

SYSTÈME DES PHTHIRACAROIDEA (ORIBATIDA, EUPTYCTIMA)

PAR Wojciech NIEDBAŁA

SYSTÉMATIQUES
PHYLOGÉNÉTIQUE,
ÉVOLUTIVE ET
PHÉNÉTIQUE
DISTRIBUTION
GÉOGRAPHIQUE
ORIBATES
EUPTYCTIMA
PHTHIRACAROIDEA

RÉSUMÉ : Pour tenter l'élaboration d'un système des Phthiracaroidea on a utilisé les principes établis par trois écoles de systématique : phylogénétique, évolutive et phénétique.

Les caractères morphologiques et leurs tendances évolutives ont été analysés chez 200 espèces provenant des différentes parties du monde. Pour plusieurs caractères on a indiqué leurs états primitifs et dérivés. En appliquant la méthode cladistique, on a subdivisé les Phthiracaroidea en deux familles, trois sous-familles, cinq tribus, neuf genres et quatre sous-genres ; leurs diagnoses sont données ainsi que la clef permettant de reconnaître les genres et les sous-genres.

On a démontré que l'approche phénétique et évolutive rendait impossible l'établissement d'une classification naturelle. Des commentaires sont apportés sur les onze genres qui ont été mis en synonymie.

EVOLUTIONARY,
PHENETIC AND
CLADISTIC
SYSTEMATICS
GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION
ORIBATID MITES
EUPTYCTIMA
PHTHIRACAROIDEA

SUMMARY : During work on system of Phthiracaroidea author used rules of three modern systematic schools (evolutionary, phenetic and cladistic systematics) and discussed results of each study.

Two hundred species of Phthiracaroidea were analyzed concerning their morphological features and evolutionary tendencies. Using cladistic methods, Phthiracaroidea was divided into 2 families, 3 subfamilies, 5 tribes, 9 genera with 4 subgenera.

Author gave diagnosis and key to all supraspecific taxons as well as discussed 11 genera which were synonymized.

Les Phthiracaroidea Perty, 1841 font partie des Oribates inférieurs, cohorte des Euptyctima Grandjean, 1967, supercohorte des Mixonomata Grandjean, 1969, sous-ordre des Archoribatida Balogh et Mahunka, 1983, ordre des Oribatida Dugès, 1834. Ils sont apparentés aux Euphthiracaroidea Jacot, 1930, mais ils s'en distinguent principalement par les plaques génito-aggénitales et ano-adanales plus larges.

Toutes les espèces appartenant à cette superfamille sont ptychoïdes. Elles peuvent replier le prodorsum sous le notogaster. Ce caractère est un exemple de convergence ou de parallélisme (GRANDJEAN, 1965 a). Il apparaît aussi dans

d'autres lignées phylogénétiques, à savoir les Protoplophoroidea Ewing, 1917 et les Mesoplophoroidea Ewing, 1917 (Arthroptyctima) qui appartiennent à la supercohorte des Enarthronota Grandjean, 1946. Mais les Arthroptyctima sont ptychoïdes à toutes les stases et les Euptyctima seulement à la stase adulte.

La répartition cosmopolite des espèces de Phthiracaroidea indique qu'elles existaient déjà avant l'éclatement de la Pangea et avant la dérive continentale (HAMMER et WALLWORK, 1979). C'est un groupe ancien d'Oribates, existant probablement au Jurassique et peut-être plus tôt encore.

Les Phthiracaroidea sont un groupe homogène,

les espèces sont relativement pauvres en caractères morphologiques et ces caractères démontrent une faible corrélation voire une absence de corrélation. On a indiqué quelques possibilités de corrélation de caractères, qu'on a tenté d'utiliser pour classer les espèces (FEIDER et SUCIU, 1957, HAMMEN, 1965, SHEALS, 1969, PARRY, 1979) mais la création de taxons inférieurs à la famille et supérieurs au genre n'en a pas encore été tentée. De plus, ce groupe a toujours été insuffisamment étudié, quoique dans les années récentes on ait décrit beaucoup d'espèces nouvelles. L'analyse des caractères morphologiques des espèces facilite leur évaluation, une confirmation ou un rejet des corrélations supposées et de cette manière leur groupement. Cependant, très souvent et notamment dans les dernières années, on a créé les taxons génériques, souvent à partir d'un seul caractère

morphologique. Ces taxons sont en majorité artificiels. Une analyse de ces catégories conduit à la conclusion qu'on s'est trompé dans l'estimation typologique du taxon. On a oublié le principe suivant : « c'est le taxon qui crée les caractères et ce ne sont pas les caractères qui créent le taxon ». On a oublié que le taxon générique est une unité phylogénétique renfermant des espèces ayant un ancêtre commun. Ce problème concerne d'ailleurs la taxonomie de tous les Oribates, où les taxons supérieurs sont mal ou insuffisamment définis. Les taxons génériques sont très souvent trop émiétés, le plus souvent monotypiques ou encore ce sont des taxons paraphylétiques.

Dans cet essai de création d'un nouveau système des Phthiracaroida j'ai voulu utiliser les principes établis par trois écoles systématiques : phylogénétique, évolutive et phénétique.

I. L'ANALYSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET LEURS TENDANCES ÉVOLUTIVES

J'ai réalisé cette analyse sur un matériel dépassant un peu plus de 200 espèces provenant de différentes parties du monde.

Les caractères utilisés ne reprennent pas ceux qui sont communs aux Phthiracaroida et aux groupes d'Oribates apparentés, ni les caractères typiques et stables pour toute la superfamille comme p. ex. la ptychoïdie, la sténarthrie du gnathosoma, etc. Les autres caractères analysés existent chez la majorité des espèces, ils sont diversement constitués. Évidemment, le problème est de savoir quels sont les états primitifs et dérivés des caractères. Dans de nombreux cas, on peut estimer l'état plésio- et apomorphique d'un caractère en se rapportant à l'état du caractère dans les autres groupes d'Oribates et à l'état du caractère dans des stases ontogénétiques différentes. Il convient de signaler la dépendance suivante : le caractère qui existe chez plusieurs espèces est souvent plésiomorphe ; cependant, le caractère existant

sporadiquement est souvent apomorphique. Dans certains cas, on peut définir l'état du caractère avec une probabilité, après une indication des lignées phylogénétiques des taxons.

Les poils gastronomiques (1*). Dans l'état plésiomorphe, ils sont lisses, se rétrécissant sur toute leur longueur et pointus à l'extrémité. De tels poils existent dans les stases ontogénétiques chez *Steganacarus magnus* (Nicolet, 1855) qui à la stase adulte a des poils épais, couverts d'épines. Les poils du notogaster sont soumis à différentes transformations. Lorsqu'ils sont lisses, ils sont spiniformes ou flagelliformes, mais le plus souvent ils sont ciliés ou couverts d'épines, et ont la forme d'une massue, d'un bâton, d'une feuille, etc. (Fig. 1). Cette distinction des poils est caractéristique pour les espèces de différentes familles d'Oribates (WOAS, 1981).

Les poils génitaux (2, 5) sont situés, dans l'état plésiomorphe sur la plaque génito-aggénitale selon

* Les chiffres entre parenthèses indiquent le numéro du caractère dans la liste des caractères morphologiques et dans le graphique n° 4.

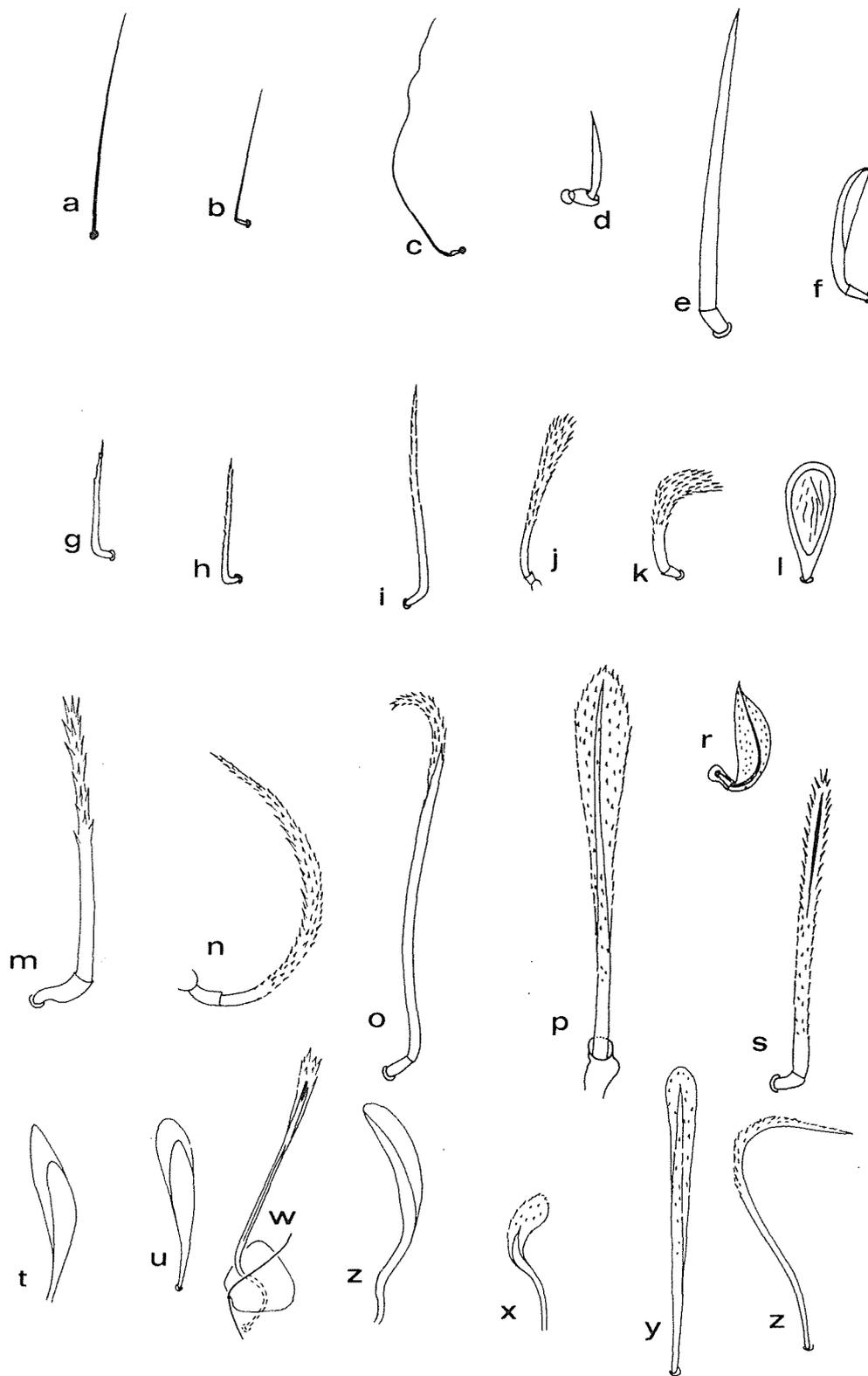


FIG. 1 : Types de poils gastronotiques (a-s) et types de sensillus (t-z) chez les Phthiracaroidea : a. — Poil h_1 chez *P. setosus* (Banks, 1895) ; b. — Poil c_1 chez *P. crassus* Niedbala, 1983 ; c. — Poil h_1 chez *S. (S.) flagellatissimus* Mahunka, 1979 ; d. — Poil c_1 chez *S. (R.) spiniger* (Aoki, 1980) ; e. — Poil ps_1 chez *S. (S.) incomptus* Niedbala, 1983 ; f. — Poil ps_1 chez *A. (H.) cucullata* (Ewing, 1909) ; g. — Poil c_1 chez *A. (A.) wandae* (Niedbala, 1981) ; h. — Poil h_3 chez *S. (S.) vernaculus* Niedbala, 1982 ; i. — Poil c_1 chez *P. kugohi* (Aoki, 1959) ; j. — Poil c_1 chez *A. (A.) clavatus* Aoki, 1980 ; k. — Poil c_1 chez *A. (A.) serratus* (Feider, Suci, 1957) ; l. — Poil h_3 chez *A. (H.) cucullata* (Ewing, 1909) ; m. — Poil c_1 chez *A. (H.) singularis* Sellnick, 1959 ; n. — Poil c_1 chez *A. (A.) mirabilis* (Mahunka, 1979) ; o. — Poil c_1 chez *N. improvisus* (Niedbala, 1982) ; p. — Poil ps_1 chez *S. (S.) caelestis* Niedbala, 1984 ; r. — Poil h_1 chez *N. craterifer* (Hammer, 1971) ; s. — Poil ps_1 chez *S. (S.) inurbanus* Niedbala, 1983. Sensillus chez : t. — *P. clavatus* Parry, 1979 ; u. — *P. montanus* Pérez-Iñigo, 1969 ; w. — *P. propinquus* Niedbala, 1983 ; x. — *C. latior* (Niedbala, 1982) ; y. — *C. costai* (Macfarlane, Sheals, 1965) ; z. — *A. (A.) wandae* (Niedbala, 1981).

