et à la difficulté de les trouver et de les dénombrer. Grandjean (1947 a) est le seul auteur qui donne des précisions sur leur répartition chez les *Erythraeidae* et chez les *Smarididae*. Dans tous les cas, l'étude ne porte que sur un ou deux exemplaires. Chez *Oecosmaris callitricha* et *Smaris latreilli*, il constate que l'eupathidie larvaire des tarses II et III reste unique aux stases actives suivantes. Chez *Balaustium florale*, leur nombre passe, de la larve à la deutonymph puis à l'adulte, sur le tarse II, de 2 à 10 puis à 24, sur le tarse III, de 1 à 5 et 11, sur le tarse IV, de 2 à la stase deutonymphale à 6 chez l'adulte. Chez *Hauptmannia*, le nombre d'eupathidies sur les tarse II-III-IV est le même aux stases actives post-larvaires. Dans tous les cas, le nombre d'eupathidies sur le tarse I augmente dès la nymphe et croît encore à la stase adulte.

## e) Les solénidions.

Aux stases actives post-larvaires, ils ont perdu leurs caractères larvaires, en particulier leur taille et leur forme. Ils sont petits et fins, passent inaperçus cachés par les poils *n*. Sauf sur le tarse I où ils recouvrent tout l'article, ils sont toujours dorsaux. Nous pouvons répéter ici ce que nous avons dit à propos des eupathidies, ils se multiplient comme ces dernières et l'on en trouve chez *Allothrombium fuliginosum* aussi bien sur le téléfémur I que sur le téléfémur IV. Leur nombre croît, quelle que soit la sous-famille, à chaque stase active.

À propos du développement pléthotaxique des poils, spécialisés ou non, nous rappelons l'étude que nous avons faite sur *Hydrothrombium cooki* Robaux, 1969, Acarien phréatique de la famille des *Stygothrombiidae* (Robaux, 1969 c). En étudiant le développement de la chétotaxie des pattes de la deutonymph et de l'adulte, nous avons établi un certain nombre de règles que nous allons rappeler brièvement. Nous verrons que, dans un même groupe d'Acariens, elles ont une portée générale puisqu'elles s'appliquent non seulement à *H. cooki*, mais aussi aux *Erythraeidae*, *Smarididae* (dont elles découlent d'ailleurs), aux *Thrombidiidae*, et probablement aussi aux *Trombiculidae* et aux *Leeuwenhoeckidae*. Ces lois dérivent, pour la plupart d'entre elles, des travaux de Grandjean.

1) Aux articles des pattes, la néotrichie, faible ou nulle à la stase larvaire, croît à chaque stase suivante. (Cette règle a une portée générale puisqu'elle peut s'appliquer aux palpes, à l'opisthosoma... exception faite des chélicères).

2) Au tarse I, la multiplication des eupathidies (ou des solénidions) est considérable dès la nymphe et s'accroît encore à la stase adulte. Aux autres articles, cette progression peut être limitée (tarse II des *Smarididae*, où l'eupathidie larvaire reste unique au cours du développement) ou généralisée, n'atteignant cependant que rarement les basifémurs (*Erythraeidae*, *Johnstoniidae*).

3) Un poils fondamental est toujours plus fort lorsqu'il est situé en avant. En d'autres termes, la régression commence par l'arrière : elle attaque d'abord la patte IV, puis la III et sur une patte, elle affecte d'abord les fémurs, puis les genoux, les tibias, et enfin les tarses. Cette règle se traduit de la

manière suivante : il y a davantage d'eupathidies (ou de solénidions) sur un tibia I que sur un tibia II, III ou IV. Dans ce cas, on dit que le caractère eupathidique (ou solénidional) s'affaiblit d'avant en arrière.

4) Les poils *k* restent uniques au cours du développement.

5) Les famuli sont spécifiques des tarsi. Comme les poils *k* ce sont des organes forts qui résistent à la néotriche, contrairement aux poils *n*, aux eupathidies et aux solénidions.

#### E. — LES MUES POST-ADULTES COMPARAISON AVEC LA PÉRIODOMORPHOSE DES DIPLOPODES

Il nous semble utile de préciser, pour terminer ce chapitre, que la stase adulte est l'ultime étape dans la vie d'un Thrombidion. À cette stase, l'animal vit librement, se reproduit et ne mue plus. Ceci semble être la règle générale chez la plupart des *Thrombidiidae* d'Europe. Toutefois, il nous semble intéressant de rappeler les observations de Michener (1946 *b*) sur trois espèces de *Microthrombidiinae* du canal de Panama : *Manriquia bequaerti* Boshell et Kerr, 1942, *M. panamensis* Michener, 1946 et *Microthrombidium maculatum*.

Cet auteur constate qu'au cours de la stase adulte, les mâles et les femelles de ces espèces continuent à muer : « In certain species of *Microthrombidiinae* the adults continue to grow and molt. Each succeeding adult stadium is preceded by a quiescent stage not distinguishable from the preadult. For convenience the term preadult is applied to these stages, although actually they are between (not merely before) adult stages. Even among individuals of a single species the number of adult stadia is highly variable. Thus, in *Microthrombidium maculatum*, the best known species exhibiting adult growth, the number of adult stadia may probably vary from three to seven... Because the body integument stretches, body growth can take place between molts. For this reason, to get information on molts, measurements were made of the last segment of the anterior leg. Although no individuals were reared through numerous lines on the graph indicate the amount of growth accomplished at one ecdysis. This information was obtained by comparing the measurements of exuviae with the mites which emerged from them. An examination of the graph shows that the amount of growth at one molt is highly variable, ranging from as little as 0.02 mm. to as much as 0.19 mm. in the length of the last segment of the front leg. The largest adult measured was three times the size of the smallest ».

Les mues que l'auteur a observées après la stase adulte peuvent être rapprochées de celles que l'on peut obtenir expérimentalement chez certains Argasides. Grandjean (1969) ayant eu connaissance de ce dernier cas émet l'hypothèse qu'à partir du moment où « l'animal est adulte, les mues ultérieures le reproduisent sans changer aucun des caractères précis, c'est-à-dire le laissent à la même stase »<sup>1</sup>. Ces mues successives, l'auteur les nomme « mues de grossissement simple » si l'animal change de peau pour grossir, « mues de répétition » lorsque la taille ne change pas.

En dehors du contexte des mues post-adultes, Michener observe un certain nombre d'anomalies. Celles-ci ne sont signalées que chez les espèces qui muent, et elles ne touchent que les caractères sexuels : le plus souvent, il s'agit d'une régression dans le nombre de verres génitales : « One subadult of *Microthrombidium maculatum* was reared from a normal and apparently uninjured nymph. The subadult had the normal three genital suckers on the left side of the body, but two elongated ones on the right... Another adult... (*M. bequaerti*)... had a total of but four genital suckers, thus resembling a nymph although the suckers were elongated... An adult of *Manriquia panamensis* had two elongate suckers on one side, instead of the usual three ». Nous rapprochons ces observations de celles que nous avons faites à deux reprises sur des individus appartenant à la même sous-famille, celle des *Microthrom-*

1. Ces informations devraient être confirmées, car dans un travail relativement récent de Hoogstral (1956, p. 143) nous pouvons lire : « Frequently repeated remark by workers of the 1905 to 1907 period that *Ornithodoros moubata* may molt after reaching adult hood unquestionably were based on erroneous identification of advanced nymphal stages as adults ». Par contre, de nombreux auteurs signalent qu'après la stase larvaire des *Argasidae* peuvent muer 4,5 et même 6 fois avant de devenir adultes (Aeschlimann 1968).

*bidinae* (Robaux, 1965 a et 1967 a) l'une sur *Camerorthrobidium andrei* Robaux, 1965, espèce de Côte d'Ivoire, l'autre sur *Microthrobidium platychirum* Berlese, 1912, espèce récoltée au Portugal. Pour chacune de ces deux espèces nous avons observé et figuré un individu possédant à l'intérieur de la chambre génitale un anellus-operculum avec deux paires de poils, ce qui indique que les individus sont des mâles, mais ayant par contre, sous les sclérites génitaux seulement deux paires de verrues génitales caractéristiques des deutonymphes. Chez *C. andrei* nous avons signalé (et figuré) que les valves entourant l'uropore n'étaient ni celles d'un adulte mâle (elles ne possèdent pas la fine ciliature latérale) ni celles d'une nymphe (elles sont plus longues et la pilosité reste abondante).

Nous nous demandons à présent si, entre les mues post-adultes observées par Michener et les modifications des caractères sexuels secondaires, il n'existe pas certaines relations de type cause à effet, la cause pouvant être la mue, l'effet, les modifications des caractères sexuels secondaires (uropore en particulier).

Si ce type de relations était établi, nous pourrions le rapprocher du phénomène de la *périodomorphose* mis en évidence exclusivement chez les mâles de Diplopodes, d'abord par Verhoeff entre 1893 et 1923, puis récemment par Halkka (1958), Sahli (1966), Demange (1967) et Mauries (1969). Ce terme de périodomorphose a été créé par Verhoeff en 1923 pour désigner le type de développement suivant : préadulte — mâle adulte — mâle intercalaire — mâle adulte — mâle intercalaire..., où certains mâles adultes subissent des mues qui entraînent chez les individus venant de muer (mâles intercalaires) la régression de certains caractères sexuels secondaires, tels que gonopodes et premières paires de pattes. Ces modifications rendent ces mâles inaptes à l'accouplement. Pour devenir à nouveau adultes, au sens complet du terme, ils doivent alors subir une nouvelle mue (de maturation).

En ce qui concerne les *Thrombidiidae*, nous précisons qu'il ne s'agit dans l'exposé des faits et dans l'interprétation que d'une hypothèse de travail. En effet rien jusqu'à présent ne nous autorise à affirmer que les mues post-adultes observées par Michener sont corrélatives de la régression des caractères sexuels secondaires. Seules quelques concordances étranges nous permettent de soulever ce problème. Le terme de périodomorphose, pour les *Thrombidiidae*, et pour les Acariens en général, ne pourra réellement être employé qu'à la suite d'élevages et d'observations répétées.

## CHAPITRE VII

## CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

L'étude du développement nous montre qu'à chaque étape de leur vie, les *Thrombidions* présentent des caractères qui permettent, soit de les rattacher à un ensemble de familles que l'on regroupe habituellement dans la super-famille des *Thrombidioidae*, soit de les éloigner de plusieurs super-familles ou familles telles que les *Erythraeoidae* et les *Johnstonianidae*.

Les différences s'observent dès la stase prélarvaire : chez les *Erythraeoidae*, nous avons des pré-larves régressives, chez les *Thrombidioidae* des prélarves qui ont conservé un faciès que nous n'hésitons pas à qualifier de cohérent. Elles ont gardé, en particulier, leurs appendices, un pharynx, ce qui montre bien que, dans les temps anciens, les animaux ont dû être actifs à cette stase.

A la stase larvaire, ces deux super-familles sont parfaitement différenciées. Les *Erythraeoidae* se caractérisent par :

- la présence de deux paires de poils bothridiques sur le scutum sensoriel (4 *bo*),
- l'absence d'organe de Claparède,
- une segmentation complète du fémur (*fsp* = 7-7-7),

D'un autre côté, les *Thrombidioidae* présentent :

- une seule paire de poils bothridiques sur le scutum sensoriel (2 *bo*),
- un organe de Claparède entre les coxae I et II,
- une segmentation le plus souvent incomplète du fémur (*fsp* = 7-7-7 à 6-6-6 chez les formes les plus évoluées).

Aux calyptostases suivantes (protonympe et tritonympe) les *Thrombidioidae* se caractérisent par une cuticule le plus souvent glabre. Les *Erythraeoidae*, par contre portent un grand nombre de poils qui s'accroît d'une stase inerte à la suivante.

Aux stases actives post-larvaires (deutonympe et adulte) les *Thrombidioidae* se différencient des *Erythraeoidae* par :

- la présence d'une seule paire de poils bothridiques,
- la présence de verrues génitales ;
- des chélicères du type Thrombidion,
- un capitulum non rétractile,
- un aspect hétéromorphe (par rapport à celui de la larve).

Les *Erythraeoidae* de leur côté se caractérisent par :

- deux paires de poils bothridiques,
- l'absence de verrues génitales,
- des chélicères styliformes,
- un capitulum parfois rétractile,
- un aspect homomorphe.

Entre ces deux super-familles s'intègrent les *Calyptostomaoidea* et les *Johnstonianidae*.

Les *Calyptostomaoidea* ont :

- à toutes les stases actives, une paire de poils bothridiques,
- des organes de Claparède à la stase larvaire, et corrélativement des verrues génitales aux stases suivantes,
- des chélicères du type « Thrombidion » à la stase larvaire, styloformes aux stases actives suivantes,
- un capitulum rétractile aux stases actives post-larvaires.

Il nous faut signaler enfin que la stase prélarvaire de cette super-famille n'a pas encore été décrite.

De leur côté, les *Johnstonianidae* possèdent :

- des prélarves plus ou moins régressives, intermédiaires entre celles de *Balaustium* et celles de *Campylotrombium barbarum* (données personnelles),
- deux paires de poils bothridiques aux stases actives,
- des organes de Claparède à la stase larvaire et, corrélativement des verrues génitales aux stases actives suivantes,
- des chélicères du type « Thrombidion » aux stases actives,
- un capitulum non rétractile également aux stases actives,
- un aspect plus ou moins homomorphe entre la larve et la nymphe (ou l'adulte).

À l'intérieur des *Thrombidoidea*, un certain nombre de caractères permettent une individualisation des différentes familles : *Thrombidiidae*, *Trombiculidae*, *Leeuwenhoekiiidae*, *Trombellidae*, *Stygotrombidiidae*, *Tanaupodidae*, *Rhinotrombidiidae*.

De ces trois dernières familles, on ne connaît ni la stase larvaire ni les calyptostases.

Les *Thrombidiidae* se distinguent par la présence, à la stase larvaire, d'un scutellum portant le plus souvent une paire de poils. Aux stases actives suivantes, contrairement aux autres familles il n'y a pas de naso prolongeant en avant la crête métopique.

Les *Trombiculidae* ont, à la stase larvaire, des formules scutales brutes (5 N — 2 bo et 4 N — 2 bo) qui les isolent des autres familles. Leurs nymphes ou leurs adultes présentent :

- une constriction de l'hystérosoma à la hauteur des coxae III et IV,
- un « naso » bien développé portant un poil ou non,
- une paire de plaques sternales (parfois fusionnées en une seule) entre les coxae I.

À la stase larvaire, les *Leeuwenhoekiiidae* se distinguent des autres familles par la présence d'un « naso » qui prolonge en avant le scutum sensoriel, ou lorsqu'il n'y a pas de « naso », par une ouverture, que certains qualifient de trachéenne, en avant des coxae I et II. (Ces deux caractères pouvant être associés). Aux stases actives suivantes, la crête métopique, avec aréa sensorielle postérieure, se prolonge par un naso portant deux poils.

Les *Trombellidae*, famille intermédiaire entre les *Trombiculidae*, les *Leeuwenhoekiiidae* et les *Thrombidiidae*, se distinguent de ces derniers à la stase larvaire, par l'absence de scutellum, des *Leeuwenhoekiiidae*, par l'absence de « naso » et d'ouverture trachéenne, et des *Trombiculidae* par la présence de deux poils AM sur le scutum sensoriel. Aux stases nymphales et adultes, les *Trombellidae* n'ont pas de crête métopique (dans le sens sclérite interne) mais un naso très long, charnu et garni de poils, qui recouvre souvent le gnathosoma.

*Tanaupodidae* et *Rhinotrombidiidae* sont deux familles voisines, connues par des nymphes ou des adultes. Elles sont caractérisées par une crête métopique rectiligne et un « infundibulum » à l'avant de l'ouverture génitale. Les *Rhinotrombidae* possèdent un naso (portant deux poils), absent chez les *Tanaupodidae*.

Les *Stygotrombidiidae* sont des Acariens que nous pourrions rattacher aux *Thrombidoidea*, car ils possèdent, comme les représentants de cette super-famille, une paire de poils bothridiques, des chélicères du type « Thrombidion » et des verrues génitales. Leur mode de vie (ils font partie de la faune interstitielle) les en éloigne. Ce biotope particulier peut être la cause de la pilosité réduite, de la dépig-



bothridiques, le naso, mais perdant par contre l'organe de Claparède et, par voie de conséquence les verrues génitales (*Erythraoidea*), une troisième conservant à la fois cet organe, le naso et deux paires de poils bothridiques (*Johnstonianidae*). A ces caractères, peuvent s'en ajouter d'autres. D'abord ceux concernant la division du fémur des pattes, sachant que primitivement cet article était divisé, puis ceux se rapportant aux chélicères : celles-ci passent du type « mors articulé » (primitif) au type « Thrombidion » et enfin au type « styliforme ».

Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne saurait se prononcer sur la priorité d'un caractère par rapport à un autre ; il est donc pratiquement impossible de définir, à partir de ces caractères, l'état « progressif » relatif de ces super-familles. D'autres caractères, davantage liés à l'écologie peuvent nous permettre d'avancer l'hypothèse suivante : les *Johnstonianidae*, vivants près des eaux courantes ou stagnantes, pourraient être considérés comme plus primitifs que les *Thrombidiotidea*, qui, pour la plupart mènent une vie endogée aux stases actives post-larvaires. Or, ce sont précisément les *Johnstonianidae* qui possèdent le plus grand nombre de caractères taxonomiques et morphologiques considérés comme « primitifs ». Les *Thrombidiotidea* seraient, de leur côté, plus anciens que les *Erythraoidea*. Ces derniers, aux stases nymphale et adulte sont des animaux qui passent une grande partie de leur vie à la surface du sol à la recherche de proies vivantes ou de pollen.

Chez les *Thrombidiotidea*, l'évolution peut se retracer à partir de l'évolution des poils antérieurs du scutum sensoriel, les formes évoluées voyant disparaître ces poils. Cette disparition étant compensée par une complexité croissante des poils bothridiques.

Aux caractères morphologiques, peuvent s'ajouter des caractères écologiques : la nature de l'hôte parasité. Chez les formes primitives, les larves se fixent sur des Arthropodes. Chez les formes plus évoluées (*Trombiculidae*, *Leeuwenhoekiiidae*), les larves parasitent presque exclusivement des Vertébrés.

Chez les *Thrombidiidae*, on peut distinguer d'abord les Thrombidions qui, aux stases nymphale et adulte ont des yeux sessiles, des poils sensoriels lisses, et sont de tendance endogée (*Microthrombidiinae*), puis ceux qui, aux mêmes stases, ont des yeux portés sur des pédoncules mobiles, des poils sensoriels barbulés et qui sont de tendance épigée. Ces derniers seraient plus évolués (*Thrombidiinae*, *Allothrombidiinae*).

A partir des *Microthrombidiinae*, considérés comme primitifs, se seraient détachés, d'un côté les *Spelaeothrombidiinae*, dont certains sont des cavernicoles aveugles et les *Anomalothrombidiinae* également aveugles, d'un autre, les *Hygrothrombidiinae* aveugles eux aussi, mais qui vivent dans les eaux interstitielles. Les *Euthrombidiinae* feraient le lien entre les formes endogées et les formes épigées.

## RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

L'œuf est caractérisé par la présence de deux membranes : une membrane externe ou chorion et une membrane interne ou membrane vitelline. C'est à l'intérieur de cette dernière que se développe la prélarve. Les appendices apparaissent les premiers, bien avant les poils résiduels et l'organe de Claparède. Lorsque la prélarve est « mère », les parois de l'œuf se fendent selon un tracé latéral absolument constant d'une espèce à l'autre. Deux prélarves sont alors décrites : *Campylothrombium barbarum* et *Allothrombium fuliginosum*. Toutes deux possèdent des vestiges de pattes, un double organe de Claparède, une paire de poils résiduels, un pharynx vestigial, des palpes et des chélicères régressives. La prélarve de *C. barbarum* présente, en outre, sur le corps et à l'extrémité des appendices, des organes énigmatiques que nous appelons organes cuticulaires.

À l'intérieur de la prélarve, au fur et à mesure que le développement se poursuit, apparaissent successivement les pattes, les poils (sans actinopiline) et les yeux. Il faut noter que l'actinopiline ne se différencie que dans les derniers jours du développement. L'éclosion a lieu après la rupture de la peau prélarvaire : elle se produit d'abord au niveau des expansions frontales et se propage ensuite latéralement. Entre la peau larvaire et la peau prélarvaire apparaissent des granules biréfringents qui augmentent régulièrement de taille jusqu'à la fin du développement (*Chapitre 2*).

Après avoir défini les méthodes d'étude des larves, puis commenté la terminologie des Auteurs travaillant sur les Trombiculides, nous décrivons successivement les larves suivantes : *Allothrombium fuliginosum*, *Thrombidium cancelai*, *Campylothrombium barbarum*, *Microthrombidium thaumapilosum* n. sp., *M. spasiectum* n. sp. et *Euthrombidium trigonum* (*Chapitre 3*).

L'étude détaillée de ces six espèces (appartenant à quatre sous-familles : *Allothrombiinae*, *Thrombidiinae*, *Microthrombidiinae* et *Euthrombidiinae*) nous permet de considérer les larves de *Thrombidiidae* parmi celles décrites chez les *Thrombidoidea* et chez les *Erythrozoidea*.

À partir d'un type primitif de scutum sensoriel (*Alycus rosceus*), nous établissons la phylogénèse des différentes super-familles et familles voisines des *Thrombidiidae*. La disposition en rangées des poils du corps, permet de retrouver la segmentation primitive des Acariens à la stase larvaire. Les phanères qui s'insèrent sur les pattes font l'objet d'une étude comparative non seulement au niveau des sous-familles, mais également au niveau des familles voisines. Une étude spéciale est consacrée aux tarses III. Chez les *Thrombidiinae* et *Euthrombidiinae*, certains poils et une partie de l'ambulacre se différencient en organe d'accrochage ; chez certains *Microthrombidiinae*, le tarse, l'ambulacre et divers poils se transforment en organe de saut. Le chapitre se termine par la diagnose des larves de *Thrombidiidae* (*Chapitre 4*).

Nous étudions ensuite les stases inactives (calyptostases) post-larvaires : protonympe et tritonympe. Avant d'acquiescer une nouvelle cuticule, les animaux passent par un stade pupal qui commence dès que les larves ou les deutonymphes ont accumulé suffisamment de réserves et qu'elles se sont immobilisées, et se termine lorsque la peau de la larve ou de la deutonympe se déchire et laisse apparaître la nouvelle cuticule. L'animal qui apparaît alors est presque toujours glabre. On distingue sur la face ventrale : 4 paires de mamelons qui sont les vestiges des pattes, des vestiges du gnathosoma, des vestiges de l'ouverture génitale. Contrairement à la protonympe, la tritonympe ne peut se débarrasser complètement, à l'avant, de la cuticule de la stase précédente. Il est suggéré, comme l'a constaté Grandjean, chez *Balaustium florale*, que la cuticule de la tritonympe entraîne avec elle une partie du système trachéen de la deutonympe. (*Chapitre 5*).

En partant du principe qu'une deutonympe (ou nymphe) est une réduction de l'adulte, nous étudions ensuite les stases actives post-larvaires. On constate que la néotriche a effacé la plupart des caractères larvaires. Toutefois, chez certaines espèces, les deux poils du scutum sensoriel (*AM*) de la larve se retrouvent aux stases actives suivantes. Cette étude menée à partir de la régression des poils *AM* chez les *Trombiculidae*, nous permet de retracer une partie de la phylogénèse des *Thrombidiidae*. Les différentes parties du corps sont alors passées

successivement en revue, une attention particulière étant accordée à l'eupore et à l'ouverture génitale. Enfin, à partir des observations de Michener (1946) sur plusieurs espèces de *Microthrombidiinae*, nous nous demandons si les mues post-adultes, observées par cet auteur, ne correspondent pas justement aux phénomènes de *périodomorphose* mis en évidence chez de nombreux Diplopodes. (Chapitre 6).

Dans le dernier chapitre, en conclusion, nous définissons la place des *Thrombidoidea*, non plus à partir uniquement de la stase larvaire ou des stases actives post-larvaires, comme nous l'avions jusqu'à présent envisagé, mais à partir de toutes les stases de la vie d'un *Thrombidion*. Cette super-famille est alors comparée aux familles et super-familles voisines : *Johnstonianidae*, *Erythraeoidea* et *Calypstomaoidea*. (Chapitre 7).

*DEUXIÈME PARTIE*

**BIOLOGIE, ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT  
DES THROMBIDIIDAE**



## CHAPITRE I

## ÉTUDE DE LA REPRODUCTION

## A. — ÉMISSION ET CAPTURE DES SPERMATOPHORES

1) ÉMISSION DES SPERMATOPHORES CHEZ *Allothrombium fuliginosum*.

Émission et capture des spermatophores ont été observées en 1953 par Marc André chez *Allothrombium fuliginosum*, puis par Moss (1960) chez *Allothrombium lerouzi* Moss, 1960. Nous avons observé à de nombreuses reprises ces dernières années, chez *Allothrombium fuliginosum*, l'émission du spermatophore ainsi que sa capture. La période propice pour observer ces phénomènes se situe, dans la région parisienne, fin mars, lorsque les animaux sortent en masse aux premiers beaux jours. La plupart des Thrombidions qui apparaissent à cette époque sont des adultes sexuellement mûrs. On distingue deux phases dans l'émission des spermatophores :

- une phase préparatoire,
- une phase d'émission proprement dite.

## a) La phase préparatoire.

Dès qu'un mâle entre en contact avec une femelle, son comportement se modifie. Au lieu de la marche errante normale, n'ayant pour but que la recherche d'une proie, le mâle se déplace autour de la femelle en une marche saccadée, s'approchant d'elle et s'en éloignant aussitôt. Les déplacements rapides et nombreux au début diminuent d'intensité. Après quelques minutes, les deux partenaires s'immobilisent face à face, parfois côte à côte. Les articles distaux de la première paire de pattes de chacun d'eux s'entrecroisent et reposent apparemment sur l'idiosoma de l'autre (fig. 36). Apparemment, car en réalité les pattes sont soumises à un tremblement continu de faible amplitude. Elles ne font, en fait, qu'effleurer les poils dorsaux du vis-à-vis. Cette attitude, qui peut se prolonger plusieurs heures, est le prélude à l'émission d'un spermatophore.

## b) La phase d'émission.

A un moment donné, le mâle abaisse lentement son abdomen de telle sorte que l'orifice génital vienne effleurer le substrat (fig. 36). A ce moment, apparaît au niveau de l'ouverture génitale, une goutte d'un liquide clair que le mâle étale aussitôt sur le sol avec son abdomen. Marc André note qu'alors, le mâle étire plusieurs fois de suite cette goutte pour former une toile sur le substratum. L'animal marque un temps d'arrêt. On remarque alors que le mâle contracte son abdomen régulièrement. Une minute après le début des contractions (20 à 30 secondes d'après Marc André), l'Acarien met son orifice génital en contact avec le liquide précédemment déposé. Il dépose une nouvelle gouttelette de liquide qu'il étire lentement vers le haut en une tige de 200  $\mu\text{m}$  environ. Ce faisant, il se redresse sur ses 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> paires

## 1 - Phase préparatoire



2 - C : 2<sup>ème</sup> émission de mucus (1)  
étirement de la tige (2)



## 2 - Phase d'émission

A : période d'étallement (1<sup>ère</sup> émission de mucus)



2 - D : émission de la boule spermatique



## 2 - B : période de contractions abdominales



## 3 - Capture du spermatoaphore



FIG. 36. — Les différentes phases de l'émission et de la capture des spermatoophores chez *Allotribium fuliginosum*.

de pattes, marque un très léger temps d'arrêt et s'étire de nouveau verticalement en allongeant au maximum ses pattes postérieures. A ce moment précis apparaît, au niveau de l'orifice génital, une boule brillante et sphérique. Le spermatophore est constitué. Aussitôt la boule déposée au sommet de la tige, le mâle s'écarte. Marc André signale qu'après quelques minutes de repos, l'animal peut renouveler ses émissions de mucus et de spermatophores « sans qu'une nouvelle rencontre avec une femelle soit nécessaire ». Il note également que, dans les quelques secondes qui suivent l'émission, le spermatophore s'affaisse « comme si le pôle supérieur était muni d'un micropore laissant écbapper un gaz ou liquide dégageant une odeur susceptible d'attirer les femelles ». Nous n'avons pas observé cet affaissement, mais la complète désintégration de la boule : elle se produit dans les secondes qui suivent l'émission. Moss (1960) remarque que la tige et la boule spermatique (un bulbe chez *A. lerouxi*) sont déposées sur le substrat puis amarrées à lui avec de nombreux fils soyeux.

## II) COMPORTEMENT DE LA FEMELLE : CAPTURE DU SPERMATOPHORE (fig. 36).

La désagrégation de la boule spermatique est le signal qu'attend la femelle pour intervenir. Dès que le spermatophore s'est désagrégé, jamais avant, la femelle s'avance lentement vers la gouttelette spermatique à présent répandue sur le sol, en écartant ses lèvres génitales qui frôlent le substrat, bousculant la tige, passant et repassant sur les restes des liquides jusqu'à leur disparition définitive. Il est intéressant de noter que les lèvres génitales, bien qu'écartées, se contractent régulièrement. Après ces mouvements de va et vient, la femelle s'éloigne lentement de la zone de dépôt. Souvent, alors qu'elle s'en est éloignée de quelques centimètres, elle revient vers cette zone, comme attirée, et recommence à frotter son orifice génital sur le substrat avec les mêmes contractions des lèvres. Marc André avait déjà noté cette attraction des femelles vis-à-vis du spermatophore : « Les spermatophores exercent durant quelques secondes, un pouvoir attractif sur les femelles qui se trouvent aux environs immédiats » (5-6 centimètres). Si la distance d'attraction qu'a observée Marc André semble exacte, le temps indiqué par cet auteur (5-6 secondes) est, d'après nos observations, plus long. Des femelles placées à proximité d'un spermatophore 2 à 3 minutes après son émission, sont animées de mouvements lents (marche tournante) et de contractions des centrovales.

*Remarque* : La désagrégation de la gouttelette terminale correspond probablement au moment où le liquide séminal glisse le long de la tige pédonculée pour s'étaler sur la gouttelette de mucus tissée. Le dépôt de cette gouttelette remplacerait la structure rigide et élaborée du spermatophore, habituellement décrite. Le fait que le sperme ne reste pas au sommet de la hampe présente un avantage : la femelle a plus de chance de capter le liquide séminal puisque celui-ci s'étend sur une plus grande surface. Il est apparemment plus facile et aussi plus sûr pour la femelle de laisser traîner son abdomen sur le substrat, que de faire passer l'orifice génital juste à l'aplomb d'une boule spermatique, surtout quand le nombre de « spermatophores » émis est faible (1 d'après nos observations, 4 à 6 d'après Marc André).

## III) INFLUENCE DE LA LUMIÈRE ET DE LA TEMPÉRATURE SUR L'ÉMISSION DES SPERMATOPHORES.

D'après des observations faites dans la nature, lumière et température sont les facteurs qui influent le plus sur l'émission des spermatophores.

Dans la nature, il n'est pas rare d'observer, dès le mois de février, des sorties en masse d'*Allothrombium*. Celles-ci se produisent en général par des journées ensoleillées. La température la plus basse enregistrée alors que nous notions l'apparition des *Allothrombium* a été 8°C un 18 février. Les Acariens ont été observés le long d'un mur exposé Sud-Sud-Ouest. La plupart des Thrombidions rencontrés étaient des mâles, sans doute plus occupés à rechercher des partenaires femelles pour une émission des spermatophores, que de la nourriture : des morceaux de viande posés à proximité des individus observés n'étaient pas attaqués.

Au laboratoire, il est facile d'obtenir des émissions de spermatophores. Il suffit d'exposer à la lumière des *Allothrombium* laissés préalablement plusieurs jours ou plusieurs semaines, soit en chambre froide, soit à l'obscurité.

Nous n'avons jamais observé d'émission chez des *Allothrombium* laissés en permanence au rythme naturel d'éclairement. Par contre, nous avons noté des émissions lorsqu'on les soumet soit à une lumière vive artificielle, soit au soleil.

Pour des raisons techniques, nous n'avons pu mettre réellement en évidence le rôle de la température dans l'émission de spermatophores. A des températures inférieures à 8°C, il semble qu'il n'y ait jamais d'émission de spermatophores : les animaux restent ankylosés. Entre 8°C et 12°C nous avons observé, à quatre reprises, les préliminaires au dépôt chez des *Allothrombium* sortis de chambres froides ou de l'obscurité. A 13°C, nous avons noté trois émissions chez des *Allothrombium* stockés dans une cave plusieurs semaines. Ceux-ci, brusquement éclairés au moyen d'une lampe de bureau de 100 W, placée à 30 cm des pots d'élevage, ont commencé les manœuvres préliminaires un quart d'heure environ après le début de l'éclairement.

#### IV) ATTRACTION SEXUELLE CHEZ *Parathrombium megalochirum*.

Chez les *Allothrombium*, nous avons vu que les rencontres entre mâles et femelles se faisaient au hasard des déplacements. Chez *Parathrombium megalochirum* nous avons observé un comportement particulier d'attraction du mâle par la femelle, mais, il faut signaler tout de suite que le comportement décrit ci-dessous n'a jamais été suivi d'émission de spermatophores.

Les mâles de cette espèce sont facilement reconnaissables : ils sont plus petits et aussi plus agiles que les femelles. Mis en présence de ces dernières, ils sont pris d'une vive agitation. Un mâle placé avec une femelle dans une boîte circulaire de 14 cm de diamètre a fait 11 fois le tour de celle-ci alors que la femelle ne l'a fait qu'une fois. Cette agitation subsiste tant que la femelle reste dans la boîte. Elle peut se poursuivre plusieurs heures après son départ. Plusieurs mâles réunis dans une boîte ont une activité normale, parfois nulle. Si l'on introduit une femelle dans cette boîte, il se produit autour d'elle un regain d'activité. Les expériences suivantes vont nous permettre de voir que la femelle laisse derrière elle une odeur qui attire les mâles.

Sur une paillasse de laboratoire, nous avons placé en *A* une femelle laissée libre de ses mouvements. Les axes de ses déplacements, ainsi que le temps qu'elle met pour parcourir la distance *AB*, soit 45 cm environ en ligne droite, sont inscrits sur la paillasse (fig. 37). Au point d'arrivée *B*, elle est retirée. En *A* ou *A'* on dépose un mâle 1'30", 5', 7', 13', 24', 60' après le départ de la femelle du point *A*. Tous ses déplacements ainsi que le temps pour parcourir *AB* ou *A'B* sont notés. Sur la figure 37, en *A* *B* et *C* on remarque que le mâle suit parfaitement la trace de la femelle. Les changements de direction, à l'opposé de la femelle, sont nombreux et courts. Le mâle serre de près le chemin suivi par une partenaire possible (fig. 37 A). Si au cours de l'un de ses déplacements il vient à perdre la trace, les mouvements deviennent amples et cela d'autant plus qu'il s'éloigne du chemin suivi par la femelle (fig. 37 B). Le mâle ignore le chemin suivi par la femelle, il lui arrive parfois de revenir sur ses pas (fig. 37 C). Si la femelle est passée depuis 13 minutes ou moins, l'attraction est forte. 25 minutes après le passage d'une femelle, l'excitation du mâle diminue (fig. 37 E). Si le passage d'une femelle est récent (13' ou moins) le mâle perçoit la trace laissée par la femelle à 5-6 cm environ. Cette distance diminue au fur et à mesure que le temps s'écoule : les déplacements sont amples et lents, le mâle arrive toutefois à suivre la trace. Une heure après le passage de la femelle, le mâle ne « perçoit » plus rien : il poursuit une route sinueuse indépendante de celle suivie par la femelle. Il ne marque pas la moindre excitation lorsque, par hasard, il vient à recouper la trace femelle (fig. 37 F).

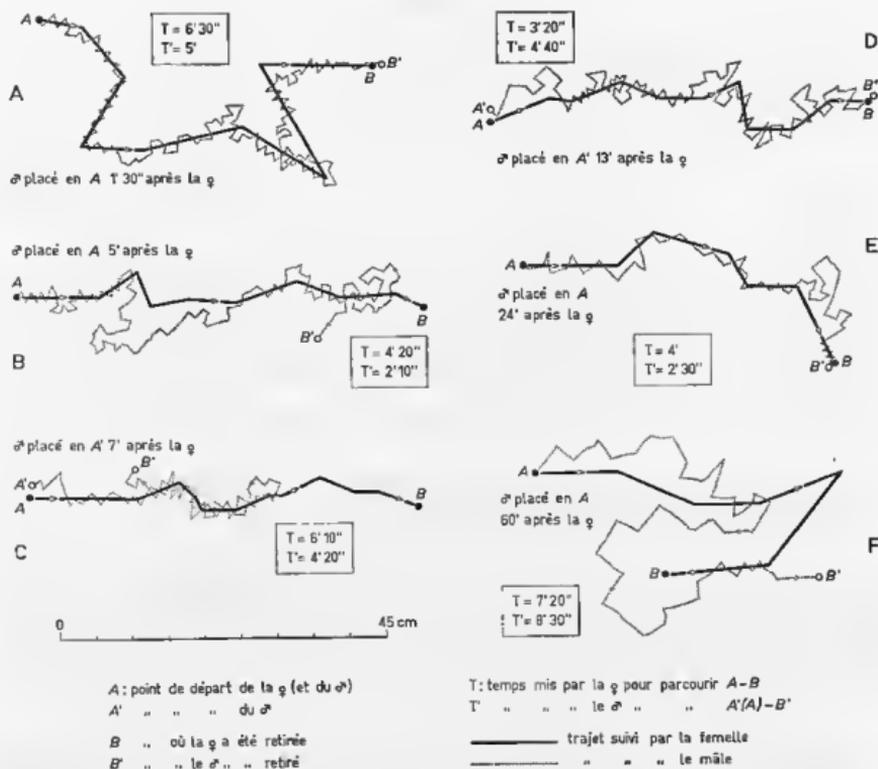


FIG. 37. — Chemin suivi et comportement d'un mâle de *Parathrombium megalochirum* après le passage d'une femelle de la même espèce.

V) PHÉNOMÈNES EXTERNES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES AUTRES *Thrombidiidae*.

Les modalités externes de la reproduction chez les *Thrombidiidae* autres que les *Allothrombium* ne sont pas résolues.