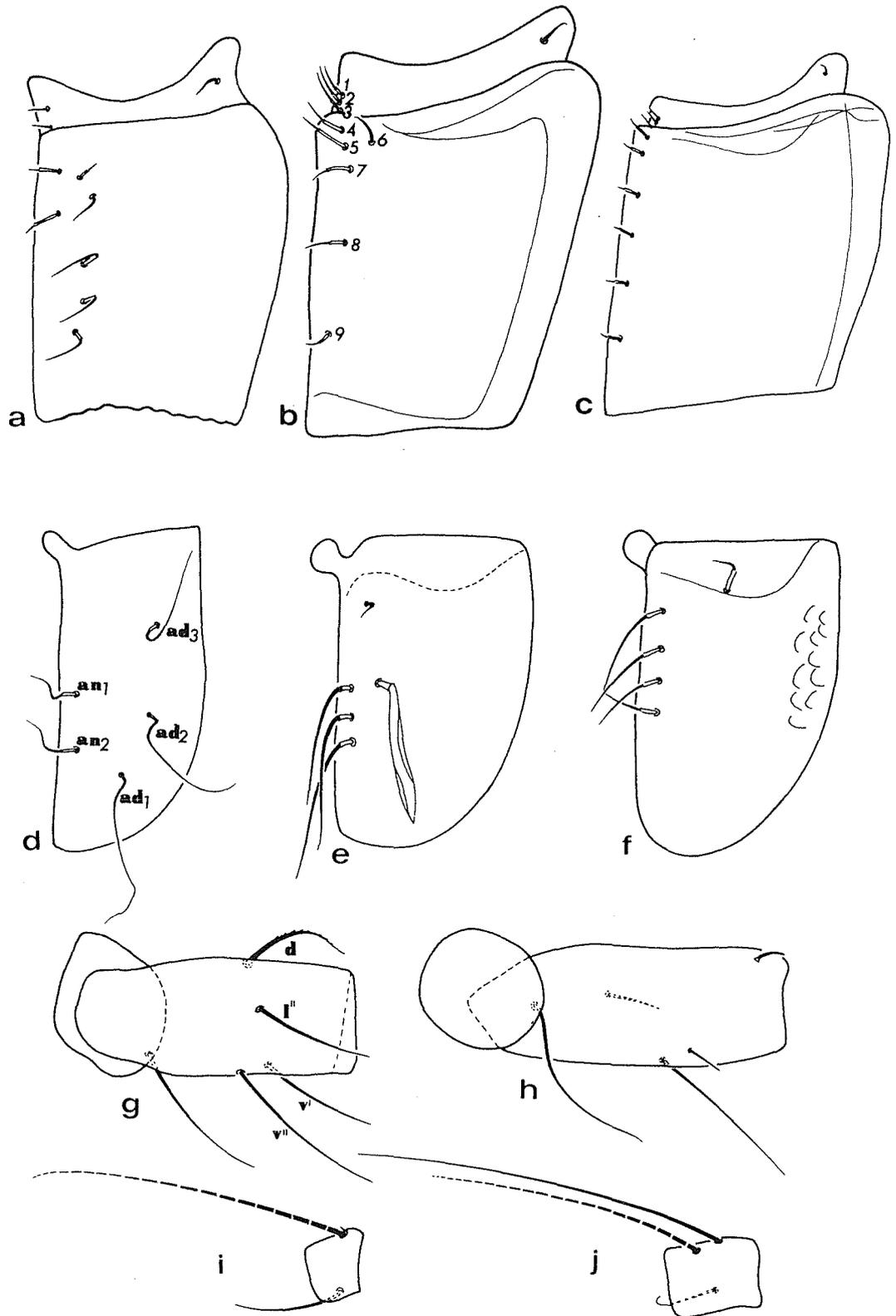


FIG. 2 : Exemples de plaques géritoaggénitales (a-c) : a. — *P. dominiaki* Niedbala, 1984 ; b. — *S. (S.) coniunctus* Niedbala, 1983 ; c. — *A. (A.) parvulus* (Niedbala, 1983). Exemples de plaques anoadales (d-f) ; d. — *P. flagellatus* Wallwork, 1978 ; e. — *A. (H.) glauca* Hammer, 1972 ; f. — *A. (A.) echinodiscus* (Mahunka, 1982). Fémurs de la patte I (g, h) ; g. — *P. dominiaki* Niedbala, 1984 ; h. — *S. (S.) patruelis* Niedbala, 1983. Tibias de la patte IV (i, j) ; i. — *P. crassus* Niedbala, 1983 ; j. — *S. (S.) patruelis* Niedbala, 1983.

deux rangées ; les poils g_6-g_9 sont écartés du limbe paraxial, alors que les poils g_1-g_5 sont rapprochés du limbe.

La tritonymphe chez de nombreuses espèces de Phthiracaroida possède 7 poils génitaux. Les poils g_6-g_9 sont toujours écartés du limbe paraxial. Chez les adultes la tendance évolutive consiste en une migration, d'abord des poils g_7-g_9 vers le limbe paraxial, et ensuite du poil g_6 . Dans l'état apomorphe tous les poils génitaux sont situés sur la même rangée, près du limbe paraxial de la plaque (Fig. 2).

Les poils adanaux (3, 4, 8, 9) sont écartés du limbe paraxial dans l'état plésiomorphe. Dans ce cas, des poils existent p. ex. chez la tritonymphe de *Steganacarus magnus*, espèce qui à la stase adulte possède les poils ad_1 , an_1 , an_2 , ad_2 sur la même ligne, près du limbe paraxial. Les poils ad_1 , ad_2 , ad_3 des adultes se déplacent au cours de la phylogénèse, vers le limbe paraxial de la plaque, mais le poil ad_3 , au contraire des poils ad_1 et ad_2 , n'atteint jamais le limbe (Fig. 2).

Dans l'état plésiomorphe le poil d au tibia IV (6) est long et indépendant du solénidion (GRANDJEAN, 1935, KNÜLLE, 1957). On observe cet état du caractère au cours du développement des Phthiracaroida. Dans l'état apomorphe le poil d est court, accolé au solénidion (perfect), enfin le poil d subit une réduction et le solénidion reste seul (hyperperfect) (NORTON, 1982) (Fig. 2).

Autres tendances évolutives des caractères morphologiques :

Le poil ft'' au tarse I (10) présente une tendance au raccourcissement.

Le poil d au fémur I (12) se déplace au cours de la phylogénèse du milieu de l'article vers l'extrémité distale (Fig. 2).

La surface du corps (13) dans l'état primitif est lisse et ponctuée ; dans l'état dérivé cette surface est couverte de concavités ou de protubérances.

L'apparition de sillons à l'arrière du prodorsum (14) est un caractère dérivé.

Le poil v' au fémur I (15) présente une tendance à la réduction.

La carène latérale du prodorsum (16, 42) présente une tendance à la réduction (Fig. 3).

Les régions dorsale et latérale (17) du prodorsum ont tendance à fusionner (Fig. 3).

La lyrifissure im (18) tend à se déplacer en direction ventrale.

Parmi les lyrifissures ia , im , ip , ips (20, 33) présentes dans l'état primitif, les lyrifissures im , ips subissent une réduction.

Les poils a'' au tarse I (19), a'' au tarse II (21), ft'' au tarse II (21), crochus dans l'état plésiomorphe, ont en état d'apomorphie, leurs bouts distaux bien droits.

Les poils lamellaires (23) et les poils exobothridiques (24) présentent une tendance au raccourcissement ; ces derniers peuvent même subir une réduction totale.

La forme du sensillus (35-38) montre aussi certaines tendances évolutives. D'habitude, dans l'état plésiomorphe il est court, lisse, fusiforme ou arrondi au bout ; dans l'état apomorphe il est en général couvert d'épines et soit en bâton-type « *histicrinus* », soit en massue-type « *carinatus* », soit en faucille-type « *striculus* » (Fig. 1).

Une apparition de poils gastronomiques supplémentaires (11) et de poils supplémentaires sur la plaque ano-adanale (7) est un exemple de néotrichie, qui est aussi un caractère évolué (HAMMEN, 1981 ; WOAS, 1981) mais la néotrichie sur la plaque ano-adanale se rapporte souvent à une pléthotrichie ou à une cosmotrichie (GRANDJEAN, 1965 b).

Pour les autres caractères morphologiques analysés, on n'a pas réussi à indiquer leurs états. Ces caractères n'ont pas de tendances évolutives, ou encore l'état du caractère est incertain.

LISTE DE CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

- signifie l'état plésiomorphe du caractère
 - signifie l'état apomorphe du caractère
 - ● signifient que l'état primitif ou dérivé du caractère est incertain ou n'est pas déterminé
13. Surface du corps
- lisse, ponctuée
 - couverte de concavités ou de protubérances, même partiellement
17. Région dorsale du prodorsum
- plus ou moins de la même largeur, atteignant les poils rostraux

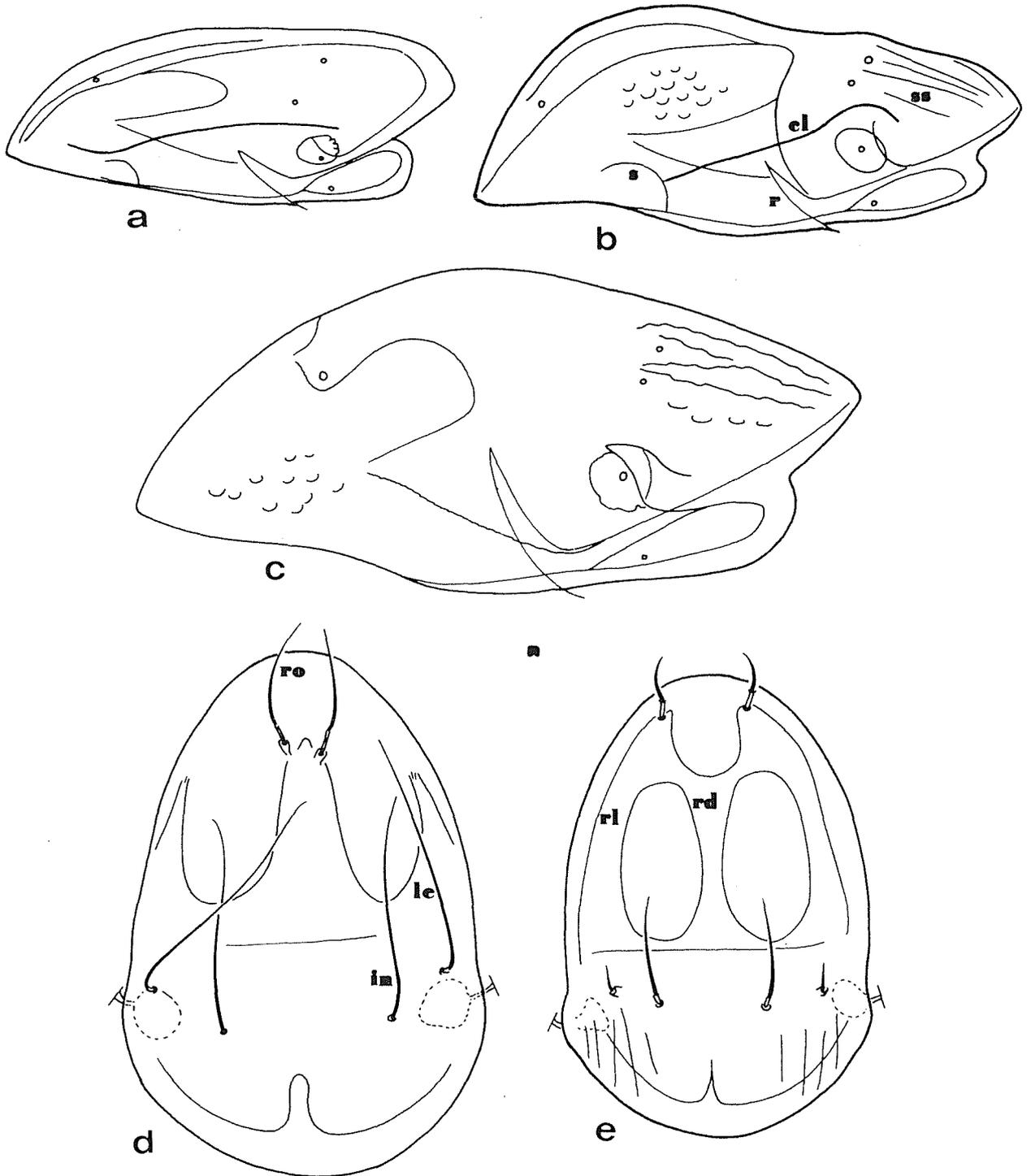


FIG. 3 : Prodorsum, en vue latérale (a-c), et en vue dorsale (d, e) chez les Phthiracaroida : a. — *P. subdolos* Niedbala, 1983 ; b. — *S. (S.) hirsutus* Pérez-Iñigo, 1974 ; c. — *A. (A.) ochraceus* (Niedbala, 1983) ; d. — *P. comatus* Niedbala, 1983 ; e. — *S. (S.) coniunctus* Niedbala, 1983 ; s = sinus ; r = rib ; cl = carène latérale ; ss = sillons ; ro = poils rostraux ; in = poils interlamellaires ; le = poils lamellaires ; rd = région dorsale ; rl = région latérale.

■ se bifurque à l'extérieur des poils rostraux montrant une tendance à fusionner avec la région latérale ou est réellement fusionnée avec cette région

16. Carène latérale du prodorsum

longue, dépassant le sinus

■ courte, atteignant le sinus, ou très courte, ou absente

42. Carène latérale du prodorsum

longue ou courte, dépassant ou atteignant le sinus

■ très courte, atteignant le rib ou absente

14. Sillons à l'arrière du prodorsum

absents

■ présents

35. Forme du sensillus

en fuseau étroit ou large, ou arrondi au bout, la tige étant plus courte que la tête

● autre forme

36. Forme du sensillus

plus ou moins filiforme, de la même largeur ou un peu élargi au bout, sans tête distincte.

● autre forme

37. Forme du sensillus

en massue-type « *carinatus* »

● autre forme

38. Forme du sensillus

en faucille, couvert d'épines-type « *striculus* »

● autre forme

38a. Forme du sensillus

en forme de bâton, la tige plus longue que la tête-type « *histicinus* »

● autre forme

40. Longueur du sensillus/longueur du prodorsum

= ou > 21,0

● < 21,0

29. Distance séparant les poils rostraux de l'extrémité du rostre/longueur du prodorsum

= et > 0,12

■ < 0,12

22. Position des poils interlamellaires sur la surface du prodorsum

contigus sur le prodorsum

■ plus ou moins perpendiculaires au prodorsum

23. Longueur des poils lamellaires/longueur du prodorsum

= ou > 0,18

■ < 0,18

24. Longueurs des poils exobothridiques/longueur du prodorsum

> 0,07

■ = ou < 0,07

1. Poils gastronotiques

lisses, étroits, se rétrécissant étroitement, terminés en pointe

■ lorsque lisses-spiniformes ou flagelliformes, le plus souvent couverts d'épines, en forme de bâton, en massue, en feuille, etc.

11. Nombre de poils gastronotiques

15 paires

■ plus de 15 paires

27. Longueur du poil c_1 /longueur du notogaster

= ou > 0,19

● < 0,19

28. Longueur du poil c_1 /distance entre les poils c_1-d_1

= ou > 1,0

● < 1,0

34. Position des poils vestigiaux f_1

au-dessous des poils h_1

● au-dessus ou à la hauteur des poils h_1

31. Carène au notogaster

absente

● présente au moins partiellement

20. Nombre de lyrifissures

ia, im, ip, ips présentes

■ moins de 4 lyrifissures

33. Nombre de lyrifissures

ia, im, ip présentes

■ ia, im présentes

18. Position de la lyrifissure im

au-dessus du poil h_3 ou au-dessus de la ligne unissant les poils $cp-h_3$

■ au-dessous de la ligne unissant les poils $cp-h_3$

30. Longueur des poils h de l'infracapitulum/distance entre ces poils

< 1,0

● = ou > 1,0

2. Disposition des poils génitaux

disposés selon deux rangées, g_6-g_9 éloignés du limbe paraxial, g_1-g_5 près du limbe. Poil g_6 situé près de g_4 , voir au-dessous de lui, lorsque le poil g_6 est près de g_5 — la distance entre g_6-g_5 est environ deux fois plus courte que la distance entre g_5-g_7

■ autre disposition des poils

5. Disposition des poils génitaux

caractère 2. ou poils g_7-g_9 déplacés vers le limbe paraxial et le plus souvent formant avec les poils g_1-g_5 une seule rangée. Le poil g_6 reste écarté de sorte que la distance qui le sépare du limbe soit plus grande que la distance entre les poils g_7-g_9 et le limbe

(au moins deux d'entre eux). Lorsque les poils g_7 - g_9 ne se sont pas déplacés vers le limbe paraxial et ne forment pas avec les poils g_1 - g_5 une rangée, le poil g_6 est situé tout près ou même au-dessous du poil g_5 , mais à une distance au moins trois fois plus courte que la distance entre g_5 - g_7 . Quand le poil g_6 est situé au-dessous du poil g_5 , la distance entre eux est plus courte ou égale à la distance entre g_5 - g_4 ou g_4 - g_3

- poils génitaux sur la même rangée, lorsque cette rangée n'est pas distincte — la distance entre g_6 - g_5 est plus longue que la distance entre g_5 - g_4 ou g_4 - g_3

44. Nombre de poils génitaux

- 9 paires
- moins de 9 paires

45. Arrangement des poils génitaux

- tout au plus 2 poils en dehors de la suture génito-aggénitale, avec pour formule : $(4 + 3) : 2$, $(3 + 3) : 1$, $(4 + 5) : 0$, $(5 + 4) : 0$, $(4 + 4) : 1$
- au moins 3 poils en dehors de la suture génito-aggénitale, avec pour formule : $(4 + 2) : 3$, $(4 + 1) : 4$, $6 : 3$, $4 : 3$, $5 : 4$, $4 : 5$, $6 : 1$ (les poils en dehors de la suture sont réduits), $4 : 2$ (le poil en dehors de la suture est réduit)

9. Position du poil ad_1

- ad_1 plus écarté du limbe paraxial que les poils anaux, la distance entre ad_1 - an_1 est plus grande qu'entre an_1 - an_2
- ad_1 près du limbe paraxial et il forme avec les poils anaux une rangée, la distance entre ad_1 , an_1 , an_2 étant égale

4. Position du poil ad_2

- autre position
- ad_2 tout près du limbe paraxial, sur la même ou presque sur la même ligne avec les poils anaux

8. Position du poil ad_2

- ad_2 éloigné du limbe paraxial à une distance deux fois plus grande que la distance entre les poils anaux et le limbe
- ad_2 proche du limbe paraxial à une distance deux fois plus petite que la distance entre les poils anaux et le limbe.

26. Formes des poils ad_1 et ad_2

- normaux
- minuscules ou vestigiaux

43. Formes des poils ad_1 et ad_2

- minuscules
- normaux ou vestigiaux

43a. Formes des poils ad_1 et ad_2

- vestigiaux
- normaux ou minuscules

3. Position du poil ad_3

- au milieu de la plaque ou tout au plus à une distance de 1/3 du limbe paraxial
- déplacé à une distance au moins 1/4 du limbe paraxial
- déplacé à une distance au moins 1/4 du limbe paraxial

7. Nombre de poils anoadaux

- 5 paires de poils
- plus de 5 paires

12. Position du poil d au fémur I

- placé au milieu de l'article ou tout au plus dans le 1/3 de la partie distale, les autres poils de l'article sont placés en dehors du poil d du côté de l'extrémité distale ou tout au plus un d'entre eux à la hauteur du poil d
- placé à l'extrémité distale de l'article ou tout au plus dans le 1/3 de l'extrémité distale mais toujours loin des autres poils

15 Relation v''/v' (si v' est présent)

- $< 2,25$
- = ou $> 2,25$

25. Poil v' au fémur I

- absent
- présent

10. Poil ft'' au tarse I

- long, normal
- minuscule

19. Forme du poil a'' au tarse I

- crochu au bout
- tout droit au bout

41. Poil s au tarse I

- présent
- absent

21. Forme du poil a'' au tarse II

- crochu au bout
- tout droit au bout

39. Forme du poil ft'' au tarse II

- crochu au bout
- tout droit au bout

32. Poil l au généal IV

- absent
- présent

6. Forme et relation du poil d avec le solénidion sur le tibia IV

- poil d long, indépendant du solénidion
- poil d court ou minuscule, accolé au solénidion ou poil d réduit

II. PROCÉDURE CLADISTIQUE

L'approche cladistique implique d'admettre les principes suivants :

1. Le système de classification doit se fonder exclusivement sur les groupes monophylétiques (HENNIG, 1975), auxquels appartiennent tous les descendants d'un ancêtre commun. Le groupe monophylétique est défini au moins par un caractère apomorphique commun pour tous ses membres. Pour déterminer la parenté réelle, seule la possession en commun d'un caractère dérivé peut réellement caractériser le groupe. L'établissement de cladogrammes est donc basé sur les caractères dérivés. 2. D'abord une recherche des espèces les plus étroitement apparentées et une détermination des groupes frères (qui partagent au moins un caractère apomorphique) ; ensuite une recherche des groupes qui dérivent directement d'une espèce ancestrale commune immédiate. 3. Les caractères synapomorphiques du taxon sont pris comme base du point de ramification. 4. Lorsque plusieurs hypothèses de parenté phylogénétique peuvent être envisagées et sont représentées par plusieurs cladogrammes, l'hypothèse la plus simple, la plus économique (la solution la plus parcimonieuse), qui réduit au minimum les convergences, sera retenue (ELDRIDGE, CRAFT, 1980).

A la base des caractères morphologiques analysés on peut distinguer chez les Phthiracaroidea deux groupes séparés : I et X. La différence entre ces deux groupes est présentée aussi à la Fig. 6.

Les espèces dans le groupe I présentent quelques caractères en état de plésiomorphie qui apparaissent dans le groupe X en état d'apomorphie. Ce sont les caractères suivants : 1, 2, 4, 5, 9, 10.

En plus quelques caractères apparaissant toujours dans le groupe X en état d'apomorphie sont en général plésiomorphiques dans le groupe I à l'exception de quelques espèces ; ce sont les caractères : 13, 14, 16 + 42, 23.

De son côté le caractère 18 existe dans le

groupe I, en général plésiomorphe, mais dans le groupe X, en général, en état d'apomorphie.

Les caractères 20 + 33 et 39 existent dans les deux états dans le groupe I, et sont dans le groupe X, en général, apomorphiques avec quelques exceptions. Le caractère 29 est plésiomorphe dans les deux groupes. Les caractères suivants : 12, 19, 21 sont apomorphiques dans le groupe X, mais dans le groupe I, ils existent dans les deux états. Les états de ces caractères ne démontrent pas une corrélation dans le groupe I et il n'y a pas moyen de subdiviser ce groupe en sous-groupes. De plus, une analyse des espèces restantes (en dehors des groupes I et X) indique, que ces caractères ne démontrent pas non plus de corrélations. Il convient de signaler que tous ces caractères qui, apomorphiques, apparaissent dans les deux groupes sont un exemple de convergence.

Les espèces d'un groupe X sont une partie d'un groupe frère pour les espèces d'un groupe I ; cependant les espèces du groupe X sont plus éloignées de l'ancêtre commun que les espèces du groupe I.

Parmi les sept caractères qui distinguent les groupes I et X, j'ometts dans les considérations suivantes le caractère 10 qui est apomorphique uniquement dans le groupe X (tenant compte de tous les Phthiracaroidea). J'ometts aussi le caractère 15 qui ne prend pas en considération la réduction du poil v' , arrivant souvent chez les Phthiracaroidea. Cependant j'admets dans les considérations le caractère 6 qui existe dans l'état apomorphique dans les deux groupes. En formant le cladogramme à partir des caractères 1, 2, 4, 5, 6, 9, neuf autres groupes d'espèces apparaissent à côté des groupes I et X et les ramifications du cladogramme peuvent former 720 variantes. En admettant que le caractère 5 ne peut pas se former avant le caractère 2 dans le temps phylétique, le nombre de variantes se réduit à 360. Dans ces 360 cas, les convergences pour les caractères apparaîtront de 5-14 fois selon la variante. En acceptant le principe d'économie, je rejette les variantes

qui contiennent les 6-14 convergences et pour l'analyse suivante il reste 8 variantes avec 5 cas de convergences des caractères. Ce sont les variantes suivantes :

A	B	C	D	E	F	G	H
1	1	1	1	1	6	6	6
6	6	2	2	2	1	2	1
2	2	6	6	9	2	9	2
5	9	9	5	6	9	5	5
9	5	5	9	5	5	1	9
4	4	4	4	4	4	4	4

Le genre de la catégorie dépend d'une position des points de ramification de l'arbre phylogénétique ; donc, dans chacune de ces variantes les points de ramifications indiquent la possibilité de désigner chez les Phthiracaroidea des taxons depuis le degré « famille » jusqu'au degré « sous-

genre » ; toutefois les sous-genres sont toujours constitués des espèces des groupes VII et XI aussi bien que celles des groupes IX et X. Les groupes I, II, III, IV, V, VI, VII + XI, VIII, IX + X sont des genres. Le genre I est monotétique, parce qu'il est caractérisé par un caractère plésiomorphe qui chez les autres genres est dans l'état apomorphique. Les autres genres sont politétiques parce que chaque caractère permettant de définir un genre existe dans le même état dans un autre genre, mais toujours en combinant différemment les caractères restants.