Si l'on se base sur la structure des pièces internes de l'organe génital, la même dans tous les groupes, on peut penser que l'émission des spermatophores s'effectue suivant les processus que nous venons de décrire. Toutefois chez les mâles appartenant à des espèces suivantes : *Leptothrombium oblongum* (Trägårdh, 1905), *Campylothrombium barbarum*, *Pedothrombium incertum* Robaux, 1965, nous avons mis en évidence en arrière du squelette du pénis une formation chitineuse (Robaux, 1965 a-b et 1968 b). Cette formation, dessinée mais non mentionnée dans le texte, se rapproche du spermatophore de *Balaustium* sp. décrit par Putman (1966). Comme chez celui-ci, cet ensemble présente des carènes longitudinales saillantes, 3 paires chez *C. barbarum*, 2 paires chez *L. oblongum* (fig. 38). Enfin, ces carènes se prolongent à l'extrémité distale par de petits mamelons. La forme générale du sperma-

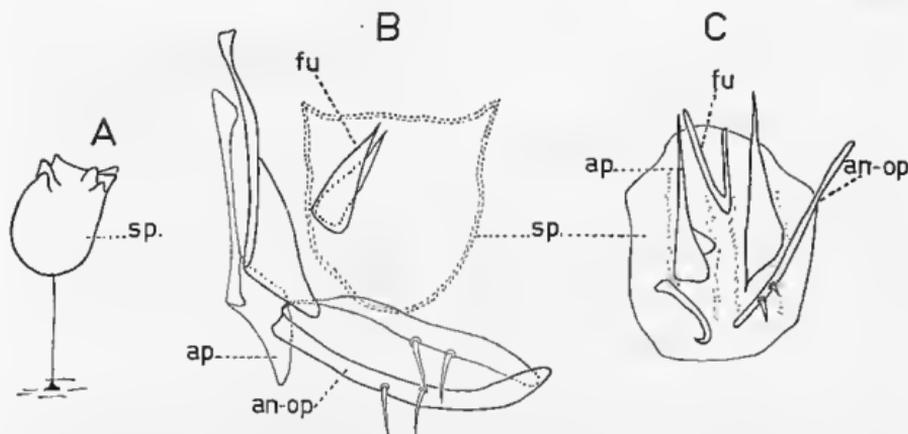


FIG. 38. — Formations énigmatiques à l'intérieur de la cavité génitale d'un mâle de *Leptothrombium oblongum* (B), de *Campylothrombium barbarum* (C) et rappelant le spermatophore déposé par *Balaustium* sp. (A). (sp : spermatophore, ap : apodème, an-op : anellus-operculum, fu : furca).

tophore de *Balaustium* rappelle celle que nous avons dessinée. Malgré de nombreuses observations nous n'avons jamais remarqué de telles formations dans les lots d'élevage contenant des mâles de *C. barbarum* (ou d'autres espèces), qu'ils aient été élevés isolément, en groupe ou avec des femelles.

#### VI) LES PHÉNOMÈNES EXTERNES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES AUTRES ACARIENS.

Des spermatophores ont été décrits chez de nombreux Acariens : chez les Oribates, Pauly (1952), Taberly (1957), Cancela Da Fonseca (1969) en ont décrit plusieurs formes. Michael (1884) et Wilmann (1949) en ont signalé chez les Mésostigmates, Wen (1960), Lipovsky, Byers et Kardos (1957) chez les *Trombiculidae*, Schuster et Schuster (1970) chez les *Tydeidae*, Feldman-Muhsam (1967) chez les Ixodes, Kirchner (1967), Mitchell (1958) chez les Acariens aquatiques. Tous ces auteurs ont décrit des spermatophores du type pédicellé. Si l'ornementation n'est pas toujours la même, la structure de base reste identique. Dans le cadre des spermatophores construits, celui d'*Allothrombium* est l'un des plus simples. Mais si l'on se réfère aux travaux de Ghilarov (1958) et de Juberthie-Jupeau (1963), on constate que chez les Acariens, ce mode de fécondation n'est pas le plus primitif. En effet, par comparaison avec certains Oribates, le nombre de spermatophores est réduit ; en outre, la présence d'une femelle est nécessaire. Mais, comparé aux modes de reproduction de certains Ixodes et *Acarididae* où il y a copulation et intromission du sperme, le type que nous venons de décrire est primitif.

Compte tenu de l'importance de l'ordre des Acariens et du peu d'observations concernant leur accouplement et leur fécondation, il est difficile actuellement de proposer une loi valable pour ce groupe d'Arthropodes, « car chaque règle se trouve infirmée par de nombreuses exceptions » (M. André, 1949). En effet, si l'on peut admettre que, chez la plupart des Oribates, Acariens libres du sol, le nombre des spermatophores est élevé et que la présence d'une femelle n'est pas nécessaire à leur émission, deux exemples viennent réfuter cette affirmation : chez *Collohmania gigantea*, la présence d'une femelle est nécessaire à l'émission de spermatophores (Schuster, 1962) ; Grandjean (1956) par ailleurs, signale avoir observé un accouplement chez une espèce de *Galumnidae*. Chez les formes aquatiques, en outre,

la fécondation externe ne semble pas être la règle générale, les modes de fécondation sont aussi diversifiés que chez les terrestres. Kirchner (1967) note que *Halacarellus hasteri* Johnston, 1836 (Halacarien) émet des spermatozoaires; Mitchell (1958) fait la même observation sur *Hydryphantus ruber* de Geer. Par contre, Lundblad (1929) note que les mâles de plusieurs espèces dulcaquicoles s'accouplent comme les mâles d'Ixodes.

## B. — LA PONTE

Si de nombreux auteurs ont observé des pontes, peu d'entre eux les ont décrites avec précision. Henking (1882), Severin (1944), Michener (1946 *a* et *b*) et Feider (1950 *a* et 1955 *c*), ont toutefois apporté quelques renseignements, en particulier sur le nombre d'œufs, leur diamètre et les temps d'éclosion. Ces informations sont éparpillées et restent liées à des observations isolées. Au total, nous n'avons que peu d'indications concernant les modalités de ponte et la fécondité, les facteurs physiques qui les favorisent ou les inhibent.

Enfin, il nous semble utile de préciser ici qu'au cours de sa vie adulte, une femelle de *Thrombidiidae* ne pond qu'une seule fois.

### I) LIEU DE PONTE.

Le lieu choisi pour déposer la ponte varie avec le biotope et le mode de vie de l'adulte.

Chez les *Allothrombium*, Thrombidions à tendance épigée, les pontes se rencontrent aussi bien entre les fissures des écorces des arbres, qu'entre les brins de mousse ou sous des objets peu enfoncés dans le sol (tuiles par exemple).

Chez de nombreux *Thrombidiinae*, notamment dans le genre *Thrombidium*, la femelle dépose ses œufs dans des galeries creusées par d'autres animaux ou provenant de la décomposition des racines. La femelle peut également creuser sa galerie: en particulier lorsque la terre est meuble ou sablonneuse. Dans les boîtes d'élevage, la plupart des pontes sont déposées dans de petits trous, que les femelles creusent elles-mêmes.

*Microthrombidium fasciatum* dissimule sa ponte près de la surface dans les petites cavités du sol, dans les galeries étroites, dans le chevelu des racines, dans les fissures fines de pierres légèrement enfoncées dans le sol.

Les *Thrombidiinae* et *M. fasciatum* sont intermédiaires entre les épigés et les endogés.

*Georgia pulcherrima* et *Campylothrombium barbarum*, espèces endogées, déposent leurs œufs dans les petites anfractuosités du sol, dans les minuscules cavités des pierres profondément enfoncées, dans les débris creux des graines ou des tiges en décomposition, entre les feuilles des litières épaisses.

### II) DESCRIPTION DES PONTES.

Chez les *Thrombidiidae*, les pontes sont posées, et non fixées sur le plancher du substrat (jamais sous forme de goutte pendante). Bien que la ponte ne soit pas entourée d'un mucus épais, les œufs sont groupés en une masse unique compacte. En réalité, ces œufs sont entourés, au moment de la ponte, d'un film muqueux fin et translucide qui les colle les uns aux autres. Ce film ne se dessèche pas car l'animal choisit un lieu humide pour y déposer sa ponte. Les œufs resteront unis jusqu'à la fin de leur développement.

Les pontes sont repérables grâce à leur couleur, en général voisine de celle de l'adulte: la gamme des couleurs s'étend du jaune orangé au rouge vif.

Le nombre d'œufs par ponte est variable. Chez certains *Euthrombidiinae* et *Thrombidiinae*, il peut dépasser 3000. Chez les *Allothrombidiinae*, il varie selon les espèces, entre 300 et 1500. Chez les

*Microthrombidiinae*, on en dénombre, suivant les formes, entre 10 et 300. Nous étudierons dans un prochain paragraphe, les relations qui existent entre le nombre d'œufs et le biotope des adultes.

### III) MODALITÉS DE LA PONTE.

A plusieurs reprises nous avons observé la ponte chez des *Allothrombium*, *Thrombidium*, *Campylothrombium* ou *Microthrombidium*, élevés au laboratoire. La femelle cherche un lieu de ponte à l'abri de la lumière. Elle explore tous les endroits possibles. Chez les *Thrombidium*, s'il n'existe pas de galerie et si le substrat s'y prête, elle en creuse une et s'y cache. *Campylothrombium barbarum* et *Georgia pulcherrima* préfèrent, à toutes les fissures, des vieilles graines telles que des faines de hêtre ou des glands, des brindilles, des baies évidées et profondément enterrées. Lorsque le lieu de la ponte est choisi, la femelle s'immobilise à plat sur la paroi du substrat, bien campée sur ses trois paires de pattes postérieures. La première paire reste toujours en position « antennaire », effleurant le substrat. L'orifice génital repose sur le substrat. Après une série de contractions abdominales où l'animal augmente et diminue régulièrement de volume, les premiers œufs apparaissent entre les centrovalves. Ces contractions durent souvent plusieurs heures, elles se prolongent jusqu'à l'apparition des derniers œufs. Après chaque contraction, les œufs apparaissent l'un derrière l'autre par série de 2-3 ou 10. Les contractions ne sont pas régulières, elles se produisent à des intervalles allant de 1 minute à 1 heure. Dès qu'un œuf apparaît, les lèvres génitales s'écartent pour le laisser passer ainsi que les suivants, puis elles reprennent leur position initiale. Pour pondre 250 œufs environ, une femelle de *Campylothrombium barbarum* a mis plus de deux jours. Par contre, les femelles d'*Allothrombium* peuvent émettre 700 à 1500 œufs en 3 ou 4 heures. Les femelles de *Thrombidium holosericeum* qui pondent 2000-2500 œufs déposent ceux-ci en une nuit. Une ponte d'environ 3600 œufs a été émise en moins de 7 heures. Toutefois, une femelle de la même espèce a émis 2000 œufs en 36 heures.

Les œufs qui apparaissent entre les centrovalves sont ovoïdes ou polyédriques. Mais après quelques minutes, ils deviennent sphériques.

Peu de temps après l'apparition du dernier œuf, les femelles d'*Allothrombium* quittent le lieu de ponte. Les femelles de *Thrombidium*, par contre, restent souvent plusieurs heures immobiles à proximité ou au-dessus des œufs. Nous avons cru, que le fait de rester ainsi au-dessus de la ponte était nécessaire à son développement ; en réalité, il n'en est rien. Les durées de développement et les pourcentages d'éclosions sont les mêmes avec des œufs retirés tout de suite après leur émission, qu'avec des œufs ayant été « couvés » plusieurs jours.

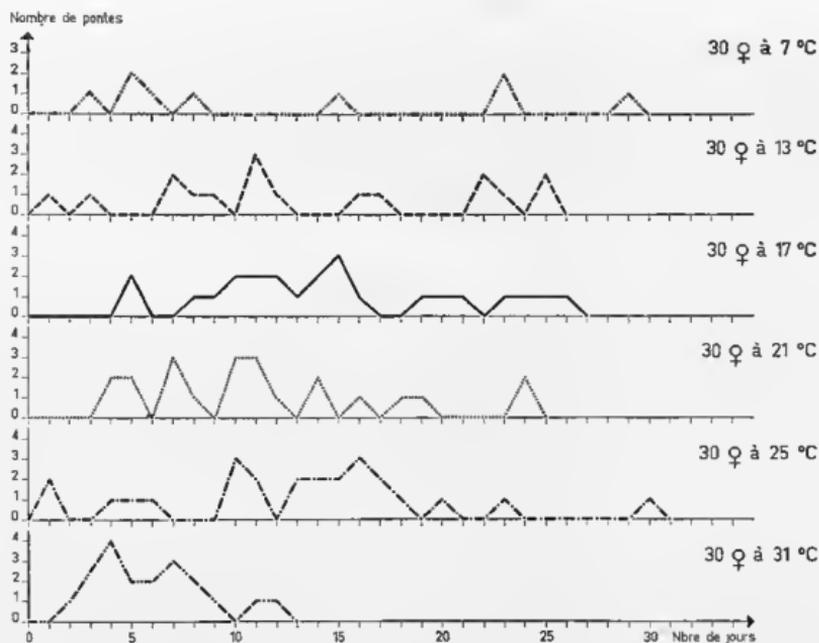
Chez les espèces étudiées, dans des conditions normales, les femelles déposent en une seule fois tous les œufs. Si le substrat ne comporte aucune cavité, aucun relief où les femelles puissent se dissimuler, il arrive souvent qu'elles émettent leurs œufs en plusieurs fois. Il en est de même lorsque la promiscuité est importante : les femelles sont constamment dérangées. Ceci se manifeste également lorsque la température est trop basse ou lorsque les animaux sont conservés à l'obscurité.

En général, les femelles meurent moins d'une semaine après la ponte.

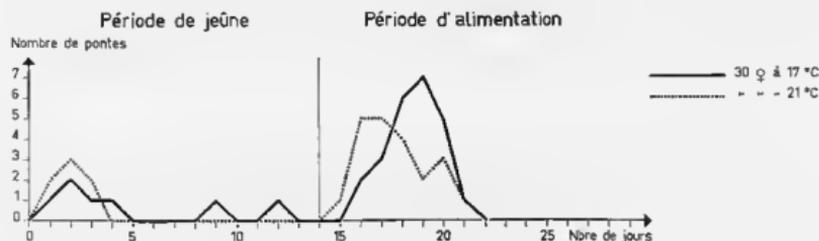
### IV) INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR L'ÉMISSION DES PONTES.

#### a) Action de la température.

1) Chez *Allothrombium fuliginosum*. — Pour étudier l'action de ce facteur sur l'émission des pontes, nous avons placé pendant 2 semaines 180 femelles supposées prêtes à pondre à une température oscillant entre + 1°C et + 4°C. Pendant cette période, aucune ponte n'a été observée. A ces températures, les animaux sont paralysés par le froid. Ces femelles ont été réparties alors en 6 lots de 30 individus. Chaque lot a été placé pendant 30 jours à l'une des températures suivantes : 7°C, 13°C, 17°C, 21°C, 25°C, 31°C. Le nombre de pontes à chacune de ces températures était alors noté jour après jour. Les résultats globaux de ces expériences sont consignés sur la figure 39 A.



A



B



C

Fig. 39. — Répartition du nombre de pontes en fonction de la température (A), du jeûne (B) et de la lumière (C) chez *Allotribium fuliginosum*. En ordonnées, nombre journalier de pontes observées ; en abscisses, temps écoulés.

A 7°C, sur une période de 30 jours, il n'y a eu au total que 9 pontes. A 13°C, nous avons compté 17 pontes dont 10 (soit plus de la moitié) avant le 15<sup>e</sup> jour. A 17°C, il y a eu 24 pontes dont 13 également avant le 15<sup>e</sup> jour. A 21°C, 25°C, 31°C, nous avons dénombré respectivement au total 22, 25 et 17 pontes. A ces trois températures, 60 à 100 % des pontes sont déposées dans les 15 premiers jours. Ces expériences démontrent que les basses températures (entre 0°C et 4°C) inhibent la ponte et que l'optimum thermique de ponte se situe entre 17°C et 25°C. Notons que l'émission des œufs ne se produit pas immédiatement après le changement de température (sauf à 31°C). Le temps de latence est de 5 jours environ. A 31°C, les pontes sont éniées rapidement : cette température est en effet létale pour les femelles : au 15<sup>e</sup> jour, dans cette expérience, toutes les femelles étaient mortes ; il semble qu'elles se « débarrassent » au plus vite de leurs œufs.

2) Chez d'autres *Thrombidiidae*. — Des recherches identiques aux précédentes ont été réalisées avec des femelles de *Thrombidium holosericeum* et de *T. mediterraneum* prêtes à pondre. Celles-ci ont été préalablement maintenues pendant deux semaines entre 1°C et 4°C. Nous n'avons eu aucune ponte pendant cette période. Elles ont été ensuite réparties en lots de 10 animaux. Chaque lot fut soumis pendant 30 jours à l'une des températures suivantes : + 7°C, + 13°C, + 17°C, + 21°C, + 25°C et + 31°C. Durant toute cette période, l'humidité relative de l'air est restée voisine de la saturation. Le nombre de pontes observées à chaque température est indiqué sur le Tableau VIII. Il nous indique que la température inhibant la ponte est inférieure à 7°C. L'échelle des températures compatibles avec la ponte s'étend de + 7°C à + 21°C. L'optimum thermique de ponte se situe entre 17°C et 21°C. La température de 25°C est létale pour *T. mediterraneum*, comme l'est celle de 31°C pour *T. holosericeum*.

Les recherches de l'optimum thermique a été faite également avec des Thrombidions à caractères endogés. Nous avons soumis 13 femelles de *Georgia pulcherrima* et 17 de *Campylothrombium barbarum*, supposées prêtes à pondre, aux mêmes températures que précédemment. Nous avons reporté sur le Tableau VIII le nombre de pontes observées. Étant donné le petit nombre d'expériences réalisées, il est difficile de préciser l'optimum thermique. Pour *C. barbarum*, il semble se situer entre 13°C et 21°C. L'échelle des températures compatibles avec la ponte est comprise entre 7°C et 21°C. Pour *Georgia pulcherrima*, elle semble se confondre avec l'optimum thermique : 13°C à 17°C.

*Microthrombidium fasciatum* que l'on trouve parfois errant à la surface du sol se rapproche de *T. holosericeum* ; toutefois, l'échelle se déplace vers les températures supérieures et l'optimum semble se situer entre 17°C et 21°C.

#### b) Action de la lumière.

1) Chez *Allothrombium fuliginosum*. — Au début de nos recherches, notre attention fut souvent attirée par le fait que certaines espèces, en particulier *Allothrombium fuliginosum* ne pouvaient pas lorsqu'on les maintenait dans l'obscurité. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons laissé pendant deux semaines un lot de 75 femelles de cette espèce, supposées prêtes à pondre, dans le « freezer » d'un réfrigérateur où la température variait entre + 1°C et + 4°C. Comme nous venons de le voir ci-dessus, la ponte était inhibée. Après ce laps de temps les femelles furent réparties en trois lots conservés à l'obscurité pendant deux semaines aux températures suivantes : le premier à 17°C, le second à 21°C et le troisième à 25°C. 13 pontes furent observées les 5 premiers jours. Entre le 6<sup>e</sup> et le 13<sup>e</sup> jour, nous n'avons compté que 3 pontes (2 lemelles isolées ont pondu 2 fois de suite =  $\frac{1}{2}$  ponte). Tout en laissant les trois lots aux mêmes températures, nous avons soumis les animaux, le 14<sup>e</sup> jour, au rythme naturel d'éclaircissement. Dès le 15<sup>e</sup> jour, nous voyons (fig. 39 C) que les pontes reprennent. La cadence, par rapport à ce que nous avons vu précédemment est même accélérée. En deux jours (16<sup>e</sup> et 17<sup>e</sup> jour) aux températures considérées, nous comptons 29 pontes. Entre le 15<sup>e</sup> et le 28<sup>e</sup> jour, nous avons dénombré 54 pontes. Ces dernières représentent près de 80 % du total des pontes observées.

TABLEAU VIII. — Nombre de pontes dénombrées pendant 30 jours à différentes températures chez différents *Thrombidiidae*.

(A : nombre de pontes observées ; B : nombre de femelles étudiées).

Températures	<i>T. holosericeum</i>		<i>T. mediterraneum</i>		<i>M. fasciatum</i>		<i>G. pulcherrima</i>		<i>C. barbarum</i>	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
0°C	0	60	0	60	0	24	0	13	0	17
+ 7°C	2	10	3	10	0	5	0	2	1	3
+ 13°C	4	10	4	10	2	5	3	3	2	3
+ 17°C	8	10	6	10	3	5	4	4	3	4
+ 21°C	9	10	8	10	3	5	0	2	3	4
+ 25°C	3	10	1 (létale)	10	1	4	0 (létale)	2	0	3
+ 31°C	létale		létale		létale		létale		létale	

TABLEAU IX. — Influence des facteurs du milieu sur l'émission des pontes chez les *Thrombidiidae*.

A : Nombre de pontes observées pendant la période d'obscurité ou de jeûne (15 jours).

B : Nombre de pontes observées pendant la période d'éclairement ou de nourriture (15 jours).

C : Nombre de femelles testées.

Facteurs	Espèces			<i>T. holosericeum</i>	<i>T. mediterraneum</i>	<i>M. fasciatum</i>	<i>C. barbarum</i>								
	<i>A. fuliginosum</i>														
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C			
Lumière ou obscurité	16	54	75	24	27	54	22	16	41	11	10	32	13	8	25
Nourriture ou jeûne	12	44	60	11	13	31	9	7	22	8	4	16	11	13	28

2) Autres *Thrombidiidae*. — L'influence de la lumière est moins sensible chez *Thrombidium holosericeum* (Tableau IX). Chez cette espèce 24 femelles sur 54 ont pondu pendant la période d'obscurité et 27 pendant la période d'éclairement qui suit. Tandis que les 24 pontes de la première période se répartissent régulièrement tout au long des 14 jours, les 27 pontes de la période d'éclairement s'étalent sur 9 jours. Chez *Thrombidium mediterraneum* les résultats sont inverses. Sur un total de 38 pontes (41 femelles), 22 pontes sont dénombrées pendant la période d'obscurité, 16 pendant la période d'éclairement. Ces dernières par contre, s'étalent sur 14 jours.

Les différences de comportement observées chez les *Allothrombium* et chez les *Thrombidium* peuvent être reliées au mode de vie. Les premiers sont, rappelons-le, de tendance épigée. Les seconds sont des formes intermédiaires entre les épigées et les endogées. Une grande partie de leur vie adulte

se passe dans le sol : on ne les rencontre à la surface que quelques heures par jour, en fin d'après-midi et lorsque les conditions atmosphériques s'y prêtent : pluies suivies de soleil en particulier.

Chez les endogés, comme chez *C. barbarum*, il est difficile de préciser le rôle que joue la lumière dans l'émission des pontes (Tableau IX). Au laboratoire, nous avons obtenu des pontes dans des cristallisoirs contenant une épaisse litière : les animaux s'y réfugient et sont à l'abri de la lumière. Par contre, nous n'avons jamais obtenu de ponte avec les Thrombidions placés dans un cristallisoir ne contenant que des débris épars sur le substrat humide.

#### c) Action de la nourriture.

1) Chez *Allothrombium fuliginosum*. — Les expériences sont du même type que les précédentes. Tout d'abord, nous laissons 60 femelles prêtes à pondre pendant deux semaines à des températures oscillant entre +1°C et +4°C, ce qui inhibe la ponte. Les femelles sont alors réparties en deux lots de 30 individus, l'un placé à 17°C, l'autre à 21°C. Chaque lot est soumis au rythme naturel d'éclaircissement. Alors que dans les expériences précédentes, les animaux étaient nourris tous les deux jours de petits morceaux de viande fraîche, ces deux lots ne le sont pas pendant les 13 premiers jours. Durant les 4 premiers jours de cette première période, nous avons observé 12 pontes. Mises à part deux demi-pontes<sup>1</sup>, on ne note plus rien jusqu'au 14<sup>e</sup> jour, date à laquelle les individus sont nourris. Après un temps de latence court (2 jours), les femelles se mettent à pondre : 44 pontes entre les 16<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> jours (fig. 39 B).

2) Autres *Thrombidiidae*. — Chez les autres *Thrombidiidae* étudiés, un jeûne prolongé ne semble avoir aucun effet sur l'émission des pontes (Tableau IX).

Quelles que soient les espèces, les pontes se répartissent régulièrement tout au long du cycle d'expérience. Avec *T. holosericeum*, *T. mediterraneum*, *Microthrombidium fasciatum* et *Campylothrombium barbarum*, les expériences ont été faites, en déposant dans le cristallisoir, pendant la première période, de la litière ou de la terre préalablement desséchée sur des plaques chauffantes pendant plusieurs semaines, puis passée dans une étuve à 60°C pendant une semaine.

## C. — FÉCONDITÉ ET TYPES DE PONTE

Dans le paragraphe précédent, on a pu remarquer à plusieurs reprises que les facteurs du milieu et le biotope ont une influence directe sur l'émission des pontes. Il nous semble utile à présent de poursuivre ces comparaisons en essayant de définir, d'après des données bibliographiques et des résultats personnels

1<sup>o</sup> Les relations qui existent entre la taille des femelles, le diamètre ou le volume des œufs et le nombre d'œufs ;

2<sup>o</sup> Les différents types de pontes en fonction des caractéristiques écologiques et biologiques des adultes.

### 1) RELATIONS ENTRE LE NOMBRE D'ŒUFS, LA TAILLE DES ŒUFS ET LA TAILLE DES FEMELLES.

Différents auteurs ont apporté des données sur le nombre d'œufs pondus par les femelles. Ces données ont été regroupées avec nos propres résultats dans le Tableau X.

#### a) Relations entre le nombre d'œufs et la taille des femelles.

Pour étudier cette relation, les valeurs du Tableau X ont été reportées sur un graphique (fig. 40 A). L'examen de ce dernier nous indique que chez les espèces qui ont une taille inférieure à 2000 — 2500  $\mu\text{m}$ ,

#### 1. Femelle ayant émis ses œufs à plusieurs jours d'intervalle.

le nombre d'œufs est indépendant de la taille des femelles. Par contre, *Euthrombidium trigonum*, *Thrombidium holosericeum*, *Thrombidium méditerranéum*, *Thrombidium meyeri* (Krause, 1916), *Thrombidium dacinum* Feider, 1948, espèces dont la taille dépasse 2500  $\mu\text{m}$ , ont un nombre d'œufs supérieur à la plupart des autres espèces et en particulier des *Microthrombidiinae*. Toutes ces formes ont des comportements épigés. Les *Microthrombidiinae* et les *Podothrombium*, formes respectivement endogées et muscicoles, ont toutes moins de 300 œufs.

TABLEAU X. — Étude de la fécondité chez les *Thrombidiidae*.

Nos*	Espèces	Taille des femelles en $\mu\text{m}$	Nbre d'œufs	Diamètre des œufs en $\mu\text{m}$	Volume de la masse ovigère en $\mu\text{m}^3$
1	<i>Euthrombidium trigonum</i>	3500	2500	135	$3,2 \times 10^9$
2	<i>Thrombidium holosericeum</i>	3500	2000	140	$2,8 \times 10^9$
3	<i>Thrombidium méditerranéum</i>	2650	1300	205	$5,9 \times 10^9$
4	<i>Thrombidium meyeri</i>	2600	650	205	$2,9 \times 10^9$
5	<i>Thrombidium dacinum</i>	2750	500	160	$1,07 \times 10^9$
6	<i>Euthrombidium frigidum</i>	2300	900	145	$1,4 \times 10^9$
7	<i>Allothrombium fuliginosum</i>	2000	1250	205	$5,5 \times 10^9$
8	<i>Thrombidium heterotrichum</i>	2200	600	220	$3,3 \times 10^9$
9	<i>Allothrombium meridionale</i>	1700	1150	170	$2,9 \times 10^9$
10	<i>Allothrombium lerouxi</i>	2000	300	200	$1,2 \times 10^9$
11	<i>Thrombidium cancelaei</i>	1400	700	188	$2,4 \times 10^9$
12	<i>Parathrombium megalochirum</i>	1300	300	140	$0,4 \times 10^9$
13	<i>Dolicho-thrombium alpinum</i>	1320	150	160	$0,3 \times 10^9$
14	<i>Podothrombium remyi</i>	2200	100	265	$0,9 \times 10^9$
15	<i>Podothrombium peragile</i>	2150	100	330	$1,8 \times 10^9$
16	<i>Podothrombium bicolor</i>	1765	100	273	$1,06 \times 10^9$
17	<i>Podothrombium strandi</i>	1930	60	365	$1,5 \times 10^9$
18	<i>Podothrombium vogesianum</i>	1600	60	345	$1,2 \times 10^9$
19	<i>Georgia pulcherrima</i>	1250	10	250	$0,08 \times 10^9$
20	<i>Microthrombidium littorale</i>	1100	25	120	$0,02 \times 10^9$
21	<i>Microthrombidium corcyraeum</i>	1100	30	245	$0,17 \times 10^9$
22	<i>Echinothrombium spinosum</i>	1200	30	170	$0,07 \times 10^9$
23	<i>Valgothrombium major</i>	1300	30	170	$0,07 \times 10^9$
24	<i>Microthrombidium succidum</i>	1700	20	240	$0,1 \times 10^9$
25	<i>Microthrombidium pistiae</i>	1250	100	150	$0,1 \times 10^9$
26	<i>Manrighia panamensis</i>	1500	75	180	$0,2 \times 10^9$
27	<i>Manrighia boshelli</i>	1700	70	175	$0,2 \times 10^9$
28	<i>Microthrombidium fasciatum</i>	1800	200	135	$0,2 \times 10^9$
29	<i>Campylothrombium barbarum</i>	1600	300	185	$0,9 \times 10^9$
30	<i>Manrighia bequaerti</i>	2500	75	180	$0,2 \times 10^9$
31	<i>Microthrombidium maculatum</i>	2500	160	170	$0,4 \times 10^9$

\* Les numéros donnés ici correspondent aux numéros inscrits sur les figures 40 et 41.

b) Relations entre le diamètre des œufs et la taille des femelles.

Les valeurs de ces deux variables sont consignées sur le Tableau X, et reportées sur le graphique (fig. 40 B). Nous constatons que le diamètre des œufs est, en règle générale, indépendant de la taille des femelles lorsqu'ils ont entre 120  $\mu\text{m}$  et 280  $\mu\text{m}$ .

Les œufs les plus gros (270  $\mu\text{m}$  à 365  $\mu\text{m}$ ) se rencontrent chez les espèces du genre *Podothrombium*.

## c) Relations entre le diamètre des œufs et le nombre d'œufs.

Comme précédemment, les résultats du Tableau X ont été repris sur le graphique (fig. 40 C). Nous remarquons que le diamètre des œufs est indépendant du nombre d'œufs émis. *Parathrombium megalochirum*, *Allothrombium lerouxi* et *Campylothrombium barbarum* pondent sensiblement le même nombre d'œufs (300) alors que le diamètre est respectivement de 140  $\mu\text{m}$ , 200  $\mu\text{m}$  et 183  $\mu\text{m}$ .

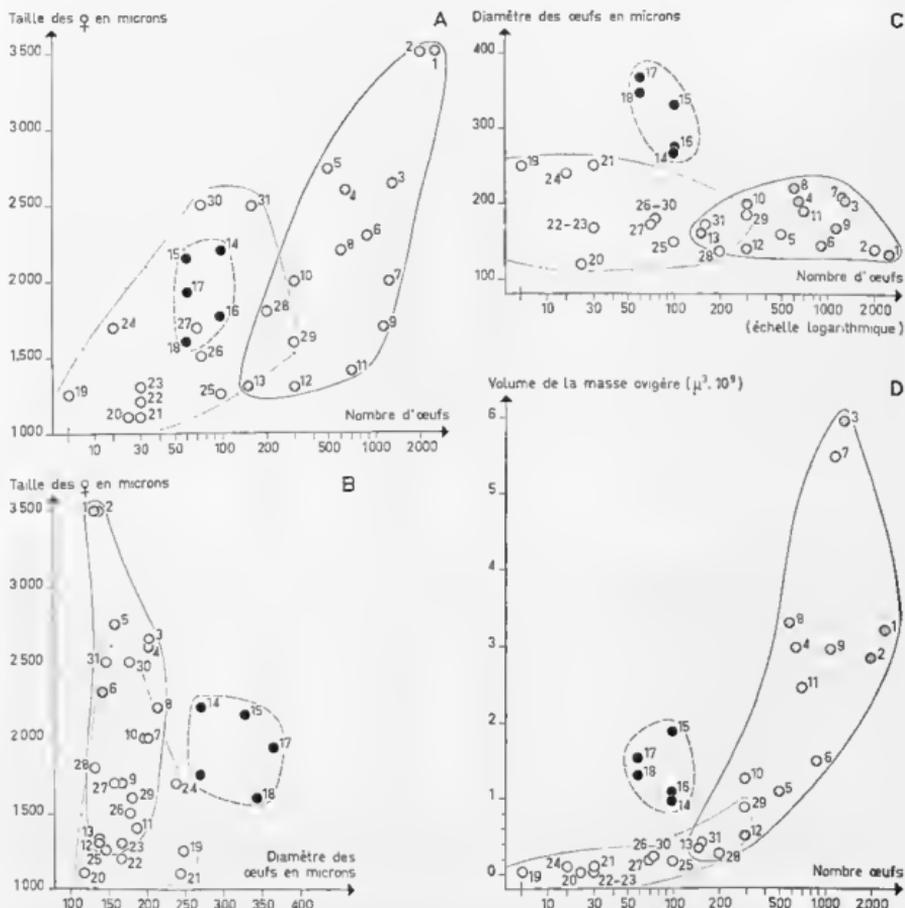


FIG. 40. — Relations, chez divers Thrombidiidae, entre : A : la taille des femelles et le nombre d'œufs, B : entre la taille des femelles et le diamètre des œufs, C : entre le diamètre des œufs et le nombre d'œufs, D : entre le volume de la masse ovigère et le nombre d'œufs. Les chiffres auprès des cercles sont les mêmes que ceux de la figure suivante (figure 41) ; ils représentent les différentes espèces étudiées et celles pour lesquelles nous possédons des données bibliographiques précises.

Bien que pondant des œufs de taille comparable à ceux des *Microthrombidiinae* (tendance endogée) les femelles appartenant aux *Thrombidiinae*, *Euthrombidiinae* et *Allothrombidiinae* (tendance épigée) en émettent un plus grand nombre.

Nous avons déjà vu que les Thrombidiens du genre *Podothrombium* (espèces muscicoles et montagnardes) émettent un petit nombre d'œufs de grand diamètre (270 µm — 365 µm).

d) Relations entre le volume de la masse ovigère et le nombre d'œufs.

Le volume de la masse ovigère a été établi à partir du diamètre des œufs et du nombre moyen d'œufs.

On remarque, à la lecture du Tableau X et du graphique (fig. 40 D) que le volume de la masse ovigère est indépendant du nombre d'œufs chez les espèces qui pondent moins de 300 œufs, exception faite du genre *Podothrombium*.

De toutes ces observations, il ressort que la fécondité des espèces varie avec leur mode de vie : les formes à tendance épigée ont une fécondité plus importante que les formes à tendance endogée. A cet égard, les lignées limitées aux massifs montagneux se comportent comme les espèces endogées. Chez ces formes, le nombre d'œufs est approximativement le même, mais le diamètre, et par voie de conséquence le volume de la masse ovigère, est plus important.

Toutes les formes se groupent en fonction de leurs caractéristiques écologiques et biologiques. Nous pouvons ainsi proposer 3 types de pontes différents (fig. 41).

1 <i>Euthrombidium triganum</i> *	8 <i>Thrombidium heterotrichum</i>
2 <i>Thrombidium halasicicum</i>	9 <i>Allothrombidium meridionale</i>
3 - <i>mediterraneum</i>	10 - <i>laroux</i> *
4 - <i>meyer</i>	11 <i>Thrombidium cancellata</i>
5 - <i>stacum</i> *	12 <i>Paralothrombidium megalochrum</i>
6 <i>Euthrombidium frigidum</i>	13 <i>Dolichothrombidium alpinum</i> *
7 <i>Allothrombidium fuliginosum</i>	

14 <i>Podothrombidium remyi</i>
15 - <i>peraglie</i>
16 - <i>bicolar</i> *
17 - <i>strandii</i>
18 - <i>vogesianum</i>

• données bibliographiques

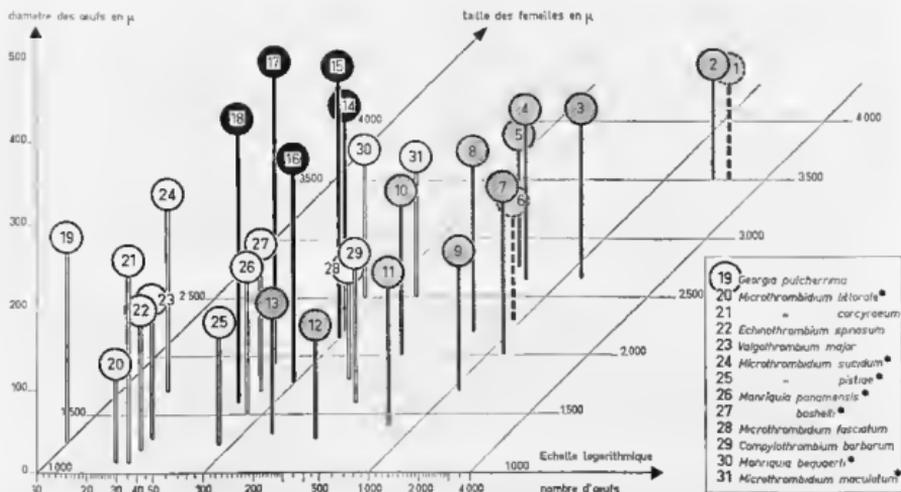


FIG. 41. — Diagramme des corrélations entre le diamètre des œufs, le nombre d'œufs et la taille des femelles de *Thrombidiidae*, mettant en évidence les différents types de ponte. Chaque cercle représente une espèce. Le trait vertical qui joint le centre de ce cercle au plan horizontal a une longueur égale au diamètre des œufs ; il aboutit au point d'intersection de coordonnées représentant le nombre moyen d'œufs émis par une femelle et la taille de celle-ci.

Type I : la femelle dépose en une fois un nombre élevé d'œufs (entre 300 et 4000). Ceux-ci ont un diamètre compris entre 135  $\mu\text{m}$  et 220  $\mu\text{m}$ . Dans ce groupe s'inscrivent toutes les espèces qui passent une partie de leur vie à la surface du sol : ce sont tous les *Allothrombiinae*, les *Euthrombiinae* et la plupart des *Thrombiinae* (*Thrombidium* — *Parathrombidium*).

Type II : à ce type, on peut rattacher la plupart des espèces appartenant au genre *Podothrombidium*. Les femelles pondent en une fois entre 60 et 100 œufs. Le diamètre des œufs varie entre 265  $\mu\text{m}$  et 365  $\mu\text{m}$ . D'après des observations personnelles et de nombreuses données bibliographiques, ces espèces vivent souvent en montagne. A basse altitude, on les trouve dans des zones froides et humides, dans de la mousse où elles chassent, sous des pierres peu enterrées où elles se réfugient.

Type III : appartient à ce type l'ensemble des *Microthrombiinae*. Les femelles pondent un nombre réduit d'œufs : entre 10 et 300. La plupart de ces Thrombidions sont eudaphiques. Le diamètre des œufs varie entre 135  $\mu\text{m}$  et 250  $\mu\text{m}$ .

Il existe des espèces qui font transition ; en particulier *Microthrombidium fasciatum* et *Dolicho-thrombidium alpinum* Schweizer, 1951.

*M. fasciatum* appartient à une sous-famille essentiellement endogée. De nombreuses observations sur le terrain nous ont fait rencontrer l'animal errant en plein soleil à la surface du sol. Or, le nombre d'œufs plus élevé que chez la plupart des autres espèces de cette sous-famille, rentre dans le cadre de ces manifestations intermédiaires.

En ce qui concerne *D. alpinum*, on sait que cette espèce appartient à une sous-famille à tendance épigée. Les données bibliographiques et deux récoltes personnelles nous indiquent qu'elle est endogée. Comme pour *M. fasciatum*, le nombre d'œufs, peu élevé, par rapport aux autres genres appartenant à cette sous-famille, rentre dans le cadre des formes transitoires.