Dans ces huit variantes les caractères apomorphiques apparaissent cinq fois dans quelques lignées phylogénétiques indépendantes et ils présentent un caractère de convergence ou de parallélisme. Ces phénomènes avec des limites indistinctes sont très fréquents et pas seulement chez

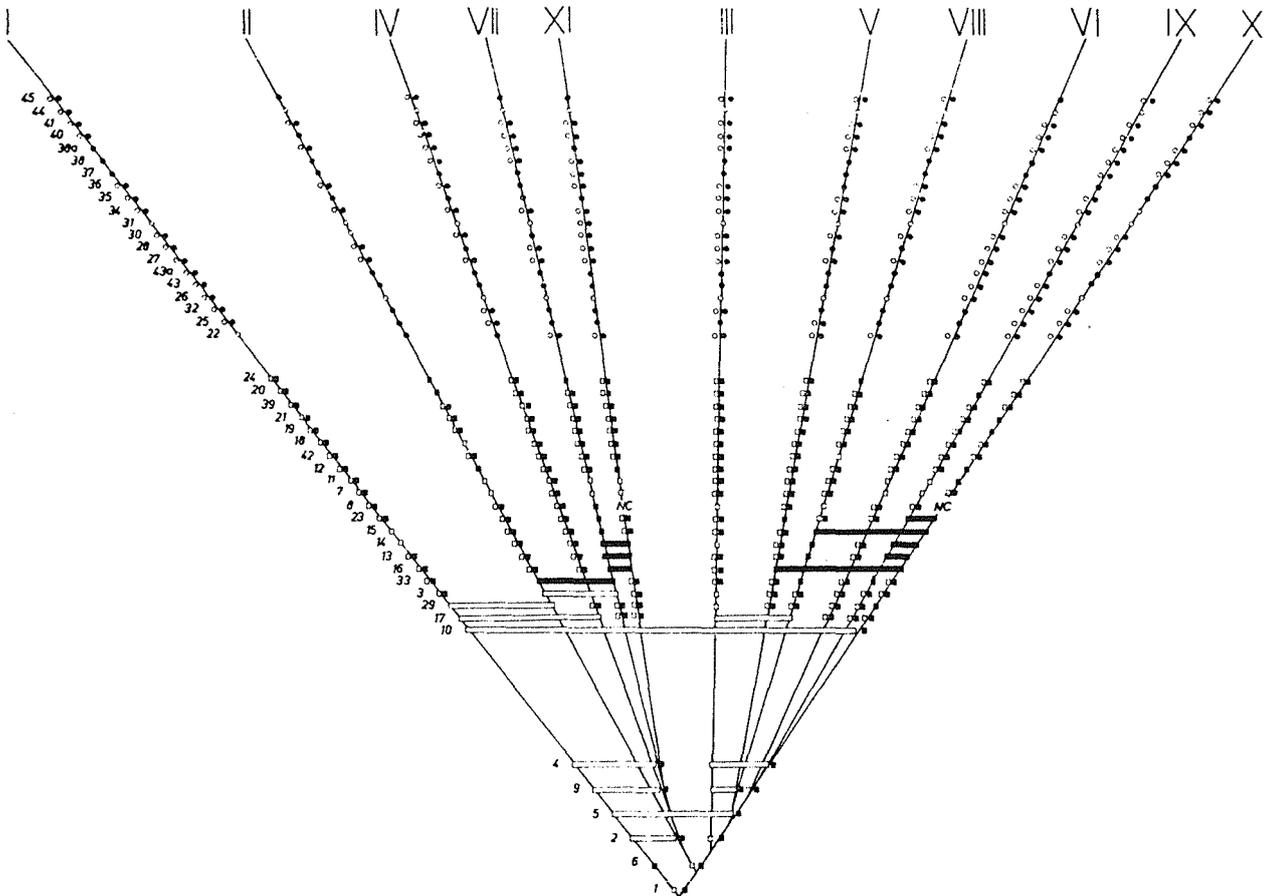


FIG. 4 : Cladogramme des Phthiracaroidea.

les Acariens. Cependant l'état ptychoïde apparaît dans deux lignées phylogénétiques principales d'Oribates, chez les Enarthronota et les Mixonomata. Une séparation des phénomènes est difficile parce que « le critère d'une absence d'apparement partagé » ne peut pas être précisé d'une façon unique (KUŹNICKI, URBANEK, 1970).

Mis dans les trois premières variantes (A, B, C) les « convergences » de caractères apomorphiques apparaissent trois fois dans les deux lignées phylogénétiques provenant directement de l'ancêtre commun et on peut supposer qu'ils sont un cas de parallélisme probable.

Dans les cinq variantes suivantes (D-H) les « convergences » qui apparaissent directement dans les lignées phylogénétiques provenant d'un ancêtre commun existent une ou deux fois, mais les « convergences » provenant d'ancêtre plus éloigné existent trois ou quatre fois.

Les trois premières variantes (A, B, C) des cladogrammes ne se distinguent pas d'une division en familles et en tribus, et les deux premières (A, B) en familles, en sous-familles, en tribus. Quoique les Phthiracaroida aient été examinés insuffisamment, les informations concernant leur répartition géographique peuvent aider à définir leur système. Admettant ceci on peut croire que le groupe VI a une répartition géographique plus proche de celle

des groupes IX et X. D'un autre côté le groupe VI est plus proche du groupe V (Fig. 5).

Il en résulte que les variantes les plus probables dans le cas du système des Phthiracaroida sont les variantes A (Fig. 4) et B. Cependant les faits suivants permettent d'accepter la variante A (Fig. 4). Le caractère 1 doit être le premier caractère qui discrimine les espèces, parce que seul ce caractère sépare les groupes I et X. Les caractères 2 et 5 sont prioritaires vis-à-vis du caractère 9. La disposition des poils génitaux est un caractère plus stable que la position du poil ad_1 . Chez certaines espèces la position du poil ad_1 est difficile à déterminer ; il occupe une position intermédiaire alors que la disposition des poils génitaux est bien distincte.

Dans la variante choisie, un des taxons — sous-famille (II, IV, VII + XI) partage l'état plésiomorphe (le caractère 6) ; c'est donc un exemple de symplesiomorphie, mais le deuxième taxon de la sous-famille (III, V, VIII, VI + X) partage l'état d'apomorphie de ce caractère ; c'est donc un exemple de synapomorphie.

Dans la variante choisie, je ne désigne pas les sous-tribus, parce que je suppose qu'une connaissance plus approfondie des espèces de différentes régions du monde permettra, à l'avenir, l'établissement des catégories dans les limites des sous-familles et des tribus établies.

		australienne	néotropicale	éthiopienne	orientale	paléarctique		néarctique
						Asie	Europe	
I	Phthiracarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
II	Plonaphacarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
IV	Hoplophthiracarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
VII + XI	Steganacarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
VII	S. (Rhacaplacarus)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
XI	S. (Steganacarus)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
III	Calyptophthiracarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
V	Austrophthiracarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
VIII	Protophthiracarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
VI	Notophthiracarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
IX + X	Atropacarus	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
IX	A. (Hoplophorella)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
X	A. (Atropacarus)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

FIG. 5 : Répartition géographique des genres et sous-genres selon les régions zoogéographiques.

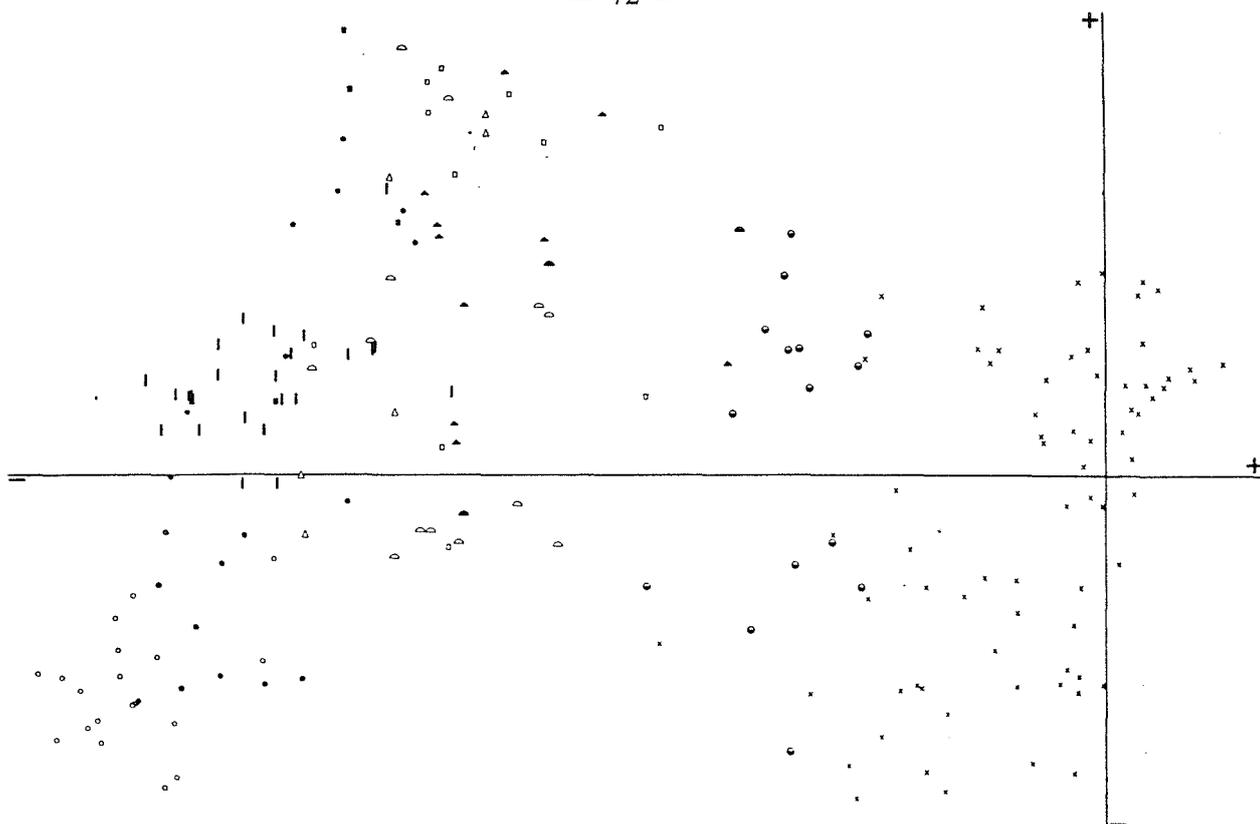


FIG. 6 : Ressemblance des espèces de Phthiracaroidea basée sur les composantes principales : × = groupe I, ● = groupe II, ○ = groupe III, ▽ = groupe IV, ▲ = groupe V, ▫ = groupe VI, ■ = groupe VII, △ = groupe VIII, ● = groupe IX, | = groupe XI, ○ = groupe X.

III. SYSTÈME DES PHTHIRACAROIDEA

superfamilia Phthiracaroidea Perty, 1841

 familia Phthiracaridae Perty, 1841

 subfamilia Phthiracarinae Perty, 1841

 tribus Phthiracarini Perty, 1841

 genus *Phthiracarus* Perty, 1839 (I)

 familia **Steganacaridae** fam. nov.

 subfamilia **Steganacarinae** subfam. nov.

 tribus **Plonaphacarini** trib. nov.

 genus *Plonaphacarus* gen. nov. (II)

 tribus **Steganacarini** trib. nov.

 genus *Hoplophthiracarus* Jacot, 1933
(IV)

 genus *Steganacarus* Ewing, 1917 (VII + XI)

 subgenus *Steganacarus* Ewing, 1917
(XI)

 subgenus **Rhacaplacarus** subgen. nov.
(VII)

 subfamilia **Atropacarinae** subfam. nov.

 tribus **Calyptophthiracarini** trib. nov.

 genus *Calyptophthiracarus* Aoki, 1980
(III)

 tribus **Atropacarini** trib. nov.

 genus *Austrophthiracarus* Balogh, Mahunka, 1978 (V)

 genus *Protophthiracarus* Balogh, 1972
(VIII)

 genus *Notophthiracarus* Ramsay, 1966
(VI)

 genus *Atropacarus* Ewing, 1917 (IX + X)

 subgenus *Atropacarus* Ewing, 1917 (X)

 subgenus *Hoplophorella* Berlese, 1923
(IX)

IV. UN ESSAI DE PROCÉDURE PHÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTIVE DANS LA CLASSIFICATION DES PHTHIRACAROIDEA

Pour grouper les 197 espèces de Phthiracaroidea du point de vue de leur ressemblance on construit le dendrite le plus court, à partir de la distance euclidienne. Ces distances ont été calculées pour 45 caractères (dans un espace à 45 dimensions). Pour présenter graphiquement le dendrite obtenu on applique la méthode des composantes principales (LEFEBVRE, 1976). Cette méthode permet de réduire les 45 caractères à deux composantes principales (de 45 dimensions à 2 dimensions). Les calculs ont été réalisés au Centre d'Information à l'Université Adam Mickiewicz à Poznań, à l'aide du Statistical Program Package (SPP).

On constate qu'il est impossible de réaliser une analyse discriminante des 11 groupes déterminés, à cause de l'homogénéité des données. Beaucoup de caractères déterminés reçoivent les mêmes valeurs à l'intérieur d'un ou d'un petit nombre de groupes. Il est impossible d'indiquer les distances de Mahalanobis entre les groupes.

Le groupe bien séparé est uniquement le groupe I, qui se distingue nettement du groupe X et XI. Les autres groupes, surtout IV, V, VI, VII, VIII ne peuvent pas se différencier sur le diagramme n° 6. En effet l'apparement réel des espèces sur le diagramme des composantes principales est obscurci par l'existence d'un grand nombre de caractères primitifs qui sont en réalité conservés indépendamment dans les lignées phylogénétiquement différentes. Les caractères ancestraux appartenant à de nombreux taxons, inutiles au cours de la procédure cladistique, constituent dans une approche phénétique une opposition pour les caractères apomorphiques. Alors une ressemblance désignée, qui est illustrée sur le diagramme 6, contient une composition de caractères plésiomorphiques et apomorphiques, de caractères régressifs (la réduction du poil *v'* du fémur I, du poil *d* au généal IV, la réduction des poils génitaux, etc.) et aussi bien de convergences et de parallélismes.

C'est pourquoi le graphique réalisé à partir des composantes principales pour 11 groupes et 45 ca-

ractères (Fig. 7) ou des dendrogrammes de la méthode du plus proche voisin, du voisin le plus lointain, de la médiane ou de la méthode du Ward ne donnent pas la parenté réelle des espèces. Ils réunissent p. ex. le groupe I avec III, malgré l'état plésio- et apomorphique différent du caractère 1, ou le groupe IV avec V, malgré l'état plésio- et apomorphique différent du caractère 6, ou ils présentent une ressemblance peu importante entre les groupes : II, IV, VII, XI (Figs. 8. 9).

Cette approche phénétique ne permet pas d'établir une classification naturelle, mais indique certaines tendances. L'image sur le diagramme 6 confirme les données de SHEALS (1969) basées sur d'autres méthodes numériques que celles utilisées ici pour le groupement des Phthiracaridae et Euphthiracaridae. Cet auteur a constaté l'existence à l'intérieur des Phthiracaridae de deux groupes séparés d'espèces, que *Steganacarus* et *Atropacarus* sont des groupes homogènes et *Hoplophthiracarus* et *Hoplophorella* ne sont pas des groupes naturels.

De la Fig. 6 il résulte que ces deux derniers genres ainsi que *Steganacarus* en liaison avec *Atropacarus*, sont des taxons paraphylétiques ou polyphylétiques (ASHLOCK, 1971 ; NELSON, 1971 ; HENNING, 1975).

La procédure évolutive exige que des taxons soient divisés par des lacunes aux dimensions distinctes. La grandeur de la lacune reste dans une proportion réciproque à la grandeur du taxon, afin qu'il existe un certain degré de différence (la distance entre les moyennes des deux groupes d'espèces) (MAYR, 1974).

En appliquant cette procédure il s'avère impossible de subdiviser les genres paraphylétiques *Hoplophthiracarus sensu* Jacot (1933) et *Hoplophorella sensu* Berlese (1923) et de réaliser une distribution pour des sous-familles différentes des sous-genres *Steganacarus* et *Atropacarus*. Dans la procédure cladistique la lacune n'est pas essentielle et même rejetée dans la définition du taxon géné-

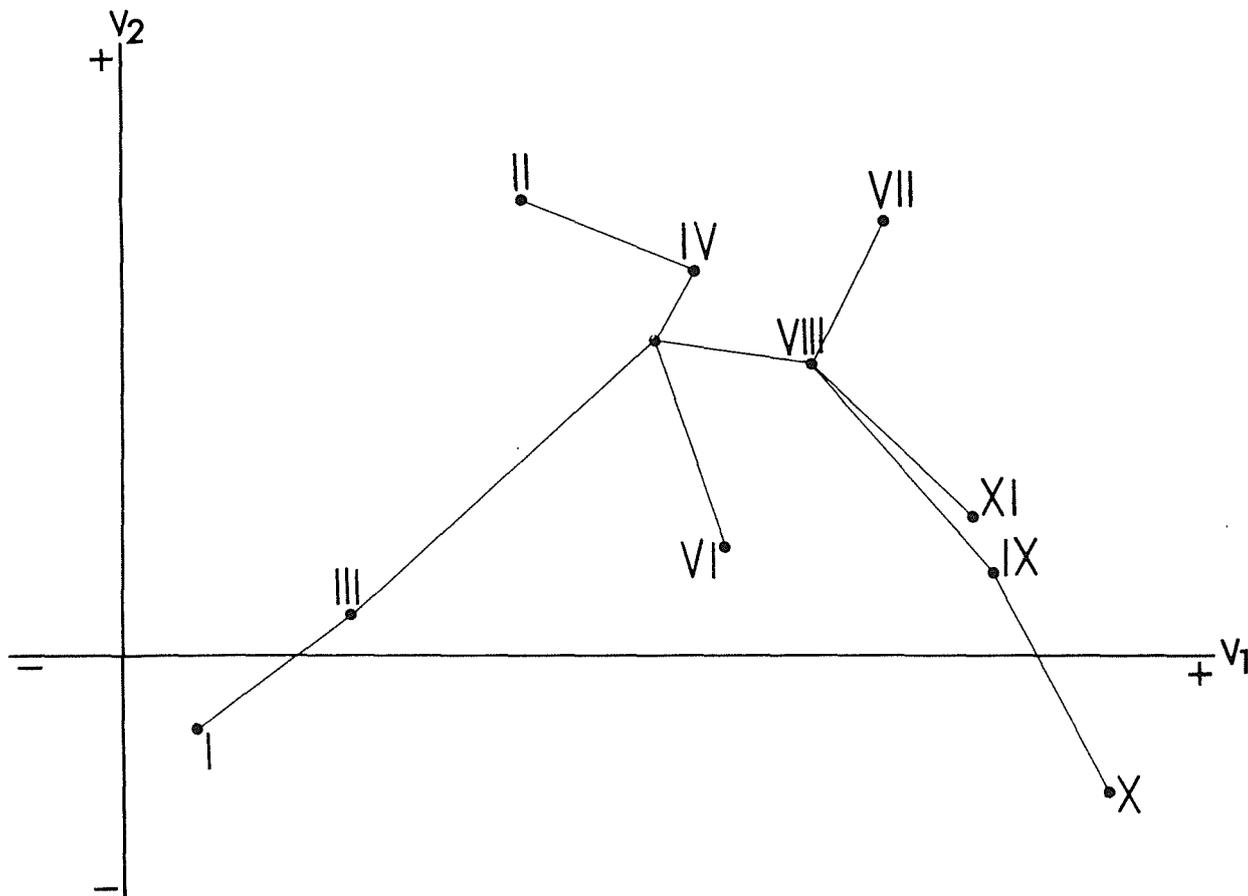
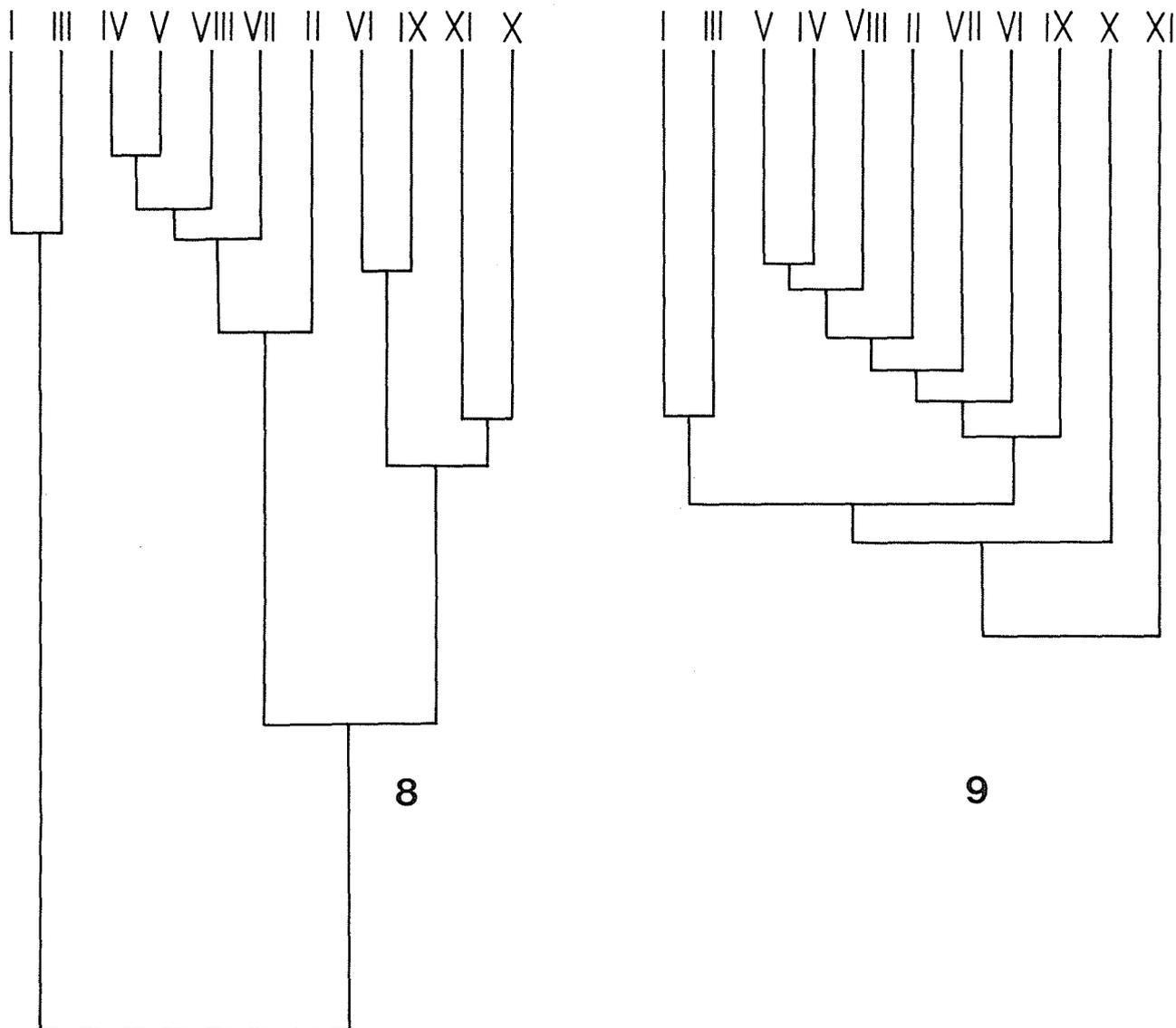


FIG. 7 : Ressemblance des onze groupes de Phthiracaroida basée sur les composantes principales.

rique (WILEY, 1979). Un recours éventuel, pour les considérations sur la classification des taxons des Phthiracaroida, des adaptations écologiques, d'un rôle adaptatif ou d'une évolution des niches écologiques, est impossible parce que c'est un groupe écologique homogène, compact dans la même niche écologique comme beaucoup d'autres Oribates ou les autres animaux du sol. La construction de l'appareil buccal est la même ; du point de vue trophique tous sont macrophytophages, et vivent dans les milieux où la matière organique est décomposée, principalement dans le sol forestier. Dans le même microhabitat, dans un échantillon de sol, qui ne dépasse souvent pas

50 cm³, apparaissent les unes à côté des autres les espèces de genres phylogénétiquement éloignés.

Le concept systématique de MAYR qui est une combinaison éclectique des éléments les plus importants de la classification phénétique et cladistique (BOCK, 1973 ; MAYR, 1982) est inacceptable dans le cas de Phthiracaroida parce que la ressemblance phénétique ne détermine pas une ressemblance génétique et ne témoigne pas d'une relation exacte de parenté entre les espèces. Le degré de ressemblance entre les espèces et une distante phylogénétique d'ancêtre commun ne sont pas corrélés (JANVIER *et al.*, 1981).



FIGS. 8, 9 : Dendrogrammes des onze groupes de Phthiracaroidea : 8. — à partir de la méthode Ward ; 9. — à partir de la méthode du plus proche voisin.

V. DIAGNOSES DES TAXONS DES PHTHIRACAROIDEA

Phthiracaroidea Perty, 1841

Genre type : *Phthiracarus* Perty, 1839.

Phthiracarea : PERTY, 1841.

Phthiracaroidea : GRANDJEAN, 1954 (*in part*), 1969.

HAMMEN, 1959 (*in part*). BALOGH, MAHUNKA, 1983.