## II) COMPARAISONS AVEC D'AUTRES FORMES.

Contrairement aux *Thrombiidae*, *Erythraeidae*, *Trombiculidae*, les Acariens du sol pondent en général un nombre d'œufs faible. Grandjean (1957 a) note que la femelle de *Balaustium florale* pond en une seule fois entre 25 et 40 œufs larges de 130  $\mu\text{m}$  à 148  $\mu\text{m}$ , longs de 171  $\mu\text{m}$  à 195  $\mu\text{m}$ . Chez *Johnstoniana errans*, que nous avons élevé en laboratoire, nous avons dénombré des pontes de 25 à 50 œufs ; le diamètre de ces œufs est de 380  $\mu\text{m}$ . Schweizer (1951), Schweizer et Bader (1963) dessinent des habitats d'espèces appartenant à tous les groupes d'Acariens et les représentent parfois avec des œufs (6 chez *Penthaleus medius* Schweizer et Bader, 1963, 8 chez *Bdellodes longirostris* (Hermann, 1804), 7 chez *Hophomolgus tuberculatus* Berlese, 1923, 6 chez *Stigmaeus antrodes* Berlese, 1910). En fait, chez les Acariens libres du sol, les données concernant la reproduction sont rares et souvent dispersées dans des publications de systématique. On sait que de nombreuses espèces d'Oribates pondent plusieurs fois un ou plusieurs œufs, mais on ignore souvent le nombre de pontes et le nombre d'œufs émis. Il en est de même avec les Acariens Mésostigmates qui forment pourtant avec les Oribates, la plus grande partie des Acariens du sol.

Si, chez les Acariens, aucune étude n'a été consacrée aux corrélations entre le nombre et la taille des œufs et la taille des femelles, il n'en est pas de même pour les autres groupes. En règle générale, chez les endogés, on assiste à une diminution du nombre d'œufs accompagnée d'une augmentation de leur diamètre. Ces tendances s'accroissent lorsque l'on étudie les lignées interstitielles et cavernicoles (Delamare Deboutteville, 1960, Vandé, 1964). Les exemples de ce phénomène sont nombreux. Juberthie (1964) signale que, chez les Opilions, la fécondité des formes vivant dans le sol ou les mousses est faible par rapport à celle des *Phalangides* épigés : « Chaque ponte ne renferme qu'un œuf dans le cas général ».

Plus récemment encore, Rouch (1968) sur les Harpacticides hypogés, fait les mêmes constatations ; comparant les formes épigées aux formes hypogées, il écrit : « Les Harpacticides hypogés pondent un faible nombre d'œufs... dont le diamètre se situe autour de 50  $\mu\text{m}$  alors que chez les espèces épigées de taille comparable, le diamètre des œufs n'est que de 40  $\mu\text{m}$ ... Ce double caractère est indépendant de la taille des femelles lorsque leurs dimensions sont inférieures à 800 microns ».

Thibaud (1970), dans son étude sur la Biologie des Collemboles *Hypogastruridae* édaphiques et cavernicoles, souligne que « les hémiedaphiques... pondent de nombreux œufs assez petits...; les euédaphiques et les troglobies... pondent peu d'œufs mais ceux-ci sont volumineux (surtout pour l'espèce troglobie *Typhlogastrura balazuci*) ».

## CHAPITRE II

INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES  
SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE

## A. — ACTION DE LA TEMPÉRATURE

Environ 250 pontes d'*Allothrombium fuliginosum* et 150 de *Thrombidium holosericeum* comprenant chacune plus d'un millier d'œufs, ont été soumises pendant des périodes plus ou moins longues aux températures constantes suivantes : — 5°C ( $\pm 2$ ), 0°C ( $\pm 1$ ), + 7°C ( $\pm 1$ ), + 13°C ( $\pm 1$ ), + 17°C ( $\pm 1$ ), + 21°C ( $\pm 1$ ), + 25°C ( $\pm 2$ ), + 31°C ( $\pm 3$ ), + 35°C ( $\pm 3$ ).

Nous avons réussi ainsi à mettre en évidence chez ces deux espèces, pour la période embryonnaire (œufs — prélarves) et la stase prélarvaire (prélarves — larves) :

- 1) les températures létales inférieures,
- 2) les températures létales supérieures,
- 3) la durée moyenne du développement à température constante,
- 4) la température optimum du développement.

## I) PÉRIODE EMBRYONNAIRE (œufs — prélarves).

a) Température létale inférieure<sup>1</sup>.1° Chez *Allothrombium fuliginosum*.

— 35 % des œufs soumis à — 5°C pendant un jour sont perdus. Cette proportion passe à 70 % — 90 % et 100 % si on les laisse respectivement 5 — 10 et 20 jours à cette température.

— A 0°C, le taux de mortalité est inférieure à 10 % si on laisse les œufs 1 jour à cette température et de 20 % et 30 % si les œufs sont laissés 5-10 et 20 jours.

— A 7°C, le développement embryonnaire se poursuit normalement.

2° Chez *Thrombidium holosericeum*.

— Le taux de mortalité des œufs pour une exposition de 1 jour à — 5°C est de 65 %.

— A 0°C, il est inférieur à 20 % pour une même durée d'exposition de 24 heures. Il passe à 80 % si les œufs restent 5 jours à cette dernière température.

1. Les températures létales de la période embryonnaire ont été établies en fractionnant des pontes en lots comprenant chacun une centaine d'œufs. Chaque lot après avoir été exposé à l'une des températures supposées létales (— 5°C, 0°C, + 7°C, + 25°C, + 31°C, + 35°C) pendant plusieurs heures ou plusieurs jours, est remplacé ensuite à 17°C. Les œufs peuvent alors poursuivre éventuellement leur développement. Le taux de mortalité (%) des œufs à une température s'établit en faisant la différence entre le nombre d'œufs mis en expérience et le nombre de prélarves écloses. Le dénombrement des prélarves se fait sous la loupe binoculaire. Pour chaque température, 300 œufs au moins, appartenant à 3 pontes différentes ont été expérimentés.

Si l'on place à 0°C des œufs proches de la stase prélarvaire (ayant donc effectué une partie de leur développement embryonnaire) on constate que le taux de mortalité est, dans tous les cas, inférieur à 5 % si le temps d'exposition à cette température ne dépasse pas dix jours. Au-delà de 10 jours, il n'excède pas 25 %. A — 5°C le taux de mortalité des œufs proches de cette stase est de 25 % pour une exposition de 1 jour, 60 % et 100 % pour des périodes de 5 et 10 jours.

La température létale inférieure est donc voisine de 0°C pour des œufs n'ayant pratiquement pas commencé leur développement, elle est légèrement inférieure à 0°C pour les stades proches de la stase prélarvaire.

#### b) Température létale supérieure.

##### 1° Chez *Allothrombium fuliginosum*.

— A 25°C, 95 % des œufs se développent normalement.

— A 31°C, 55 % des œufs n'arrivent pas à maturité s'ils sont laissés plus de 10 jours à cette température. Exposés 5 jours à cette température le taux d'éclosion est de 80 % environ.

— A 35°C, le développement est arrêté d'une façon irréversible si les œufs sont exposés plus de 24 heures à cette température.

##### 2° Chez *Thrombidium holosericeum*.

— A 21°C, toutes les pontes se développent normalement.

— A 25°C, 80 % des pontes se développent mais le temps moyen de développement s'accroît légèrement.

— A 31°C, le développement est arrêté de façon irréversible en moins de 5 jours.

#### c) Durée moyenne du développement embryonnaire à température constante.

##### 1° Chez *Allothrombium fuliginosum*.

Nous avons reporté sur la figure 42 A les résultats des expériences effectuées à température constante. A chaque température considérée (+ 7°C, + 13°C, + 17°C, + 21°C, + 25°C, + 31°C) nous avons étudié la durée du développement embryonnaire. Cette figure montre que :

— La durée du développement diminue au fur et à mesure que la température s'élève : elle passe de 41 jours à 7°C (moyenne établie sur 20 pontes) à 10 jours à 25°C (moyenne établie sur 19 pontes).

— Plus la température est basse, plus les éclosions s'étalent dans le temps : tandis qu'à 7°C les éclosions des prélarves s'étalent sur 6 jours (39<sup>e</sup> au 44<sup>e</sup> jour), à 25°C elles s'effectuent sur 3 jours (9<sup>e</sup> au 11<sup>e</sup> jour).

— De 25°C à 31°C, la durée moyenne du développement augmente légèrement : elle passe de 10 jours à 25°C à 13-14 jours à 31°C.

##### 2° Chez *Thrombidium holosericeum*.

Comme pour *Allothrombium fuliginosum* nous avons reporté sur un graphique les résultats des observations (fig. 43 A).

— La durée moyenne du développement s'accroît au fur et à mesure que la température diminue : elle passe de 17 jours à 21°C à 71 jours à 7°C.

— Au-delà d'un certain seuil (ici 21°C) la durée du développement augmente avec la température : à 25°C elle est de 22 jours.

— L'étalement des éclosions est d'autant plus important que la température est basse : à 7°C les prélarves apparaissent, suivant les pontes, entre le 62<sup>e</sup> et le 85<sup>e</sup> jour ; à 21°C les éclosions s'étalent, suivant les pontes, sur 5 jours (16<sup>e</sup> au 20<sup>e</sup> jour).

#### d) Température optimale du développement.

La température optimale du développement peut se définir comme « la température constante qui, appliquée pendant toute la période embryonnaire, donne la plus grande vitesse de développement et le taux de mortalité le plus faible ».

En fonction de cette définition et des résultats obtenus en laboratoire, la température optimale de développement des œufs d'*Allothrombium fuliginosum* est voisine de 25°C. Chez *Thrombidium holosericeum* elle est proche de 21°C.

## II) STASE PRÉLARVAIRE.

### a) Température létale inférieure<sup>2</sup>.

#### 1° Chez *Allothrombium fuliginosum*.

La température létale inférieure pour la stase prélarvaire (prélarves — larves) se situe vers 0°C. Le taux de mortalité des prélarves laissées à cette température pendant au moins 10 jours est inférieur à 30 %.

#### *Allothrombium fuliginosum*

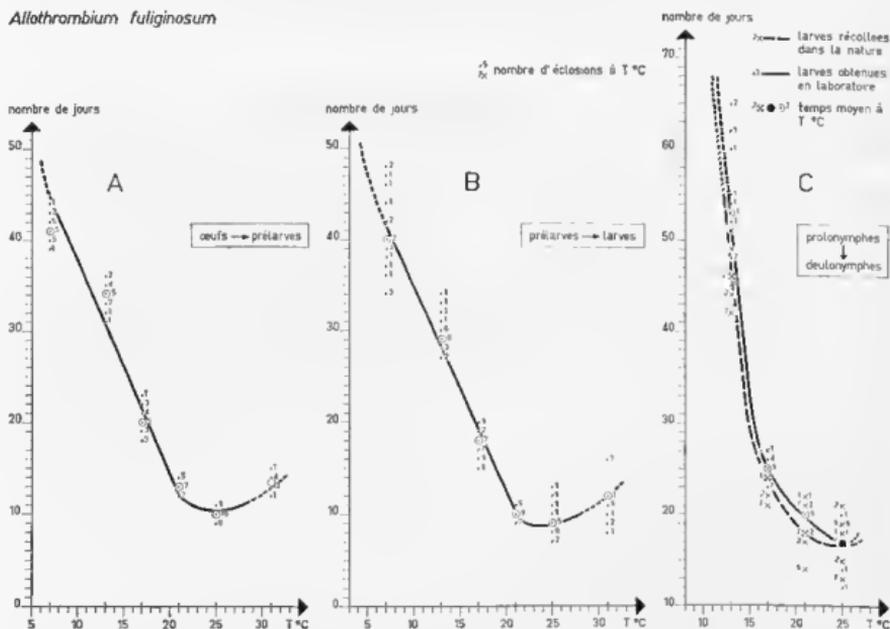


Fig. 2. — Durée du développement embryonnaire (A), de la stase prélarvaire (B) et de la stase protonymphale (C) d'*Allothrombium fuliginosum*, en fonction de la température.

2. Les températures létales ont été établies en fractionnant des pontes, arrivées à la stase prélarvaire, en lots comprenant chacun une centaine de prélarves. Chaque lot, après avoir été exposé à l'une des températures supposées létales pendant plusieurs heures ou plusieurs jours, est ensuite replacé à 17°C. Les prélarves peuvent alors poursuivre leur développement. Le taux de mortalité (%) des prélarves à une température s'établit en faisant la différence entre le nombre des prélarves mises en expérience et le nombre de larves écloses. Les larves sont dénombrées grâce au montage, décrit dans le chapitre 3, qui fait appel à leur sensibilité à la lumière. Pour chaque température, 500 prélarves au moins, appartenant à 5 pontes différentes ont été expérimentées.

2° Chez *Thrombidium holosericeum*.

Chez cette espèce la température létale inférieure est également voisine de 0°C. Le taux de mortalité dans des conditions d'élevage semblables à celles de *A. fuliginosum* est de 25 % environ.

## b) Température létale supérieure.

1° Chez *Allothrombium fuliginosum*.

— A 25°C la totalité des prélarves arrive à maturité.

— A 31°C, 35 % des prélarves seulement donnent des larves actives. Les 65 % de prélarves restant poursuivent leur développement plus ou moins longtemps, mais la plupart d'entre elles ne sortent pas de leur pupa prélarvaire. Au-delà du 14<sup>e</sup> jour il ne faut plus espérer d'éclosions.

— A 35°C le développement est arrêté de façon irréversible si l'exposition des prélarves est supérieure à 24 heures.

2° Chez *Thrombidium holosericeum*.

— A 25°C, 80 % des prélarves environ poursuivent leur développement et donnent des larves actives. Il est intéressant de constater que le temps moyen de développement s'est accru : en effet, de 17 jours à 21°C il passe à 24 jours à 25°C.

— A 31°C le développement est arrêté de façon irréversible en moins d'un jour.

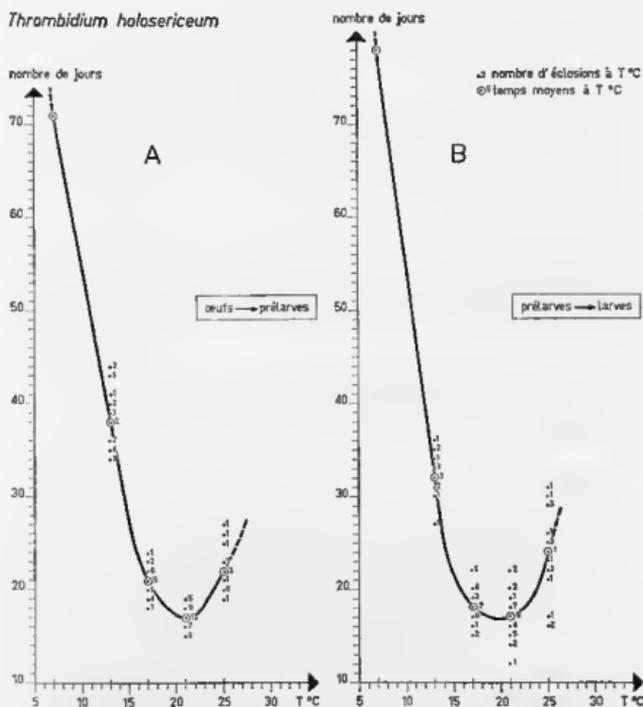
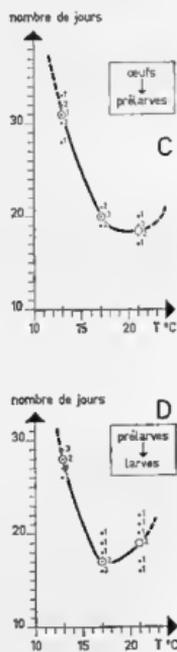
*Thrombidium holosericeum**Thrombidium mediterraneum*

FIG. 43. — Durée du développement embryonnaire (A et C) et de la phase prélarvaire (B et D) de *Thrombidium holosericeum* et de *T. mediterraneum*, en fonction de la température.

## c) Durée moyenne du développement à température constante.

Les conclusions concernant les relations existant entre la température et la durée de la stase prélarvaire sont comparables à celles établies lors de l'étude du développement embryonnaire. Les résultats des observations sont résumés pour *A. fuliginosum* sur la figure 42 B et pour *T. holosericeum* sur la figure 43 B.

## d) Température optimale de la stase prélarvaire.

En conservant la définition de la température optimale du développement énoncée plus haut et en prenant comme critère de fin du développement la date d'apparition des larves actives, on constate que les températures optimales se situent pour *A. fuliginosum* autour de 21°C, vers 17°C pour *T. holosericeum* et *T. mediterraneum*.

### III) VARIATIONS DE L'OPTIMUM THERMIQUE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET DE LA STASE PRÉLARVAIRE.

a) Chez *Allothrombium fuliginosum*.

Cette étude a été réalisée en plaçant 40 pontes d'*Allothrombium fuliginosum* à des températures correspondant aux optima thermiques successifs des périodes du développement embryonnaire et de la stase prélarvaire, soit respectivement 25°C et 21°C. Dans ces conditions, le développement s'est effectué en 18 jours.

Parallèlement à ces expériences nous avons laissé pendant toute la durée du développement 20 pontes à 21°C et 20 pontes à 25°C. La durée moyenne du développement a été de 20 jours à 25°C et de 22 jours à 21°C. Théoriquement ces durées auraient dû être respectivement de 20 et 23 jours.

b) Chez *Thrombidium holosericeum*.

Des expériences semblables ont été réalisées sur 22 pontes de *Thrombidium holosericeum*. Les pontes, nous l'avons vu, représentent plusieurs milliers d'œufs. Chacune a été divisée en trois lots. Le premier lot a été placé, pendant toute la croissance, aux températures correspondant aux optima thermiques des périodes embryonnaires et post-embryonnaires, soit respectivement 21°C et 17°C. Les second et troisième lots ont été laissés respectivement à 21°C et 17°C jusqu'à l'apparition des larves. Les résultats ont été les suivants :

- 1<sup>er</sup> lot : le temps moyen de développement des 22 pontes a été de 34 jours.
- 2<sup>e</sup> lot : (œufs placés à 21°C) temps moyen de développement des 22 pontes : 36 jours.
- 3<sup>e</sup> lot : (œufs placés à 17°C) temps moyen de développement des 22 pontes : 39 jours.

c) Chez *Campylothrombium barbarum*.

Désirant obtenir des larves de *Campylothrombium barbarum* nous avons mis des œufs venant d'être pondus, à 13°C, 17°C et 21°C pendant plusieurs années sans obtenir la moindre éclosion. Les œufs pondus en mai-juin et apparemment sains ne subissaient aucune transformation visible. Après 3-4 mois, ils finissaient par être envahis par des moisissures et dégénéraient. Un arrêt accidentel de chauffage fin octobre 1967, dans la pièce où étaient stockés les pontes a entraîné une brusque chute de température (7°C au lieu de 17°C-21°C). Dix jours après cette brusque chute de la température nous apercevions les premières prélarves et moins de six semaines après les premières larves apparaissaient.

Ces observations nous ont permis de formuler l'hypothèse suivante : le développement embryonnaire ne se produit que si les œufs sont préalablement soumis à une période de refroidissement.

Pour étudier ce phénomène nous avons disposé de 24 pontes. Chaque ponte, qui comporte entre 200 et 300 œufs, est divisée en 4 ou 5 lots de 50 ou 60 œufs. Chaque lot est alors soumis à des tempé-

ratures comprises entre + 1°C et + 17°C, pendant des durées variables. Les données et les résultats de ces expériences sont inscrits sur le Tableau XI. Nous pouvons faire trois remarques

- 1) une brusque chute de température est nécessaire pour que les œufs poursuivent leur développement,
- 2) la période de refroidissement nécessaire est d'autant plus courte que la température est basse,
- 3) l'optimum thermique de la période embryonnaire (Œufs — Prélarves) se situe autour de 17°C, celui de la stase prélarvaire autour de 14°C.

TABLEAU XI. — Action des écarts thermiques sur le développement des pontes de *C. barbarum*.

Nombre de lots	Température	Durée de l'exposition	Nombre d'éclosions observées
10	17°C	5 mois	1 larve le 128 <sup>e</sup> jour
10	13°C	5 mois	7 larves entre les 130 <sup>e</sup> et 142 <sup>e</sup> jours
10	7°C	112 jours	la totalité des œufs entre les 76 <sup>e</sup> et 112 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 103)*
10	17°C puis 7°C puis 17°C	10 jours 1 jour 110 jours	50 % des œufs entre les 60 <sup>e</sup> et 121 <sup>e</sup> jours après la ponte
10	17°C 7°C	10 jours 5 jours	la totalité des œufs entre les 35 <sup>e</sup> et 46 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 41)*
10	17°C puis 0°C puis 17°C	1 jour 2 jours 41 jours	la totalité des œufs entre les 32 <sup>e</sup> et 44 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 41)*
10	7°C puis 17°C	5 jours 33 jours	la totalité des œufs entre les 33 <sup>e</sup> et 38 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 36)*
10	7°C puis 13°C	5 jours 37 jours	la totalité des œufs entre les 36 <sup>e</sup> et 42 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 40)*
10	7°C puis 17°C puis 13°C	5 jours Période embryon. Stase prélarvaire	la totalité des œufs entre les 30 <sup>e</sup> et 35 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 33)*
10	0°C puis 17°C puis 13°C	2 jours Période embryon. Stase prélarvaire	la totalité des œufs entre les 29 <sup>e</sup> et 34 <sup>e</sup> jours après la ponte (M = 32)*

\* M = Durée moyenne de développement des œufs et des prélarves.

Rappelons que les optima thermiques de *A. fuliginosum*, *T. holosericeum* et *T. méditerranéum* sont respectivement de 25°C et 21°C pour la période embryonnaire et de 21°C et 17°C pour la stase prélarvaire. L'échelle des optima des *Thrombidiidae* (y compris *C. barbarum*) se situe donc entre 14°C et 25°C. Les différences observées traduisent une adaptation des animaux aux conditions du milieu.

*C. barbarum*, étant une espèce endogée, on peut conclure que les formes épigées ont un optimum thermique plus élevé que les formes endogées.

En ce qui concerne *Microthrombidium fasciatum*, espèce intermédiaire entre les épigées et les endogées, l'optimum thermique global (période embryonnaire + stase prélarvaire) se situe entre 17°C et 21°C.

Les optima thermiques variables des différentes espèces semblent répéter les variations climatiques qui règnent dans les différents microbiotopes.

## B. — ACTION DE L'HUMIDITÉ

### 1) PHASE D'ABSORPTION D'EAU.

Il a été établi par de nombreux auteurs que l'augmentation de taille des œufs au cours de l'embryogenèse se fait par absorption d'eau (Wigglesworth, 1965). Juberthie (1964), signale que cette absorption s'effectue, chez les Opilions, soit à partir de l'eau emmagasinée par le mucus, soit « à partir de l'eau à l'état liquide, soit à partir de vapeur d'eau de l'atmosphère si cette dernière est saturée ou assez proche de la saturation ».

Afin d'étudier ce phénomène chez les Thrombidions, nous avons prélevé tous les jours, pendant le développement embryonnaire, une dizaine d'œufs d'une ponte de *Allothrombium fuliginosum*, maintenus à 17°C dans une atmosphère saturée en vapeur d'eau.

Nous avons mesuré le diamètre des œufs au cours de la période embryonnaire, la hauteur (H) et la largeur (l) des prélarves au cours de la stase prélarvaire. Les résultats, donnés figure 44, montrent que le diamètre des œufs augmente par paliers au cours de la période embryonnaire : du 1<sup>er</sup> au 3<sup>e</sup> jour, il passe de 260 µm à 280 µm. Il se stabilise à cette valeur jusqu'au 10<sup>e</sup> jour. Du 10<sup>e</sup> au 17<sup>e</sup> jour, il augmente à nouveau pour atteindre 300 µm. Le 18<sup>e</sup> jour, le chorion qui entoure l'œuf se déchire sous la pression qu'exerce la prélarve : les pattes s'étendent entre les valves. La prélarve libérée est ovoïde. Sa taille s'accroît de plus d'un tiers : de 300 µm, elle passe à 420 µm. Elle s'allonge encore (420 µm à 470 µm) jusqu'au 22<sup>e</sup> jour. A partir de ce jour jusqu'à celui de l'éclosion (32<sup>e</sup>), l'accroissement est lent : 5 µm.

D'après les données que nous possédons sur tous les groupes d'Arthropodes, il est vraisemblable que l'augmentation de taille des œufs s'accompagne d'une augmentation de leur poids.

### II) OPTIMUM HYGROMÉTRIQUE.

L'influence des facteurs hygrométriques sur le développement ou la durée de vie a été souvent étudiée chez les Acariens qui jouent un rôle du point de vue économique. Parmi les travaux récents, citons ceux de Singh-Mc Ellistrem et Rodriguez (1967) sur quelques Macrochelides, Winston (1959, 1963 a, b et 1969) sur *Bryobia praetiosa* Koch, 1836, Madge (1964 et 1965) et Vannier (1970) sur des Oribates.

Chez les Thrombidions, les pontes se développent normalement lorsqu'elles sont maintenues sur substrat humide pendant toutes la durée du développement, c'est-à-dire lorsque le degré hygrométrique est voisin de 100 %.

Si des œufs de la période embryonnaire sont déposés sur le substrat sec mais à un taux d'humidité voisin de 90 % à l'intérieur de l'enceinte, ils se dessèchent en moins de 48 heures et le développement est définitivement arrêté.

Les « embryons » de la stase prélarvaire semblent plus résistants. Maintenus 48 heures à 85 % d'humidité relative, puis replacés en enceinte saturée, 95 % des prélarves éclosent normalement, mais avec un retard de deux jours sur les prélarves témoins. Remises en atmosphère saturée après avoir

Mensurations en microns

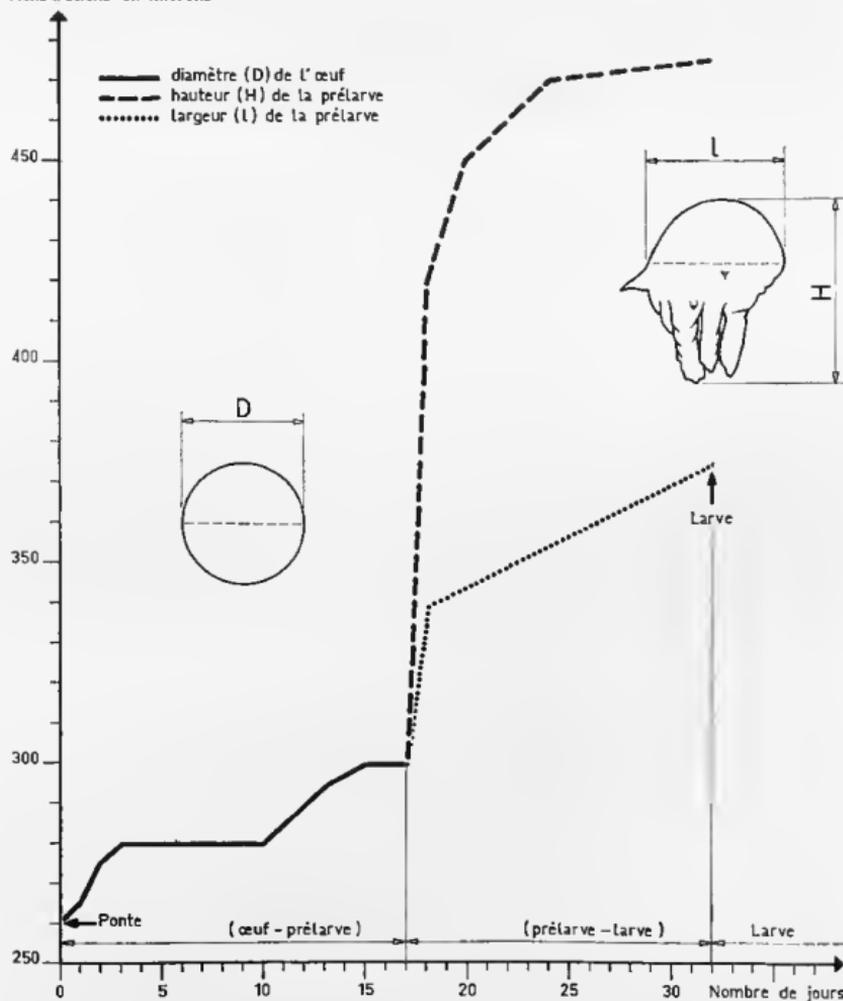


Fig. 44. — Croissance des œufs d'*Allotrombium fuliginosum* au cours du développement embryonnaire (trait continu) et de la prélarve au cours de la stase prélarvaire (traits discontinus).

été maintenues pendant 4 jours à un degré hygrométrique voisin de 85 %, 20 % des prélarves reprennent leur développement. Elles donnent des larves 5 jours après les prélarves témoins laissées pendant toute la durée du développement en atmosphère saturée. Au-delà de 4 jours, à 85 % d'humidité relative, le taux de mortalité est de 100 %. Le déficit en eau se traduit par une dépression polaire aussi bien sur les œufs que sur les embryons de la stase prélarvaire. Dès que cette dépression est apparue, on peut considérer que le développement est définitivement arrêté.

Si le taux d'humidité relative létale semble diminuer du début à la fin du développement, l'optimum hygrométrique est voisin de 100 % au cours des deux phases.

## CHAPITRE III

## BIOLOGIE ET ÉTHOLOGIE DES LARVES

## A. — ÉCLOSION ET FACTEUR D'ÉCLOSION

## I) L'ÉCLOSION PROPREMENT DITE.

Arrivée à maturité, la prélarve contient une larve dont on aperçoit toutes les parties du corps. La veille de l'éclosion, la larve commence à se contracter : d'abord faibles, les contractions se font plus violentes. Quelques heures avant sa délivrance, la larve s'étire, se contracte puis se détend régulièrement. Au cours d'un mouvement, le chorion se déchire, en général à l'extrémité des expansions frontales. Cette ouverture s'agrandit rapidement à la suite de mouvements convulsifs de la larve encore prisonnière. Le gnathosoma apparaît le premier. L'exuvie glisse sur la face dorsale et va s'amasser autour des pattes. Les contractions continuent et l'animal, s'appuyant sur la peau prélarvaire dégage les pattes de leur fourreau. Lorsque l'animal est sorti, il reste quelques instants immobile, puis brusquement les pattes s'étendent. L'animal s'agite alors sur place pendant de longs moments, incapable de se mouvoir. Les mouvements désordonnés du début font place à des mouvements précis et coordonnés : l'Acarien commence à se déplacer, d'abord autour de son exuvie puis autour de la ponte. Il débute sa vie active.

## II) DIAGRAMME D'ÉCLOSIONS.

Bien que les pontes aient été maintenues à température et humidité constantes, on a toujours remarqué que les éclosions des larves d'une ponte étaient loin d'être synchrones. Nous avons représenté sous forme de diagramme (fig. 45) le pourcentage journalier d'éclosions à partir de pontes maintenues pendant la durée du développement dans les mêmes conditions de température et d'humidité relative.

A 13°C et 17°C, les éclosions des larves d'*Allothrombium fuliginosum* s'étalent sur au moins 20 jours. Les plus nombreuses ont lieu vers le 80<sup>e</sup> jour à 13°C (21 %) et le 41<sup>e</sup> jour à 17°C (53 %). A 21°C et 25°C, 78 % et 83 % des éclosions ont lieu respectivement les 24<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> jours après la ponte. A ces dernières températures l'étalement des éclosions est de 12 jours environ.

Les éclosions des larves de *Thrombidium holosericeum* s'effectuent suivant le même processus. Les forts pourcentages d'éclosions en une journée n'ont plus lieu comme précédemment à 21°C et 25°C, mais à 17°C et 21°C. A ces deux températures, 76 % et 77 % des larves deviennent actives respectivement les 39<sup>e</sup> et 25<sup>e</sup> jours. A 25°C, température voisine de la température létale, le nombre maximum d'éclosions (48 %) a lieu, dans l'exemple choisi, le 21<sup>e</sup> jour après la ponte (fig. 45).

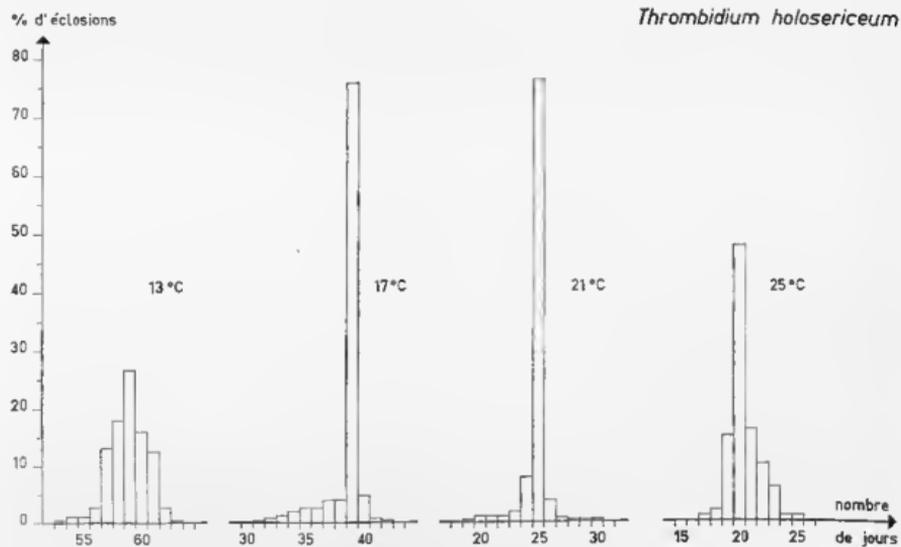
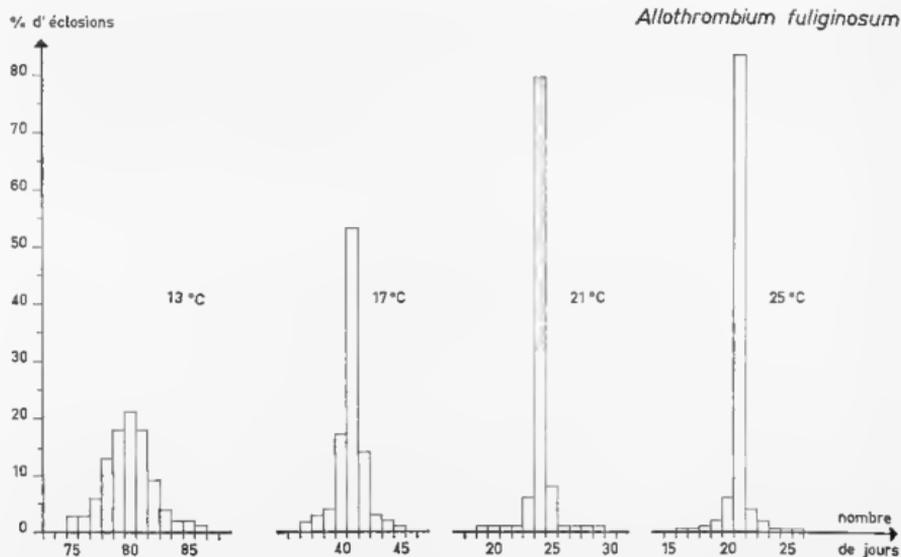


FIG. 45. — Répartition, en fonction du temps, des éclosions des larves d'*Allothrombium fuliginosum* et de *Thrombidium holosericeum* exposées à diverses températures.

## III) ACTION DE DIFFÉRENTS FACTEURS PHYSIQUES SUR L'ÉCLOSION.

Comme pour le développement, la température et l'hygrométrie jouent un rôle important dans les phénomènes de l'éclosion.

## a) La température.

L'échelle des températures compatibles avec l'éclosion est large : 7°C à 25°C. Toutefois, à 7°C on constate que 30 % des larves environ n'arrivent pas à se débarrasser de leur exuvie. Les autres ont parfois besoin de 24 heures pour sortir de leur fourreau. Les éclosions s'étalent sur plus de trois semaines, de telle sorte que les dernières larves apparaissent alors que les premières sont mortes. A cette température, les larves ne bougent pas et restent autour ou sur les restes de la ponte.

Si à 13°C la plupart des larves éclosent normalement et relativement vite; il apparaît que les températures optimales d'éclosion se situent entre 17°C et 25°C.

Si l'on place à 31°C, quelques heures avant leur libération, des embryons ayant effectué en partie leur développement à des températures normales (13°C à 25°C), on constate que l'éclosion est presque instantanément inhibée. Les larves meurent en quelques heures.

## b) L'humidité relative de l'air.

On se rappelle que les œufs se développent normalement lorsqu'ils sont maintenus pendant toute la durée du développement entre 95 % et 100 % d'humidité relative. Pendant la stase prélarvaire, les embryons peuvent vivre pendant 4 jours vers 85 % d'humidité. A ces différents taux (85 %-100 %) les éclosions se font naturellement. Toutefois à saturation, la période de séchage qui suit l'éclosion proprement dite, est plus longue qu'à 85 %.

Les brusques variations du taux d'humidité provoquent une accélération des éclosions. C'est ainsi que si l'on place à 85 % d'humidité, ou à un taux légèrement plus bas encore, une ponte habituellement maintenue à un taux voisin de la saturation, on constate que ce brusque changement provoque l'éclosion en masse, en quelques heures de tous les embryons. Celle-ci aurait dû se produire, d'après nos données, en réalité un ou deux jours plus tard. L'expérience inverse provoque la même réaction : la totalité des embryons conservés à un taux d'humidité voisin de 90 % peuvent éclore en quelques heures si on réhumidifie le substrat ou si on humecte la ponte.

## B. — COMPORTEMENT DE LA LARVE AVANT SA VIE PARASITAIRE

## f) REGROUPEMENT.

Aussitôt après la période de séchage, les larves présentent une phase de regroupement marquée.

Tout au début, si les facteurs du milieu ne varient pas, et plus particulièrement si les larves sont maintenues à l'obscurité, elles restent d'abord groupées autour des débris de la ponte. Puis, progressivement, elles s'écartent de ce lieu et explorent le substrat. Elles se rassemblent alors dans les petites dépressions naturelles, sous les débris qui parsèment le sol. Ainsi rassemblées, les larves s'agitent sur place. Elles peuvent rester groupées plusieurs jours, voire plusieurs semaines, serrées les unes contre les autres. Qu'un facteur externe vienne à être modifié, un courant d'air, un brusque éclairage, aussitôt les groupements se disloquent. Ils se reforment parfois dans d'autres lieux, dès que les conditions redevennent normales.

Si les animaux sont soumis à un rythme naturel d'éclairage, on constate que pendant la journée les Acariens se regroupent au point le plus haut, là où l'intensité lumineuse est la plus forte. Le soir, peut à peu, ils redescendent vers le sol et se réunissent dans des dépressions. Les animaux restent en permanence en contact les uns avec les autres.

Ceci, qui semble être un besoin de contacts interindividuels, a été mis en évidence de la manière suivante : en chambre noire on place une centaine de larves dans un tube horizontal de 30 cm de long et de 0,5 cm de diamètre. Le tube est fermé à ses extrémités avec de la paraffine. Une heure après l'introduction des larves, on note que 80 % à 90 % des animaux sont regroupés, inégalement parfois, aux deux extrémités du tube. Ce même tube est placé ensuite, toujours bien horizontalement derrière un écran de verre dépoli qui transmet une lumière diffuse. On remarque, après une période d'agitation de durée variable provoquée par le brusque éclaircissement, que la plupart des larves se retrouvent groupées aux extrémités du tube.

Il est en fait difficile de préciser si le fait de se grouper répond à un besoin de contact interindividuel ou à un thigmotactisme. Les deux sont probablement liés. Toutefois il est intéressant de signaler que lorsque deux ou trois larves isolées se rencontrent, on assiste pendant quelques instants à une sorte de « ballet » entre les individus. Ceux-ci se « palpent », tournent les uns autour des autres. Si la rencontre se fait dans une dépression, elle peut être le point de départ d'un rassemblement important.

Dans la nature, il n'est pas rare d'observer dans la journée de tels rassemblements, parfois sous le limbe des feuilles, le plus souvent à l'extrémité distale de celles-ci. Les individus restent en contact entre eux de longs moments, puis peu à peu tombent ou se laissent tomber sur le sol.

## II) RÉACTION A LA LUMIÈRE.

Les observations sur les réactions des Acariens à la lumière sont peu nombreuses : citons en particulier les travaux de Camin (1953 et 1963) sur les *Macronyssidae*, de Mori (1962 a et b) et de Susky et Naegle (1963) sur les *Tetranychidae*, de Wilkinson (1953), Georges (1963), Lees (1969) et Belozorov (1967-1968 et 1970) sur les *Ixodidae*, de Woodring (1966) chez des Oribates aveugles.