Phthiracaridae : GRANDJEAN, 1954, 1969. HAMMEN, 1959.

Phthiracarinae : MICHAEL, 1898.

Phthiracarini : JACOT, 1930.

Dimensions : prodorsum 0,2-0,5 mm, notogaster 0,35-1,2 mm. Couleur blanchâtre, jaune, brune ou brunâtre. Ptychoïdes (prodorsum mobile par rapport au notogaster), sclérotisés seulement à la stase adulte. Corps lisse, ponctué ou couvert de concavités ou de protubérances. Chez les adultes,

les trachées sont attachées à la bothridie. Larves et nymphes avec des trichobothridies rudimentaires. Prodorsum avec les régions dorsale et latérale qui peuvent être fusionnées. Poils rostraux, lamellaires, interlamellaires et exobothridiques présents. Tous sauf les rostraux peuvent être vestigiaux. Au-dessus de la bothridie existe une écaille. Carène latérale longue, dépassant le sinus, fine jusqu'au sinus, courte jusqu'au rib ou absente. Les sillons à l'arrière du prodorsum existent ou sont absents. La forme du sensillus est variable : fusiforme, en bâton, en massue, en faucille (Fig. 1).

Le nombre de poils gastronomiques est d'au moins 15 paires et dans le cas de néotrichie quelques dizaines de paires. La forme des poils est variable. Ils sont lisses, longs, courts, étroits, couverts d'épines, en massue, en bâton, en feuille, etc. (Fig. 1). La glande latéro-abdominale existe. Les lyrifissures *ia*, *im*, *ip*, *ips* existent ou les lyrifissures *ip* et *ips* sont absentes. Poils vestigiaux f_1 et f_2 en général présents. Les poils adoraux au nombre de 3 paires sont présents chez l'adulte. Poils *h* au menton de l'infracapitulum de longueur variable. Gnathosoma du type sténarthre. Palpe avec 3 articles présentant la chaetotaxie : 2-2-7 et un solénidion. Chez les stases immatures, au fémur du palpe manque le poil inférieur. Chaetotaxie épimérique : 1-0-1-1.

Les plaques génito-aggénitale et ano-adanale sont larges. La longueur de la plaque génito-aggénitale ne dépasse pas 2,5 fois sa largeur. Le nombre de poils génitaux est de 9 paires, disposés selon deux rangées ou sur la même ligne (Fig. 2). Parfois 7 paires de poils génitaux. Une paire de poils aggénitaux. Le nombre de poils sur la plaque ano-adanale est d'au moins 5 disposées de manière variable (Fig. 2). Dans le cas de néotrichie il existe même plusieurs poils. Les poils adanaux peuvent être développés normalement ou bien sont minuscules ou vestigiaux.

La chaetotaxie des solénidions des pattes est toujours stable : I (2-1-3), II (1-1-2), III (1-1-0), IV (0-1-0). La chaetotaxie normale des poils est la suivante : I (1-4-2-5-17-1), II (1-3-2-3-12-1), III (2-2-1-2-10-1), IV (2-1-1-2-10-1). Souvent il y a réduction des poils *v'* au fémur I, des poils *s* au tarse I et II, et des poils *d* au gèneal IV.

Phthiracaridae Perty, 1841.

Phthiracarea : PERTY, 1841 (*in part*).
Hoplophoridae : BERLESE, 1896 (*in part*).
Phthiracaridae : HAMMEN, 1959 (*in part*).
Phthiracarinae : MICHAEL, 1898 (*in part*).

Genre type : *Phthiracarus* Perty, 1839.

Famille monotypique.

Surface du corps lisse, ponctuée (sauf *P. papillosus* Parry, 1979). La région dorsale du prodorsum n'est pas fusionnée avec la latérale. Carène latérale du prodorsum longue, dépassant ou atteignant le sinus. Dans de nombreux cas elle est plus courte. Sillons à l'arrière du prodorsum absents (quelques exceptions). Sensillus le plus souvent lisse, court, fusiforme ou arrondi au bout, ou long, filiforme sans tête distincte. Poils rostraux éloignés de l'extrémité du rostre. Poils interlamellaires toujours parallèles à la surface du prodorsum. Poils du prodorsum et du notogaster lisses, fins et longs, se rétrécissant au bout, aigus au bout. Il n'y a pas de carène sur le notogaster. Le nombre de poils gastronomiques est de 15 paires, rarement plus.

Poils génitaux formant deux rangées, poils g_6 - g_9 éloignés du limbe paraxial, poils g_6 habituellement à côté et au-dessus du poil g_5 .

Poils adanaux toujours écartés du limbe paraxial de la plaque, poils ad_1 et ad_2 normaux, minuscules ou vestigiaux. Il peut exister une néotrichie touchant les poils adanaux.

Poil *d* du tibia IV court, accolé avec le solénidion. Si le poil *v'* au fémur I est présent, il est long. Poil *ft''* du tarse I normal.

Phthiracarinae Perty, 1841.

Phthiracarinae : Michael, 1898 (*in part*).

Phthiracarini Perty, 1841.

Phthiracarini : Jacot, 1930 (*in part*).

Phthiracarus Perty, 1839.

Hoplophora : C. L. KOCH, 1836 (*in part*).
Hoploderma : MICHAEL, 1898 (*in part*).

Phthiracarus : JACOT, 1930 (*in part*). HAMMEN, 1959 (*in part*). PARRY, 1979 (non *Phthiracarus* : MICHAEL, 1898).

Neophthiracarus : BALOGH, CSISZAR, 1963, syn. nov.

Archiphthiracarus : BALOGH, MAHUNKA, 1979, syn. nov.

Metaphthiracarus : AOKI, 1980, syn. nov.

Paraphthiracarus : AOKI, 1980, syn. nov.

Neoprotophthiracarus : MAHUNKA, 1980, syn. nov.

Microphthiracarus : MAHUNKA, 1982, syn. nov.

Espèce type : *Phthiracarus contractilis* Perty, 1841.

(= *Hoplophora laevigata* C. L. Koch, 1841).

Les diagnoses de la sous-famille, de la tribu et du genre sont les mêmes que la famille.

Steganacaridae fam. nov.

Genre type : *Steganacarus* Ewing, 1917.

Famille hétérogène, tous les caractères morphologiques existent dans des états variables.

Surface du corps habituellement couverte de concavités ou de protubérances ; sillons à l'arrière du prodorsum habituellement présents. Carène latérale du prodorsum rarement longue, dépassant le sinus. Poils de forme variable ; s'ils sont lisses, ils sont spiniformes ou flagelliformes ; le plus souvent, ils sont couverts d'épines et en bâton, en massue ou en feuille. Habituellement 9 paires de poils génitaux.

Steganacarinae subfam. nov.

Genre type : *Steganacarus* Ewing, 1917.

Le sensillus n'est jamais fusiforme ou arrondi au bout. Poils génitaux disposés selon deux rangées ou les poils g_7-g_9 formant avec les poils g_1-g_5 une seule rangée ; le poil g_6 est toujours écarté du limbe paraxial de la plaque génito-aggénitale. Toujours 9 paires de poils génitaux. Poils adanaux éloignés ou proches du limbe paraxial de la plaque ano-adanale. Poils adanaux normaux. Poil ft'' du tarse I normal. Poil d du tibia IV long, indépendant du solénidion.

Plonaphacarini trib. nov.

Hoplophthiracarus : JACOT, 1933 (*in part*).

Genre type : **Plonaphacarus** gen. nov.

La région dorsale du prodorsum n'est pas fusionnée avec la latérale. Poils rostraux implantés loin de l'extrémité du rostre. Longueur du poil exobothridique/longueur du prodorsum $< 0,07$. Poils interlamellaires disposés perpendiculairement à la surface du prodorsum. Le nombre de poils gastronomotiques est de 15 paires. Il n'y a que deux lyrifissures, ia et im . Poils h de l'infracapitulum plus courts que la distance les séparant. Poils génitaux disposés selon deux rangées, poils g_7-g_9 toujours éloignés du limbe paraxial, poil g_6 à côté et au-dessus du poil g_5 . Poils adanaux éloignés du limbe paraxial de la plaque ano-adanale ; toujours 5 paires de poils anaux et adanaux. Poil d du fémur I situé loin de l'extrémité distale de l'article. Poils v' du fémur I et poil l du gèneal IV présents.

Plonaphacarus gen. nov.

Hoplophthiracarus Jacot, 1933 (*in part*).

Espèce type : *Hoplophthiracarus eximius*
Niedbala, 1982.

La diagnose du genre est la même que celle de la tribu.

Steganacarini trib. nov.

Genre type : *Steganacarus* Ewing, 1917.

Surface du corps habituellement couverte de concavités. Sillons à l'arrière du prodorsum habituellement présents. Poils génitaux g_7-g_9 proches du limbe paraxial et formant avec les poils g_1-g_5 une rangée ou à peu près. Poil g_6 écarté du limbe et situé à côté du poil g_5 ou au-dessus de ce poil. Dans ce dernier cas, la distance entre g_6-g_5 est plus courte que celle qui sépare g_5-g_4 . Poils ad_1 et

ad_2 éloignés du limbe paraxial ou proches du limbe ; dans ce cas, ils forment une rangée avec les poils anaux. La néotrichie des poils sur la plaque ano-adanale peut s'observer.

Hoplophthiracarus Jacot, 1933.

Hoplophthiracarus : JACOT, 1933 (*in part*).
Protophthiracarus : BALOGH, 1972 (*in part*).

Espèce type : *Hoploderma histricinum*
Berlese, 1908.

Surface du corps habituellement couverte de concavités. La région dorsale du prodorsum n'est pas fusionnée avec la latérale. Sillons à l'arrière du prodorsum habituellement présents. Poils interlamellaires implantés plus ou moins perpendiculairement à la surface du prodorsum. Poils lamellaires habituellement très courts. Forme du sensillus habituellement du type « *histricinus* ». Poils c_1 au notogaster plus courts que la distance entre les poils c_1-d_1 . Poils vestigiaux f_1 au-dessus des poils h_1 . Poils génitaux toujours au nombre de 9 paires. Poils adanaux éloignés du limbe paraxial et le poil ad_1 est plus long que les poils anaux. Tous les poils sur la plaque ano-adanale normaux. La néotrichie des poils adanaux peut s'observer. Poil d du fémur I habituellement à l'extrémité distale de l'article.

Steganacarus Ewing, 1917.

Hoplophthiracarus : JACOT, 1933 (*in part*).

Espèce type : *Hoploderma anomala*
Berlese, 1883.

Surface du corps couverte de concavités. Carène latérale du prodorsum ne dépassant pas le sinus. Sillons à l'arrière du prodorsum présents. Poils gastronotiques au nombre de 15 paires. Poil ad_1 près du limbe paraxial formant une rangée avec les poils anaux. Poil ad_2 situé près des poils anaux ou déplacé vers le limbe paraxial et formant alors avec les poils anaux et ad_1 une rangée. Toujours

5 poils sur la plaque ano-adanale, normaux. Poils v' du fémur I et poil l du génuat présents.

Steganacarus (*Rhacaplacarus*) subgen. nov.

Hoplophorella : BERLESE, 1923 (*in part*).

Espèce type : *Hoplophorella amoena*
Niedbala, 1983.

Poils lamellaires et poils exobothridiques courts. Longueur du poil lamellaire/longueur du prodorsum $< 0,18$; longueur du poil exobothridique/longueur du prodorsum = ou $< 0,07$. Poils h de l'infra capitulum plus courts que la distance les séparant. Poil ad_2 déplacé vers le bord paraxial. La distance entre le poil ad_2 et les poils anaux est égale à la distance séparant les poils anaux du limbe paraxial. Poil v' du fémur I court ; longueur $v''/longueur\ v' =$ ou $> 2,25$.

Steganacarus (*Steganacarus*) Niedbala, 1983.

Steganacarus : EWING, 1917. *Hoplophora* : C. L. KOCH, 1841 (*in part*). *Hoploderma* : MICHAEL, 1898 (*in part*). *Tropacarus* : EWING, 1917. *Trychycho-phora* : BERLESE, 1923. *Calhoplophora* : BERLESE, 1923. *Cunliffacarus* : BERNINI, 1970.

Espèce type : *Hoploderma anomala*
Berlese, 1883.

Poil ad_2 déplacé vers le limbe paraxial et formant une rangée avec les poils anaux et poil ad_1 . Poil d du fémur I déplacé vers l'extrémité distale de l'article.

Atropacarinae subfam. nov.

Genre type : *Atropacarus* Ewing, 1917.

Carène au notogaster absente. Poils génitaux disposés selon deux rangées ou tous les poils formant une seule rangée. Poils adanaux éloignés ou proches du limbe paraxial. Poil d du tibia IV minuscule et accolé au solénidion ou absent.

Calyptophthiracarini trib. nov.

Genre type : *Calyptophthiracarus* Aoki, 1980.

La région dorsale du prodorsum n'est pas fusionnée avec la latérale. Les sillons à l'arrière du prodorsum manquent. Poils rostraux implantés loin de l'extrémité du rostre. La néotrichie des poils gastronomotiques et poils adanaux s'observe parfois. Poils génitaux disposés selon deux rangées ; poils g_6 à côté ou même au-dessus du poil g_4 . Toujours 9 paires de poils génitaux. Poils adanaux éloignés du limbe paraxial de la plaque. Tous ces poils sont normaux. Poil v' du fémur I présent.

Calyptophthiracarus Aoki, 1980.

Hoplophthiracarus : JACOT, 1933. *Hauserophthiracarus* : MAHUNKA, 1982, syn. nov.

Espèce type* : *Calyptophthiracarus mitratus* Aoki, 1980.

Diagnose identique à celle de la tribu.

Atropacarini trib. nov.

Genre type : *Atropacarus* Ewing, 1917.

La carène latérale du prodorsum ne dépasse pas le sinus. Poils génitaux formant une rangée, ou les poils g_7-g_9 déplacés vers le limbe paraxial ; poil g_6 éloigné du limbe.

Austrophthiracarus Balogh, Mahunka, 1978.

Hoplophthiracarus : JACOT, 1933 (*in part*). *Antarctophthora* : MAHUNKA, 1980 syn. nov. *Fuegiphthora* : MAHUNKA, 1980 syn. nov. *Phthirarica* : MAHUNKA, 1982 syn. nov.

Espèce type : *Austrophthiracarus radiatus* Balogh, Mahunka, 1978.

La région dorsale du prodorsum n'est pas fusionnée avec la latérale. Poils lamellaires courts ; longueur des poils lamellaires/longueur du prodorsum $< 0,18$. Poil c_1 du notogaster plus court que la distance entre les poils c_1-d_1 . Néotrichie des poils gastronomotiques et des poils adanaux. Poils g_7-g_9 déplacés vers le limbe paraxial et formant presque une rangée avec les poils g_1-g_5 ; poil g_6 éloigné du limbe et situé au-dessus du poil g_5 . S'il est situé au-dessous de ce poil, la distance entre g_6-g_5 est plus courte qu'entre g_5-g_4 . Toujours 9 paires de poils génitaux. Poil ad_1 écarté du limbe paraxial et plus long que les poils anaux. Poil ad_2 écarté du limbe ; poils adanaux normaux. Poil ft'' du tarse I normal.

Protrophthiracarus Balogh, 1972.

Hoplophorella : BERLESE, 1923 (*in part*).

Espèce type : *Neophthiracarus chilensis* Balogh, Mahunka, 1967.

Surface du corps couverte de concavités. Sillons à l'arrière du prodorsum présents. La région dorsale du prodorsum n'est pas fusionnée avec la latérale. Poils exobothridiques courts ou vestigiels. Une néotrichie des poils du notogaster et des poils de la plaque ano-adanale peut s'observer. Poils c_1 plus courts que la distance entre les poils c_1-d_1 . Poils g_7-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial et formant une rangée avec les poils g_1-g_5 (parfois un de ces poils n'est pas déplacé). Poil g_6 écarté du limbe et situé à côté du poil g_5 ou au-dessus de celui-ci. Toujours 9 paires de poils génitaux. Poils sur la plaque ano-adanale normaux. Poil ad_1 déplacé vers le limbe paraxial et formant une rangée avec les poils anaux, poil ad_2 éloigné du limbe. Poil v' du fémur I court (longueur

* *Calyptophthiracarus mitratus*, *Austrophthiracarus radiatus* et *Neophthiracarus chilensis* sont des espèces atypiques au sein des genres à cause de la néotrichie des poils gastronomotiques. Mais en accord avec le Code International de Nomenclature Zoologique, comme elles appartiennent à ces genres, elles doivent rester leurs espèces types et leurs noms génériques doivent être appliqués.

$v''/v' =$ ou $> 2,25$). Poil ft'' du tarse I normal. Poil l du génuat présent.

Notophthiracarus Ramsay, 1966.

Hoplophthiracarus : JACOT, 1933 (*in part*).

Espèce type : *Phthiracarus maculatus* Trägårdh, 1931.

Je ne connais pas l'espèce type. Le dessin de TRÄGÅRDH est inexact. *N. australis* qui a été décrit par RAMSAY (1966) appartient sans doute à ce genre.

15 paires de poils gastronomiques. Poils génitaux au nombre de 9 paires. Poils génitaux sur une même ligne, poil g_6 plus éloigné de g_5 que la distance séparant g_5-g_4 ou g_3-g_4 . 5 paires de poils sur la plaque ano-adanale. Poils ad_1 et ad_2 éloignés du limbe paraxial, normaux, minuscules ou vestigiaux. Poil v' du fémur I toujours présent et minuscule (longueur $v''/v' =$ ou $> 2,25$). Poil ft'' normal. Poil l du génuat IV toujours présent.

Atropacarus Ewing, 1917.

Espèce type : *Hoplophora stricula*
C. L. Koch, 1836.

Surface du corps couverte de concavités. Sillons à l'arrière du prodorsum présents. Poil lamellaires minuscules (longueur des poils lamellaires/longueur du prodorsum $< 0,18$). Poils génitaux situés sur une même ligne ou presque, poil g_6 plus éloigné de g_5 que la distance séparant g_5-g_4 . Poil ad_1 toujours proche du limbe paraxial, formant une rangée avec les poils anaux. Poil ad_2 éloigné

ou proche du limbe paraxial. Poil v' du fémur I minuscule (longueur $v''/v' =$ ou $> 2,25$).

Atropacarus (Hoplophorella) stat. nov.

Hoplophorella BERLESE, 1923 (*in part*).

Espèce type : *Hoplophorella cucullatum*
Ewing, 1909.

Poils gastronomiques au nombre de 15 paires. Il n'y a que deux lyrifissures, ia et im . 9 paires de poils génitaux. 5 paires de poils sur la plaque ano-adanale. Poil ad_2 plus ou moins éloigné du limbe paraxial.

Atropacarus (Atropacarus) stat. nov.

Atropacarus : EWING, 1917. *Atropacarus* : KAMILL, BAKER 1980. *Steganacarus* : AUCT. (*in part*). *Hoplo-derma* : MICHAEL, 1898 (*in part*). *Rafacarus* : NIEDBALA, 1981 syn. nov. *Steganacarus (Atropacarus)* : NIEDBALA, 1983.

Carène latérale du prodorsum habituellement absente. Sensillus long. Poils rostraux à l'extrémité du rostre. Le nombre de poils au notogaster est de 16 paires ou plus. Poil vestigial f_1 toujours au-dessous du poil h_1 . Lyrifissure im au-dessous de la ligne $cp-h_3$. Poil ad_2 déplacé du limbe paraxial et formant une rangée avec les poils anaux et le poil ad_1 . Poils sur la plaque ano-adanale normaux. Une néotrichie touchant les poils adanaux peut s'observer. Poil d du fémur I placé à l'extrémité distale de l'article. Poils a'' du tarse I et a'' du tarse II non recourbés à l'extrémité.

VI. CLEF POUR LES GENRES ET SOUS-GENRES DES PHTHIRACAROIDEA

- | | |
|--|---|
| 1. 4 poils (ad_1 , an_1 , an_2 , ad_2) formant une rangée à proximité du limbe paraxial de la plaque ano-adanale. | 2 |
| — Moins de 4 poils à proximité du limbe paraxial de la plaque. | 3 |
2. Poil d du tibia IV long, indépendant du solénidion. Poils génitaux g_7-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial de la plaque génito-aggénitale et formant une rangée ou à peu près avec les poils g_1-g_5 ; poil g_6 non déplacé et situé à côté du poil g_5 ou au-

- dessus de ce poil ; s'il est situé au-dessous du poil g_5 , la distance entre g_6-g_5 est plus courte que la distance entre g_5-g_4 *Steganacarus (Steganacarus)*
- Poil d du tibia IV court, accolé au solénidion. Poils génitaux situés sur la même ou presque sur la même rangée, à proximité du limbe paraxial ; la distance entre poils g_6-g_5 est plus longue que la distance entre g_5-g_4 *Atropacarus (Atropacarus)*
3. 3 poils (ad_1 , an_1 , an_2) formant une rangée et à égale distance, à proximité du limbe paraxial de la plaque ano-adanale ; le poil ad_1 n'est pas plus long que les poils anaux. 4
- 2 poils (an_1 , an_2) situés à proximité du limbe paraxial de la plaque ano-adanale ; si le poil ad_1 est rapproché du limbe paraxial du côté des poils anaux, il est plus long que les poils anaux. 6
4. Poil d du tibia IV long, indépendant du solénidion. Poils génitaux g_7-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial et formant presque une rangée avec les poils g_1-g_5 ; poil g_6 éloigné du limbe et situé à côté ou au-dessus du poil g_5
Steganacarus (Rhacaplacarus)
- Poil d du tibia IV court, accolé au solénidion. Poils génitaux g_6-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial formant une rangée ou presque avec les poils g_1-g_5 ou les poils g_7-g_9 , au moins déplacés vers le limbe ; le poil g_6 éloigné du limbe. 5
5. Poils génitaux g_7-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial et formant une rangée ou presque avec les poils g_1-g_5 ; poil g_4 éloigné du limbe paraxial et situé à côté ou au-dessus du poil g_5
Protophthiracarus
- Poils génitaux formant une rangée ou presque située à proximité du limbe paraxial, la distance séparant g_6-g_5 est plus grande que la distance séparant g_5-g_4 *Atropacarus (Hoplophorella)*
6. Poil d du tibia IV long, indépendant du solénidion. 7
- Poil d du tibia IV court, accolé au solénidion. 8
7. Poils génitaux disposés selon deux rangées ; g_6-g_9 toujours éloignés du limbe paraxial ; poil g_6 au-dessus du poil g_5 *Plonaphacarus*
- Poils génitaux g_7-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial et formant une rangée ou presque avec les poils g_1-g_5 ; poil g_6 éloigné du limbe paraxial et situé à côté ou au-dessus du poil g_5 ; s'il est situé au-dessous du g_5 , la distance séparant g_5-g_6 est plus courte que la distance séparant g_5-g_4
Hoplophthiracarus
8. Poils génitaux disposés selon deux rangées ; poils g_6 au-dessus ou à côté du poil g_5 ; sillons à l'arrière du prodorsum présents. 9
- Poils génitaux déplacés du côté du limbe paraxial et formant une rangée ou presque, ou poil g_7-g_9 déplacés du côté du limbe, le poil g_6 restant éloigné du limbe ; sillons à l'arrière du prodorsum présents ou absents. 10
9. Poils du notogaster lisses, se rétrécissant étroitement, pointus à leur extrémité. *Phthiracarus*
- Poils du notogaster couverts d'épines ; s'ils sont lisses, ils sont courts et spiniformes.
Calyptophthiracarus
10. Poils génitaux g_7-g_9 déplacés du côté du limbe paraxial et formant une rangée avec les poils g_1-g_5 ; poil g_6 au-dessus du poil g_5 ; s'il est au-dessous du poil g_5 , la distance séparant g_6-g_5 est plus courte que la distance séparant g_5-g_4 . Une néotrichie touchant les poils ano-adanaux et gastroniques existe.
Austrophthiracarus
- Poils génitaux disposés sur une rangée ou presque à proximité du limbe paraxial ; la distance séparant g_6-g_5 est plus grande que la distance séparant g_5-g_4 ou g_4-g_3 . Il n'y a pas de néotrichie touchant les poils ano-adanaux et gastroniques.
Notophthiracarus

VII. COMMENTAIRES SUR LES GENRES MIS EN SYNONYMIE

Si on admet le principe que le genre est une unité phylogénétique on doit bien reconnaître que la majorité des taxons de cette catégorie a été désignée jusqu'à présent de manière artificielle.

Trois genres : *Hoplophorella sensu* BERLESE, 1923, *Hoplophthiracarus* Jacot, 1933 et *Steganacarus* Ewing, 1917 (*sensu lato* avec *Atropacarus* Ewing, 1917) sont des taxons paraphylétiques typiques partageant les mêmes caractères plésiomorphiques et réunissant des groupes d'espèces prove-

nant de différentes lignées phylogénétiques. Chez *Tropacarus* Ewing, 1917 le caractère morphologique unique qui distingue ce genre est la présence d'une carène au notogaster. Cependant, ce caractère est variable, certaines espèces, p. ex. *S. (S.) brevopilus* (Berlese, 1924), ont seulement cette carène à l'arrière du notogaster.