Chez les *Thrombidiidae*, la sensibilité des larves vis-à-vis de la lumière a été signalée à plusieurs reprises par différents auteurs : André (1930) à propos des Aodats, Henking (1882) à partir des larves d'*Allothrombium fuliginosum*, Severin (1944) avec des larves d'*Euthrombidium trigonum*. Cette sensibilité à la lumière nous a été d'un précieux secours chaque fois qu'il fallait, par exemple, dénombrer quotidiennement le nombre de nouveaux individus éclos, ou encore mettre un nombre précis de ces Acariens dans un pilulier. Pour ce faire, nous disposons d'une boîte obscure dans laquelle nous pratiquons une ouverture escamotable à un ou deux centimètres du fond. Lorsque l'on désire capturer ou compter des larves, on place le pilulier dans cette enceinte obscure et l'on dirige sur l'ouverture un faisceau lumineux. Après quelques minutes, plus de 95 % des larves sont rassemblées au fond du pilulier en face de l'ouverture. Le plus rapidement possible, on substitue alors à la toile de gaze, qui recouvre le pilulier, un bouchon de plastique percé en son centre d'une ouverture dans laquelle on a fixé un tube de verre. Ce dernier est effilé à son extrémité de telle sorte que le diamètre terminal ne puisse laisser passer qu'une seule larve à la fois. Le pilulier restant à l'obscurité, l'ouverture du bas étant fermée, on dirige ensuite le faisceau lumineux sur le tube de verre. Les larves se précipitent aussitôt vers cette nouvelle source lumineuse. Elles s'engagent dans le tube de verre, poursuivent leur ascension : nous pouvons alors les recueillir tout en les comptant (fig. 46 B et C).

Quelle que soit l'espèce, les larves réagissent toutes de la même manière à un stimulus lumineux. Ces réactions sont comparables à celles que différents auteurs ont observées chez les Daphnies. Aussi, malgré le peu d'expériences effectuées dans ce domaine, il semble que l'on puisse parler de phototaxie positive.

## III) GÉOTAXIE.

La connaissance des larves de *Thrombidiidae* montre que la phototaxie positive n'est pas la seule taxie qui régit le comportement de ces Acariens immatures. A plusieurs reprises déjà, nous avons signalé le fait que des larves, en présence de lumière non directionnelle, se regroupaient au point le plus haut, ou, comme dans l'expérience précédente, poursuivaient leur ascension dans le tube. A différentes occasions, nous avons signalé des regroupements de larves tout en haut des tubes d'élevage

TABLEAU XII. — Données expérimentales montrant les réactions des larves de différentes espèces de *Thrombidiidae* en présence de deux sources principales (A et B) de lumière de même intensité. 1<sup>er</sup> cas : les deux sources sont dans un plan vertical (Enceinte verticale). 2<sup>e</sup> cas : les deux sources sont dans un plan horizontal (Enceinte horizontale).

Espèces	<i>A. fuliginosum</i>						<i>T. holosericeum</i>						<i>T. mediterraneum</i>						<i>M. fasciatum</i>						% Total	
	N° de l'expérience	1	2	3	4	5	%	1	2	3	4	5	%	1	2	3	4	5	%	1	2	3	4	5		%
<b>Enceinte verticale</b>																										
A	12	10	14	11	13	60	10	12	12	13	13	60	12	13	12	13	12	62	12	13	12	12	10	59	60,25	
A'	1	4	1	2	2	10	2	1	2	2	2	9	1	2	1	2	3	9	3	2	2	3	1	11	9,75	
B	3	6	3	5	3	20	6	6	4	3	3	22	3	4	5	3	3	18	3	2	4	2	6	17	19,25	
B'	2	0	0	1	2	5	1	1	1	1	1	5	2	1	1	1	1	6	1	2	1	1	1	6	5,5	
R*	2	0	2	1	0	5	1	0	1	1	1	4	2	0	1	1	1	5	1	1	1	2	2	7	5,25	
<b>Total</b>	20	20	20	20	20	100	20	20	20	20	20	100	20	20	20	20	20	100	20	20	20	20	20	100	100	
<b>Enceinte horizontale</b>																										
A	6	8	7	5	9	35	7	4	8	7	10	36	3	9	10	9	6	37	7	9	5	9	8	38	36,5	
A'	1	1	2	2	3	9	2	4	3	3	2	14	4	2	1	1	1	9	3	1	2	1	1	8	10	
B	7	9	8	5	7	36	7	10	7	10	4	38	11	7	6	3	7	34	9	7	6	8	7	37	36,25	
B'	3	1	2	4	0	10	2	1	2	0	2	7	1	1	2	5	3	12	0	2	3	1	2	8	9,25	
R*	3	1	1	4	1	10	2	1	0	0	2	5	1	1	1	2	3	8	1	1	4	1	2	9	8	
<b>Total</b>	20	20	20	20	20	100	20	20	20	20	20	100	20	20	20	20	20	100	20	20	20	20	20	100	100	

\* R = larves en dehors des sources lumineuses.

Position de l'enceinte

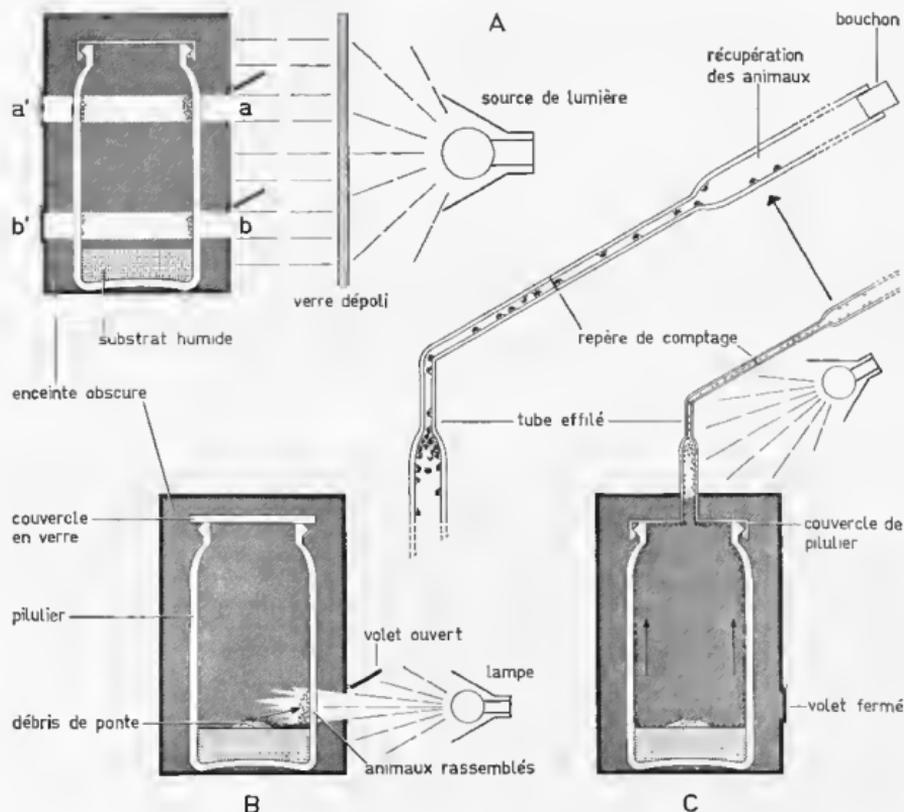


FIG. 46. — Dispositifs expérimentaux pour étudier la phototaxie et la géotaxie chez les larves de *Thrombidiidae*.

alors que ceux-ci étaient maintenus à l'obscurité la plus complète. Ceci nous a conduit à penser que la phototaxie pouvait ne pas être le seul stimulus agissant, mais que la présence d'une géotaxie négative était nécessaire.

Cette géotaxie a pu être mise en évidence à la suite de plusieurs expériences simples que nous allons décrire à présent.

Une première expérience consiste à placer dans une enceinte obscure un pilulier contenant une vingtaine de larves nouvellement écloses. Cette enceinte possède quatre ouvertures : A — B — A' — B', de même diamètre : A et B sont placées sur le même côté de l'enceinte, A en haut, B en bas, A' et B' sont sur la face opposée dans la même disposition. Dans un premier temps, l'ensemble est placé verticalement à 30 cm d'une source lumineuse constituée par une lampe de bureau de 75 Watts (fig. 46), les fentes A et B étant directement exposées à la lumière. Tandis qu'on dégage les ouvertures A et B, on allume la lampe. Après 10 minutes, on dénombre les larves qui se trouvent en face de chaque ouverture. On constate alors que 60 % environ d'entre elles se trouvent en A, 10 % en A', 20 % en B et

— Aux températures comprises entre 13°C et 25°C, 10 à 25 % des larves meurent les deux premiers jours. Le 10<sup>e</sup> jour, il reste entre 25 et 60 % de larves. Au-delà, la mortalité est constante: le 20<sup>e</sup> jour il reste au maximum 30 % de larves vivantes (*A. fuliginosum*), le plus souvent moins de 5 %.

— A 31°C et au-delà, 80 % des individus meurent les deux premiers jours. Ce résultat est déjà acquis le premier jour avec des larves de *T. méditerranéum*. A cette température la durée maximale de survie est de 10 jours (*A. fuliginosum*). Ces taux de mortalité peuvent être rapprochés de ceux signalés lors de l'étude des températures létales à la stase prélarvaire. On se rappelle qu'à 31°C et 35°C, respectivement pour *T. holosericeum* et *A. fuliginosum*, le développement est arrêté de façon irréversible en moins d'un jour.

Severin (1944) et Feider (1949) sont les seuls auteurs qui donnent des indications sur ce sujet. Severin signale une durée de vie de 1 à 5 jours pour *Euthrombidium trigonum* conservé en atmosphère sèche et chaude. A + 3°C (38°F) l'auteur a conservé des larves pendant 2 mois environ. Feider constate que les larves de *E. odorheïense* sont hygrophobes et ne peuvent vivre qu'au soleil sur un sol sec. Sur substrat humide, elles meurent dans les 24 heures.

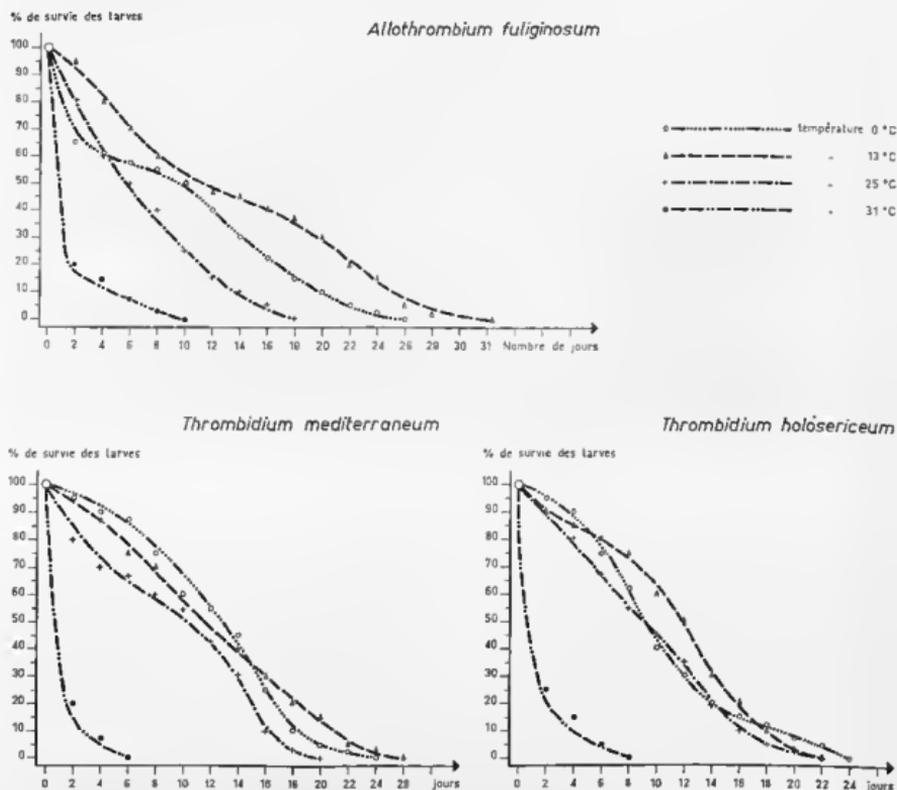


FIG. 47. — Durée de survie, en fonction de la température, des larves laissées à jeûn d'*Allothrombidium fuliginosum*, de *Thrombidium méditerranéum* et de *T. holosericeum*.

5 % en B'. En moyenne 5 % des larves restent éparpillées dans le pilulier. Dans un second temps, on couche horizontalement la boîte contenant le pilulier : les fentes A — B et A' — B' sont alors dans le même plan horizontal. Dix minutes après avoir allumé la lampe et dégagé les ouvertures, les larves se répartissent de la manière suivante : 35 % en A, 35 % en B, 10 % en A' et 10 % en B'. Les 10 % manquantes, restent, comme précédemment, éparpillées à travers le pilulier. Quelles que soient les espèces utilisées (*A. fuliginosum*, *T. holosericeum*, *T. mediterraneum*, *M. fasciatum*), à un ou deux pour cent près, les résultats sont comparables (Tableau XII). Ces expériences refaites avec un verre dépoli qui transmet une lumière diffuse donnent des résultats identiques. On remarque que pour une même intensité lumineuse le plus grand nombre de larves se rencontre dans la partie la plus élevée du pilulier ; en effet, 70 % de ces larves se concentrent en A et A' ( $A > B$ ,  $A' > B'$  dans le premier cas,  $A > A'$ ,  $B > B'$  avec  $A = B$  dans le cas où le tube est couché).

Une seconde série d'expériences consiste à introduire une vingtaine de larves dans un tube de verre de 0,5 cm de diamètre et de 30 cm de long. L'ensemble est tenu verticalement soit à l'obscurité, soit à la lumière du jour. Après une heure à l'obscurité, on constate parfois que quelques larves (nombre très variable) se regroupent tout en haut du tube. Si on retourne celui-ci de 180°, on remarque que, dans l'immédiat, les larves restent en bas du tube. Au bout d'une heure, la plupart d'entre elles se retrouvent en bas. À la lumière du jour, ou derrière un écran en verre dépoli, on note que toutes les larves ont atteint le haut du tube en moins de trois minutes et s'y maintiennent. Si on le retourne de 180° plusieurs fois de suite, elles repartent chaque fois à l'ascension. Les mêmes réactions sont obtenues avec un tube incliné à 45°. On noircit alors le tube sur la moitié de sa longueur, la partie obscure étant dirigée vers le haut. Dans un premier temps, on constate que toutes les larves montent tout en haut du tube, puis dans un second temps, redescendent jusqu'à la limite zone claire — zone obscure. Arrivées à ce niveau, certaines vont jusqu'en haut, d'autres, le plus grand nombre, passent et repassent sans cesse d'une zone à l'autre. Elles descendent rarement à moins de 2 cm de la limite des 2 zones. Il semble qu'il y ait en permanence en haut du tube 2 ou 3 larves qui ne tardent d'ailleurs pas à redescendre, attirées par la lumière. Le manège se poursuit tant que les animaux restent à la lumière.

La phototaxie positive et la géotaxie négative ont pour conséquence directe, soit d'amener les larves en des lieux précis, au contact de l'hôte (larves d'*A. fuliginosum* qui vont parasiter les Pucerons fixés sur les bourgeons floraux des Rosiers), soit de favoriser les chances d'infestation (Lépidoptères qui se posent à l'extrémité des fleurs et des feuilles). Mais un séjour prolongé en haut d'un support, sans la moindre possibilité d'infestation semble induire une inversion de ces taxies. On remarque souvent, en effet, en l'absence de tout stimulus mécanique ou physique, ou de contact entre individus, que les larves se laissent tomber sur le sol. Aussitôt sur le substrat et dès qu'elles rencontrent un objet faisant saillie, elles repartent à l'ascension de celui-ci.

#### IV) DURÉE DE SURVIE DES LARVES.

Nous entendons par durée de survie, la période pendant laquelle les larves peuvent vivre sans se nourrir. Par des élevages à différentes températures nous avons pu calculer cette durée de survie pour trois espèces : *Allothrombium fuliginosum*, *Thrombidium holosericeum* et *T. mediterraneum*. Pour chacune de ces trois formes, nous avons disposé d'environ 500 larves venant d'éclore et provenant d'au moins 5 pontes. Les larves étaient regroupées par 50 et placées à différentes températures. Leur dénombrement était effectué tous les deux jours, grâce au montage simple décrit plus haut qui fait appel à leur sensibilité à la lumière. Les résultats sont consignés sur la figure 47.

Nous avons mis en évidence les faits suivants

— A — 2°C, la mortalité est de 100 % dès le 2<sup>e</sup> jour pour les 3 espèces étudiées.

— A 0°C, au cours des deux premiers jours qui suivent l'éclosion, le taux de mortalité varie de 10 % à 35 % suivant les espèces. Après cette période, la mortalité demeure constante : le 10<sup>e</sup> jour il reste entre 40 et 60 % de larves vivantes, le 20<sup>e</sup> jour, en général, moins de 10 %.

## C. — LA VIE PARASITAIRE DE LA LARVE

Mis à part Henking (1882), André (1928 et 1930), Severin (1944) et Feider (1949, 1956 *b* et 1967), qui ont étudié le mode de fixation des larves sur les hôtes, le nombre de parasites que peut supporter un hôte et la durée de fixation, la plupart des auteurs se sont contentés de donner le nom du ou des Arthropodes parasités par les larves de Thrombidion.

En utilisant essentiellement comme matériel d'expérience des larves d'*Allothrombium fuliginosum* et de *Thrombidium mediterraneum*, nous étudierons les facteurs qui favorisent la fixation des larves, la spécificité des hôtes, la localisation et la méthode de fixation des parasites, la durée de vie parasitaire, la « croissance » de la larve sur son hôte, le rôle du parasite et enfin le départ de la larve.

## I) FACTEURS DE FIXATION.

## a) L'âge des larves.

Nous avons vu qu'aux températures ambiantes, entre 25 % et 60 % des larves étaient encore en vie 10 jours après leur éclosion. Aussi était-il intéressant de rechercher si, au delà du 10<sup>e</sup> jour, les larves peuvent encore se fixer sur un hôte.

Des expériences effectuées à différentes températures ont montré que le pourcentage de larves âgées de 10-12 jours parasitant un hôte est inférieur à celui observé avec des larves de 1-2 jours.

Respectivement 40 % et 30 % des larves de 1-2 jours d'*A. fuliginosum* et de *T. mediterraneum* dans les meilleures conditions de température, d'humidité et d'éclairage parasitent un hôte alors que la possibilité qui leur est offerte est de 100 % (fig. 48 A). Avec des immatures de 10-12 jours, dans les mêmes conditions, seulement 27 % des larves d'*A. fuliginosum* et 13 % de *T. mediterraneum* se fixent sur un hôte (fig. 48 B, F).

Compte tenu des 10 à 35 % de larves d'*A. fuliginosum* qui meurent en moyenne les deux premiers jours à des températures comprises entre 0°C et 25°C, il est intéressant de constater que 50 % à 60 % de ces animaux ne se fixent pas alors qu'ils en ont les moyens : le nombre d'hôtes offerts a toujours été supérieur à celui des larves. Celles-ci peuvent passer et repasser sans cesse sur des Pucerons sans qu'il y ait la moindre tentative de fixation. Rien dans la morphologie externe ne laisse prévoir un tel comportement d'indifférence vis-à-vis de l'hôte.

## b) La température.

Les températures qui conviennent le mieux aux larves pour se fixer sur un hôte quelconque se situent entre 13°C et 25°C. A ces températures, environ 40 % des larves d'*Allothrombium fuliginosum* se fixent dans la semaine qui suit l'éclosion. A 7°C, moins de 10 % du total des larves arrivent à se fixer (fig. 48 A, B).

Par rapport aux larves d'*Allothrombium fuliginosum* le pourcentage de *Thrombidium mediterraneum* parasitant des Lépidoptères adultes est toujours plus faible (fig. 48 E, F).

Entre 13°C et 25°C il est intéressant de constater que sur la totalité des larves qui vont se fixer, 60 % à 75 % le feront dans les deux premiers jours. Ce taux varie peu avec l'âge des larves.

## c) La lumière.

A plusieurs reprises, notre attention a été attirée par le fait que les larves d'*A. fuliginosum* se fixaient sur des Pucerons de préférence pendant la période claire de la journée. Sur le terrain, en examinant soigneusement, matin et soir, les extrémités des branches de Rosier, nous constatons en fin de journée une augmentation sensible de Pucerons parasités. Ces différentes observations nous ont conduit à placer des larves en compagnie d'hôtes éventuels à l'obscurité pendant 5 jours, puis le 6<sup>e</sup> jour, à soumettre hôtes et parasites à un rythme naturel d'éclairement.

Les résultats de ces expériences, effectuées à différentes températures et avec des larves âgées de 1-2 jours, sont consignés sur les figures 48 D et G.

A l'obscurité, avec des larves d'*A. fuliginosum*, dès le premier jour on constate que le taux d'infestation est inférieur (5 à 10 %) à celui mis en évidence lorsque les élevages sont conduits à la lumière du jour (15-20 %). Dès que les larves suivent les conditions naturelles d'éclairage, le 6<sup>e</sup> jour, on note une nette recrudescence d'infestation : 21°C, 10 % du nombre des larves mises en expérience parasitent les Pucerons en un jour. Les jours suivants, le nombre de larves qui se fixent décroît. En fin d'expérience, le nombre de larves fixées est le même que celui observé lorsque les larves suivent le rythme régulier d'éclairage (fig. 48 D).

Des résultats semblables peuvent être trouvés avec des larves de *T. mediterraneum* placées dans des conditions identiques (fig. 48 G).

Si la diminution de l'infestation est probablement liée à « l'effet de groupe » que provoque l'obscurité, sa brusque recrudescence est liée certainement à la phototaxie et à la géotaxie que nous avons mises en évidence.

#### d) L'humidité relative de l'air.

Avec *A. fuliginosum*, la plupart des expériences ont été réalisées alors que les larves étaient maintenues dans des enceintes où le taux d'humidité relative était voisin de la saturation, cela en vue d'assurer un maximum de survie à la plante supportant l'hôte et, par voie de conséquence aux Pucerons. En étudiant les variations du taux d'humidité au cours des tentatives d'infestation, à température constante et sur des hôtes identiques, nous nous sommes aperçu que le pourcentage de larves fixées, les deux premiers jours, était plus grand à des humidités comprises entre 75 et 85 % qu'à des humidités voisines de la saturation (95 %-100 %) (fig. 48 C).

A saturation et à 21°C le pourcentage de larves ayant trouvé un hôte les deux premiers jours est de 28 %, il est de 34 % lorsque le degré hygrométrique varie entre 75 et 85 %. Si, à 25°C et à saturation, 29 % des larves se fixent pendant la même période, à 75-85 % d'humidité, 36 % des larves trouvent un hôte dans le même temps.

Le problème n'a pas été étudié avec les larves de *T. mediterraneum* car les hôtes habituels de ces larves, des Lépidoptères, supportent mal, en captivité, des humidités voisines de la saturation. Pour cette espèce, les infestations sont réalisées dans des enceintes où le degré hygrométrique est voisin de celui de l'atmosphère ambiante. Nous utilisons en général un bocal de deux litres dont le fond est recouvert d'une mince couche de sable légèrement humide. Le système de fermeture, une toile à bluter à mailles très fines, permet un échange continu entre le milieu intérieur du bocal et le milieu ambiant extérieur. Après infestation, les Papillons sont mis dans une enceinte de plus grandes dimensions : en général un aquarium. Les enceintes utilisées pour l'infestation des Pucerons par des larves d'*Allothrombium* sont basées sur le même principe. Ce sont, soit des bocaux d'un litre dont le fond est recouvert de terre humide, soit des piluliers de 100cc avec du plâtre de Paris comme substrat.

## II) SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE.

Si, jusqu'à présent, nous avons considéré les larves en elles-mêmes, nous allons maintenant étudier leur milieu de vie et plus particulièrement les rapports qui existent entre le parasite et son hôte.

Comparées à celles que nous possédons pour d'autres groupes d'Acariens, les données concernant les relations hôtes-parasites chez les *Thrombidiidae* sont peu nombreuses et peu précises. Elles sont souvent anciennes. À ce propos, signalons que la première mention écrite d'un Thrombidion parasite date d'Aristote (384-322 Av. J.-C.). Cet auteur, attiré par la couleur écarlate d'une larve (probablement un *Euthrombidium*) se détachant sur le fond vert des Locustides « ne s'expliquait pas leur origine et les désignait comme « skolekes » = Vers, qui, pensait-il, naissaient de la nuque des Locustides ». (André, 1959). Depuis, de nombreux auteurs ont signalé et « décrit » des larves de Thrombidions sur différents Arthropodes. Il est difficile de faire la part exacte qui revient aux *Thrombidiidae*, car

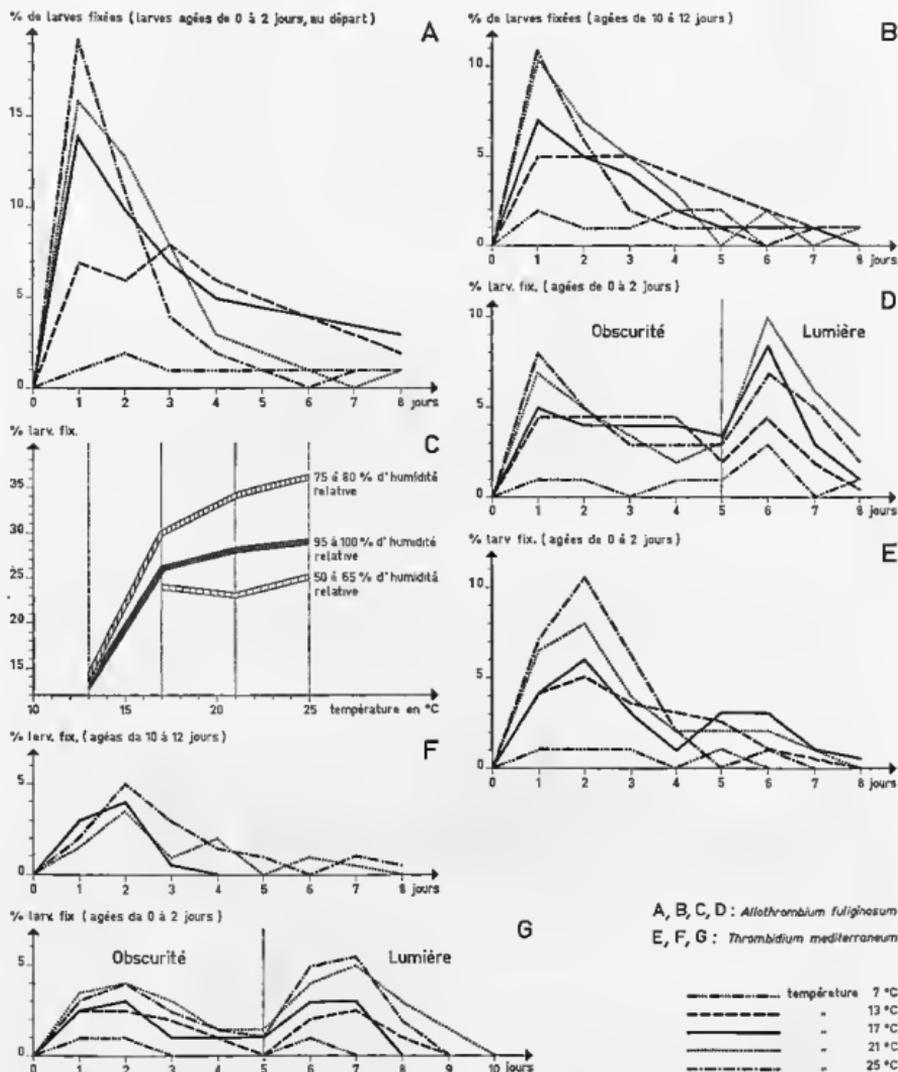


FIG. 48. — Importance de l'âge (A, B, E, F), de la lumière (D et G) et de l'humidité (C) sur la fixation des larves d'*Allothrombium fuliginosum* et de *Thrombidium mediterraneum*.

TABLEAU XIII. — Relevé bibliographique des larves de *Thrombidiidae* parasites d'Arthropodes.

Larves	Hôtes	Ordre	Auteurs	Observations
<i>Eudrombidium trigonum</i>	<i>Tettigonia</i> <i>Cryllus</i> <i>Decticus</i> <i>Grillotalpa</i> <i>Locusta</i> <i>Melanoplus</i> <i>Brachystola</i>	Orthoptères	Verdun (1909) Oudemans (1911) Soverin (1944) » » » »	D'après Severin 115 espèces d'Orthoptères peuvent être parasitées.
<i>Eudrombidium eboracense</i>	Acridiens divers <i>Manide</i>	Orthoptères Dicoptères	Feider (1949) »	
<i>Microthrombidium fasciatum</i>	<i>Oscinella frit</i> <i>Platyparea poeciloptera</i> <i>Oscinella pusilla</i> <i>Anthomyza gacilis</i> <i>Musca</i> <i>Drosophila melanogaster</i> <i>Platyparea poeciloptera</i>	Diptères	Oudemans (1909 — 1912 a) » Feider (1955) Robaux » »	
<i>Microthrombidium africanum</i>	<i>Cryptomyia jeansoni</i>	Diptères	Oudemans (1911)	Adulte inconnu
<i>Trichothrombidium muscarum</i> = <i>Microthrombidium muscarum</i>	<i>Musca domestica</i> <i>Stomoxia calcitrans</i> <i>Sarcophaga</i>	Diptères Diptères	Kobulej (1950) » Feider (1955 b)	
<i>Microthrombidium maculatum</i>	<i>Mansonina titillans</i> <i>Mansonina nigricans</i>	Diptères	Michener (1946 b) »	
<i>Thrombidium mediterraneum</i>	<i>Polyommatus coridon</i> <i>Zygana filipendulae</i> <i>Polyommatus doris</i> <i>Zygana trifolii</i> <i>Pieris brassicae</i>	Lepidoptères	Robaux » » » »	Hôtes habitant les Vosges Hôtes trouvés dans la région parisienne Hôte occasionnel
<i>Thrombidium hungaricum</i>	<i>Egacus convarus</i>	Opilions (Arachnides)	Kobulej (1957)	
<i>Thrombidium rhopalicus</i>	<i>Rhopalicus tuata</i>	Hyménoptères	Verammen-Grandjean 1967	Adulte inconnu

TABLEAU XIII. — Relevé bibliographique des larves de *Thrombidiidae* parasites d'Arthropodes.

Larves	Hôtes	Ordre	Auteurs	Observations
<i>Thrombidium dactinum</i>	Musca (?)	Diptères	Feider (1950 a)	
<i>Thrombidium meyeri</i>	<i>Neobisium</i> (protonympe)	Pseucoscorpions (Arachnides)	Robaux	Weygoldt (1959) signale des larves de Thrombidiiformes (?) sur <i>Neobisium muscorum</i>
<i>Dinothrombium pandorae</i>		Diptères — Hemiptères Orthoptères	Newell & Tevis (1960)	Surtout des Orthoptères
<i>Parathrombium egregium</i>	<i>Pompilus poctinipes</i>	Hyménoptères	Oudemans (1912 b) Bryant (1910)	Adulte inconnu
<i>Parathrombium lerezi</i>	<i>Stomoxys</i> <i>Orthops</i> <i>Brachytopis</i>	Hétéroptères	André (1929)	Adulte inconnu
<i>Parathrombium megatachirum</i>	<i>Pentatoma</i> <i>Miris calcaratus</i> <i>Rhopalotomus ater</i> <i>Pyrrhocoris apterus</i>	Hétéroptères	Robaux	Parasite seulement les immatures de <i>P. apterus</i>
<i>Tereothrombium susteri</i>	<i>Phyllotreta atra</i> <i>Phyllotreta nemorum</i>	Coléoptères	Feider (1956 b)	
<i>Tereothrombium mastigatarum</i>	<i>Phyllotreta atra</i> <i>Phyllotreta nemorum</i> Hétéroptères (?)	Coléoptères Hétéroptères	Feider (1956 b)	
<i>Podothrombium svalbardense</i>	<i>Cavariella umbellatarum</i> (?)	Homoptères (Aphides)	Oudemans (1928)	Hôte probable !
<i>Atonus argentinensis</i> = <i>Thrombidium</i> (?)		Insectes divers	Bryant (1912)	Genre et espèces douteux Adulte inconnu
<i>Atonus dactylicus</i> = <i>Thrombidium</i> (?)	<i>Steropliurus casovius</i> <i>Docosiaurus maroccanus</i> <i>Oedalus decorus</i>	Diptères	Paoli (1937)	Genre et espèces douteux Adulte inconnu

TABLEAU XIII. — Relevé bibliographique des larves de *Thrombidiidae* parasites d'Arthropodes.

Larves	Hôtes	Ordre	Auteurs	Observations
<i>Atomus parasiticus</i> = <i>Thrombidium</i>		Nombreux Insectes	Nombreux auteurs Oudemans (1909 — 1912 b)	Genre et espèce douteux Adulte inconnu
<i>Allothrombium fuliginosum</i>	<i>Macrosiphum rosae</i> <i>Myzus tetraorboides</i> <i>Aphis rumicis</i> <i>Rhopalosiphum ribis</i> <i>Aphis sambuci</i> <i>Aphis mali</i> <i>Myzus persicae</i> <i>Schizoneura lanuginosa</i> etc...	Homoptères (Aphides)	Robaux » » » » » » » »	Hôtes courants » » » » » » » » Hôtes possibles » » » »
<i>Allothrombium recki</i>	<i>Tachecallis laivanus</i> <i>Melanaphis bombycae</i> <i>Aphis</i> sp.	Homoptères	Feider (1967) » »	Parasite de <i>Rumex</i>
<i>Allothrombium neapolitum</i>	<i>Phalangium portici</i>	Opilions (Arachnides)	Oudemans (1910)	Adulte inconnu
<i>Allothrombium metae</i>	<i>Pirata</i>	Lycoside (Arachnides)	Miehener (1946 b)	
<i>Noethrombium neglectum</i>	<i>Gryllotalpa vulgaris</i>	Orthoptères	Bruyant (1909) Verdun (1909) Oudemans (1909)	Adulte inconnu
<i>Hoplothrombium quinquescutatum</i>	Oribate (!)	Acarieus	Ewing (1925) Vercammen-Grandjean (1967 b)	La larve est accolée à un Oribate trouvé dans l'estomac d'un <i>Bufo</i>
<i>Tendrombium oparbellae</i>	<i>Orpabella fagei</i>	Solifuges (Arachnides)	André (1949 a)	Adulte inconnu

de nombreuses larves appartenant à plusieurs familles voisines sont de même couleur, de même taille et parasitent aussi des Arthropodes. Nous pensons aux *Johnstonianidae* qui parasitent des Diptères Tipulidés (Robaux, 1970 b), à certains *Thrombellidae* que l'on rencontre sur d'autres Diptères (en général des Moustiques), aux larves d'Erythraeides qui s'installent aussi bien sur des Opilions que sur des Cercopidés adultes, ou encore à certains Hydracariens qui, au stade larvaire, ont pour hôtes des Odonates (Cassagne-Mejean, 1966). Aussi nous en tiendrons nous aux auteurs les plus récents qui ont décrit des larves de Thrombidions et ont donné des renseignements précis sur la nature des hôtes.

#### a) Expérimentation et données bibliographiques.

Au laboratoire, nous avons réussi un certain nombre d'infestations. Les larves d'*A. fuliginosum* peuvent se fixer sur une quinzaine d'espèces d'Aphides, dont les plus courants ont été : *Macrosiphum rosae*, *Mysus tetrarhodus*, Pucerons parasites du Rosier et *Aphis rumicis*, hôte habituel de l'Oseille.

*T. mediterraneum* parasite, dans les Vosges, deux espèces de Lépidoptères : *Polyommatus coridon* et *Zygaena filipendulae*. Dans la région parisienne ces deux formes ont été remplacées par *P. dorilis* et *Z. trifolii* et plus difficilement par des *Pieris brassicae*. Les larves arrivent à s'accrocher sur cette dernière espèce, mais elles ne tardent pas à tomber et recherchent un nouvel hôte. Alors que la durée de fixation sur cette forme n'exécède pas 24 heures, elle est en moyenne de 3 à 5 jours sur *P. dorilis*, un peu moins sur *Z. trifolii*.

Avec divers degrés de réussite, nous sommes parvenu à fixer des larves de *Parathrombium megalochirum* sur trois espèces différentes d'Hétéroptères : des adultes de *Miris calcaratus* et de *Rhopalotomus ater* et des immatures de *Pyrrhocoris apterus*. Ces trois formes ne sont probablement que des hôtes occasionnels. En effet, sur 32 larves qui ont parasité l'une ou l'autre de ces formes, 2 seulement nous ont donné des nymphes. Elles sont restées fixées à l'hôte (*M. calcaratus*) plus de 4 jours. Les autres qui sont restées accrochées à l'hôte seulement deux ou trois jours, n'ont pas réussi à se métamorphoser. Si l'on admet l'identité spécifique entre *P. megalochirum* et *P. egregium*, l'hôte pourrait être un Opilion.

Des infestations ont été réussies avec des larves de *Microthrombidium fasciatum*. 41 larves se sont fixées sur différents Diptères : 28 sur les Mouches domestiques pendant deux jours, 6 sur des *Drosophiles* pendant une journée. Aucune de ces 34 larves n'a pu se nymphoser. Par contre, nous avons obtenu 5 nymphes de cette espèce sur les larves qui ont parasité 5 petits Moucheron pendant 2 jours. Ces petits Diptères, que nous pensons être *Platyparea poeciloptera* ont été récoltés dans le Jardin Botanique de Nancy, à la suite de la découverte sur leur corps de larves de cette espèce de Thrombidion.

Sur le Tableau XIII, nous avons regroupé les données bibliographiques depuis 1885, concernant les larves de *Thrombidiidae* avec leurs hôtes.

#### b) Spécificité relative.

D'après nos travaux, et des résultats antérieurement acquis, il ne semble pas que l'on puisse utiliser pour les larves de *Thrombidiidae* le terme de spécificité stricte (où à chaque parasite correspond une espèce d'hôte et vice versa), mais plutôt de spécificité relative ? Nous avons vu que les larves d'une espèce peuvent en effet évoluer sur de nombreux hôtes. A la lecture du Tableau XIII, il semble que les larves d'une même famille ou d'un même genre parasitent de préférence des hôtes appartenant à un même groupe systématique, mais ceci est loin d'être une règle générale.

En effet, si de nombreuses larves d'*Allothrombium* se fixent sur différents Aphides, d'autres, comme *A. neapolitum* et *A. metae*, parasitent des Arachnides. Feider (1956 b) signale un cas plus rare encore : les larves de *Teresothrombium mastigotarsum* se fixent indifféremment sur des Insectes appartenant à deux ordres très différents : Hétéroptères et Coléoptères.

Cette spécificité relative est due aussi au fait que la durée de vie d'une larve est relativement courte : elle doit se fixer le plus rapidement possible. Dès lors, elle ne peut se montrer exigeante quant au choix de l'hôte. Aussi se fixe-t-elle sur tout ce qui lui rappelle l'hôte idéal. Ce qui semble lui importer le plus n'est pas le choix d'un hôte mais plutôt le milieu intérieur de celui-ci. S'il ne lui convient pas, elle n'hésite pas à l'abandonner au bout de quelques heures, quitte à ne plus pouvoir en rencontrer un autre.