Quoique la néotrichie soit un caractère évolué (HAMMEN, 1981 ; WOAS, 1981), GRANDJEAN (1950) avait remarqué qu'elle ne peut être un

caractère de distinction entre les genres. La création de genres basée sur la néotrichie permet de décrire des nouveaux genres à partir des paires de poils adanaux additionnelles. Mais le nombre de poils sur la plaque ano-adanale est variable, même au sein d'une population (NIEDBAŁA, 1982 b). Définir seulement un genre à partir de la néotrichie c'est risquer de créer un taxon paraphylétique. On a constaté que la néotrichie apparaît de façon indépendante dans les différentes lignées phylogénétiques et chaque genre présentant la néotrichie peut renfermer dans le genre convenable. Ainsi : *Neopthiracarus*, *Metaphthiracarus* et *Neoprotophthiracarus* chez *Phthiracarus* ; *Antarctoplophora*, *Fueogoplophora* et *Phthirarica* chez *Austrophthiracarus* ; *Hauserophthiracarus* chez *Calyptophthiracarus* ; *Rafacarus* chez *Atropacarus*.

Le genre *Phthiracarus*, monotypique dans la famille des Phthiracaridae, est un « grand » taxon, très riche en espèces. Mais il est difficile de trouver un argument pour subdiviser ce genre. On a fait des essais (FEIDER, SUCIU, 1957 ; HAMMEN, 1965 ; SHEALS, 1969 ; PARRY, 1979) s'appuyant sur la forme du sensillus, la forme des poils ad_1 et ad_2 , le nombre de lyrifissures, l'implantation du poil vestigial f_1 , la présence du poil v' au fémur I, du poil l au génual IV, la présence d'une apophyse génitale, la grandeur du corps, la distance entre les poils rostraux. Mais l'analyse de ces caractères démontre qu'ils ne sont pas corrélés et ne peuvent donc pas servir pour grouper les espèces. Ces caractères apparaissent dans des états variables dans les autres lignées phylogénétiques, en dehors du genre *Phthiracarus*. A part le nombre de lyrifissures, il est difficile, voire impossible de définir l'état primitif ou dérivé des caractères en présence. Enfin certains caractères sont variables dans une même population p. ex. la forme des poils ad_1 et ad_2 , la présence du poil v' au fémur I et du poil l au tibia IV, l'implantation du poil vestigial f_1 . *Archiphthiracarus* (= *Paraphthiracarus*) a été distingué à partir des poils ad_1 et ad_2 normalement constitués. Ce caractère est variable. Pour quelques espèces, j'ai trouvé dans une même population des individus avec ces poils à l'état vestigial, ou

minuscule ou normal ou encore d'un côté bien développés alors que de l'autre ils étaient vestigiaux. De plus la réduction que montrent ces poils est un exemple de régression et par là constitue un caractère dont la valeur sur le plan systématique est peu importante (MAYR, 1974). Le genre *Micropthiracarus* n'a pratiquement aucun caractère le distinguant du genre *Phthiracarus* dans la diagnose de MAHUNKA (1982). Les genres *Mesophthiracarus* Els et *Afrophthiracarus* sont des *nomina nuda*.

TRAVAUX CITÉS

- AOKI (J.), 1980. — A revision of the Oribatid mites of Japan. I. The families Phthiracaridae and Oribotritidae. — Bull. Inst. Envir. Sci. Techn., Yokohama, 6 (2) : 1-88.
- ASHLOCK (P. D.), 1971. — Monophyly and associated terms. — Syst. Zool., 20 : 63-69.
- BALOGH (J.), 1972. — The Oribatid genera of the World. — Akad. Kiado, Budapest, 1-188.
- BALOGH (J.), CSISZAR (J.), 1963. — The Zoological Results of Gy. Topál's Collectings in South Argentina. 5. Oribatei (Acarina). — Ann. hist.-nat. Mus. hung., Budapest, 55 : 463-485.
- BALOGH (J.), MAHUNKA (S.), 1967. — The Scientific Results of the Hungarian Soil Expedition to South America. 2. *Notophthiracarus chilensis* n. gen., n. sp. (Acari). — Opusc. Zool., Budapest, 7 (2) : 43-45.
- BALOGH (J.), MAHUNKA (S.), 1978. — Data to the Oribatid fauna of Australia. — Opusc. Zool., Budapest, 15 (1-2) : 31-49.
- BALOGH (J.), MAHUNKA (S.), 1979. — New Taxa in the System of the Oribatida (Acari). — Ann. hist.-nat. Mus. nat. hung., Budapest, 71 : 279-290.
- BALOGH (J.), MAHUNKA (S.), 1983. — Primitive Oribatids of the Palaearctic Region. — Akad. Kiado, Budapest, 1-372.
- BERLESE (A.), 1883. — Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. — Padova, 6 : 5.
- BERLESE (A.), 1896. — Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Ordo Cryptostigmata (Oribatidae). (Cryptostigmata II). — Portici : 1-96.
- BERLESE (A.), 1908. — Elenco di genera e specie nuove di Acari. — Redia, 5 : 1-15.
- BERLESE (A.), 1923. — Centuria sesta di Acari nuovi. — Redia, 15 : 237-262.

- BERNINI (F.), 1970. — Notulae Oribatologicae. III. Redescrizione di *Steganacarus brevopilus* (Berlese) e note sui generi *Tropacarus* e *Steganacarus* (Acarida, Oribatei). — Redia, **52** : 1-21.
- BOCK (W. J.), 1973. — Philosophical foundation of classical evolutionary classification. — Syst. Zool., **22** (4) : 375-392.
- DUGÈS (A. L.), 1834. — Recherches sur l'ordre des Acariens. Troisième Mémoire. — Ann. Sci. Nat., **2** : 18-63.
- ELDRIDGE (N.), CRACRAFT (J.), 1980. — Phylogenetic patterns and evolutionary process, method and theory in comparative biology. — Columbia University Press, New York, 1-349.
- EWING (H. E.), 1909. — New American Oribatoidea. — J. N. Y. ent. Soc., New York, **17** (3) : 116-136.
- EWING (H. E.), 1917. — A synopsis of the genera of beetle mites with special reference to the North American fauna. — Ann. ent. Soc. America, Columbia, Ohio, **10** (2) : 117-132.
- FEIDER (Z.), SUCIU (I.), 1957. — Contribution la cunoasterea Oribatidelor (Ăcari) Din R. P. R. — Familia Phthiracaridae Perty 1841. — Stud. Cercet sti., Iași, **8** (1) : 23-48.
- GRANDJEAN (F.), 1935. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. — Bull. Soc. zool. France, **60** : 6-39.
- GRANDJEAN (F.), 1946. — Les Enarthronota (Acarieus). Première série. — Ann. Sci. nat. Zool., **11** (8) : 213-248.
- GRANDJEAN (F.), 1950. — Étude sur les Lohmanniidae (Oribates, Acariens). — Arch. zool. exp. gén., **87** : 95-162.
- GRANDJEAN (F.), 1954. — Essai de classification des Oribates (Acarieus). — Bull. Soc. zool. France, **78** : 421-446.
- GRANDJEAN (F.), 1965 a. — Nouvelles observations sur les Oribates (4^e série). — Acarologia, **7** (1) : 91-112.
- GRANDJEAN (F.), 1965 b. — Complément à mon travail de 1953 sur la classification des Oribates. — Acarologia, **7** (4) : 713-734.
- GRANDJEAN (F.), 1967. — Nouvelles observations sur les Oribates (5^e série). — Acarologia, **9** (1) : 242-272.
- GRANDJEAN (F.), 1969. — Considération sur le classement des Oribates. Leur division en 6 groupes majeurs. — Acarologia, **11** (1) : 127-153.
- HAMMEN (L. van der), 1959. — Berlese's Primitive Oribatid Mites. — Zool. Verh., Leyden, **40** : 1-93.
- HAMMEN (L. van der), 1965. — The Oribatid family Phthiracaridae. IV. The leg chaetotaxy of *Phthiracarus anonymum* Grandjean. — Acarologia, **7** (2) : 376-381.
- HAMMEN (L. van der), 1981. — Numerical changes and evolution in Actinotrichid mites (Chelicerata). — Zool. Verh., Leiden, **182** : 1-47.
- HAMMEN (M.), WALLWORK (J. A.), 1979. — A review of the world distribution of oribatid mites (Acari : Cryptostigmata) in relation to continental drift. — Biol. Skrifter, København, **22** (4) : 1-31.
- HENNIG (W.), 1975. — Cladistic analysis or cladistic classification ? A Reply to Ernst MAYR. — Syst. Zool., **24** (2) : 244-256.
- JACOT (A. P.), 1930. — Oribatid mites of the subfamily Phthiracarinae of the Northeastern United States. — Proc. Boston Soc. nat. Hist., Boston, **39** (6) : 209-261.
- JACOT (A. P.), 1933. — Phthiracarid mites of Florida. — J. Elisha Mitch. sci. Soc., Chapel Hill, **48** (2) : 232-267.
- JANVIER (P.), TASSY (P.), THOMAS (H.), 1980. — Le cladisme. — La Recherche, **117** : 1396-1406.
- KAMILL (B. W.), BAKER (A. S.), 1980. — The genus *Atropacarus* Ewing (Acari : Cryptostigmata). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), **39** (3) : 189-204.
- KNÜLLE (W.), 1957. — Morphologische und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen zum phylogenetischen System der Acari : Acariformes Zachv. I. Oribatei : Malaconothridae. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, **33** (1) : 97-213.
- KOCH (C. L.), 1836-1841. — Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden.
- KUŹNICKI (L.), URBANEK (A.), 1970. — Zasady nauki o ewolucji. II. — PWN, Warszawa, 1-737.
- LEFEBVRE (J.), 1976. — Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. — Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, 1-219.
- MAHUNKA (S.), 1980. — Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XXXVIII. Oribatids (Acari) from Monte Susana (Tierra del Fuego, Argentina). — Rev. suisse zool., **87** (1) : 155-181.
- MAHUNKA (S.), 1982. — Oribatids from the eastern part of the Ethiopian Region (Acari). I. Acta zool. Acad. Sci. hung., **28** (3-4) : 293-336.
- MAHUNKA (S.), 1982. — Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XLIV. Oribatida Americana 5 : Costa Rica (Acari). — Arch. Sci., Genève, **35** (2) : 179-193.
- MAYR (E.), 1974. — Podstawy systematyki zwierzat. — PWN, Warszawa, 1-452.
- MAYR (E.), 1982. — The growth of biological thought diversity, evolution, and inheritance. — Harvard University Press, Cambridge Mass., London, 1-974.
- MICHAEL (A. D.), 1898. — Oribatidae. — Das Tierreich, Berlin, **3** : 1-93.

- NELSON (G. L.), 1971. — Paraphyly and polyphyletic groups. — *Syst. Zool.*, **20** : 471-472.
- NIEDBAŁA (W.), 1981. — Trois nouveaux Phthiracaridae (Acari, Oribatida) originaires du Brésil. — *Acarologia*, **23** (1) : 63-80.
- NIEDBAŁA (W.), 1982 a. — Phthiracaridae (Acari, Oribatida) nouveaux d'Amérique Centrale. — *Redia*, **65** : 97-117.
- NIEDBAŁA (W.), 1982 b. — Phthiracaridae (Acari, Oribatida) nouveaux du Pérou. — *Ann. Zool., Warszawa*, **36** (23) : 449-463.
- NIEDBAŁA (W.), 1983. — Phthiracaridae nouveaux de l'Ouganda (Acari, Oribatida). — *Folia ent. hung., Budapest*, **44** (1) : 109-123.
- NIEDBAŁA (W.), 1983. — Les nouveaux Phthiracaridae (Acari, Oribatida) du Caucase. — *Ann. Zool., Warszawa*, **37** (1) : 1-62.
- NORTON (R. A.), 1982. — *Arborichthonius* n. gen., an unusual Enarthronote soil mite (Acarina : Oribatei) from Ontario. — *Proc. ent. Soc. Wash.*, **84** (1) : 85-96.
- PARRY (B. W.), 1979. — A revision of the British species of the genus *Phthiracarus* Perty, 1841 (Cryptostigmata : Euptyctima). — *Bull. Br. Mus. (nat. Hist.), Zool.*, **35** (5) : 323-363.
- PERTY (M.), 1839. — *Isis, Jena* **23**, Hft. 11 and 12 : column 847.
- PERTY (M.), 1841. — *Allgemeine Naturgeschichte, als Philosophische und Humanitätswissenschaft für Naturforscher, Philosophen und das höher gebildete Publikum.* — Vol. 3, Bern.
- RAMSAY (G. W.), 1966. — Three new Box-mites (Acari : Oribatei : Phthiracaroidea) from the Brothers, Cook Strait, New Zealand. — *N.Z.J. Sci., Wellington*, **9** (4) : 901-912.
- SHEALS (J. G.), 1969. — Computers in Acarine taxonomy. — *Acarologia*, **11** (3) : 376-396.
- TRÄGÅRDH (L.), 1931. — Acarina from the Juan Fernandez Islands. — *Nat. Hist. Juan Fernandez and easter island, Uppsala*, 553-628.
- WILEY (E. O.), 1979. — An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. — *Syst. Zool.*, **28** (3) : 308-337.