## III) LA FIXATION SUR L'HÔTE.

## a) Le saut.

Dans la première partie de ce travail, nous avons signalé la faculté que possèdent certaines larves de *Microthrombidiidae* de se déplacer en effectuant des sauts. Cette possibilité est due, rappelons-le à la morphologie de la troisième paire de pattes, qui, plus puissante que les précédentes, a en particulier un tarse modifié sur lequel s'insèrent plusieurs poils spécialisés.

M. André (1945) était jusqu'à présent le seul auteur, à notre connaissance, à avoir observé les sauts d'une larve : *Microthrombidium fasciatum*. Il signale des bonds « dont la trajectoire correspond à trente-cinq fois environ la longueur totale de l'animal », soit environ 1 cm. Le saut est probablement commun chez toutes les espèces qui, comme *M. fasciatum*, possèdent un tarse modifié. Nous avons observé des sauts de même ampleur chez des larves de *Campylothrombium barbarum*.

Le saut est une adaptation spécifique à certaines larves. Il permet à celles qui sont dotées de cette faculté de s'approcher puis de s'accrocher rapidement à l'hôte. Celui-ci est souvent un animal vagabond qui ne reste posé sur une fleur ou à l'extrémité d'une branche que quelques instants. Toutefois, cette faculté de sauter est rarement utilisée pour gagner un hôte. Le moyen le plus classique et aussi le plus sûr, pour s'en approcher reste la marche. Le saut n'est pas utilisé par les larves d'*Allothrombium* qui rencontrent des hôtes immobiles, formant un tapis continu à l'extrémité d'un rameau ou d'une hampe florale. Ces espèces peuvent donc en toute tranquillité choisir un hôte. Aussi la nature les a-t-elles dépourvues d'organes spécialisés. Cependant, il n'est pas impossible que ces larves puissent sauter. A plusieurs reprises, nous avons eu l'impression que des larves d'*A. fuliginosum* effectuaient des bonds. Leur ampleur ne devait pas excéder 2 ou 3 mm. (Il est en effet difficile, chez ces larves agiles, de différencier les sauts d'une marche normale rapide et zigzagante).

## b) La formation du stylostome.

Après avoir atteint l'hôte, on ignore le mode de fixation exacte de la larve. Il est probable qu'elle enfonce ses chélicères, en forme de harpons, dans le tégument, ce qui lui permet d'être amarrée à l'hôte. En même temps, elle doit appliquer son orifice buccal contre le tégument. La couronne circulaire dentelée, autour de la bouche et des chélicères, observée chez certains *Microthrombidiinae* et *Euthrombidiinae* joue certainement un rôle de ventouse en s'appuyant sur le tégument. Chez les formes qui ne possèdent pas de couronne (*Allothrombiinae* — *Thrombidiinae*), ce sont probablement les protubérances molles qui jouent ce rôle.

Les palpes qui entourent la bouche n'ont apparemment pas de rôle dans la fixation : ils restent appuyés contre le tégument.

Dès qu'une larve d'*Allothrombium* ou de *Thrombidium* se fixe, on voit apparaître dans le corps de l'hôte un réseau qui se ramifie peu à peu à l'intérieur de l'animal. Ces ramifications peuvent être nombreuses. Feider (1956 b) en mentionne jusqu'à 72 à l'intérieur d'un Coléoptère parasité par *Tere-sothrombium susteri*. Sur les Pucerons parasités par les larves d'*Allothrombium fuliginosum* nous en avons dénombré 15 au maximum. La plus grande de ces ramifications sur les Aphides peut atteindre 1000  $\mu$ m. Les contours de cette formation sont diffus. Le diamètre, près de la bouche est de 20  $\mu$ m environ. À l'intérieur de ce réseau se crée virtuellement un second tube de 5  $\mu$ m de diamètre qui apparaît, suivant les cas, clair ou foncé. L'ensemble de cette formation est appelé par tous les auteurs *stylostome* (fig. 49).

André (1930) et Feider (1956 b) s'accordent à dire que le stylostome est le résultat des sécrétions des glandes salivaires du parasite, qui débouchent le long des chélicères par le canal podocéphalique. Ces produits de sécrétion sont continuellement déversés dans le corps de l'hôte. Ils lysent, sur leur passage, les tissus sous-tégumentaires. Le produit de cette lyse est alors aspiré par la larve qui augmente de volume. André pense que le liquide nutritif passe par le canal axial.

Jusqu'à présent, il nous a été impossible de mettre en évidence des stylostomes chez les larves qui possèdent autour de la bouche une couronne circulaire dentelée. Les quelques fois où nous aurions

pu les observer, la larve s'est détachée prématurément de son hôte. Au milieu des insertions musculaires, du système lacunaire ou respiratoire, ignorant son point de départ exact, nous ne l'avons jamais retrouvé. Aucun auteur, à notre connaissance, n'a signalé un stylostome chez ces formes. Il est possible que les larves qui possèdent autour de l'orifice buccal de telles formations, aspirent le liquide interne qui circule à travers l'hôte.

Lorsque deux larves se fixent sur un même hôte, les ramifications du stylostome ne s'interpénètrent pas, mais, au contraire, s'écartent dans deux directions opposées. Ce phénomène, que nous confirmons, a été observé à plusieurs reprises par Feider (1956 b et 1967) avec des larves de *Teresothrombium susteri* et *Allothrombium recki* (fig. 49).

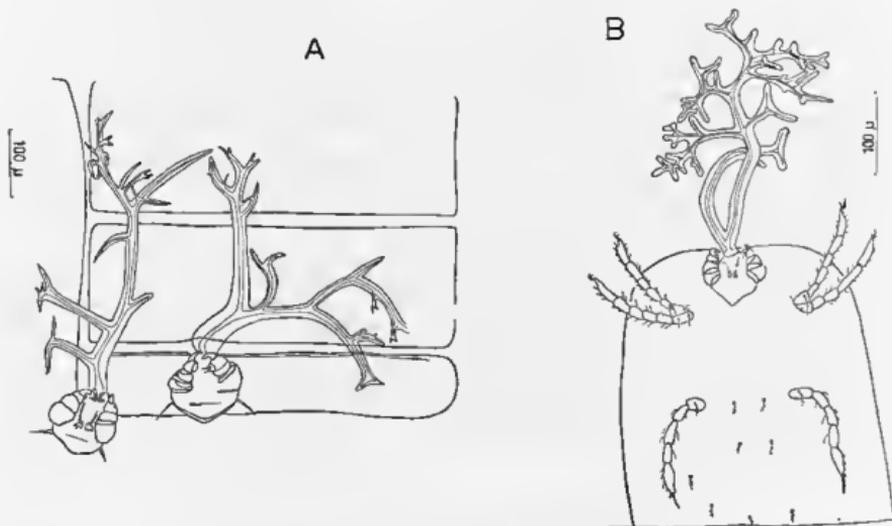


FIG. 49. — Détail des stylostomes secrétés par *Teresothrombium susteri* à l'intérieur d'un Coléoptère (d'après Feider, 1956).

#### IV) LOCALISATION ET NOMBRE DE PARASITES SUR L'HÔTE.

Severin (1944) et Feider (1956 b et 1967) ont étudié sur des larves appartenant à différentes sous-familles le problème de la localisation et du nombre de parasites sur un hôte. Nous n'ajouterons que peu de choses à leurs observations que nous résumons ci-dessous.

*Euthrombidium trigonum* et *E. odorheïense* qui se fixent sur des Orthoptères (115 espèces d'après Severin) peuvent s'accrocher sur toutes les parties du corps, plus particulièrement dans les zones où la chitine est moins épaisse, (entre les segments thoraciques et abdominaux et sur les ailes postérieures). Le nombre de parasites est variable. Le plus souvent on en trouve de 1 à 40 sur le même individu. L'auteur signale cependant une femelle de *Dissosteira carolina* porteuse de 175 larves. Le nombre de parasites peut varier journalièrement puisque ceux qui sont gorgés tombent sur le sol et peuvent être remplacés par d'autres. Severin précise que juste avant et après la mue des Orthoptères, les larves ne s'attaquent pas à ces derniers.

Feider (1956 *b*) constate que les petits Coléoptères du genre *Phyllotreta* supportent 8 larves de *Teresothrombium susteri*, mais en moyenne il n'y en a que deux. Ces larves se fixent entre les tergites abdominaux ; toutefois on en rencontre sur les élytres et le céphalothorax. *Allothrombium recki* se fixe « sur le côté dorsal chez les Pucerons japonais et sur le côté ventral chez les Pucerons du genre *Aphis* » (Feider, 1967).

André (1949) rapporte que *Isothrombium oparbellae* a été « trouvé fixé sur la chitine ventrale d'un Solifuge mâle » (*Oparbellae fagei* Vachon).

*Allothrombium fuliginosum* parasite ses hôtes de différentes façons. Lorsque cette larve choisit un immature de *Macrosiphum rosae*, Puceron vert du Rosier, elle se fixe indifféremment sur toutes les parties du corps. S'il s'agit d'un individu sexuellement mûr, en dehors des formes ailées qu'elle ne parasite, semble-t-il, jamais, elle se fixe sur les faces ventrale ou latérale de l'abdomen. Les larves qui se fixent indifféremment sur n'importe quelle partie du corps du Puceron vert du Rosier, ne parasitent que la face ventrale du Puceron noir de l'Oseille, *Aphis rumicis*, et elles préfèrent les immatures aux adultes. Cette différence dans la localisation et le choix de l'hôte semble tenir à la dureté du tégument. Le Puceron noir est entouré d'une cuticule beaucoup plus dure, sinon plus épaisse, que celle de *Macrosiphum rosae*. Peut-être est-ce la raison pour laquelle *Parathrombium megalochirum* ne se fixe que sur des immatures de *Pyrhocoris apterus*.

Moins de 20 % des *Macrosiphum rosae* portent deux parasites qui peuvent être alors placés côte à côte ou éloignés l'un de l'autre. Nous n'avons jamais rencontré de Pucerons verts parasités par plus de deux larves. *Aphis rumicis* ne porte qu'une seule larve. Lorsqu'il y a deux parasites, l'hôte est un immature (15 cas sur 17).

Les Lépidoptères parasités par *Thrombidium mediterraneum* peuvent supporter jusqu'à 15 parasites. Les larves se fixent alors sous le thorax, entre les sternites. On en trouve aussi dans la zone d'insertion des ailes, parfois le long de la face ventrale de l'abdomen. En général, les Acariens se logent dans les parties amincies, près des articulations et sur les membranes intersegmentaires.

*Microthrombidium fasciatum* et *Parathrombium megalochirum* parasitent respectivement des Diptères et des Héétéroptères. Les larves de ces espèces se fixent dans les zones d'articulation du thorax, de l'abdomen, parfois sur les pattes et sur les antennes (Hétéroptères). Le nombre de parasites varie avec la taille de l'hôte. S'il est de grande taille, Mouche domestique ou *Pyrhocoris apterus*, 5 ou 6 larves peuvent être réunies sur un animal. Si l'hôte est petit, il y en a rarement plus de 2.

#### V) DURÉE DE FIXATION ET ACCROISSEMENT DE TAILLE.

Ce problème a été évoqué par Severin (1944) à propos des larves d'*Euthrombidium trigonum*, et partiellement par Feider (1956 *b*) lors de son travail sur les larves appartenant au genre *Teresothrombium*.

Le maintien d'un Acarien sur un hôte dépend de plusieurs facteurs et en particulier de l'état physiologique de l'hôte. Si celui-ci est un immature, la larve reste accrochée jusqu'à la mort de l'hôte. Deux cas peuvent se présenter : l'Acarien a retiré de son hôte assez de substance, auquel cas il tombe sur le sol et ne tarde pas à se nymphoser ; ou bien la quantité d'aliment est insuffisante pour la poursuite normale du développement et la larve se met alors à la recherche d'un nouvel hôte. Mais elle s'est alourdie, ses déplacements sont lents, elle ne peut plus sauter : elle mourra le plus souvent avant d'avoir atteint son but. Lorsque les Aphides sont sexuellement mûrs, un seul hôte suffit, en général, pour les larves d'*Allothrombium*.

La durée de fixation semble dépendre aussi du milieu intérieur de l'hôte. Nous avons vu que les larves de *Thrombidium mediterraneum* pouvaient se fixer sur *Pieris brassicae*, mais, sur ce Lépidoptère, elles ne restaient jamais plus de 24 heures. Il en est de même pour les larves de *Microthrombidium fasciatum* qui ne tiennent que quelques heures sur des Mouches domestiques. Nous ignorons les causes de ces départs prématurés alors que les animaux ont déjà puisé de la nourriture, comme en témoigne l'accroissement de leur taille. Il doit probablement s'établir un équilibre entre l'hôte et son parasite ; cet équilibre, une fois rompu, inciterait l'Acarien à se détacher, quitte pour lui à ne pas pouvoir retrouver d'hôte adéquat.

La température est un facteur déterminant. A 13°C, les larves d'*A. fuliginosum* se fixent sur des Pucerons, mais elles n'augmentent que lentement de volume. Trois jours après le début de la fixation, à cette température, les hôtes meurent et les larves tombent sur le sol. La moitié d'entre elles, n'ayant pas pris assez de nourriture, ne peuvent se nymphoser. Nos observations indiquent que la durée de fixation sur un hôte favorable varie dans des limites importantes d'une larve à l'autre. Sur *Zygaena trifolii*, le temps de fixation maximum des larves de *T. méditerranéum* est de 10 jours. Après cette période, l'Acarien se métamorphose dans presque 100 % des cas (si, toutefois, les conditions externes du milieu lui sont favorables). Mais il arrive que les larves qui se détachent le 4<sup>e</sup> jour, se nymphosent, bien qu'elles n'aient pas retiré de l'hôte autant de substance nutritive que celles restées 10 jours sur un même hôte. Mais d'autres, qui restent 6-8 jours, ne se métamorphosent pas, alors que les conditions d'élevage sont identiques.

Avec *A. fuliginosum*, la durée maximale de fixation est de 72 heures pour les larves qui se fixent sur *Macrosiphum rosae*, 3 jours et demi à 4 jours pour celles qui ont pour hôte *Aphis rumicis*. Dans ces conditions la poursuite du développement est assurée pratiquement dans 100 % des cas. La nymphe peut se produire après 36 heures de fixation dans le premier cas (hôte : *M. rosae*), après le deuxième jour dans le second (hôte : *A. rumicis*).

L'augmentation de taille (fig. 50) et par voie de conséquence, de volume, est considérable pendant la fixation. Chez *A. fuliginosum*, lente le premier jour, rapide le second, elle tend à se stabiliser le dernier jour. Elle varie avec la nature de l'hôte. Elle est plus importante avec des larves qui parasitent les Pucerons verts du Rosier qu'avec celles qui se fixent sur *Aphis rumicis*. Dans le premier cas, les larves peuvent atteindre 590 µm de long après trois jours de fixation, alors que sur le Puceron noir

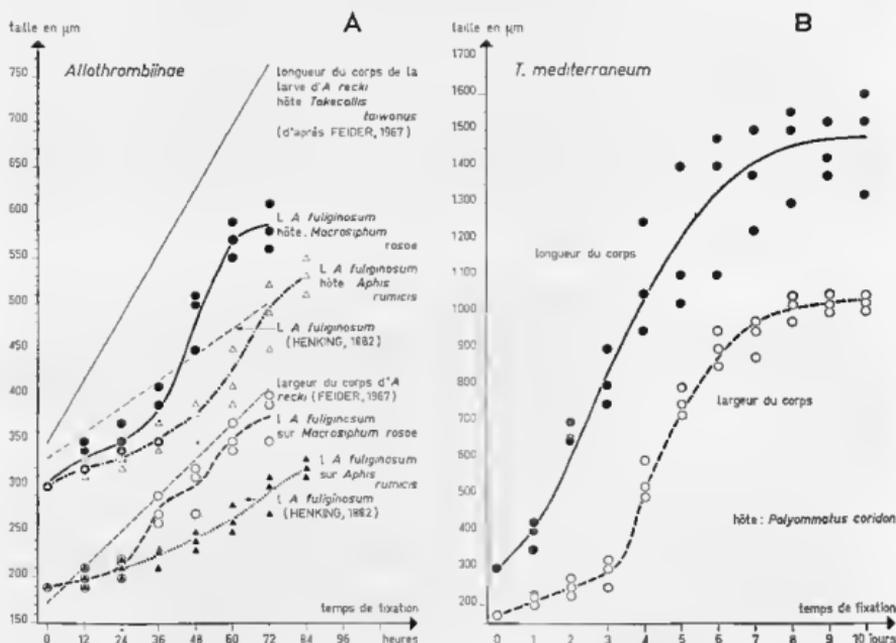


FIG. 50. Accroissement de la longueur (L) et de la largeur (l) des larves d'*Allothrombidium fuliginosum*, d'*A. recki* (A) et de *Thrombidium méditerranéum* au cours de la vie parasitaire.

elles n'auront que 530  $\mu\text{m}$  le 4<sup>e</sup> jour (fig. 50). Les premiers départs « volontaires » en vue de la métamorphose, ont lieu lorsque la larve a augmenté d'un tiers environ sa longueur initiale, c'est-à-dire lorsqu'elle mesure 400  $\mu\text{m}$  — 410  $\mu\text{m}$ .

Chez *T. mediterraneum*, l'accroissement de taille est plus rapide et aussi plus spectaculaire (fig. 50). En moins de 10 jours, la larve passe de 300  $\mu\text{m}$  à 1400-1500  $\mu\text{m}$  de long. Les premiers départs avant la métamorphose se produisent lorsque la larve a environ triplé sa longueur initiale. Si la larve se nymphose après avoir quitté prématurément son hôte, on obtient des nymphes plus petites (par rapport à celles qui auront quitté dans des délais normaux le Papillon parasité). L'augmentation de volume chez cette espèce est encore plus spectaculaire puisqu'il passe de  $1 \times 10^8 \mu\text{m}^3$  pour une larve à jeun, à  $4 \times 10^9 \mu\text{m}^3$  pour une larve de 1000  $\mu\text{m}$  de long.

#### VI) LE DÉTACHEMENT DE L'HÔTE.

Nous savons que le départ d'un parasite se produit dans deux circonstances particulières : lorsque l'hôte mue (cas des Acridiens parasités par *Euthrombidium trigonum*) ou quand il n'offre plus au parasite les substances nutritives nécessaires. Le départ a lieu aussi lorsque la quantité de nourriture retirée paraît suffisante. Ce détachement est spontané, rien ne le laisse prévoir. On ignore tout du déterminisme du départ.

D'autres causes peuvent entrer en jeu dans le détachement : l'activité de l'hôte, le poids de la larve gorgée. Ces facteurs interviennent certainement mais ils ne sont pas déterminants. Certaines larves, en effet restent fixées 10 jours sur le Papillon, d'autres 6, l'activité de l'hôte étant pourtant la même pour tous les parasites. Le poids de la larve gorgée peut intervenir dans la mesure où l'activité de l'hôte est importante. Signalons aussi que certaines larves commencent leur nymphose alors qu'elles sont encore pendues à l'hôte.

Il est intéressant de constater que toutes les larves qui se métamorphosent n'ont perdu aucun appendice. Le plus petit traumatisme ne permet pas à la larve de poursuivre son développement. Plusieurs observations ont montré que les larves qui refusent de se nymphoser ont souvent perdu, lors de leur départ de l'hôte, un ou plusieurs appendices, en général une chélicère. Néanmoins, certaines larves, apparemment intactes, ne se métamorphosent pas. Signalons enfin, que certaines larves quittent leur hôte en emportant un court morceau de stylostome.

#### VII) ACTION DU PARASITE SUR L'HÔTE.

La fixation des larves d'*Allothrombium fuliginosum* et de *Microthrombidium fasciatum*, les premières sur les Aphides, les secondes sur des Diptères comme *Platyparea poecioptera*, conduit en général à la mort de l'hôte, parfois avant que la larve ne se détache, mais toujours dans les quelques jours qui suivent le départ du parasite. Les Aphides laissent suinter par la plaie ouverte un liquide que les Fourmis exploitent jusqu'à la mort de l'Insecte. Lorsque les larves se fixent sur des Aphides immatures, le développement de ces derniers est définitivement arrêté.

Un petit nombre de larves de *T. mediterraneum* (en général moins de 10) sur *Zygaena* ou *Polyommatus* n'incommodent pas, apparemment, ces Lépidoptères qui vivent, volent et se nourrissent, semble-t-il normalement. Un grand nombre de parasites (parfois 30 individus sur le même Papillon) semble provoquer quelques troubles : l'animal vole peu et reste posé ou se pose sur des fleurs ou à l'extrémité des feuilles, beaucoup plus souvent et plus longtemps. Il nous est impossible de préciser si l'animal meurt normalement, ou si la mort, quand elle intervient, est due à l'action spoliatrice des larves.

Severin (1944) et Feider (1949) pensent que l'infestation massive par des larves d'*Euthrombidium trigonum* sur les Criquets ne tue pas ceux-ci, mais que les parasites agissent sur le comportement de l'animal qui s'affaiblit. Ne pouvant voler ni marcher, il trouve de ce fait une nourriture plus rare et devient alors une proie facile pour ses nombreux prédateurs. Ils constatent également que les

féelles n'émettent plus leurs œufs, les parasites détournent probablement les réserves nécessaires à leur élaboration. Les stades immatures verraient leur développement retardé, voire inhibé.

Feider (1956 b) constate que les *Philotreta* parasités par des larves de *Teresothrombium* ne tardent pas à mourir. Ces dernières sont donc utiles à la limitation des formes nuisibles en agriculture.

Le rôle assigné par la nature aux larves d'*Allothrombium fuliginosum* en horticulture est négligeable par rapport à celui que jouent les larves de Syrphides, de Chrysopes ou de Coccinelles ! Ces Insectes peuvent consommer plus de Pucerons en une journée que n'en peut parasiter en une semaine une ponte entière d'*Allothrombium*.

Les larves de Thrombidion contribuent donc à un meilleur équilibre biologique.

Signalons que les larves d'*Allothrombium fuliginosum* ne sont pas à l'abri des prédateurs et en particulier de ceux des Pucerons, surtout lorsqu'elles s'y sont fixées. Si les larves de Chrysopes ne s'attaquent pas en général à l'Acarien mais à son hôte, il arrive que la larve de Thrombidion se trouve vidée par de tels prédateurs de la substance nutritive qu'elle a retiré du Puceron. Pour arriver à un tel résultat, le nouveau parasite profite certainement du stylostome sécrété par la larve.

#### D. — LE COMPORTEMENT DE LA LARVE APRÈS SON DÉPART DE L'HÔTE

On se rappelle que la phototaxie des larves, avant la fixation, est liée à une géotaxie ascensionnelle qui a pour effet de les amener au voisinage des hôtes éventuels. Aussitôt après le repas, on assiste à une inversion de ces phénomènes : elles fuient la lumière et cherchent à s'enfouir. Elles recherchent un coin calme où elles pourront effectuer leur métamorphose. Elles le trouvent dans le sol à quelques centimètres de sa surface. Là, elles rencontrent tout ce qui leur est nécessaire : température et hygrométrie constantes. Peut-être satisfont-elles aussi à une thigmotaxie.

Feider (1949) constate qu'après l'engorgement, les larves d'*Euthrombidium odorheense* présentent un « phototropisme » négatif.

La recherche du lieu idéal ne se fait pas sans difficultés. La larve a tellement pris de poids que ses pattes, qui n'ont pas augmenté de volume, ne la tirent qu'avec beaucoup de peine. Incapable de sauter, marchant péniblement, elle s'enfonce dans la première fissure, dans la première tige évidée ou dans la première feuille rencontrée. Lorsque le substrat d'élevage ne comporte que des feuilles de papier filtre humide, elle essaie de passer entre deux feuilles. À peine y est-elle arrivée qu'elle ne bouge plus : le stade pupal commence.

Séverin (1944) note que, lorsqu'elles sont gorgées, les larves d'*Euthrombidium trigonum* se servent de leur « abdomen » pour se déplacer, un peu comme le font les Chenilles arpeuteuses. Elles le ramènent vers l'avant en le pliant : l'extrémité distale repose sur le substrat. Il ne reste plus alors à la larve qu'à avancer grâce aux trois paires de pattes qui, lorsque la larve est gorgée, se trouvent dans la partie antérieure du corps. Nous n'avons, personnellement, jamais observé une telle méthode de progression.

## CHAPITRE IV

## LE DÉVELOPPEMENT POST-LARVAIRE

## A. — RECHERCHE D'UN LIEU POUR LA MÉTAMORPHOSE

Au terme du chapitre précédent, nous avons vu que les larves, après s'être détachées de leur hôte, tombaient sur le sol et qu'elles partaient à la recherche d'un lieu pour se métamorphoser. Elle fuient la lumière et cherchent à s'enfoncer dans le sol. Quand elles tombent sur un substrat meuble, bien humide, possédant de nombreuses petites cavités naturelles, elles découvrent leur lieu de retraite dans les deux ou trois heures qui suivent leur chute. Après s'être installées, elles s'immobilisent et commencent leur métamorphose. Par contre, si elles tombent sur un sol granuleux, tel que du sable fin ou du plâtre de Paris, pratiquement sans la moindre cavité, elles se déplacent parfois pendant deux jours en explorant minutieusement tous les recoins du substrat. Après 48 heures, n'ayant pu découvrir la moindre fissure, elles s'arrêtent, le plus souvent le long des parois, et la métamorphose débute. Si l'on place des larves bien gorgées dans un cristalliseur aux parois bien lisses, on remarque qu'elles ne cessent pratiquement pas de se déplacer. Lorsqu'on maintient à l'intérieur du flacon une humidité voisine de la saturation, le manège des larves, se déplaçant le long des parois, peut durer plusieurs jours. Si les larves n'ont pas trouvé un lieu pour se métamorphoser dans les 72 heures qui suivent leur détachement de l'hôte, elles meurent (5 observations sur 5). Mais si, avant l'issue fatale, on a soin de déposer le long des parois, quelques débris ou des feuilles de papier Joseph humide pliées en 4 ou en 8, on voit les larves gorgées s'infiltrer entre les plis ou sous les débris, puis s'immobiliser.

Quel que soit le substrat, on peut obtenir plus rapidement l'immobilisation et, par voie de conséquence, la métamorphose. Il suffit de placer les individus gorgés à des températures inférieures ou égales à 13°C. Par cette méthode, la métamorphose se produit en moins de 24 heures à 13°C, en moins de 5 heures à 7°C.

Dans les conditions naturelles, on peut considérer qu'une larve a commencé sa nymphose lorsqu'elle est immobile depuis au moins 6 heures.

B. — INFLUENCE DES DIFFÉRENTS FACTEURS SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT DE LA DEUTONYMPHE D'*ALLOTHROMBIUM FULIGINOSUM*

## 1) ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

Les expériences ont été faites avec des larves d'*A. fuliginosum* qui sont restées fixées sur des *Macrosiphum rosae* pendant 60-72 heures environ. Ces précautions sont utiles car, nous le verrons plus loin, la durée moyenne du développement varie en fonction de la quantité de nourriture ingérée par la larve et en fonction de la nature de l'hôte choisi.

Chaque larve gorgée qui s'est immobilisée depuis une douzaine d'heures environ est mise dans une boîte de Pétri, sur du papier Joseph ou de l'argile. Ces deux substrats sont maintenus humides. Chaque larve est alors soumise pendant toute la suite de son développement à une des températures constantes suivantes : — 2°C, 0°C, 7°C, 13°C, 17°C, 21°C, 25°C, 31°C.

a) Température létale inférieure.

— A — 2°C, le développement est arrêté de façon irréversible en deux ou trois jours pour les larves qui viennent de s'immobiliser (7 cas sur 7). Pour des embryons proches de l'exuviation, la température létale inférieure est probablement plus basse : 8 protonymphes sur 11 ont, en effet, repris leur développement à 17°C après être restées pendant 10 jours à — 2°C.

— A 0°C, le développement se poursuit, quel que soit l'âge de la protonympe. La durée de survie à cette température ne semble pas cependant excéder un mois : 50 % des individus meurent, en effet, pendant cette période (18 cas sur 36). Pour ceux qui résistent, le développement peut se continuer ensuite normalement. C'est ainsi que si l'on place à 17°C des protonymphes précédemment laissées à 0°C pendant un mois, on constate que les premières deutonymphes apparaissent le 20<sup>e</sup> jour, les dernières le 32<sup>e</sup> jour (la durée moyenne du développement à cette température est de 25 jours environ).

— A 7°C, sur 10 protonymphes, 3 seulement ont donné des deutonymphes les 118<sup>e</sup>, 131<sup>e</sup> et 145<sup>e</sup> jours après leur immobilisation.

b) Température létale supérieure.

Elle se situe au-delà de 25°C. A cette température, toutes les protonymphes donnent des deutonymphes (15 individus sur 15). Au-delà, le pourcentage d'émergence des deutonymphes diminue rapidement et devient nul à 31°C (5 cas sur 5). Une exposition de quelques heures à cette dernière température arrête de façon irréversible le développement quel que soit l'âge des protonymphes.

c) Durée moyenne du développement à températures constantes.

La durée moyenne du développement de la protonympe s'établit en faisant la moyenne arithmétique des temps qui séparent l'immobilisation de la larve gorgée de l'émergence. Elle est de 52 jours à 13°C : les exuviations s'étalent à cette température entre les 42<sup>e</sup> et 65<sup>e</sup> jours qui suivent l'immobilisation (Moyenne établie sur 12 individus). A 17°C elle est de 25 jours (étalement des exuviations : 5 jours — Moyenne établie sur 8 protonymphes), à 21°C, de 20 jours (Moyenne établie sur 7 protonymphes), à 25°C de 17 jours (étalement des exuviations sur 9 jours — Moyenne sur 7 individus) (fig. 42).

d) Optimum thermique.

L'optimum thermique de développement de la protonympe se définit comme la température constante qui, appliquée pendant toute la calyptostase, donne pour un étalement réduit des exuviations, et pour un taux de mortalité faible, la plus grande vitesse de développement.

Si l'on admet d'une part, qu'aux températures comprises entre 17°C et 25°C le taux de mortalité est pratiquement nul, que d'autre part, l'étalement des exuviations est réduit au maximum à 21°C (5 jours) et qu'enfin la vitesse de développement est sensiblement la même entre 21°C et 25°C, on peut en déduire que l'optimum thermique de ce développement se situe vers 21°C (fig. 42).

*Remarques* : Les durées moyennes de développement et l'optimum thermique que nous venons d'établir ont été déterminés à partir de larves obtenues en laboratoire. Avec celles qui ont effectué une partie de leur cycle vital antérieur dans la nature, on constate que :

— la durée moyenne du développement à température constante est plus courte : à 13°C elle est de 46 jours (8 protonymphes) au lieu de 52 jours, à 21°C de 18 jours (7 protonymphes) au lieu de 20 ;

— l'optimum thermique se déplace, compte tenu de l'étalement des exuviations, entre 17°C et 21°C (fig. 42).

## e) Action des températures fluctuantes.

L'étude des variations de l'optimum thermique au cours du développement de la deutonymphe n'a pas été entreprise. Signalons cependant le cas de deux larves qui, après être restées 60 heures sur le même hôte, ont poursuivi leur développement à la température ambiante du laboratoire : 17°C-23°C. La première nymphe est apparue le 21<sup>e</sup> jour, la seconde le 41<sup>e</sup> seulement. Les variations des températures létales inférieures en fonction de l'âge des protonymphes suggèrent toutefois qu'il existe des températures optimales variables aux différentes phases de la vie protonymphale.

## II) ACTION DE L'HUMIDITÉ RELATIVE DE L'AIR.

Pour se métamorphoser, les larves cherchent un abri naturel très humide. L'optimum hygrométrique doit rester ensuite égal ou supérieur à 95 % d'humidité relative au cours du développement. A ces taux d'humidité, le développement n'est pas perturbé et les deutonymphes apparaissent normalement. Si on laisse des protonymphes de moins de 10 jours durant 24-48 heures, à environ 85 % d'humidité relative, le développement s'arrête de façon irréversible pour la moitié des embryons. Pour les animaux qui survivent, la durée du développement s'accroît de 3 jours : à 17°C il passe en moyenne de 25 jours à 28 jours. S'ils sont laissés 72 heures dans ces conditions d'humidité, les jeunes embryons meurent (4 sur 4). A 80 % d'humidité et en dessous, le développement est arrêté de façon irréversible en moins de 10 heures pour tous les individus (5 données sur 5).

Le taux d'humidité relative létale semble cependant diminuer du début à la fin du développement. Dix protonymphes ont été soumises, après 18 jours de développement à 17°C en atmosphère saturée, à une humidité relative de 82 % pendant 5 jours. A la fin de cette expérience, les embryons sont été remis en atmosphère saturée. Neuf deutonymphes sont apparues entre les 32<sup>e</sup> et 35<sup>e</sup> jours. Cela signifie

— que les embryons en fin de développement peuvent supporter un déficit en eau beaucoup plus prolongé que ceux qui viennent de se métamorphoser ;

— que le développement est ralenti et non pas arrêté d'une manière définitive. Compte tenu des 5 jours où il y a eu un déficit hydrique, le développement s'est accompli en 27-30 jours, au lieu de 25 jours environ.

Signalons qu'au début de la calyptostase, les protonymphes augmentent régulièrement de taille. Au cours de la première semaine, cette croissance est d'environ 1/6<sup>e</sup> de la longueur initiale. Au delà du 7<sup>e</sup> jour, elle est pratiquement arrêtée jusqu'à l'exuviation. Cette augmentation de taille s'accompagne vraisemblablement d'une augmentation de poids, donc d'une absorption d'eau. Ce phénomène de captation d'eau au début de la stase peut être mis en relation avec l'extrême sensibilité que montrent les embryons à un déficit hydrique, même lorsque ce dernier est de courte durée. A la fin de cette stase, les animaux, qui n'augmentent pratiquement plus de taille, donc qui ne tirent plus d'eau ambiante, sont moins sensibles.

## III) ACTION DE LA LUMIÈRE.

Dans la nature, ce facteur n'intervient sans doute pas, la plupart des larves s'enterrant profondément avant de s'immobiliser. Au laboratoire, nous n'avons pas noté de différence dans la durée du développement entre les animaux soumis à la lumière et ceux placés en permanence à l'obscurité. Il est préférable toutefois de conserver les animaux à l'obscurité afin d'empêcher le développement des Champignons.

IV) INFLUENCE DE LA QUANTITÉ DE NOURRITURE INGÉRÉE PAR LA LARVE.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, que le pourcentage de métamorphoses était voisin de 100 % chez les larves d'*A. fuliginosum* qui étaient restées fixées 72 heures environ sur un hôte. La métamorphose ne peut se produire que chez celles qui ont atteint 400-410  $\mu\text{m}$  de long, soit une durée de fixation de 36 heures.

En fonction du degré d'engorgement des larves, nous avons établi la durée de la calyptostase. Trois groupes de 15 larves qui étaient restées fixées en laboratoire sur des Pucerons verts du Rosier, respectivement entre 36-48 heures, 48-60 heures et 60-72 heures sont divisés chacun en 3 lots. Chacun d'eux est placé pendant toute la durée de la stase à une température constantes : 17°C, 21°C ou 25°C. Les mêmes expériences sont réalisées avec des larves ayant effectué une partie de leur cycle parasitaire dans la nature.

Les résultats sont consignés sur la figure 51. Celle-ci nous indique :

- a) que la durée du développement diminue en fonction de l'élévation de la température ;
- b) qu'à température constante, la durée de la calyptostase est d'autant plus courte que les larves sont restées fixées plus longtemps. Pour les larves élevées en laboratoire, et qui sont restées sur l'hôte entre 36 et 48 heures, les durées moyennes de la calyptostase sont à 17°C, 21°C et 25°C respectivement de 29, 27 et 20 jours. Aux mêmes températures que précédemment et pour des larves qui sont restées entre 60 et 72 heures, les durées de la calyptostase sont respectivement de 24, 21 et 17 jours ;
- c) qu'à des températures de 17°C et 21°C, pour une durée de fixation du même ordre la durée moyenne de cette calyptostase est plus courte pour les larves qui ont effectué une partie de leur cycle

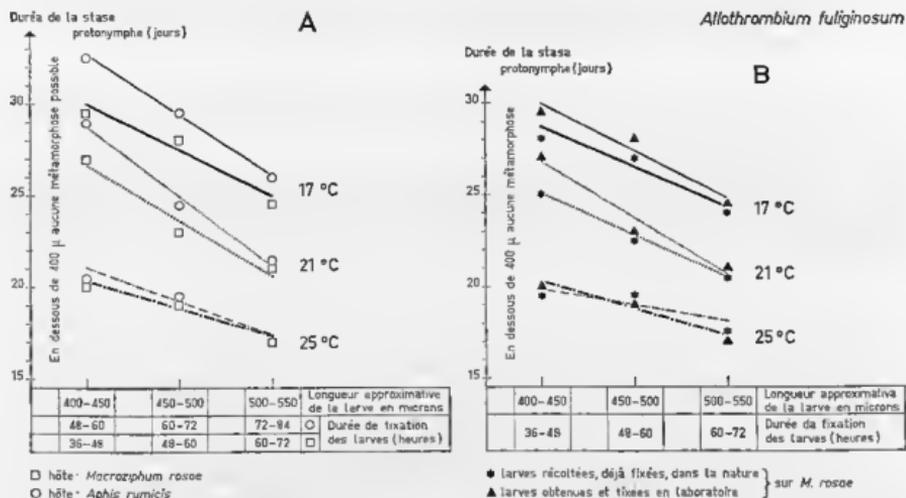


FIG. 51. — Durée de la stase protonymphale d'*Allotrombium fuliginosum* à différentes températures. A : courbes établies en fonction de la durée de fixation des larves sur différents hôtes. (A 21°C, par exemple, la durée moyenne de la stase protonymphale d'*A. fuliginosum* sera de 23 jours pour des larves qui, ayant atteint une longueur approximative de 450  $\mu\text{m}$ -500  $\mu\text{m}$ , sont donc restées fixées sur *Macrocephalus rosae* durant 48-60 heures) ; B : courbes établies en fonction de la durée de fixation des larves sur des hôtes identiques, les unes ayant effectué tout leur cycle parasitaire dans la nature, les autres uniquement au laboratoire.

parasitaire dans la nature (fig. 51 B) : à 17°C, pour une durée de fixation inférieure à 48 heures, elle est de 28 jours pour des larves recueillies dans la nature, au lieu de 29 jours et demi pour des larves obtenues en laboratoire. Cette différence s'amenuise non seulement en fonction de l'engorgement de la larve, mais aussi en fonction de la température : à 21°C, après 60-72 heures de fixation elle est de 20 jours et demi pour des larves récoltées dans la nature, et de 21 jours pour celles du laboratoire.

#### V) INFLUENCE DE L'HÔTE.

On sait que, de deux larves fixées, l'une sur *M. rosae*, l'autre sur *A. ruminis*, la première retirera de son hôte, et pendant le même temps, plus de nourriture que la seconde. En comparant ultérieurement les durées de développement de ces protonymphes, on s'aperçoit que, à la même température et pour un même degré d'engorgement, la maturation de la deutonymphe se fait plus rapidement avec des larves qui ont eu pour hôte *M. rosae*. Les deutonymphes apparaissent le 30<sup>e</sup> jour après l'immobilisation des larves. Pour les larves qui se sont fixées sur *A. ruminis*, les deutonymphes sortent de leur puppe protonymphale environ 32 jours après le début de la métamorphose. Comme précédemment, cette différence s'amenuise en fonction de la température et du degré d'engorgement. A 21°C, pour des larves de 500-550 µm de long, la durée moyenne de développement est de 21,5 jours (hôte : *A. ruminis*) et de 20,5 jours (hôte : *M. rosae*) (fig. 51 A).

Parmi les travaux qui ont été réalisés ces dernières années sur ce sujet, on peut signaler ceux de Babenko (1969) sur les *Ixodidae* et de Griffiths (1969) sur les *Acaridia*.

#### C. — INFLUENCE DE DIFFÉRENTS FACTEURS SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT DE LA DEUTONYMPHE CHEZ D'AUTRES THROMBIDIIDAE

Le matériel a consisté en une cinquantaine d'exemplaires de *Thrombidium mediterraneum* ayant eu pour hôte essentiel *Polyommatus dorilis*, et en 8 larves de *Microthrombidium fasciatum* dont trois ont été récoltées directement dans la nature.

La durée de la stase protonymphale chez ces deux espèces est comparable, dans ses grandes lignes, à celle qui vient d'être décrite chez *Allothrombidium fuliginosum*. L'abaissement de la température et la diminution de la quantité de nourriture provoquent chez *T. mediterraneum*, en particulier, un allongement de la stase inactive.

#### 1) ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

##### a) Chez *T. mediterraneum*.

Pour les larves qui sont restées fixées au minimum 4 jours sur *P. dorilis*, l'échelle des températures compatibles avec le développement s'étend de 7°C à 21°C. En principe, dans cette zone de température, toutes les larves gorgées peuvent donner des deutonymphes.

La température létale inférieure se situe, comme pour *A. fuliginosum*, entre 0°C et -2°C. A -2°C, l'arrêt du développement est irréversible si les embryons sont laissés plus de 3 jours à cette température. 5 protonymphes sur 5 ont repris leur développement à 13°C et 17°C après être restées 32 jours à 0°C.

La température létale supérieure se situe entre 21°C et 25°C. Le développement est arrêté de façon irréversible si les animaux sont soumis plus de deux jours à cette dernière température.

Pour un engorgement maximum des larves, la durée moyenne du développement à température constante est beaucoup plus longue chez *T. mediterraneum* que chez *A. fuliginosum*. Elle est de 95

jours à 13°C et de 45 jours à 17°C. Cette dernière température est certainement voisine de l'optimum thermique. En effet, le pourcentage des exuviations est de 100 % et leur étalement est de 4 jours. A 21°C nous avons semble-t-il dépassé l'optimum : 5 protonymphes sur 7 sont apparues et l'étalement des exuviations a été de 11 jours. La durée moyenne du développement à cette température est de 49 jours.

L'allongement de la durée de cette stase, par rapport à celle d'*Allothrombium fuliginosum*, explique probablement pourquoi, à l'automne, on ne rencontre pratiquement pas de deutonymphes à la surface du sol.

#### b) Chez *Microthrombidium fasciatum*.

Le petit nombre de larves gorgées de cette espèce qui se soient métamorphosées ne nous permet pas de définir d'une manière stricte l'optimum thermique de développement. A 13°C, 2 nymphes sont apparues les 56<sup>e</sup> et 59<sup>e</sup> jours après l'immobilisation des larves. A 17°C, 3 nymphes sont apparues respectivement les 23<sup>e</sup>, 26<sup>e</sup> et 28<sup>e</sup> jours. A 21°C, les 3 larves gorgées, récoltées dans la nature nous ont donné des deutonymphes les 21<sup>e</sup>, 23<sup>e</sup> et 24<sup>e</sup> jours.

### II) INFLUENCE DE LA QUANTITÉ DE NOURRITURE INGÉRÉE PAR LA LARVE.

Avec des protonymphes de *T. mediterraneum*, qui ne sont restées fixées à la stase larvaire que 3 ou 4 jours, la durée moyenne du développement à 13°C est de 108 jours (8 protonymphes expérimentées) au lieu de 95 jours pour des larves pleinement gorgées. A 17°C, elle est de 54 jours au lieu de 45 jour (10 individus expérimentés). A 21°C, aucune des 5 protonymphes mises en expérience n'est apparue.

Plus les larves ont pris de nourriture, plus cette durée tend à diminuer : de 54 jours précédemment cités, elle se réduit à 41 jours à 17°C si ces larves sont restées fixées entre 4 et 6 jours.

Nous n'avons pas noté de différence dans la durée du développement selon la nature de l'hôte

### D. — ÉMERGENCE DES DEUTONYMPHES (fig. 52)

Lorsque la deutonymphe arrive à maturité, on remarque à l'intérieur du « cocon » que l'animal émet quelques contractions légères au début, puis de plus en plus violentes. L'une de ces dernières fait se rompre le tégument, qui forme l'exuvie. Cette rupture partielle est le point de départ d'une importante déchirure qui va se propager suivant une ligne, invisible sur le tégument, mais constante chez toutes les espèces de Thrombidiions et que l'on appelle *ligne de déhiscence*. Pour plus de commodité dans la description de son tracé nous la faisons partir d'un point ventral A situé à la hauteur des coxae I. Cette ligne se dirige vers l'arrière en une courbe qui passe entre les coxae III et IV de la deutonymphe (point B). C'est en ce point que semble se produire la première rupture du tégument. De là, elle s'infléchit et continue vers l'arrière selon une trajectoire courbe jusqu'en un point C situé latéro-dorsalement dans le dernier quart de l'animal. Puis elle change de sens et remonte vers l'avant, sur la face dorsale, tout en s'écartant progressivement du bord latéral, jusqu'au point D situé au milieu du tiers antérieur de l'animal. A ce niveau, elle s'infléchit à nouveau et se dirige vers l'arrière en suivant un parcours DC'BA', symétrique de celui que nous venons de décrire, mais de l'autre côté. Dès que la rupture s'est faite en B, la déchirure se prolonge simultanément vers A et A' et vers C et C', puis de C vers D et de C' vers D. Les lambeaux ABC et A'BC' s'écartent légèrement et dégagent ainsi les paires de pattes III et IV qui se dressent aussitôt verticalement. Au cours des contractions suivantes, la partie distale de l'abdomen se libère progressivement de telle sorte que toute la partie postérieure ventrale de l'exuvie se retrouve sur la face dorsale. Les mouvements convulsifs suivants se font alors d'avant en arrière. Le gnathosoma d'abord, puis les palpes et enfin les paires de pattes I et II se libèrent peu à peu. Dans la plupart des cas, la zone comprise entre C et D et C' et D ne se déchire pas jusqu'au bout : elle fait office de charnière pour l'exuvie qui est rabattue sur la face dorsale (fig. 52).

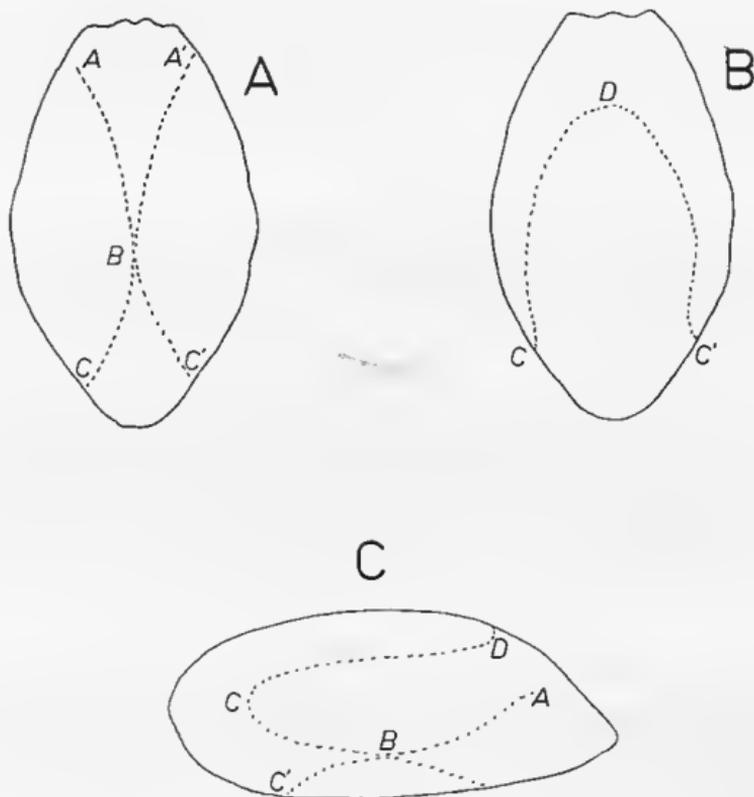


FIG. 52. — Schémas indiquant la ligne de déhiscence sur la cuticule de la protonympe (ou de la tritonympe). A : vue ventrale ; B : vue dorsale ; C : vue latérale.

Il arrive souvent que la première rupture se fasse quelque part entre C et D ou C' et D, et même en D. Dans ce cas, la deutonympe éprouve quelques difficultés à sortir de son fourreau. Il lui faut rompre toute la cuticule de chaque côté jusqu'en A et A'. En fait, ce n'est qu'à partir du moment où les pattes III et IV sont dégagées que l'animal commence à sortir. Lorsque la rupture se fait en B, la deutonympe se dégage complètement de son exuvie en une vingtaine de minutes. Par contre, lorsqu'elle se fait entre C et D ou C' et D, plusieurs heures lui sont parfois nécessaires pour s'échapper.

Après s'être libérées des attaches exuviales, les deutonymphes restent immobiles de longs moments. Les mouvements reprennent peu à peu. La seconde phase de la vie active débute.

## E. — COMPORTEMENT DES DEUTONYMPHES — DURÉES DE VIE — MÉTAMORPHOSES

1) CHEZ *Allothrombium fuliginosum*.

Les deutonymphes d'*A. fuliginosum* ont des comportements semblables à ceux des adultes que nous décrivons plus loin. De plus petite taille qu'eux, elles vivent de la même manière, courant partout à la recherche de proies, de déjections animales. Dès qu'elles rencontrent un obstacle sur leur chemin, elles l'escaladent, le parcourent en tout sens, montant et descendant sans cesse, s'arrêtant parfois, mais repartant presque aussitôt. Sur leur passage, elles attaquent les animaux plus petits ou de même taille qu'elles. Elles n'hésitent pas à s'attaquer entre elles. A la nuit tombante, elles descendent des arbres, des arbustes ou des rochers qu'elles ont explorés. Elles s'enterrent alors sous une pierre, un tronc d'arbre ou une motte de terre, dans les fissures d'un mur, parfois sous l'écorce d'un arbre qu'elles viennent d'explorer.

Dans la nature, les premières deutonymphes apparaissent dans la première quinzaine d'août, mais la plupart dans le courant du mois de septembre. Il s'agit des nymphes provenant de pontes déposées courant avril. Pendant deux à quatre semaines, elles mènent une vie active, faisant une abondante provision de nourriture nécessaire à la métamorphose qui va suivre. Les sorties sont d'autant plus nombreuses et longues que l'ensoleillement est long et la température élevée.

Au laboratoire, la vie active se prolonge d'autant plus qu'elles sont peu nourries. En captivité, leur nourriture consiste journalièrement en un ou deux Pucerons, en débris de viande fraîche, de blanc d'œufs ou de fromage. Dans ces conditions de nourriture et en prenant soin de les isoler pour éviter le cannibalisme, il est courant de conserver des deutonymphes pendant 8-10 semaines alors que dans la nature, la durée de vie ne semble pas excéder 5 semaines. Toutefois, en modifiant les conditions de milieu, on peut obtenir la métamorphose des deutonymphes après seulement 4 ou 5 semaines de vie libre.

*Métamorphose.* — Le passage à la stase adulte se produit après une stase inerte (calyptostase). Comme pour le passage larve-deutonymphe, l'animal commence par s'immobiliser. En l'absence de bibliographie sur ce sujet, on peut supposer que les tissus internes se lysent, puis reprennent corps peu à peu et après une période souvent assez longue, l'adulte apparaît.

Dans la nature, cette métamorphose n'a pas lieu obligatoirement dans les deux ou trois semaines qui suivent l'apparition des deutonymphes. Il semble qu'elle ne se produise pas, tant que la nourriture est abondante. Dix nymphes capturées dans le courant du mois de Septembre dans le parc du laboratoire de Brunoy et abondamment nourries pendant les trois semaines suivantes ne se sont immobilisées que 2 ou 3 jours après l'arrêt de la nourriture. Par contre, un autre lot de nymphes récolté le même jour, et à qui on a aussitôt supprimé la nourriture, s'est métamorphosé dans les 5 jours qui ont suivi. Un changement brusque des conditions climatiques (abaissement de la température, pluies abondantes) empêche les sorties des nymphes. Le manque de nourriture et le refroidissement les font se métamorphoser rapidement, parfois toutes en même temps et en quelques heures. Il n'est pas rare de trouver dans la seconde quinzaine de septembre, sous une tuile, derrière une écorce, plusieurs pupes serrées les unes contre les autres. Comme les expériences du laboratoire le confirmeront, cette période de mauvais temps doit s'étendre sur plusieurs jours. Au fur et à mesure que l'on avance vers l'hiver, les nymphes s'enterrent dans le sol pour éviter les excès d'humidité et pour se protéger des premières gelées. Ces phénomènes conjugués amènent toutes les deutonymphes à se métamorphoser avant l'hiver.

Toutes ces observations nous ont conduit à rechercher les raisons qui provoquaient chez *A. fuliginosum* le passage de la vie active à la vie calyptostasique. Cinq lots comprenant chacun une dizaine de nymphes âgées d'environ 4 semaines ont été soumis pendant 30 jours à différents facteurs, les un variables, les autres constants (Tableaux XIV).

TABLEAU XIV. — Action des différents facteurs du milieu sur la métamorphose des deutonymphes d'*Allothrombium fuliginosum* après une période de vie libre.  
(Éclairage : J = éclairage journalier naturel, — = deutonymphes maintenues à l'obscurité totale. Nourriture : + = normale, — = arrêté. Température : A = Ambiante).

Facteurs	1 <sup>er</sup> lot : témoins 10 Deutonymphes			2 <sup>e</sup> lot : 10 Deutonymphes			3 <sup>e</sup> lot : 10 Deutonymphes			4 <sup>e</sup> lot : 10 Deutonymphes			5 <sup>e</sup> lot : 10 Deutonymphes						
	Éclairage	Nourriture	Température	Métamorphose	Éclairage	Nourriture	Température	Métamorphose	Éclairage	Nourriture	Température	Métamorphose	Éclairage	Nourriture	Température	Métamorphose	Éclairage	Nourriture	Température
0 (départ)	J	+	A	0	J	+	A	0	J	+	A	0	J	+	A	0	J	+	A
1	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
2	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
3	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
4	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
5	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
6	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
7	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
8	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
9	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
10	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
11	J	+	A	0	J	+	7°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
18					J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
22					J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
23				1	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C	0	J	+	13°C
Nbre de métamorphoses après 25 jours d'expériences				1				5				10				5			
Nbre de morts				7		3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

On a pu remarquer qu'il n'y avait pas de métamorphose lorsqu'on laissait les animaux en permanence à la température ambiante (lot n° 1) ou lorsqu'on l'abaissait brusquement, par exemple de 19°C à 7°C (lot n° 2). Dans ce dernier cas, les animaux étaient paralysés par le froid et ne se nourrissaient plus. Par contre, les métamorphoses pouvaient se produire lorsque les températures étaient abaissées de quelques degrés, de 19°C à 13°C par exemple (lot n° 3). Les plus fréquentes avaient lieu lorsqu'on faisait varier un second facteur : dans les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> lots, en raccourcissant la durée d'éclairage ou en laissant les animaux jeûner, on faisait se métamorphoser les nymphes dans les quelques jours qui suivaient ces modifications.

## II) CHEZ LES *Thrombidiinae*.

Dans la nature, comportement, durée de vie et métamorphose sont difficiles à mettre en évidence chez ces Acariens qui n'apparaissent que rarement à la surface du sol. Tout se passe comme si, après l'engorgement des larves, ils poursuivaient leur développement dans le sol, se déplaçant dans ses interstices, ses galeries et se nourrissant sur place.

Faute de récolte et d'observation *in situ*, il nous est impossible de préciser si les nymphes passent une partie de l'hiver sous la forme active, profondément enterrées, ou si, au contraire, la métamorphose se fait avant l'hiver. Il semble vraisemblable, si l'on se réfère aux observations de laboratoire, que la métamorphose débute avec les premières rigueurs de l'hiver. A partir du mois de décembre il est impossible de découvrir des nymphes actives, même en creusant profondément. Au printemps (avril-mai) lors des rares sorties de ces animaux, on reconnaît quelques nymphes parmi les adultes qui errent sur le sol : en général moins de 10 %. Leur nombre tend à diminuer par la suite ; en juin, la découverte de nymphes est exceptionnelle. Nos observations concordent pour dire que ces animaux n'apparaissent à la surface que lorsque la température ambiante moyenne diurne est supérieure à 18°C pendant au moins 48 heures et que l'insolation journalière est supérieure à 11 heures. On comprend que ces deux conditions ne trouvent rarement réunies simultanément au moment où apparaissent les premières nymphes : seconde quinzaine de septembre — début octobre.

L'activité des nymphes au laboratoire est variable. Certaines restent immobiles pendant plusieurs jours, d'autres ont une activité continue. La recherche de nourriture semble être la principale cause de leurs déplacements : en élevage, les nymphes et les adultes du genre *Thrombidium* se nourrissent d'œufs de Collemboles qu'ils suçent longuement. Aucune autre nourriture n'est apparemment acceptée. En élevage, la durée de vie des nymphes est variable. Certaines vivent 4 mois, d'autres 8 jours.

Sur les quelques 50 nymphes obtenues par élevage, nous avons eu 5 métamorphoses qui ont donné deux adultes. Nous avons eu plus de réussite cependant avec des nymphes récoltées dans la nature : 18 métamorphoses, dont 17 *Thrombidium mediterraneum*, qui ont donné 15 adultes. D'après nos observations, les facteurs qui favorisent le passage de la nymphe à l'adulte sont :

- un abaissement de température,
- un excès d'humidité,
- une diminution de la durée d'éclairément.

Comme pour *A. fuliginosum*, ces facteurs vont toujours par paire, mais le facteur température ne semble pas obligatoire : 4 métamorphoses de nymphes de *T. mediterraneum* sur les 17 observées se sont produites en effet à la température ambiante du laboratoire (environ 19°C) alors que les animaux étaient maintenus à l'obscurité dans une enceinte contenant un excès d'eau. Six autres ont eu lieu 3 jours après le passage des nymphes de la température ambiante à 13°C, tandis que les animaux étaient conservés dans l'obscurité ; les 7 dernières, qui étaient maintenues à 13°C (à la lumière) depuis plusieurs semaines, se sont métamorphosées en 24 heures après avoir introduit un excès d'eau dans le cristallisoir où elles étaient conservées.

III) CHEZ LES *Microthrombidiinae*.

Chez la plupart des espèces de cette sous-famille, on rencontre des nymphes pratiquement toute l'année. Leur nombre diminue cependant de mai à août. A partir de septembre, le pourcentage de nymphes récoltées par rapport à celui des adultes augmente sensiblement et se maintient constant jusque'en mars-avril.

A la suite de nombreux prélèvements effectués en toutes saisons, il semble que beaucoup de nymphes passent l'hiver sous cette forme. Il s'agit vraisemblablement de celles qui sont apparues tardivement à l'automne. Les individus qui apparaissent au printemps sous forme de nymphes actives vont se métamorphoser à cette époque ou pendant l'été après avoir fait d'amples provisions de nourriture. On assiste à cette saison, à une diminution progressive du nombre de nymphes. Quant à celles qui sont apparues dès le mois de septembre, il semble qu'elles aient le temps de se nourrir avant les premières rigueur de l'hiver. Elles se métamorphosent alors à cette époque et apparaissent sous forme d'adultes au printemps.

La durée de vie des nymphes des *Microthrombidiinae* est variable. Elle dépend de la date de la ponte : plus cette dernière est tardive, plus la durée de la stase deutonymphale risque de se prolonger. Elle dépend aussi, et par voie de conséquence, de la date d'apparition des nymphes : plus elles apparaissent tard, plus longue sera la durée de la stase. Au laboratoire, nous avons conservé des nymphes de *Microthrombidium fasciatum* environ 6 mois, de *Campylothrombium barbarum*, près d'un an.

Les facteurs qui favorisent la métamorphose sont divers. La durée d'éclairement n'intervient pas car la plupart des espèces appartenant à cette sous-famille sont des formes endogées. Avec *Microthrombidium fasciatum*, un abaissement de température par paliers (17°C — 13°C — 7°C) associé à un excès d'eau a provoqué la métamorphose de 11 deutonymphes sur 13 en moins d'une semaine. Avec *Campylothrombium barbarum* nous avons obtenu le passage deutonymphe — tritonymphe dans les deux circonstances suivantes : arrêt de la nourriture et assèchement progressif du milieu d'élevage (3 nymphes sur 3), et abaissement progressif de la température (comme pour *M. fasciatum*) associé à un excès d'eau dans le milieu d'élevage (4 nymphes sur 4).

## F. — DURÉE DE LA STASE TRITONYMPHALE

I) CHEZ *Allothrombium fuliginosum*.

Sur les quelques quarante individus qui ont réussi le passage deutonymphe — tritonymphe après avoir effectué l'ensemble du cycle vital en laboratoire, 22 seulement ont donné des adultes. A partir d'une centaine de deutonymphes récoltées vivantes dans la nature, 28 se sont métamorphosés et ont donné également des adultes.

Nous appelons durée de la stase tritonymphale le temps qui s'écoule entre l'immobilisation des deutonymphes et l'apparition des adultes.

Si à 21°C et 25°C, l'étalement des exuviations est réduit, en général entre les 16<sup>e</sup> et 28<sup>e</sup> jours qui suivent l'immobilisation, aux températures inférieures, et pour des raisons que nous n'avons pas réussi à élucider, la durée de la stase tritonymphale varie dans d'importantes proportions. C'est ainsi que sur 10 pupes placées à 17°C dans un pilulier, les 5 émergences observées ont eu lieu entre le 17<sup>e</sup> et le 63<sup>e</sup> jour après l'immobilisation (moyenne 32 jours). A 13°C, sur 11 cas, les naissances se sont succédées pendant 71 jours (durée moyenne du développement : 54 jours). A 7°C, aucune tritonymphe n'a donné d'adulte. Après être restées trois mois environ à cette dernière température, 10 pupes sur 18 ont été placées à 13°C ; trois adultes seulement sont apparus successivement les 11<sup>e</sup>, 13<sup>e</sup> et 14<sup>e</sup> jours après le passage à la température supérieure. Sur 10 pupes laissées 2 mois à 0°C, puis mises ensuite à 17°C, 6 ont donné des adultes entre les 23<sup>e</sup> et 32<sup>e</sup> jours qui ont suivi leur passage à cette dernière température.

Il ne semble pas que les facteurs hygrométrie ou quantité de nourriture ingérée, aussi bien pendant la stase larvaire que pendant la stase deutonymphale, interviennent dans la durée du développement. Les variations observées dans l'étalement des éclosions à 17°C ne proviennent pas de ces facteurs, car tous les individus conservés dans un même pilulier pendant la stase larvaire, avaient parasité un hôte semblable et retiré une quantité de nourriture équivalente (durée de la fixation : 60-72 heures). La nourriture des nymphes a été d'autre part, la même pendant les 4 semaines de vie libre.

### II) CHEZ *Thrombidium mediterraneum*.

Bien que les résultats soient également contradictoires, il apparaît que la durée de la stase tritonymphale est beaucoup plus longue chez *T. mediterraneum* que chez *A. fuliginosum*.

Les deutonymphes qui se sont métamorphosés ont été divisés en 3 lots soumis respectivement à l'une des températures suivantes : 21°C, 17°C et 13°C. A 21°C, la durée moyenne de développement est de 23 jours : l'étalement des exuviations de 5 tritonymphes est de 21 jours (21<sup>e</sup> au 42<sup>e</sup> jour). A 17°C, cette durée moyenne est de 48 jours (les apparitions d'adultes commencent le 28<sup>e</sup> jour après l'immobilisation de la deutonymphe et se terminent le 59<sup>e</sup> jour). A 13°C, pour un étalement des exuviations de 26 jours, la durée moyenne est de 63 jours (5 adultes apparus).

Des résultats semblables ont été obtenus avec des nymphes de *T. holosericeum* récoltées au printemps dans la nature. La durée moyenne à 21°C pour cette espèce a été de 31 jours (3 individus) et de 43 jours à 17°C (4 deutonymphes).

### III) CHEZ LES *Microthrombidiinae*.

Sur les 11 deutonymphes de *Microthrombidium fasciatum* qui se sont métamorphosées, 9 ont données des adultes. Les pupes conservées à la température ambiante du laboratoire (17°C-23°C) ont donné des adultes entre les 18<sup>e</sup> et 28<sup>e</sup> jours après leur immobilisation.

Sur les 7 métamorphoses de *Campylothrombium barbarum* contrôlées, nous avons obtenu 5 adultes. Les tritonymphes conservées à 14°C ont donné des adultes les 21<sup>e</sup>, 26<sup>e</sup> et 28<sup>e</sup> jours après l'immobilisation des deutonymphes.

## G. — ÉMERGENCE DES ADULTES

Quelles que soient les espèces, l'apparition de l'adulte suit le même processus que celui que nous avons décrit pour les deutonymphes. La déchirure débute face ventrale en un point situé approximativement à la hauteur de l'ouverture génitale. Au cours des contractions qui suivent, elle se prolonge d'une part vers les coxae des pattes I et II, d'autre part, vers l'arrière en suivant le parcours que nous avons signalé précédemment. Si tout se passe bien, l'exuvie est rejetée face dorsale et l'animal peut dégager l'avant de son corps. Dans les meilleures conditions, l'animal se débarrasse complètement de son fourreau en moins de 30 minutes.

Feider (1949) représente schématiquement l'exuviation d'un adulte d'*Euthrombidium odoheïense*. D'après ses dessins, il semble que la déchirure débute dorsalement et se propage ensuite vers la face ventrale.

## CHAPITRE V

## COMPORTEMENT ET ACTIVITÉ DES ADULTES

## A. — CHEZ LES ALLOTHROMBIINAE

Les individus sexués qui apparaissent, soit en automne, soit en mars-avril, commencent par se nourrir abondamment. Ils chassent, comme le font les deutonymphes, des proies de même taille ou plus petites qu'eux. Le cannibalisme est de règle chez tous les *Allothrombium*, il est particulièrement développé lorsque les animaux sont bien nourris ou lorsqu'ils s'attaquent à plusieurs à une proie. Pour trouver leur nourriture, ces Acariens se déplacent sans cesse. On les rencontre dans les zones les plus ensoleillées d'une station : sur des murs ou des rochers, le long des troncs d'arbres, à l'extrémité des branches des arbustes ou des brins d'herbe et évidemment à la surface du sol, ou sous les pierres. Ils explorent tout sur leur passage et escaladent ce qui sort de terre. Il ne semble pas qu'on puisse parler ici de réactions phototaxiques positives ni de géotaxie ascensionnelle car, si les animaux grimpent sur tout ce qui dépasse, ils n'hésitent pas à redescendre lorsque l'exploration est finie, ou lorsqu'un mâle rencontre une femelle, ou encore lorsque deux individus de même sexe se rencontrent, l'un voulant dévorer l'autre. Les animaux se nourrissent du liquide interne de leurs proies. Lors de l'attaque, ils enfoncent leurs chélicères dans un endroit quelconque du corps en appliquant l'ouverture buccale autour de la blessure. Les chélicères ont un mouvement de va-et-vient. Il est vraisemblable que l'animal envoie dans le corps de la victime un suc qui lyse sur son passage les tissus internes. Il ne reste à l'Acarien qu'à pomper ce qui est détruit. A la fin, la proie est une dépouille vide, sèche, contracté.

Lorsque les *Allothrombium* se sont bien nourris, ils s'installent en général dans une zone calme, à l'abri de la lumière, sous une pierre, sous une feuille morte ou derrière l'écorce d'un arbre. Une toilette longue et minutieuse précède la période de repos. Les pattes antérieures, les palpes, la crête métopique et les yeux sont l'objet de soins attentifs.

En fin de journée, à partir de 16 heures en mars-avril, vers 18-19 heures en juin, les individus retournent vers le sol. Au fur et à mesure que la nuit arrive, ils se font rares. On les retrouve dans les coussins de mousse, sous les pierres faiblement enterrées, sous les vieilles souches d'arbres, dans les galeries ou cavités naturelles des premiers centimètres du sol.

Nous venons de voir, tracée à très grands traits, une partie du comportement individuel d'*Allothrombium fuliginosum*. Ce comportement est à relier à celui de tous les individus d'une population ou d'une station. Celui-ci est influencé par les différents facteurs du milieu. En tenant compte du fait que les premiers adultes apparaissent en automne, on peut distinguer trois périodes dans la vie des *Allothrombium* :

- Une période d'activité en automne,
- Une période de repos en hiver,
- Une période d'activité au printemps.

## I) PÉRIODE D'ACTIVITÉ D'AUTOMNE.

L'automne étant l'époque où les individus, nymphes ou adultes, se préparent à passer l'hiver, il est de règle de constater la disparition progressive des animaux d'une station au profit d'une concentration dans plusieurs zones privilégiées.

Nos récoltes ont montré que les adultes appartenant à la nouvelle génération apparaissent vers le 15 septembre. Les sorties ont lieu par temps ensoleillé (6-7 heures d'ensoleillement journalier) lorsque la température ambiante, comme celle du substrat, avoisine 15°C.

Au fur et à mesure que l'on avance dans la saison, l'abaissement de la température provoque une disparition progressive des *Allothrombium* dans les zones ombragées d'une station. On récolte, par contre, de plus en plus d'Acariens dans les endroits ensoleillés. Dans le parc du laboratoire de Brunoy, à partir du 15 octobre, on ne trouve plus d'*Allothrombium* que dans trois zones : le long d'un mur exposé plein Sud, au pied de trois vieux Platanes en bordure d'une pelouse et le long des murs d'une serre.

Pour concrétiser ces observations, donnons un exemple. Dans la seconde quinzaine de septembre 1967 nous avons capturé 64 individus dans l'ensemble du parc du laboratoire, dont 5 seulement dans les trois zones privilégiées citées plus haut. Dans la seconde quinzaine d'octobre de la même année, sur 81 individus récoltés, 73 se trouvaient dans les trois principaux points de regroupement. Ces 73 Acariens ont été recueillis alors que la température ambiante était supérieure à 11°C, que celle du sol variait entre 13°C et 14,5°C mais surtout que la durée d'insolation journalière dépassait 4 heures, la journée où nous avons capturé le plus grand nombre d'individus montra une durée maximum d'insolation de 9,5 h. L'expérience reprise l'année suivante confirma ces résultats (fig. 53 A et B).

Toutes ces observations semblent prouver que les *Allothrombium* migrent en automne vers les zones ensoleillées, donc les plus chaudes.

La plupart des auteurs ont remarqué que les *Allothrombium* s'accouplent au printemps. Une seconde période d'accouplement en automne est passée jusqu'à présent inaperçue. Cette période d'activité sexuelle commence après le début de la migration des animaux, c'est-à-dire dans les premiers jours d'octobre. A cette époque, le nombre d'adultes augmentant rapidement dans les zones de regroupement, il devient aisé d'observer les manœuvres préparatoires au dépôt des spermatophores. Elles ont lieu lorsque la température ambiante atteint ou dépasse 14°C et que l'insolation journalière est au moins égale à 5 heures. Cette activité sexuelle est plus intense que ne le laissent supposer les observations *in natura*. Pratiquement toutes les femelles sont fécondées : deux ou trois mois après leur capture, ces femelles donnent des pontes qui évoluent normalement. L'activité sexuelle disparaît et se termine bien avant que les sorties ne cessent complètement. En général, à partir de la quatrième semaine d'octobre, on ne remarque plus d'activité sexuelle.

Ces observations nous montrent que l'insolation, plus que la température ambiante ou celle du sol, est le facteur écologique qui conditionne l'activité des *Allothrombium*. L'absence continue d'insolation à cette époque est souvent synonyme de pluie et d'abaissement de température ; la persistance, pendant quelques jours, de conditions climatiques défavorables amène le début de la latence hivernale. Elle provoque aussi, rappelons-le, la métamorphose des deutonymphes.

## II) PÉRIODE HIVERNALE.

Différents prélèvements effectués entre — 5 cm et — 20 cm de la surface du sol, soit au début, soit à la fin de l'hiver, nous ont permis de retrouver des individus adultes actifs, mais jamais de tritonymphes. Des prélèvements pratiqués en cours de l'hiver à des températures ambiantes inférieures à 0°C ne nous ont pas permis de découvrir des *Allothrombium* dans cette première tranche de sol. Par contre, à — 30 cm, dans les zones de regroupement et dans les mêmes conditions de température, nous avons eu souvent la chance de rencontrer des animaux à l'une ou l'autre des trois dernières stades du cycle vital : deutonymphes, tritonymphes ou adultes. Les animaux des stades actives sont immobiles

et recouverts de particules de terre. Après quelques minutes à la température ambiante du laboratoire, ils deviennent actifs. De leur côté, les tritonymphes poursuivent leur développement.

Il semble que les *Allothrombium* s'enfoncent dans le sol de plus en plus profondément (à des profondeurs supérieures à 30 cm) au fur et à mesure que le froid gagne en profondeur. On sait qu'à — 30 cm (et au-delà), la température descend rarement en-dessous de + 5°C. Celle-ci reste donc assez

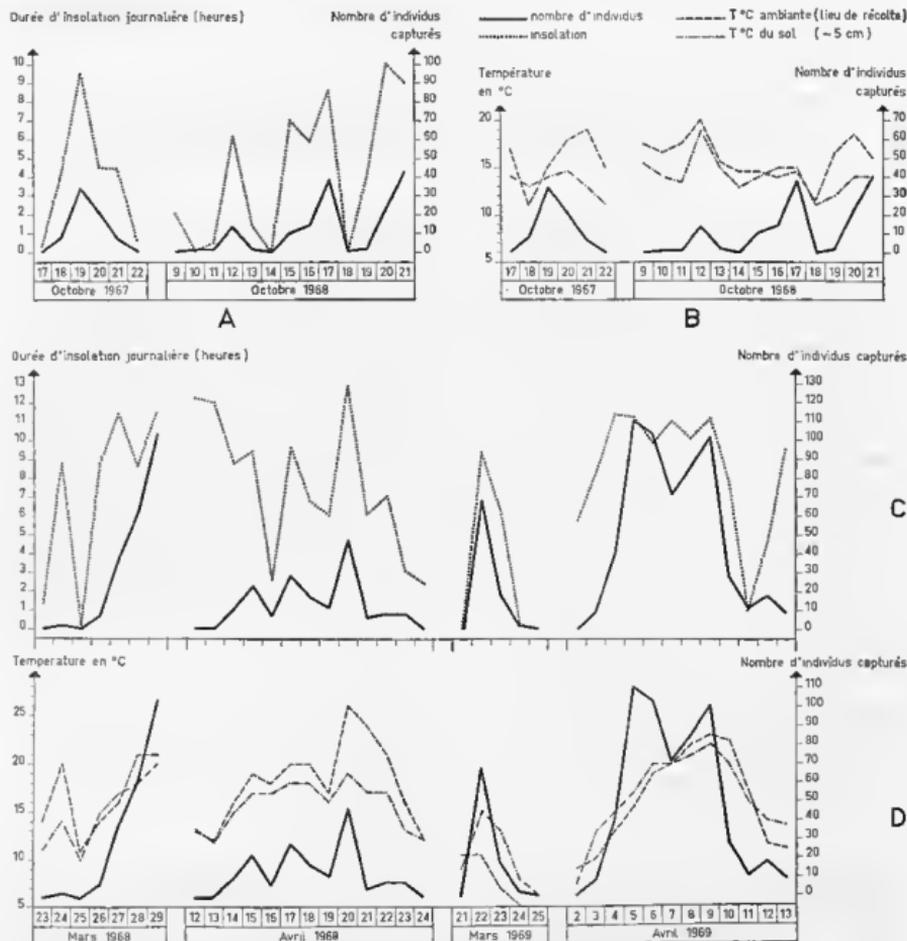


FIG. 53. — Évolution quantitative du nombre d'*Allothrombium fuliginosum* capturés en automne (A et B) en fonction, A : de l'insolation journalière (données de l'O.N.M., Parc Montsouris), B : de la température ambiante et de la température du sol (— 5 cm) ; C et D : évolution du nombre de *A. fuliginosum* lors des premières sorties de printemps en fonction de l'insolation journalière (C), de la température ambiante et de la température du sol (— 5 cm) (D).

éloignée des températures létales inférieures qui sont de  $-5^{\circ}\text{C}$  pour les stases actives et de  $-2^{\circ}\text{C}$  pour les stases inactives. Vers  $+5^{\circ}\text{C}$   $+7^{\circ}\text{C}$ , les animaux sont engourdis et souvent immobiles, mais des mouvements sont encore perceptibles. Au cœur de l'hiver, on ne trouve pratiquement jamais de deutonymphes dans les 20 premiers centimètres, c'est-à-dire dans les zones soumises aux grandes variations de température, mais presque toujours au-delà de  $-30$  cm. Celles-ci doivent donc instinctivement s'enfoncer à cette profondeur lorsqu'elles sentent venir la métamorphose.

Au cours de l'hiver, lorsque les conditions climatiques sont favorables pendant trois jours (température ambiante supérieure à  $14^{\circ}\text{C}$ , insolation continue) on peut apercevoir, rarement avant le troisième jour, quelques adultes errant sur le sol pendant les heures chaudes de la journée.

Si l'on en juge d'après les sorties de printemps, les points d'hivernage d'une station sont nombreux. Ils correspondent aux zones d'ensoleillement maximum. Les refuges sont situés sur les versants ensoleillés des talus, tranchées, carrières et lisères de forêts.

### III) PÉRIODE D'ACTIVITÉ DE PRINTEMPS — PREMIÈRES SORTIES.

A partir du 15 février, le sol se réchauffe. A  $-5$  cm,  $-10$  cm, la température moyenne passe de  $0^{\circ}\text{C}/+4^{\circ}\text{C}$  en janvier-février à  $+5^{\circ}\text{C}/+8^{\circ}\text{C}$  en février-mars. A partir du 15 mars, sous l'influence de l'accroissement de la température ambiante, par suite d'une insolation plus ou moins continue, il peut se réchauffer et atteindre  $14^{\circ}\text{C}$ - $15^{\circ}\text{C}$ . On peut alors observer les premières sorties. Mais ces périodes de beau temps, vers la mi-mars sont de courte durée. Il n'est pas rare, après avoir recueilli plusieurs centaines d'animaux pendant deux ou trois jours, de ne plus en trouver un seul pendant une ou deux semaines, jusqu'à la période de beau temps suivante.

Sur la figure 53 D, nous indiquons les dates des premières sorties observées en 1966 et 1969. Nous les rapprochons des données suivantes : durée journalière d'insolation, température ambiante sur le lieu de récolte, température du sol ( $-5$  cm) du lieu de sortie. L'examen de ces données nous permet de constater que les sorties massives de printemps sont caractérisées par les conditions climatiques suivantes :

- durée journalière d'insolation supérieure à 6 heures ;
- température ambiante maximum (prise au moment de la récolte) supérieure à  $14^{\circ}\text{C}$ , pouvant parfois atteindre  $28^{\circ}\text{C}$  ;
- température du sol (à  $-5$  cm) au point de sortie des Acariens variant entre  $14^{\circ}\text{C}$  et  $20^{\circ}\text{C}$ .

L'ensemble de ces observations met à nouveau en relief le facteur insolation. On constate que le nombre d'animaux capturés à la surface du sol diminue d'autant plus rapidement que la durée d'insolation est plus courte. Les autres facteurs (température ambiante et température du sol) sont importants, mais à eux seuls, ils ne peuvent déclencher les sorties massives des *Allothrombium*. Lorsque le ciel se couvre (arrivée des masses d'air humide par exemple) les températures ambiantes et celles du substrat ne varient guère, on constate une nette diminution du nombre d'Acariens capturés.

Plus on avance vers les mois d'été, plus les sorties sont nombreuses. Les individus d'une même station s'éparpillent. Le phénomène observé est inversé par rapport à celui que nous avons vu lors des migrations d'automne.

Lors des premières sorties, les mâles apparaissent les premiers. Sur une période d'insolation continue de 8 jours, par exemple, ils apparaissent les deux premiers jours dans la proportion de 75 %. Le troisième jour, les femelles représentent 45 % des individus capturés. Les jours suivants, le nombre d'Acariens des deux sexes s'équilibre. Les mâles disparaissent à partir de mai. Ceci peut s'expliquer de la manière suivante : les fonctions de reproduction étant terminées, les mâles deviennent inutiles, aussi meurent-ils. Souvent, ils sont dévorés par les femelles, car, toujours entreprenants vis-à-vis de celles-ci, ils s'en approchent et commencent les manœuvres préparatoires au dépôt des spermatozoaires. Les femelles, qui sont déjà fécondées, ne les considèrent plus que comme des proies.

Les femelles vivent jusqu'à l'émission des œufs ; elles meurent en général dans la semaine qui suit la ponte.

## IV) DURÉE DE VIE.

Suivant le sexe et la saison où émergent les adultes, plusieurs cas sont à envisager. Pour les femelles qui apparaissent en automne, la durée de vie est d'environ 8 mois (septembre-avril). Fécondées avant l'hiver, elles passent cette saison enterrées. Se déplaçant peu et ne se nourrissant pas, elles élaborent leurs œufs à partir des réserves qu'elles ont accumulées avant la mauvaise saison. Lorsqu'elles ressortent au printemps, les œufs sont presque arrivés à maturité. La ponte a lieu, en général, dans la seconde quinzaine qui suit la première sortie. Elles meurent quelques jours après l'émission des œufs.

Pour les femelles qui apparaissent au printemps, la durée de vie est plus courte. Elles sont fécondées dans les jours qui suivent les premières sorties. Il s'écoule environ trois mois avant que les œufs arrivent à maturité et que les pontes soient émises. Ce temps correspond à la durée de vie de ces femelles.

Les mâles ont une espérance de vie plus limitée. Ils ne vivent guère plus de trois mois après leur émergence. Toutefois, ceux qui apparaissent avant la période de fécondation d'automne ou avant l'hiver ont une durée de vie supérieure : ils meurent dans la première quinzaine d'avril (fig. 54 A, B, C).

Tous les adultes qui apparaissent après la période de fécondation de printemps (mars à juin) vivent, et plus particulièrement les femelles, plus de 5 mois et même 10-11 mois. Les mâles meurent avant l'hiver.

Au laboratoire, la durée maximum de vie adulte enregistrée pour un mâle est de 7 mois ; deux femelles ont vécu plus de 13 mois.

## V) SEX-RATIO.

En dénombrant les mâles et les femelles capturés dans deux stations au cours de deux années successives, on constate que le sex-ratio d'*Allothrombium fuliginosum* est voisin de 1. Des données partielles sur d'autres stations confirment ces résultats (fig. 54 A, B, C).

## B. — CHEZ LES THROMBIDIINAE

## 1) ACTIVITÉ.

Le comportement, l'activité et la durée de vie chez les différents représentants de cette sous-famille diffèrent de celui des *Allothrombium*.

Les individus restent en contact étroit avec le sol ; ils ne grimpent jamais. Les apparitions à la surface du sol sont rares et de courte durée : *Thrombidium meyeri* et *T. heterotrichum* n'apparaissent que quelques jours par an, dans la seconde quinzaine de mai. Pour d'autres formes, telles que *T. holosericeum*, *T. mediterraneum* ou *Parathrombium megalochirum*, les sorties (fig. 54) s'étalent sur un mois, un mois et demi. La non-apparition des animaux sur le substrat ne signifie pas l'absence totale de ces Acariens : un simple grattage du sol suffit parfois à en faire apparaître plusieurs dizaines. L'apparition des *Thrombidiinae* à la surface du sol est étroitement liée aux conditions climatiques du moment. Celles-ci sont les mêmes que celles que nous avons signalées pour les *Allothrombium*. Toutefois, la saison étant plus avancée (mai-juin), elles sont plus accentuées : les températures ambiantes et du sol plus élevées, les durées d'insolation plus longues. *T. meyeri* et *T. heterotrichum* sortent en général entre 11 heures et 15 heures, les journées de grand ensoleillement. *T. mediterraneum* et *T. holosericeum* apparaissent rarement avant 15 ou 16 heures. Une insolation continue de 9 ou 10 heures provoque des sorties massives qui peuvent avoir lieu souvent après une pluie d'orage. Chez ces espèces, les femelles n'apparaissent que rarement : elles ne représentent que 20 % environ du nombre total d'individus capturés. Aussitôt sorties, elles cherchent à s'enfoncer. L'apparition des femelles à la surface du sol coïncide

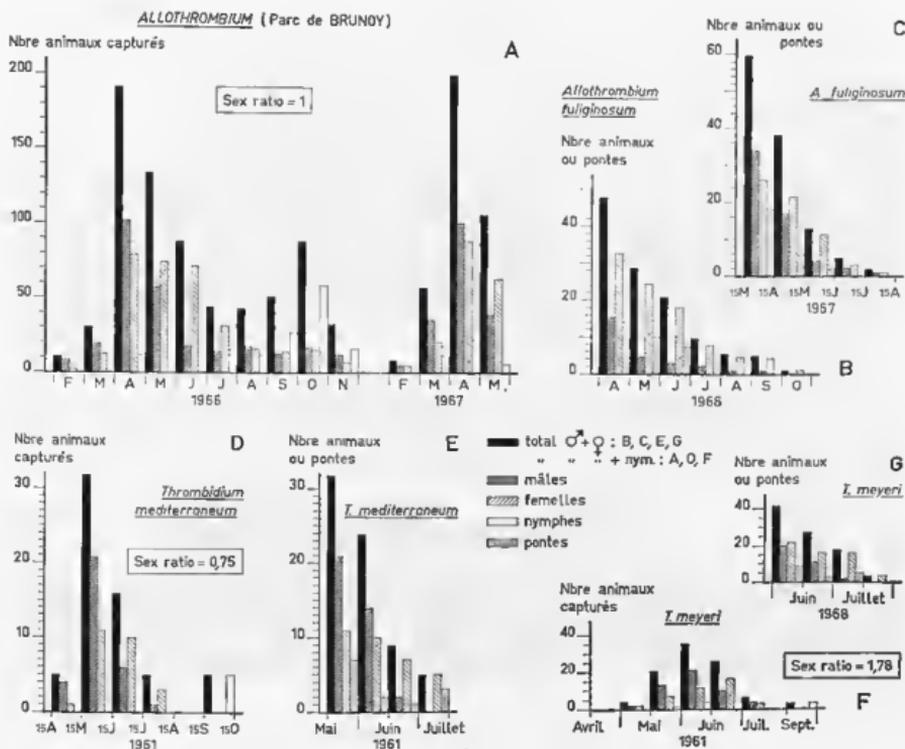


FIG. 54. — Évolution quantitative des captures et des populations en élevage d'*Allothrombiinae* et de *Thrombidiinae*. A : évolution quantitative des captures d'*Allothrombium fuliginosum* (stades actifs post-larvaires) pendant un an dans le parc du Laboratoire à Brunoy (91) (rythme des chasses : 2 fois par semaine) ; B et C : évolution de deux populations adultes et des pontes d'*A. fuliginosum* au Laboratoire ; D : évolution quantitative des captures de *Thrombidium mediterraneum* en 1961 au col du Hohneck (88) ; E : évolution d'une population adulte et des pontes de *T. mediterraneum* au Laboratoire ; F : évolution quantitative des captures de *T. meyeri* en 1961 à Hablainville (54) ; G : évolution d'une population adulte et des pontes de *T. meyeri* au Laboratoire.

ou précède de quelques jours la ponte (*T. meyeri* et *T. heterotrichum*). Néanmoins, et particulièrement avec *T. mediterraneum* et à un degré moindre avec *T. holosericeum*, il nous est arrivé d'obtenir des pontes seulement 4 ou 5 semaines après la capture des femelles.

Le soir lorsque la nuit tombe, les individus réintègrent le sol. Si le temps se maintient au beau, les sorties auront lieu tous les jours. Si les conditions météorologiques deviennent défavorables, ou si l'ensoleillement est réduit ou nul, il n'y aura plus de sorties. Les animaux poursuivent dans le sol leur cycle biologique.

Les habitudes alimentaires de ces animaux diffèrent de celles des *Allothrombiinae* qui sont carnassiers. La nourriture habituelle des *Thrombidiinae* en élevage consiste en œufs de Collemboles. Des élevages florissants de ces Insectes sont détruits lorsqu'on y introduit des *Thrombidiinae*. Pour se nourrir l'Acarien saisit un œuf entre ses palpes et l'amène contre sa bouche. Il est alors vidé de son contenu.

André (1934) note que *T. holosericeum* est prédateur d'œufs de Doryphores (*Leptinotarsa decemlineata* Say).

Tous ces traits de comportement sont intéressants car ils prouvent que les fonctions essentielles, reproduction et nutrition, se déroulent sous terre, et que la vie adulte débute avant que ne commencent les sorties (fig. 56).

## II) DURÉE DE VIE.

La recherche des *Thrombidiinae* par lavage de la terre prélevée à différentes profondeurs dans des stations connues comme étant favorables à telle ou telle espèce, confirme l'absence d'adultes entre les mois de juillet et septembre. Par contre, pendant cette période, on peut rencontrer des deutonymphes.

Toutefois, chez *T. meyeri* et *T. heterotrichum*, les premières deutonymphes apparaissent seulement en automne : elles restent enterrées. Les adultes sont récoltés à partir d'avril. Dès septembre, on rencontre de nouveau des adultes de *T. holosericeum* et de *T. mediterraneum*. Leur nombre augmente régulièrement jusqu'au printemps suivant (fig. 54 D à G).

La durée de vie adulte de *T. mediterraneum* et *T. holosericeum* varie entre 4 mois (mars-juillet) pour les adultes apparus au printemps, et 9 mois (septembre-mai) pour ceux apparus avant l'hiver. Pour *T. meyeri*, *T. heterotrichum* et *Parathrombium megalochirum*, elle n'excède pas 4 mois (avril-juillet). Signalons toutefois qu'au laboratoire nous avons pu maintenir en vie pendant près d'un an 4 individus de *T. holosericeum* (2 mâles, 2 femelles) et pendant plus de 6 mois un mâle de *T. heterotrichum*.

## III) SEX-RATIO.

Dans cette sous-famille, d'après les captures faites, les femelles sont toujours moins nombreuses que les mâles. Le sex-ratio pour les différentes espèces étudiées est pratiquement toujours inférieur à 1 : 0,75 pour *T. mediterraneum*, 0,92 pour *T. holosericeum*, 0,75 pour *T. heterotrichum* et 0,84 pour *P. megalochirum*, mais de 1,78 pour *T. meyeri* (fig. 54 D à G).

## C. — CHEZ LES MICROTHROMBIDIINAE

### 1) ACTIVITÉ ET DURÉE DE VIE CHEZ LES ENDOGÉS STRICTS.

Dans nos régions, mis à part *Microthrombidium fasciatum*, la plupart des espèces appartenant à cette sous-famille mènent une vie souterraine. Elles cherchent les coins obscurs, les interstices, les microfentes. Les déplacements horizontaux sont, dans les conditions favorables, de quelques dizaines de cm<sup>2</sup>. Les déplacements verticaux sont importants. Ils semblent dépendre de l'état hydrique du sol. Après une forte pluie, on rencontre les *Microthrombidiinae*, non plus dans la litière, mais dans l'humus, c'est-à-dire 2 ou 3 cm plus bas, dans la zone non détrempée. Ils remontent dans les heures qui suivent. En hiver, ils s'enterrent d'autant plus profondément que la température est basse. Pendant les périodes sèches de l'été, on les retrouve soit groupés autour de vieilles souches, soit sous des pierres moussues et profondément enterrées, souvent au delà de — 10 cm. Les meilleures récoltes pendant cette saison s'effectuent dans le chevelu des racines des touffes de graminées, sous les coussins de mousse, au pied de certains arbustes comme le Houx ou le Buis. Lorsque les conditions de vie et de milieu sont constantes et favorables, ces animaux se déplacent peu. Au laboratoire, dans des cristallisoirs de 30 cm de diamètre, on les retrouve plusieurs semaines sous la même pierre ou dans la même coquille de noix, alors qu'ils ont la possibilité de coloniser d'autres lieux ou d'autres refuges. Ils forment de petits agrégats de 2 ou 3 individus.

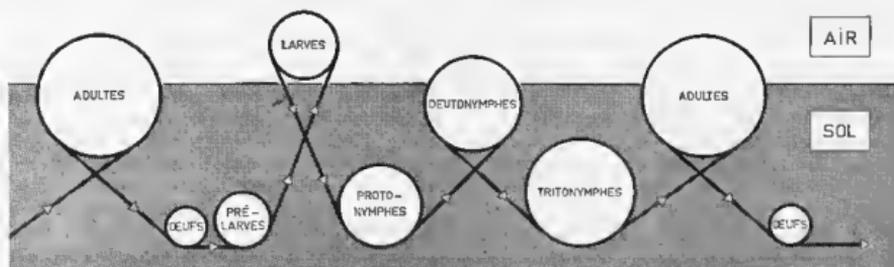
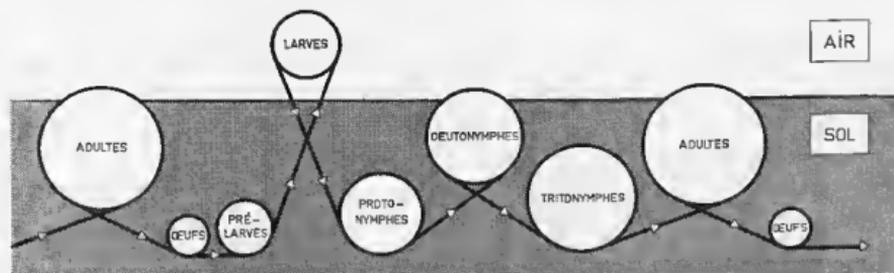
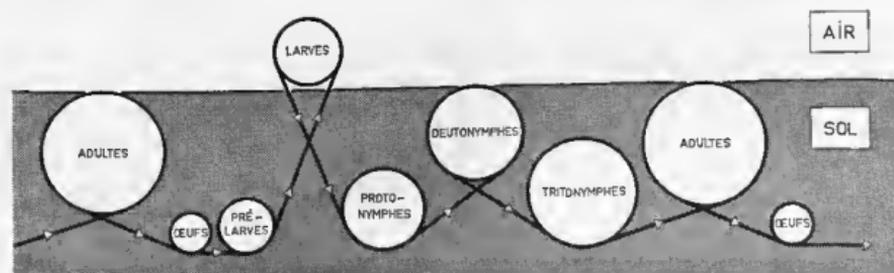
*ALLOTHROMBIINAE**THROMBIDIINAE**MICROTHROMBIDIINAE*

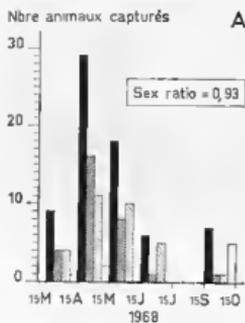
FIG. 56. — Biotopes fréquentés par différentes sous-familles de *Thrombidiidae* au cours de leur développement ontogénétique.

*Campylothrombium barbarum* est capable de supporter des jeûnes de plusieurs semaines. Sa nourriture semble être, comme pour les *Thrombidiinae*, des œufs de Collemboles. Il est possible qu'il se nourrisse de moisissures qu'il « aspire » lors de la toilette.

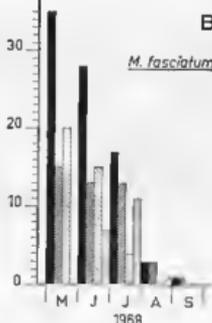
On rencontre des individus adultes toute l'année, des nymphes au printemps et en automne, et cela aussi bien chez *Georgia pulcherrima* que chez *Echinothrombium spinosum* ou *Campylothrombium barbarum*. Chez cette dernière espèce, la période de ponte se situe entre mai et juillet. Les adultes qui apparaissent après cette période vont mener une vie cachée dans le sol jusqu'à la période de reproduction suivante. La durée de vie est donc variable selon que les adultes émergent en été ou au printemps. Dans le premier cas, elle semble être d'un peu moins d'un an, bien que nous ayons conservé pendant 16 mois un mâle et une femelle de cette espèce, éclos au laboratoire. Dans le second cas (adultes apparus au printemps), elle est de 4 ou 5 mois, juste le temps nécessaire pour que les femelles soient fécondées et élaborent leurs œufs. La durée de vie des mâles est aussi longue que celle des femelles. Il n'y a pas plus de morts à une époque de l'année qu'à une autre. Les femelles ne meurent pas, comme nous l'avons constaté pour les *Allothrombium*, juste après la ponte. Au contraire, elles restent immobiles parfois pendant toute la durée du développement des œufs, près de leur ponte (fig. 55 G, D).

Pendant la période de reproduction, en particulier avec *Georgia pulcherrima* et *Echinothrombium spinosum*, on ne rencontre pratiquement jamais de deutonymphes. Celles-ci réapparaissent nombreuses à partir du mois de septembre. La durée de vie adulte de ces deux espèces, bien que nous n'ayons

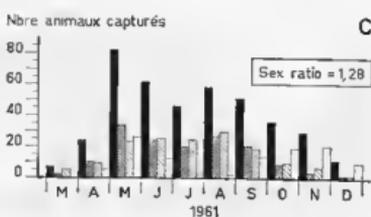
*Microthrombium fasciatum*



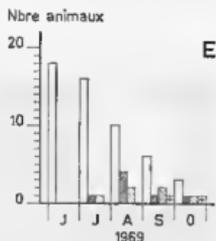
Nbre animaux ou pontes



*Campylothrombium barbarum*



*Campylothrombium barbarum*



*Campylothrombium barbarum*

Nbre animaux ou pontes

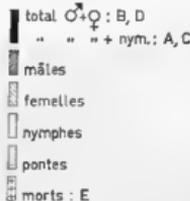
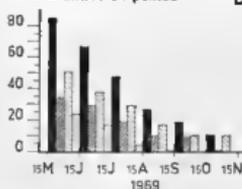


FIG. 55. — Évolution quantitative des captures et des populations en élevage de *Microthrombidiinae*. A : évolution quantitative des captures de *Microthrombium fasciatum* dans le parc du Laboratoire de Brunoy (91) (rythme des chasses : 2 fois par semaine) ; B : évolution d'une population adulte et des pontes de *M. fasciatum* au Laboratoire ; C : évolution quantitative des captures de *Campylothrombium barbarum* en forêt de Haye près de Nancy (54) ; D : évolution d'une population et des pontes de *C. barbarum* au Laboratoire ; E : évolution d'une population de deutonymphes de *C. barbarum* au Laboratoire, en l'absence de tout stimulus provoquant une métamorphose non naturelle.

jamais pu conserver des individus plus de trois mois en captivité, est certainement comparable à celle de *Campylothrombium barbarum*. La période où l'on rencontre le moins d'adultes se situe entre juillet et septembre. Ceux que nous trouvons proviennent de nymphes qui n'ont pu se métamorphoser avant la période de reproduction. Leur durée de vie sera alors de 8 à 10 mois.

### II) ACTIVITÉ ET DURÉE DE VIE CHEZ *Microthrombidium fasciatum*.

A l'inverse des espèces précédentes, *Microthrombidium fasciatum* est une forme qui rappelle, par son comportement, *Thrombidium meyeri* ou *Thrombidium heterotrichum*. On la rencontre sur le sol à partir de la seconde quinzaine d'avril jusqu'au 15 mai, au Jardin Botanique de Nancy. Les quelques observations faites indiquent que ces Acariens n'apparaissent qu'entre 12 heures et 16 heures pendant les journées ensoleillées de cette période de l'année, et souvent dans des endroits proches d'un point d'eau. Lors des premières sorties, on rencontre surtout des mâles et des nymphes, puis apparaissent les femelles. A partir du 15 juin, les captures d'animaux errants sont exceptionnelles : dans tous les cas, il s'agit de femelles bourrées d'œufs. La recherche d'animaux par lavage de terre confirme ces résultats. Les premières nymphes et les premiers adultes apparaissent début septembre. La durée de vie adulte est donc comparable à celle des *Thrombidiinae*. Pour quelques individus, elle est au maximum de 8-9 mois, pour la plupart, de 4 mois environ.

Enfin, d'après les observations faites dans la nature, les mâles semblent avoir une durée de vie plus courte que les femelles. Toutefois, au laboratoire, nous avons conservé des mâles, récoltés en avril, plus de 5 mois, alors que toutes les femelles mourraient entre 3 et 5 jours après l'émission des œufs.

### III) SEX-RATIO.

Il est variable avec les espèces. Tandis que pour *Georgia pulcherrima* il est de 1,32 et de 1,28 pour *Campylothrombium barbarum*, il n'est que de 0,93 pour *Microthrombidium fasciatum* (fig. 55).

## D. — CHEZ LES EUTHROMBIDIINAE

Les données que nous possédons sur la durée de vie sont celle de Severin (1944) et de Feider (1949). Les auteurs indiquent une durée de vie adulte de un an environ.

Il est difficile de comparer les résultats que nous venons d'exposer avec ceux obtenus par différents Acarologues, car beaucoup travaillent sur des Acariens parasites de produits stockés, d'autres sur des animaux qui n'ont pas les mêmes cycles et qui n'ont pas, par exemple, de calyptostases.

Signalons toutefois les travaux de Griffiths (1969) sur les *Acaridae*, de Woodring et Cook (1962) sur différents Oribates, de Luxton (1966) sur des Acariens des marais salants et de Babenko (1969) sur des *Ixodidae*.

## CHAPITRE VI

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE :  
LE CYCLE VITAL DES *THROMBIDIIDAE*

Des élevages, complétés par des observations dans la nature, nous ont permis d'établir pour chaque stade des différentes espèces appartenant à plusieurs sous-familles les conditions et les durées du développement embryonnaire et postembryonnaire. A partir de ces données, nous pouvons à présent établir le cycle vital des *Thrombidiidae*. Nous en rappelons les principales étapes (fig. 57).

Dans nos régions, à partir de la *génération parentale* P, la ponte a lieu entre mars et juillet. Le développement commence aussitôt. Les premières larves, compte tenu des conditions climatiques du moment, éclosent 6 à 8 semaines après l'émission des œufs. Leur durée de vie est brève, environ 20 jours, aussi doivent-elles trouver un hôte favorable dans les jours qui suivent leur naissance. Le temps de fixation sur l'hôte n'excède pas une semaine. Elles se détachent et se métamorphosent dans le sol en protonympe, stade inerte ou calyptostase. Après environ un mois sous cette forme et aux températures ambiantes du moment, apparaissent en automne les deutonymphes. La métamorphose suivante (tritonympe calyptostasique) commence, chez les premières deutonymphes apparues, bien avant l'hiver. Les adultes qui en sortent émergent pour la plupart avant la saison froide (*génération* F<sub>1</sub>). Les deutonymphes qui apparaissent après le 15 septembre, s'enfoncent dans le sol dès les premiers froids. Si la plupart d'entre elles se métamorphosent pendant la saison froide pour donner des adultes la saison suivante (également *génération* F<sub>1</sub>), certaines réapparaissent au printemps à cette stade. Même si la métamorphose de ces nymphes a lieu rapidement, les adultes qui émergent alors (*génération* F'<sub>1</sub>) apparaissent pendant, et souvent après la période de reproduction qui touche la *génération* F<sub>1</sub>. Ils ne peuvent donc pas se reproduire l'année où ils apparaissent (deuxième année) mais la troisième année : F'<sub>2</sub>. Les générations F<sub>3</sub> et F'<sub>3</sub> apparaissent donc ensemble (fig. 58).

Ce cycle vital est sensiblement le même pour toutes les espèces de *Thrombidiidae* de nos régions. Toutefois, celui des *Allothrombiinae* est plus rapide, en moyenne 6-7 mois, que celui des *Microthrombidiinae* ou des *Thrombidiinae* : 10 mois environ. La plupart des adultes apparaissent en automne chez

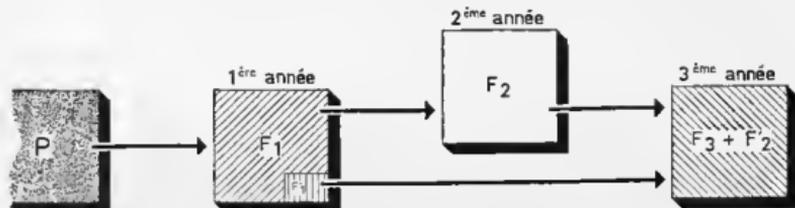
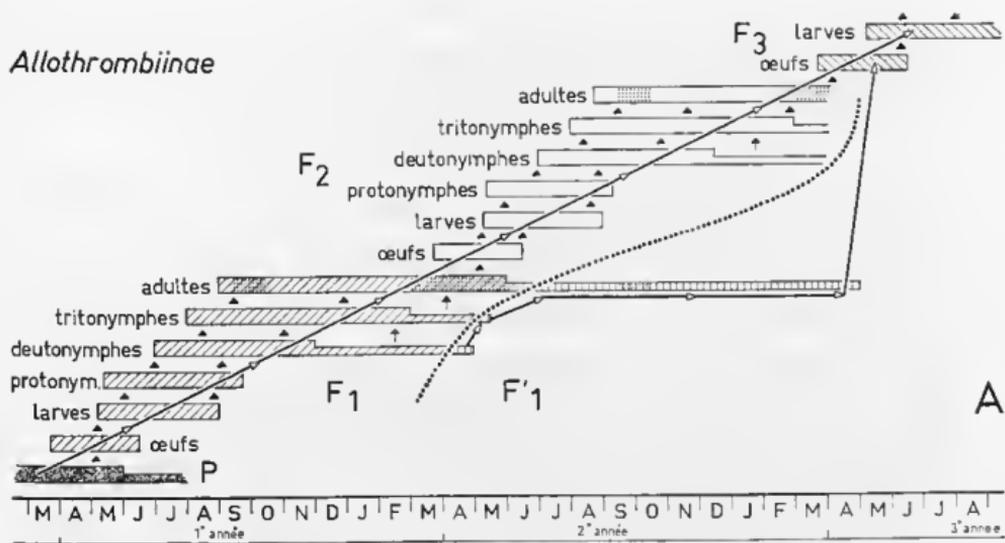


FIG. 58. — Cycle vital (schéma résumé de la figure 57) chez les *Thrombidiidae*.

*Allothrombiinae*



- génération parentale : P
- " F<sub>1</sub> et F<sub>1</sub>'
- " F<sub>2</sub>
- " F<sub>3</sub> et F<sub>2</sub>'
- période de fécondation
- présence exceptionnelle

*Microthrombidiinae*

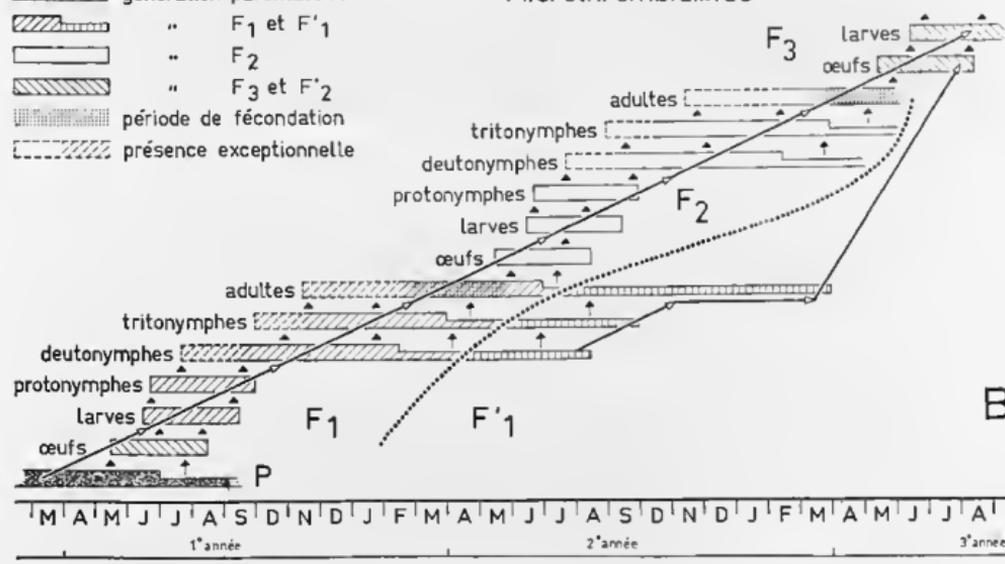


FIG. 57. — Cycle vital, à partir d'une génération parentale P, de deux sous-familles de *Thrombidiidae*.

les *Allothrombiinae*, pendant l'hiver ou au printemps chez les *Microthrombidiinae* et les *Thrombidiinae*. Cela tient essentiellement au fait que les *Allothrombium* de nos régions émettent leurs œufs un mois plus tôt que les *Microthrombidium* ou les *Thrombidium*.

Ces observations résumées permettent de mettre en évidence les faits suivants :

- 1) Le cycle vital des *Thrombidiidae* est annuel (exception faite des individus F<sub>1</sub>).
- 2) Il est lié aux saisons.
- 3) Il est étroitement dépendant de la présence des hôtes. Bien que la spécificité parasitaire ne soit pas stricte, il importe, pour que le développement postembryonnaire se poursuive, que les hôtes soient présents au moment où les larves apparaissent.

Au laboratoire, lorsque les conditions de température et d'humidité sont constantes et optimales, il est possible d'obtenir des larves dès le mois de décembre avec des *Allothrombium*, dès janvier-février pour les autres formes. Dès lors, par manque d'hôtes, il leur est impossible de poursuivre leur développement.

Il est intéressant de souligner le synchronisme qui existe dans la nature entre l'éclosion des larves de Thrombidions et l'apparition des hôtes. Les premières larves d'*Allothrombium* éclosent un mois, un mois et demi avant toutes les autres : elles parasitent aussitôt les Pucerons qui apparaissent en masse dès les beaux jours et bien avant les Insectes (Lépidoptères, Coléoptères, Diptères) qui commencent à éclore à partir de la mi-mai.

- 4) Dans la nature, le cycle vital est légèrement plus rapide pour les espèces à tendance épigée (*Allothrombium*) que pour les espèces endogées (*Microthrombidium*).

Les différences de durée de développement observées entre les espèces à tendance épigée et les formes endogées peuvent être comparées à celles notées par Juberthie (1964) à partir de deux espèces d'Opilions voisines : chez *Ischyropsalis luteipes*, forme muscicole, le développement postembryonnaire dure 4-4,5 mois, chez *I. pyrenaea*, espèce cavernicole : 6-7 mois. D'autres auteurs : Deleurance-Glaçon (1963) sur des Coléoptères, Ginet (1960) sur le Crustacé Amphipode *Niphargus*, Derouet-Dresco (1960) sur des Araignées et plus récemment Rouch (1968) sur des Crustacés Harpacticides et Thibaud (1970) sur des Insectes Collemboles ont constaté que le développement postembryonnaire des espèces épigées était plus rapide que celui des formes endogées, hypogées ou cavernicoles.

## RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE.

## BIOLOGIE, ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DES THROMBIDIIDAE

Les mâles d'*Allothrombium* déposent des spermatozoaires en petit nombre, en présence des femelles. Celles-ci s'en emparent aussitôt en frottant leur abdomen sur le substrat. Chez *Allothrombium fuliginosum*, les facteurs du milieu jouent un rôle important dans le dépôt des spermatozoaires : les températures optimales se situent entre 17°C et 25°C, et une abondante lumière semble nécessaire.

Les œufs sont déposés en une seule fois et toujours dans des lieux humides. Les espèces à tendance épigée les déposent à proximité de la surface du sol, les espèces endogées, toujours dans le sol. Les œufs sont tous contigus et entourés d'un film muqueux. Pour pondre, les femelles sont influencées par les facteurs du milieu : température, lumière, nourriture. Les échelles des températures compatibles avec la ponte s'étendent de 7°C à 31°C pour les espèces à tendance épigée (*Allothrombiinae*), de 13°C à 21°C pour les espèces endogées (*Microthrombidiinae*) et de 7°C à 25°C pour les formes intermédiaires (*Thrombidiinae*).

Le nombre d'œufs émis est nettement plus élevé chez les espèces à tendance épigée que chez les espèces à tendance endogée. Il est indépendant de la taille des femelles pour celles qui ont moins de 2500 µm de long. Le diamètre des œufs est également indépendant du nombre d'œufs et de la taille des femelles. Les espèces limitées aux massifs montagneux (*Podothrombium*) émettent un petit nombre d'œufs de diamètre élevé (Chapitre 1).

L'étude du développement embryonnaire et de la stase prélarvaire en fonction de la température nous permet de montrer :

- 1) que l'échelle des températures compatibles avec le développement de l'œuf et de la prélarve s'étend entre 7°C et 31°C pour les espèces à tendance épigée, entre 7°C et 17°C pour les espèces endogées et 7°C et 25°C pour les formes intermédiaires ;
- 2) que la température optimum du développement embryonnaire se situe autour de 25°C pour les espèces à tendance épigée, 17°C pour les espèces endogées et 21°C pour les formes intermédiaires ;
- 3) que la température optimum de développement de la stase prélarvaire se situe autour de 21°C pour les formes à tendance épigée, 14°C pour les espèces endogées et 17°C pour les formes intermédiaires ;
- 4) que les œufs puis les prélarves placés aux différentes températures optimales se développent plus rapidement que ceux conservés à la même température jusqu'à l'éclosion des larves ;
- 5) qu'une brusque chute de température est nécessaire pour que débute le développement des œufs de *Campylathrombium barbarum*.

Le développement des embryons et de la prélarve s'effectue de façon normale en atmosphère saturée (Chapitre 2). L'échelle des températures compatibles avec l'éclosion des larves est très large : 7 à 25°C. Aux conditions optimales de développement, 75 à 80 % des éclosions ont lieu le même jour. Aussitôt après leur éclosion, les larves ont tendance à se regrouper. Elles présentent également des réactions phototaxiques positives et géotaxiques négatives qui ont pour conséquence de les mettre au contact de l'hôte. Au laboratoire, en moyenne 45 % seulement des larves se fixent sur un hôte. Lorsque le nombre d'hôtes est supérieur à celui des larves, et dans des conditions optimales de température et d'humidité, la fixation a lieu en général les deux premiers jours qui suivent l'éclosion. Les températures basses et l'obscurité empêchent les larves de se fixer. Les hôtes sont le plus souvent des insectes. Pour se fixer sur un hôte, les larves peuvent sauter sur celui-ci grâce à un organe de saut adapté, situé sur le tarse III. Dès la fixation, les larves injectent dans le corps de l'hôte de la salive qui lyse sur son passage tous les tissus. Il y a alors formation, à l'intérieur du corps de l'hôte, d'un *stylos-*

toise. La localisation et le nombre de parasites sur un hôte dépendent de sa taille. Le départ du parasite ne semble obéir à aucune règle précise : certaines larves d'une même espèce parasitant un même hôte, peuvent se détacher 2 jours seulement après le début de la fixation, d'autres 8 jours après. Elles tombent alors sur le sol et recherchent un lieu calme et humide pour opérer une nouvelle métamorphose (*Chapitre 3*).

L'étude de la durée de la stase protonymphale nous a permis de montrer :

- 1) qu'à une même température constante, les espèces à tendance épigée ont un développement plus rapide que les espèces à tendance endogée ;
- 2) que l'optimum thermique de développement se situe entre 17°C et 21°C ;
- 3) qu'à température constante, la durée de la calyptostase est d'autant plus courte que les larves sont restées fixées sur un même hôte plus longtemps ;
- 4) que la durée du développement, pour un même degré d'engorgement de la larve, varie avec l'hôte choisi.

L'éclosion de la deutonymph commence par la rupture de la cuticule protonymphale. Elle a lieu le plus souvent en un point situé sur la face ventrale, à la hauteur des coxae III et IV de la deutonymph. Aussitôt libérée, la deutonymph commence une vie active. Les facteurs qui favorisent la nouvelle métamorphose sont : un abaissement de la température, un arrêt de la nourriture, une diminution de la durée d'éclairement, un excès d'humidité.

L'étude de la durée de la stase tritonymphale tend à montrer :

- 1) qu'à des températures égales et constantes, la durée de la calyptostase est plus courte pour les espèces à tendance épigée que pour les espèces endogées,
- 2) que l'optimum thermique de développement se situe vers 17°C pour les espèces endogées et vers 21-25°C pour les formes intermédiaires.

L'éclosion des adultes suit le même processus que celle des deutonymphes (*Chapitre 4*).

L'étude du comportement des adultes appartenant au genre *Allothrombium* de nos régions montre que ces animaux mènent une vie épigée pendant la journée, endogée la nuit et pendant la période hivernale. On distingue 3 périodes dans la vie d'un *Allothrombium* né avant le 15 septembre :

— une période d'activité d'automne caractérisée par une activité sexuelle et par un déplacement des animaux des zones froides vers les zones les plus ensoleillées. Les sorties et l'activité sont conditionnées par l'insolation.

— une période d'hivernage qui a lieu dans le sol. Les animaux s'enfoncent d'autant plus profondément que la température s'abaisse.

— une période d'activité de printemps où les premières sorties sont davantage conditionnées par des périodes d'insolation continue que par la température ambiante.

La durée de vie n'excède pas, en général, un an. Le sex-ratio établi sur une année est de 1.

Les *Thrombidiinae* adultes mènent une vie pratiquement endogée. Les sorties à la surface du sol sont rares et liées aux conditions météorologiques, en particulier à l'insolation. La durée de vie est de l'ordre de 4 mois pour les adultes nés au printemps et de 9 mois pour les adultes « éclos » après la période de reproduction (avril-juin). Le sex-ratio varie suivant les espèces entre 0,7 et 1,7.

Les *Microthrombidiinae* sont des formes essentiellement endogées. La période de reproduction se situe entre mai et juillet. Les adultes de la nouvelle génération n'apparaissent pas avant le mois de mars de l'année suivante. Le sex-ratio varie suivant les espèces entre 0,9 et 1,3 (*Chapitre 5*).

De tous ces résultats, il ressort :

- 1) que le cycle vital des *Thrombidiidae* est annuel,
- 2) qu'il est lié aux saisons,
- 3) qu'il est étroitement dépendant de la présence d'hôtes,
- 4) qu'il est plus rapide pour les espèces à tendance épigée que pour les espèces à tendance endogée (*Chapitre 6*).

BIBLIOGRAPHIE<sup>1</sup>

- AESCHLIMANN (A.), 1968. — Les tiques et les maladies qu'elles transmettent. *Actes de la Société Jurassienne d'émulation* : 12 p.
- ANDRÉ (M.), 1927. — Digestion « extra-intestinale » chez le Rouget (*Leptus autumnalis* Shaw). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (2), **33** : 509-516.
- ANDRÉ (M.), 1928. — Observations biologiques sur la larve du *Thrombicula autumnalis* Shaw. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **58** : 368-370.
- ANDRÉ (M.), 1929. — Note complémentaire sur *Parathrombium tores*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **60** : 644-645.
- \* ANDRÉ (M.), 1930. — Contribution à l'étude d'un Acarien : le *Thrombicula autumnalis* Shaw. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **29** : 39-138.
- ANDRÉ (M.), 1934. — Acariens (Thrombidions) prédateurs ennemis du Doryphore. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **39** : 175-176.
- \* ANDRÉ (M.), 1937 a. — Utilité et applications des études acarologiques. Chez l'auteur, Paris : 38 p.
- \* ANDRÉ (M.) et LAMY (E.), 1937 b. — Les idées actuelles sur la phylogénie des Acariens. Chez l'auteur, Paris : 148 p.
- ANDRÉ (M.), 1937 c. — Absence de corrélation entre les caractères des stades larvaires et ceux des adultes chez les Acariens. *C. R. Cong. Ass. Fr. Av. Sc., Marseille* : 265-267.
- ANDRÉ (M.), 1945. — De la faculté saltatrice chez une larve de Thrombidion. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (2), **17** : 407-408.
- ANDRÉ (M.), 1949a. — Nouvelle forme larvaire de Thrombidion (*Isothrombium oparbellae* n. g., n. sp.) parasite d'un Solifuge. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), **21** : 354-357.
- \* ANDRÉ (M.), 1949 b. — Acariens. In *Traité de Zoologie* de P. P. GRASSE, **6** : 794-892.
- ANDRÉ (M.), 1953. — Observations sur la fécondation chez *Allathrombium fuliginosum* Herm. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), **25** : 383-386.
- \* ANDRÉ (M.), 1958. — Acariens Thrombidions adultes de l'Angola. *Publ. cult. Diamang*, **35** : 1-125.
- ANDRÉ (M.), 1959. — Avant-propos à *Acarologia*. *Acarologia*, **1**, **1** : 1-3.
- BABENKO (L. V.), 1969. — Diapause in larvae of *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes — Ixodidae). Effect of some biotic and non biotic factors on tick development. *Proc. 2nd. Int. Cong. Acarol. Akad. Kiado, Budapest* : 447-453.
- \* BACHELIER (G.), 1963. — La vie animale dans les sols. *O.R.S.T.O.M.*, Paris : 279 p.
- \* BAKER (E. W.) et WHARTON (G. W.), 1952. — (4<sup>e</sup> Éd. 1964). An introduction to Acarology. *Mac Millan Company*, New York : 465 p.
- \* BARETH (C.), 1968. — Biologie sexuelle et formations endocrines de *Campodea remyi* Denis (Diploures, Campodeidés). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **5**, **3** : 303-426.
- BARRA (J. A.), 1969. — Tégument des Collemboles. Présence d'hémocytes à granules dans le liquide exuvial au cours de la mue (Insectes — Collemboles). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **269** : 902-903.
- BELOZEROV (V. N.), 1967. — The dependance of activity of adults *Dermacentor marginatus* Sulz. (Acarina — Ixodidae) on photoperiodic conditions. *Parasitology*, **1**, **1** : 13-18.

1. Les titres, précédés d'un astérisque (\*) renvoient, soit à des ouvrages généraux que nous avons consulté, soit à des travaux dans lesquels on trouvera un maximum de références bibliographiques.

- BELOZEROV (V. N.), 1969. — Photoperiodic reaction of larvae and nymphs of the tick *Haemaphysalis concinna* Koch. *Parasitology*, **3**, 1 : 17-22.
- BELOZEROV (V. N.), 1970. — Nymphal diapause in the tick *Ixodes ricinus* L. (*Ixodidae*). III. Photoperiodic reaction in unfed nymphs. *Parasitology*, **4**, 2 : 139-146.
- \*BERLESE (A.), 1912. — Trombidiiidae. *Redia*, **8**, 1 : 1-291.
- \*BERTHEZ (P.), 1904. — L'activité des Oribates d'une chênaie. *Mem. Inst. Roy. Sci. nat., Belg.*, **152** : 1-152.
- BRUYANT (L.), 1909. — Larve hexapode de *Trombididae* parasite des Insectes et rapportée à *Trombidium trigonum* Herm., 1804. *Zool. Anz.*, **34** : 321-324.
- BRUYANT (L.), 1910. — Description d'une nouvelle larve de Trombidion (*Parathrombium egregium* n. gen., n. sp.), et remarques sur les Leptes. *Zool. Anz.*, **35** : 347-352.
- BRUYANT (L.), 1912. — Nouvelles notes sur les larves d'Acariens. *Zool. Anz.*, **37** : 257-262.
- CAMIN (J. H.), 1953. — Observations on the life history and sensory behavior of the snake mite *Ophionyssus natricis* (Gervais). (*Acarina — Macronyssidae*). *Chicago Acad. Sc. Spec. Publ.*, **10** : 75 p.
- CAMIN (J. H.), 1963. — Relations between host-finding behaviour and life histories in ectoparasitic Acarina. *Advances in Acarology*, **1** : 411-424.
- CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1969. — Le spermatophore de *Damaeus quadrihastatus* Märkel et Meyer. (*Acarien — Oribate*). *Proc. 2nd. Int. Cong. Acarol. Akad. Kiado, Budapest* : 227-232.
- \*CARTHY (J. D.), 1958. — An introduction to the behaviour of Invertebrates. G. Allen & Unwin Ltd., London : 380 p.
- CASSAGNAU (P.), 1961. — Écologie du sol dans les Pyrénées Centrales. *Actualités Scientif. Indust.*, Hermann, Paris : 1-235.
- \*CASSAGNE-MERJEAN (F.), 1966. — Contribution à l'étude des *Arrenuridae* (*Acari — Hydrachenellae*) de France. *Acarologia*, **8**, fasc. H. S. : 1-186.
- \*CHAUVIN (R.), 1949. — Physiologie de l'Insecte. *Inst. Nat. Rech. Agro.*, Paris : 619 p.
- \*CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.), 1958. — Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites. Pergamon Press, London 228 p.
- \*COIFFAIT (H.), 1958. — Contribution à la connaissance des Coléoptères du Sol. *Vie et Milieu*, Suppl. V11 : 1-204.
- COINEAU (Y.), 1964. — Contribution à l'étude des *Caeculidae* — 1<sup>re</sup> Série. Développement post-larvaire de *Allocaeculus catalanus* Franz, 1954. *Acarologia*, **8**, 1 : 47-72.
- COINEAU (Y.), 1966. — Contribution à l'étude des *Caeculidae* — 2<sup>e</sup> Série. Développement post-larvaire de *Microcaeculus hispanicus* Franz, 1952. *Acarologia*, **8**, 1 : 23-44.
- COINEAU (Y.), 1974. — Thèse Doctorat d'État. Fac. Sc. Paris. (A paraître dans *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, Zoologie*).
- \*CROSSLEY (D. A.), 1960. — Comparative external morphology and taxonomy of nymphs of the *Trombiculidae* (*Acarina*). *Univ. Kans. Sc. Bull.*, **40**, 6 : 135-321.
- DANIEL (M.), 1961. — The bionomics and developmental cycle of some chiggers (*Acariformes — Trombiculidae*) in the Slovak Carpathians. *Ceskos Parasitol.*, **8** : 81-118.
- DANIEL (M.), 1965. — Some questions of the dispersal of adult Trombiculid mites in the soil. *Acarologia*, **7**, 3 : 527-531.
- \*DANILEVSKY (A. S.), 1965. — Photoperiodism and seasonal development of Insects. Oliver & Boyd, Edinburgh & London : 283 p.
- \*DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.), 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris : 740 p.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.) et RAPOPORT (E.), 1962. — Description sommaire des stations étudiées ; in *Biologie de l'Amérique Australe*. C.N.R.S., France, **1** : 11-42.
- DELEURANCE GLAÇON (S.), 1963. — Recherches sur les Coléoptères troglobies de la sous-famille des *Bathysciinae*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12<sup>e</sup> Sér., **5**, 1 : 1-172.
- \*DEMANGE (J. M.), 1967. — Recherches sur la segmentation du tronc des Chilopodes et des Diplopodes Chilognates (*Myriapodes*). *Mém. Mus. Nat. Hist. nat. Paris*, N. S., A, *Zool.*, **44** : 1-188.
- \*DEROUET DRESKO (L.), 1960. — Étude biologique de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglaphiles. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **98**, 4 : 271-354.

- DODERO (A.), 1907. — Contribusione allo studia del genere « *Leptotyphlus* » Fauvel. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, ser. 3, **48** : 631-640; (in VANNIER, 1970).
- \* DOGIEL (V. A.), 1964. — General Parasitology. Oliver & Boyd, Edinburgh & London : 516 p.
- \* EVANS (G. O.), SHEALS (J. G.) & Mac FARLANE (D.), 1961. — The terrestrial Acari of the British Isles. 1. *Brit. Mus. Nat. Hist. London* : 219 p.
- EWING (H. E.), 1925. — A contribution to our knowledge of the taxonomy of chiggers including the description of a new genus, six new species and a new variety. *Amer. J. Trop. Med.*, **5** : 251-265.
- FEIDER (Z.), 1949. — Un acarian parazit de Acridienii din R. P. R. *Anal. Acad. R. P. R.*, **2**, 6 : 155-187.
- FEIDER (Z.), 1950 a. — Doua larve de Acarieni noi pentru stiinta si despre variatia larvelor. *Lucrarile Sesuini Generale Stiintifice, Acad. R. P. R. Din*, **2**, 12 Iunie : 1-19.
- FEIDER (Z.), 1950 b. — Cercetari asupra aparatului respirator la *Trombidiidae* si prostigmatele superioare si lista speciilor de *Trombidiidae* din R. P. R. *Anal. Acad. R. P. R.*, **3**, 5 : 95-279.
- FEIDER (Z.), 1952. — Impartirea genului *Microtrombidium* Haller, 1882 in mai multe genuri. *Bull. Stiint. Acad. R. P. R., Sect. Stiint. Biol. Agro. Geol. si Geog.*, **4**, 3 : 587-629.
- FEIDER (Z.), 1955 a. — Studiu citorva larve de *Microtrombidiinae* (*Acarina*) si noua delimitare a genului *Microtrombidium*. *Anal. Sti. Univ. Al I Cuza, Iasi* (S. N.), **1**, 1-2 : 61-117.
- FEIDER (Z.), 1955 b. — Descrierea a doua larve apartinand genului *Gonothrombium* (Acarieni) si o noua specie clasata in acest gen. *Bull. Stiint. Acad. R. P. R., Sect. Stiint. Biol. Agro. Geol. si Geog.*, **7**, 2 : 453-471.
- \* FEIDER (Z.), 1955 c. — Fauna R. P. R. *Arachnida, Acarina Trombidoidea*, **5**, 1 : 1-187.
- FEIDER (Z.), 1956 a. — O noua larve de Acarian din subfamilia *Microtrombidiinae* si importanta sa in tipizarea larvelor si in explicarea factorilor morfogenetici. *Acad. R. P. R. Fii Iasi. Studii si Certet Stiint. Biol. si St. Agric.*, **7**, 1 : 9-33.
- FEIDER (Z.), 1956 b. — Acarieni noi, paraziti pe insecte daunatoare apartinand genului *Phylloreta*. *Anal. Sti. Univ. Al I Cuza, Iasi*, (S. N.), **2**, 2 : 119-161.
- FEIDER (Z.), 1959. — Étude des caractères sexuels chez les *Trombidoidea*. *Acarologia*, **1**, 1 : 56-85.
- FEIDER (Z.) et AGEKIAN (H.), 1967. — Un nouvel acarien parasite de Pucerons. *Trav. Mus. Hist. Nat. Grig. Ant.*, **7** : 7-81.
- FELDMAN-MUHSAM (B.), 1967. — Spermstophore formation and sperm transfer in *Ornithodoros* ticks. *Science*, London, **156**, 3779 : 1252-1253.
- GEER (C. de), 1778. — Mémoires pour servir l'Histoire des Insectes. **7** : 121 p.
- GEORGE (J. E.), 1963. — Responses of *Hemiphysalis leporispalustris* to light. *Advances in Acarology*, **1** : 425-430.
- \* GHILAROV (M. S.), 1958. — Evolution of insemination character in terrestrial Arthropods. *Zool. Jour. URSS*, **37**, 5 : 707-735.
- \* GINET (R.), 1960. — Écologie, éthologie et biologie de *Niphargus*. (Amphipodes — Gammarides hypogés). *Ann. Spéleo.*, **15**, 1-2 : 1-254.
- GRANDJEAN (F.), 1935. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **60**, 1 : 6-39.
- GRANDJEAN (F.), 1936. — Les Oribates de Jean Frederic HERMANN et de son père (Arach. Acar.). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **105** : 27-110.
- GRANDJEAN (F.), 1938 a. — Observations sur les Acariens. (4<sup>e</sup> Série). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (2), **10**, 1 : 64-71.
- GRANDJEAN (F.), 1938 b. — Description d'une nouvelle prélarve et remarque sur la bouche des Acariens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **63**, 1 : 58-68.
- GRANDJEAN (F.), 1938 c. — Observations sur les Bdelles. (Acariens). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **107** : 1-24.
- GRANDJEAN (F.), 1938 d. — Sur l'ontogénie des Acariens. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, **206** : 146-150.
- \* GRANDJEAN (F.), 1939. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des *Endeostigmata*. *Ann. Soc. Nat. (Zool.)*, 11<sup>e</sup> Série, **2** : 1-122.
- GRANDJEAN (F.), 1940. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **65**, 1 : 32-44.
- GRANDJEAN (F.), 1941. — Observations sur les Acariens (6<sup>e</sup> Série). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (2), **13**, 6 : 532-539.

- \*GRANDJEAN (F.), 1943 a. — Le développement post-larvaire d'« *Anysius* ». (Acarien). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 18, 2 : 33-77.
- GRANDJEAN (F.), 1943 b. — L'ambulacre des Acariens. (2<sup>e</sup> série). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, (2), 15, 5 : 303-310.
- GRANDJEAN (F.), 1944. — Observations sur les Acariens de la famille des *Stigmoecidae*. *Arch. Sc. Phys. Nat.*, 26 : 103-131.
- GRANDJEAN (F.), 1945. — Observations sur les Acariens. (8<sup>e</sup> série). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 17, 5 : 399-406.
- GRANDJEAN (F.), 1946. — Au sujet de l'organe de Claparède. *Arch. Sc. Phys. Nat.*, 28 : 64-87.
- \*GRANDJEAN (F.), 1947 a. — Étude sur les *Smarisidas* et quelques autres Erythroïdes (Acariens). *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 85, 1 : 1-126.
- GRANDJEAN (F.), 1947 b. — L'origine pileuse des mors et la chétotaxie de la mandibule chez les Acariens actinochitineux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 224 : 1251-1254.
- GRANDJEAN (F.), 1947 c. — Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogénèse particulière à chaque état statique de l'ontogénèse. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 225 : 1-4.
- GRANDJEAN (F.), 1947 d. — L'origine de la pince mandibulaire chez les Acariens actinochitineux. *Arch. Sc. Phys. Nat.*, 29 : 306-355.
- GRANDJEAN (F.), 1949 a. — Remarques sur l'évolution numérique des papilles génitales et de l'organe de Claparède chez les Hydracariens. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 21, 1 : 75-82.
- GRANDJEAN (F.), 1949 b. — Observation et conservation des très petits Arthropodes. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 21, 3 : 363-370.
- GRANDJEAN (F.), 1951. — Les deux sortes de temps du biologiste. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 233 : 1-4.
- GRANDJEAN (F.), 1952. — Sur les articles des appendices chez les Acariens actinochitineux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 235 : 1-4.
- \*GRANDJEAN (F.), 1954 a. — Les deux sortes de temps et l'évolution. *Bull. Biol. France Belgique*, 38, 4 : 413-434.
- GRANDJEAN (F.), 1954 b. — Sur les nombres d'articles aux appendices des Acariens actinopilineux. *Arch. Sc. Genève*, 7, 5 : 335-362.
- GRANDJEAN (F.), 1955. — L'organe de Claparède et son écaille chez *Damaeus onustus* Koch. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 27, 4 : 285-292.
- GRANDJEAN (F.), 1956. — Observations sur les Oribates. (34<sup>e</sup> Série). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 28 : 205-212.
- GRANDJEAN (F.), 1957 a. — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale*. (Acarien, Erythroïde). (1<sup>re</sup> partie). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 125 : 135-152.
- GRANDJEAN (F.), 1957 b. — L'évolution selon l'âge. *Arch. Sc. Genève*, 10, 4 : 477-526.
- GRANDJEAN (F.), 1959. — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale*. (Acarien, Erythroïde). (2<sup>e</sup> partie). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 128 : 159-180.
- GRANDJEAN (F.), 1961. — Nouvelles observations sur les Oribates. (1<sup>re</sup> Série). *Acarologia*, 3, 2 : 206-231.
- GRANDJEAN (F.), 1964. — La soléniotaxie des Oribates. *Acarologia*, 6, 3 : 529-556.
- GRANDJEAN (F.), 1969. — Stases — Actinopiline — Rappel de ma classification des Acariens en trois groupes majeurs — Terminologie *cd soma*. *Acarologia*, 11, 4 : 796-827.
- GRIFFITHS (D. A.), 1969. — The influence of dietary factors on hypodermis formation in *Acarus immabilis* Griffiths. (*Acari* — *Acarididae*). *Proc. 2nd. Int. Cong. Acarol. Akad. Kiado, Budapest* : 419-432.
- HALKKA (R.), 1958. — Life history of *Schizophyllum sabulosum* (L.) (*Diplopoda Julidae*) *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, 19 : 1-72.
- HAMMEN (Van der, L.), 1968. — The gnathosoma of *Hermannia convexa* (C. L. Koch) (*Acarida* : *Oribatina*) and comparative remarks on its morphology in other mites. *Zool. Verh.*, 94 : 1-45.
- HAMMEN (Van der, L.), 1969 a. — Notes on the morphology of *Alycus roseus* C. L. Koch. *Zool. Meded.*, 43 : 177-202.
- HAMMEN (Van der, L.), 1969 b. — Studies on *Opilioacarida* (*Arachnida*). III. — *Opilioacarus platensis* Silvestri and *Adenacarus arabicus* (With). *Zool. Meded.*, 44 : 113-131.

- HAMMEN (Van der, L.), 1970 a. — La segmentation primitive des Acariens. *Acarologia*, **12**, 1 : 3-10.
- HAMMEN (Van der, L.), 1970 b. — La segmentation des appendices chez les Acariens. *Acarologia*, **12**, 1 : 11-15.
- HAMMEN (Van der, L.), 1970 c. — *Tarsonemoides limbatus* nov. spec. and the systematic position of the *Tarsonemida* (Acarida). *Zool. Verh.*, **108** : 1-35.
- \*HENKINO (H.), 1882. — Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. *Zschr. für Wissens. Zool.*, **37** : 553-663.
- HERMANN (J. F.), 1804. — Mémoire Aptérologique, Strasbourg.
- HOOGSTRAAL (H.), 1956. — African *Ixodoidea*. Volume 1 : Ticks of the Sudan. Dept. Navy. Bur. Med. and Surg. Cairo.
- \*HUGHES (T. E.), 1959. — Mites of the Acari. Athlone Press, London : 225 p.
- JOHNSTON (D. E.) et WACKER (R. R.), 1967. — Observations on postembryonic development in *Eutrombicula splendens*. (Acari — Acariformes). *J. Med. Entom.*, **4**, 3 : 306-310.
- JONES (B. M.), 1950. — Acarine growth : a new ecdysial mechanism. *Nature*, London, **166**, 4230 : 908-909.
- JONES (B. M.), 1951. — The growth of the harvest-mite *Trombicula autumnalis* Shaw. *Parasitology*, **41**, 3-4 : 229-248.
- JONES (B. M.), 1954. — On the role of the integument in acarine development and its bearing on pupa formation. *Quart. J. Microsc. Sc.*, **95**, 2 : 169-181.
- \*JUBERTHIE (C.), 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. *Ann. Spéleo.*, **29**, 1 : 1-238.
- \*JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1963. — Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. *Arch. Zool. Gen. Exp.*, **102** : 1-172.
- KIRCHNER (W. P.), 1967. — Spermatophoren bei Halacariden. (Acarina). *Naturwiss.*, Heft 13 : 345-346.
- KOBULEJ (T.), 1950. — Eine neue Trombidiiden Art, *Trichotrombidium muscae* gen. et sp. n. (*Microtrombidiinae* Sig Thor, 1935). *Acta Vet. Hung.*, **1** : 84-105.
- KOBULEJ (T.), 1957. — Beiträge zur Trombidiidenfauna Ungarns. *Acta Vet. Hung.*, **7** : 175-184.
- \*KRANTZ (G. W.), 1970. — A manual of Acarology. O.S.U. Book Stores Inc. Corvallis, Oregon : 335 p.
- \*LEBRUN (P.), 1965. — Contribution à l'étude écologique des Oribates. *Inst. Roy. Sci. nat. Belg. Mémoires*, **153** : 1-96.
- LEES (A. D.), 1969. — The behaviour and physiology of Ticks. *Acarologia*, **11**, 3 : 397-410.
- LIPOVSKY (L. J.), BYERS (G. W.) et KARDOS (E. H.), 1957. — Spermatophores. The mode of insemination of chiggers. (Acarina — Trombiculidae). *J. Parasit.*, **43** : 256-262.
- LUNDBLAD (O.), 1927. — Die Hydracarinen Schwedens. I. Beiträg zur Systematik, Embryologie, Ökologie und Verbreitungsgeschichte der schwedischen Arten. *Zool. Bidrag. Uppsala*, **11** : 392-397.
- LUNDBLAD (O.), 1929. — Einiges über die Kopulation bei *Aturus scaber* und *Midea orbiculata*. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **15** : 474-480.
- LUXTON (M.), 1966. — Laboratory studies on the feeding habits of Saltmarsh *Acarina* with notes on their behaviour. *Acarologia*, **8**, 1 : 163-174.
- MADGE (D. S.), 1964. — The humidity reactions of Oribatid mites. *Acarologia*, **6**, 3 : 566-591.
- MADGE (D. S.), 1965. — The behavior of *Belba geniculosa* Oudms. and certain other species of Oribatid mites in controlled temperatures gradients. *Acarologia*, **7**, 2 : 389-404.
- MADGE (D. S.), 1966. — The significance of the sensory physiology of Oribatid mites in their natural environment. *Acarologia*, **8**, 1 : 155-160.
- MAURIES (J. P.), 1969. — Observations sur la biologie (sexualité, périodomorphose) de *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* Bröleman. (Diplopode, *Blaniulidae*). *Ann. Spéleo.*, **24**, 3 : 495-504.
- MICHAEL (A. D.), 1884. — British *Oribatidae*. London Roy. Society, **1**, 12 : 336 p.
- MICHENER (C. D.), 1964 a. — Observations on the habits and life history of a chigger mite, *Eutrombicula batatas*. (Acarina — Trombiculinae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **39**, 1 : 101-108.
- MICHENER (C. D.), 1964 b. — The taxonomy and bionomics of some Panamanian Trombidiid mites. (Acarina). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **39**, 2 : 349-380.
- MITCHELL (R.), 1958. — Sperm transfer in the watermite *Hydryphantes ruber* Geer. *Amer. Midl. Nat.*, **60** : 156-158.

- MORI (H.), 1962 a. — A seasonal difference of phototactic response in three species of spider mites. (*Acarina* — *Tetranychidae*). *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. Sapporo*, 52 : 1-9.
- MORI (H.), 1962 b. — The effects of photostimulus on the thermal reaction in four species of spider mites. (*Acarina* — *Tetranychidae*). *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. Sapporo*, 52 : 10-19.
- MOSS (W. W.), 1960. — Description and mating behaviour of *Allothrombium lerouzi*, new species, (*Acarina* — *Trombidiidae*), a predator of small Arthropods in Quebec apple orchards. *Canad. Ent.*, 92, 12 : 898-905.
- MOSS (W. W.), 1962 a. — Studies on the morphology of the Trombidiid mite *Allothrombium lerouzi* Moss. (*Acari*). *Acarologia*, 4, 3 : 313-345.
- MOSS (W. W.), 1962 b. — The immature stages of the red velvet mite *Allothrombium lerouzi*. (*Acari* — *Trombidiidae*). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 55 : 295-303.
- NEAL (T. J.) et BARNETT (H. C.), 1961. — The life cycle of the scrub typhus chigger mite, *Trombicula ukamushi*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 54, 2 : 196-203.
- \*NEWELL (I. M.), 1957. — Studies on *Johnstonianidae*. (*Acari* — *Parasitengona*). *Pacific Science*, 11 : 396-466.
- NEWELL (I. M.), 1958. — Specific character and characters variants in adults and larvae of the genus *Parathrombium* Bruyant, 1910 (*Acari* — *Trombidiidae*) with descriptions of two new species from Western North America. *Pacific Science*, 12 : 350-370.
- NEWELL (I. M.) & TEVIS (L.), 1960. — *Angelothrombium pandorae* n. g., n. sp. (*Trombidiidae*) and notes on the biology of the giant red velvet mites. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 53 : 293-304.
- NEWELL (I. M.) & VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.), 1964. — *Pteridopus* n. g. (*Acari* — *Johnstonianidae*) and probable auditory organ in a mite. *Acarologia*, 6, 1 : 98-110.
- \*NOBLE (E. R.) & NOBLE (G. A.), 1961. — Parasitology. The biology of animal parasites. Lee & Febiger, Philadelphia : 767 p.
- OUDEMANS (A. C.), 1909. — Acarologische Aanteekeningen. XXIX. *Ent. Bericht.*, 50 : 14-23.
- OUDEMANS (A. C.), 1910. — Acarologische Aanteekeningen. XXXIII. *Ent. Bericht.*, 54 : 83-90.
- OUDEMANS (A. C.), 1911. — Acarologische Aanteekeningen. XXXV. *Ent. Bericht.*, 57 : 118-125.
- OUDEMANS (A. C.), 1921 a. — Acarologische Aanteekeningen. XLIII. *Ent. Bericht.*, 67 : 272-278.
- OUDEMANS (A. C.), 1921 b. — Acarologische Aanteekeningen. XLIV. *Ent. Bericht.*, 68 : 291-292.
- \*OUDEMANS (A. C.), 1913. — Die bis jetzt bekannten Larven von *Trombidiidae* und *Erythraeidae*. *Zool. Jahrb.*, Suppl. 14 : 1-230.
- OUDEMANS (A. C.), 1928. — *Podothrombium svalbardense*. In Sig Thor : *Skr., Sval. Ishav.*, 27 : 105-107.
- \*OUDEMANS (A. C.), 1937. — Kritisch historisch overzicht der Acarologie. Band D, *Parasitengona* Oudms., 5, 1909 : 1349-1504.
- PAOLI (G.), 1937. — *Metatrombium daunium*. *Redia*, 23 : 179.
- PAULY (F.), 1952. — Die « Copula » der Oribatiden (Moosmilben). *Naturwiss.*, 24 : 572-573.
- PUTMAN (W. L.), 1966. — Insemination in *Balaustium* sp. (*Erythraeidae*). *Acarologia*, 8, 3, 424-426.
- ROBAUX (P.), 1964. — Présence d'un appareil copulateur chez les *Sericothrombiinae* et *Microthrombiinae*. (*Acarina* — *Trombidiidae*). *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 1 : 117-122.
- ROBAUX (P.), 1965 a. — Sur quelques *Microthrombiinae* de Côte d'Ivoire. (*Acarina* — *Trombidiidae*). *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 2, 1 : 66-84.
- ROBAUX (P.), 1965 b. — *Trombidiidae* de Lorraine (2<sup>e</sup> note). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 37, 5 : 768-774.
- \*ROBAUX (P.), 1967 a. — Contribution à l'étude des Acariens *Trombidiidae* d'Europe. I. Étude des Thrombidions adultes de la Péninsule Ibérique. II. Liste critique des Thrombidions d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, N. S., Série A, Zool., 46, 1 : 1-124.
- ROBAUX (P.), 1967 b. — Étude des larves de *Trombidiidae*. I. La larve de *Thrombidium mediterraneum* Berlese, 1910. *Acarologia*, 9, 2 : 395-410.
- ROBAUX (P.), 1967 c. — *Moyanello gigax* Boshell et Kerr, 1942, type des *Moyanellinae* n. sub-fam. (*Acari* — *Trombidiidae*). *Acarologia*, 9, 4 : 841-847.
- ROBAUX (P.), 1968 a. — Les *Speleaothrombiinae* ; le statut du genre *Typhlothrombium* Berlese, 1910 et description de deux nouveaux genres. (*Acari* — *Trombidiidae*). *Acarologia*, 10, 1 : 44-64.
- ROBAUX (P.), 1968 b. — Quelques Acariens *Trombidiidae* de Tunisie. *Acarologia*, 10, 2 : 235-249.

- ROBAUX (P.), 1969 a. — *Thrombidiidae* d'Amérique du Sud. II. *Chyzerini* — *Thrombidiinae*. Soléniotaxie du palpe chez quelques *Thrombidiinae*. Relations entre les genres *Podothrombium* Berlese, 1910, *Variathrombium* n. g. et les *Thrombidiinae*. *Acarologia*, **11**, 1 : 69-93.
- ROBAUX (P.), 1969 b. — Recherches sur la faune interstitielle continentale. I. *Hygrothrombidium tibiotarsale* n. g., n. sp. premier *Thrombidiidae* vrai du réseau interstiel d'un cours d'eau des Indes. (*Acari* — *Thrombidiidae*). *Ann. Spéleo.*, **24**, 1 : 187-192.
- ROBAUX (P.), 1969 c. — Recherches sur la faune interstitielle continentale. II. *Hygrothrombium cooki* n. g., n. sp. Acarien phréatique nouveau d'Amérique du Nord. (*Acari* — *Stygothrombidiidae*). *Ann. Spéleo.*, **24**, 1 : 193-223.
- ROBAUX (P.), 1969 d. — Étude des larves de *Thrombidiidae*. II. La larve de *Parathrombium megalochirum* (Berlese) 1910. *Acarologia*, **11**, 3 : 585-596.
- ROBAUX (P.), 1970 a. — La prélarve de *Campylothrombium barbarum* Lucas. (*Acari* — *Thrombidiidae*). *Acarologia*, **12**, 1 : 131-135.
- ROBAUX (P.), 1970 b. — La larve de *Johnstoniana errans* (Johnston) 1852. Redescription de l'adulte et de la nymphe. *Acarologia*, **12**, 2 : 339-356.
- \*ROUCH (R.), 1968. — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés. (Crustacés — Copépodes). *Ann. Spéleo.*, **23**, 1 : 1-167.
- SAHLI (F.), 1966. — Contribution à l'étude de la périodomorphose et du système neurosécréteur des Diploptides luides. Bernigaud et Privat. Imp. Dijon : 226 p.
- SCHUSTER (I. J.) & SCRUSTER (R.), 1970. — Indirekte Spermaübertragung bei *Tydeidae*. (*Acari* — Trombidiformes). *Naturwiss.*, **57**, 5 : 256.
- SCHUSTER (R.), 1962. — Nachweis eines Paarungszeremoniels bei den Hornmilben. (*Oribatei* — *Acari*). *Naturwiss.*, **21** : 502.
- \*SCHWEIZER (J.), 1951. — Die Landmilben des Schweizerischen Nationalparks. 2. Teil. Trombidiformes Reuter, 1909. *Ergeb. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks*, **3**, 23 : 49-172.
- \*SCHWEIZER (J.) & BÄRER (C.), 1963. — Die Landmilben der Schweiz (Mittelland, Jura und Alpen). *Mem. Soc. Helv. Sci. Nat.*, **84**, 2 : 210-378.
- SEVERIN (H. C.), 1944. — The grasshoppermite *Eutrombidium trigonum*, an important enemy of grasshoppers. *S. Dak. Agr. Expt. Stat. Tech. Bull.*, **3** : 1-36.
- SINGH (P.), Mc ELLISTREM (M. T.) & RORRIGUEZ (J. G.), 1967. — The response of some Macrochelids to temperature and humidity (*Acarina* — *Macrochelidae*). *Acarologia*, **9**, 1 : 1-20.
- \*SOULSBY (E. J. L.), 1966. — Biology of parasites. Academic Press, New-York, London : 364 p.
- \*SOUTHCOTT (R. V.), 1961. — Studies on the systematics and biology of the *Erythraoidea* (*Acarina*) with a critical revision of the genera and subfamilies. *Austr. J. Zool.*, **8**, 3 : 367-610.
- SUSKY (Z. W.) & NÄGELE (J. A.), 1963. — Light response in the two spotted spider mite. *Advances in Acarology*, **1** : 435-453.
- TABERLY (G.), 1957. — Observations sur les spermatophores et leur transfert chez les Oribates. (*Acariens*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **87**, 1 : 139-145.
- \*THIBAUD (J. M.), 1970. — Biologie et écologie des Collemboles *Hypogastruridae* édaphiques et cavernicoles. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Série, A, Zool.*, **61**, 3 : 83-201.
- \*TBOR (S.) & WILLMANN (C.), 1941. — *Acarina-Thrombidiidae*. *Das Tierreich*, **3**, 71b : 187-541.
- TRACARDR (I.), 1910. — Acariden aus dem Sarekgebirge. *Natur. Unters. Sarekgeh. in Schwedisch Lappland*, **4** : 375-586.
- \*TRAVÉ (J.), 1963. — Écologie et Biologie des Oribates (*Acariens*) saxicoles et arboricoles. *Vie et Milieu*, Suppl. **14** : 1-267.
- \*VANDEL (A.), 1964. — Biospéléologie. La Biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris : 619 p.
- \*VANNIER (G.), 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. Éd. du C.N.R.S., Paris : 320 p.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.) & ANDRÉ (M.), 1965 a. — Redescription de la forme adulte de *Eutrombicula* (*Eutrombicula*) *goëldii* (Oudemans, 1910). (*Acarina*). *Acarologia*, **7**, 1 : 55-61.
- \*VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.), 1965 b. — Revision of the genera *Eltonella* Audy, 1956 and *Microtrombicula* Ewing, 1950, with descriptions of fifty new species and transferal of subgenus *Chiroptella* to genus *Leptotrombidium*. (*Acarina* — *Trombiculidae*). *Acarologia*, **7**, fasc. suppl. : 34-257.

- VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.) & KUMADA (N.), 1965 c. — Revision of the genus *Mackiana* Traub et Evans, 1950, including *Tinpinna* Toshioka and Hiromatsu, 1956, as a new subgenus. (*Acarina-Trombiculidae*). *Acarologia*, 7, fasc. suppl. : 297-311.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.) & ANDRÉ (M.), 1966. — Introduction à la notion de « complexe » appliquée à la systématique des *Trombiculidae*. *Acarologia*, 8, 1 : 62-70.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.) & POPP (E.), 1967 a. — *Atomus rhopalicus* n. sp. a parasite of *Rhopalicus tutela* Walker (Hymenoptera) from Gernady. (*Trombiculidae — Acarina*). *Opus. Zool.*, 95 : 1-8.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.), 1967 b. — Revision of *Hoplothrombium quinquescutatum* Ewing, 1925. (*Trombiculidae — Acarina*). *Opus. Zool.*, 96 : 1-7.
- \*VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.), 1968. — The chigger Mites of the Far-East. Special study. *U. S. Army Med. Res. Devel. Com. Washington* : 1-135.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN (P. H.), 1969. — Le stade larvaire sanctuaire de la phylogénie et de la taxonomie chez les Acariens. *Ann. Parasit. Hum. Compl.*, 44, 2 : 205-210.
- VERDUN (P.), 1909. — Sur l'opportunité de la division du genre *Trombidium* proposée par Oudemans. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 66 : 244-246.
- VERHOEFF (K. W.), 1893. — Uher ein neues Stadium in der Entwicklung von Iuliden-Männchen. *Zool. Anz.*, 16 : 20-26.
- VERHOEFF (K. W.), 1923. — Périodomorphose. *Zool. Anz.*, 56 : 233-238 et 241-254.
- \*VIAUD (G.), 1951. — Les tropismes. Que sais-je ? *P.U.F.*, Paris : 128 p.
- WALSH (B. D.), 1860. — *Practical Entomologist*. 1, 12 : 126.
- WALTER (C.), 1920. — Die Bedeutung der Apodermata io der Epimorphosen der *Hydracarina*. *Festschr. Zschokke. Basel*, 24 : 1-14.
- WEN (T. W.), 1960. — Comparative study on the spermatophores of five species of Trombiculid mites. (*Acariformes : Trombiculidae*). *Acta Zool. Sinica*, 12 : 46-63.
- WEYGOLDT (P.), 1969. — The Biology of Pseudoscorpions. *Harvard Books in Biology*, N° 6 : 128 p.
- WHARTON (G. W.), 1946. — Observations on *Ascoschöngastia indica* (Hirst, 1915). (*Acarina — Trombiculidae*). *Écol. Monog.*, 16 : 151-184.
- WHARTON (G. W.), JENKINS (D. W.), BRENNAN (J. M.), FULLER (H. S.), KDELIS (G. M.) & PHILIP (C. B.), 1951. — The terminology and classification of Trombiculid mites. (*Acarina — Trombiculidae*). *J. Parasit.*, 37, 1 : 13-31.
- \*WIGGLESWORTH (V. B.), 1965. — The principles of Insect physiology. Methuen & Co Ltd., London : 741 p.
- WILKINSON (P. R.), 1953. — Observations on the sensory physiology and behaviour of larvae of the cattle tick *Boophilus microplus* (Cud.). (*Ixodidae*). *Aud. J. Zool.*, 1 : 345-356.
- WILLMANN (C.), 1949. — Beiträge zur Kenntnis der Salzgebiete von Cichocinsk. *Veröff. Mus. Brem.*, A 1 : 106-144.
- WINKLER (A.), 1912. — Eine neue Sammeltechnik für Subterrankäfer (Schwamm Methode). *Coleoptologische Rundschau*, 8-9 : 119-124. (in VANNIER, 1970).
- WINSTON (P. W.), 1959. — The effect of desiccation on the humidity preferences of *Bryobia praetiosa* Koch. (*Acarina — Tetranychidae*). *Anat. Rec.*, 134 : 654-655.
- WINSTON (P. W.), 1963 a. — Possible humidity receptor mechanism in the clover mite *Bryobia praetiosa* Koch. *J. Insect. Physiol.*, 9 : 89-103.
- WINSTON (P. W.), 1963 b. — Humidity relations in the clover mite *Bryobia praetiosa* Koch. *Ecology*, 44 : 669-678.
- WINSTON (P. W.), 1969. — The cuticular water pump and its physiological and ecological significance in the *Acarina*. *Proc. 2nd. Int. Cong. Acarol., Akad. Kiado Budapest* : 461-468.
- WOMERSLEY (H.), 1945. — A revision of the *Microtrombidiinae* (*Acarina — Trombiculidae*) of Australia and New Guinea. *Rec. S. Austr. Mus. Adel.*, 8, 2 : 293-355.
- \*WOMERSLEY (H.), 1952. — The scrub typhus and scrub itch mites (*Trombiculinae — Acarina*) of the Asiatic Pacific region. *Rec. S. Austr. Mus.*, 10 : 1-673.
- WÖDDRING (J. P.) & CDDK (E. F.), 1962. — The biology of *Ceratozetes cisalpinus* (Berl.) *Scheloribates laevigatus* (Koch) and *Oppia neerlandica* (Ouds.) with a description of all stages. *Acarologia*, 4, 1 : 101-137.
- WÖDDRING (J. P.), 1966. — Color phototactic response of the eyeless Oribatid mites. *Acarologia*, 8 : 382-388.



IMPRIMERIE NATIONALE

---

3 564 024 6





## ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,  
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62

---

*Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle* (paraît depuis 1939).

*Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

*Grands naturalistes français* (depuis 1952. Sans périodicité).

*Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

*Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient* (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

*Publications du Muséum national d'Histoire naturelle* (depuis 1933. Sans périodicité).

---

## PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

---

*Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard* (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

*Objets et Mondes*. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

*Mammalia*. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

*Index Seminum Horti parisiensis*. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1822 ; échange.

*Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée*, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

*Adansonia* (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

*Revue Algologique*. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

*Revue Bryologique et Lichénologique*. Directeur : M<sup>me</sup> V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

*Revue de Mycologie*. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

*Cahiers de La Makoké*. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

*Pollen et Spores*. Directeur : M<sup>me</sup> Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.