

LA PHYLOGENÈSE DES OPILIOACARIDES, ET LEURS AFFINITÉS
AVEC LES AUTRES ACARIENS ¹

PAR

L. VAN DER HAMMEN

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Notre compréhension de l'évolution des Acariens n'est guère approfondie par les fossiles connus jusqu'ici. On a décrit un assez grand nombre d'espèces de l'ambre oligocène ; cependant, celles-ci peuvent être classées, dans presque tous les cas, avec des genres de représentants récents. Il n'existe qu'une seule mention d'un acarien fossile plus vieux que le Tertiaire ; il s'agit de *Protacarus crani* Hirst (1923), trouvé dans le Dévonien de l'Écosse, et montrant des affinités avec les Endeostigmates. L'espèce possédait des caractères primitifs comme la présence de deux fémurs ; cependant les caractères typiquement dérivés des Actinotrichida, comme la grande ouverture génitale secondaire, et la présence d'un intervalle séjugal (exactement ventral du sillon disjugal) étaient déjà présents.

Entre le Dévonien et le Tertiaire il y a une lacune considérable dans notre connaissance des acariens fossiles. Cependant, la période qui pourrait nous donner des informations sur l'origine des Acariens est apparemment plus vieille que le Dévonien. Or, on ne connaît que des Scorpions siluriens ; ce sont les seuls Arachnides fossiles connus d'une époque antérieure au Dévonien.

Pour apprendre quelque chose sur l'évolution des Acariens, il n'est cependant pas nécessaire de chercher des indications dans la Paléontologie. La systématique évolutionnaire a développé, au cours du temps, des méthodes pour la reconstitution de la phylogénèse. J'ai suivi ces méthodes, pas à pas, chez les Opilioacarides, un petit groupe d'Anactinotrichida primitifs, dont je prépare une révision (cf. VAN DER HAMMEN, 1966, 1968, 1969) ; la présente étude en donne les résultats provisoires.

Les Opilioacarides ont été découverts tard. En 1902 l'arachnologiste WITH publiait une description sommaire d'*Opilioacarus segmentatus*, une espèce d'Algérie ; en 1904 le même auteur donnait une description plus détaillée de cette espèce, suivie d'une description de deux autres (*O. arabicus* et *O. italicus*), originaires d'Aden (en Arabie) et de la Sicile. En 1905 SILVESTRI publiait la description d'une espèce (*O. platensis*) de l'Amérique du Sud (l'Uruguay et l'Argentine). Ce n'est qu'en 1937 qu'on trouve de nouveau une description d'un Opilioacaride ; il s'agit cette fois de la description d'une espèce (*Opilioacarus hexophthalmus*, maintenant *Paracarus*) de Kirgiziya (en Russie asiatique) par l'arachnologiste russe REDIKORZEV. En 1942 CHAMBERLIN & MULAİK décrivaient deux espèces de la partie méridionale des États-Unis (*Neocarus texanus*

1. Texte d'une communication lue à la troisième réunion des acarologues de langue française.

et *arizonicus*, maintenant *Opilioacarus*), qui plus tard ne paraissent représenter qu'une seule espèce. ANDRÉ décrivait en 1947 une espèce (*Opilioacarus papillosus*, maintenant *Panchaetes*) de Côte d'Ivoire. NAUDO ajoutait en 1963 une espèce (*Panchaetes dundoensis*) avec une variation de l'Angola. Il y a en outre plusieurs mentions de localités nouvelles d'*Opilioacarus segmentatus*, savoir de Corfu par SILVESTRI (1905), de deux autres localités en Algérie par GRANDJEAN (1936), et de Côte d'Ivoire par ANDRÉ (1947). Le matériel de Corfu appartient probablement à *O. italicus*, le matériel de Côte d'Ivoire représente distinctement une espèce nouvelle. BRIGNOLI (1967) a récemment retrouvé l'espèce de la Sicile (*O. italicus*) en Sardaigne et en Apulie. J'ai moi-même publié des localités nouvelles d'*Opilioacarus platensis*, d'*Opilioacarus texanus*, et

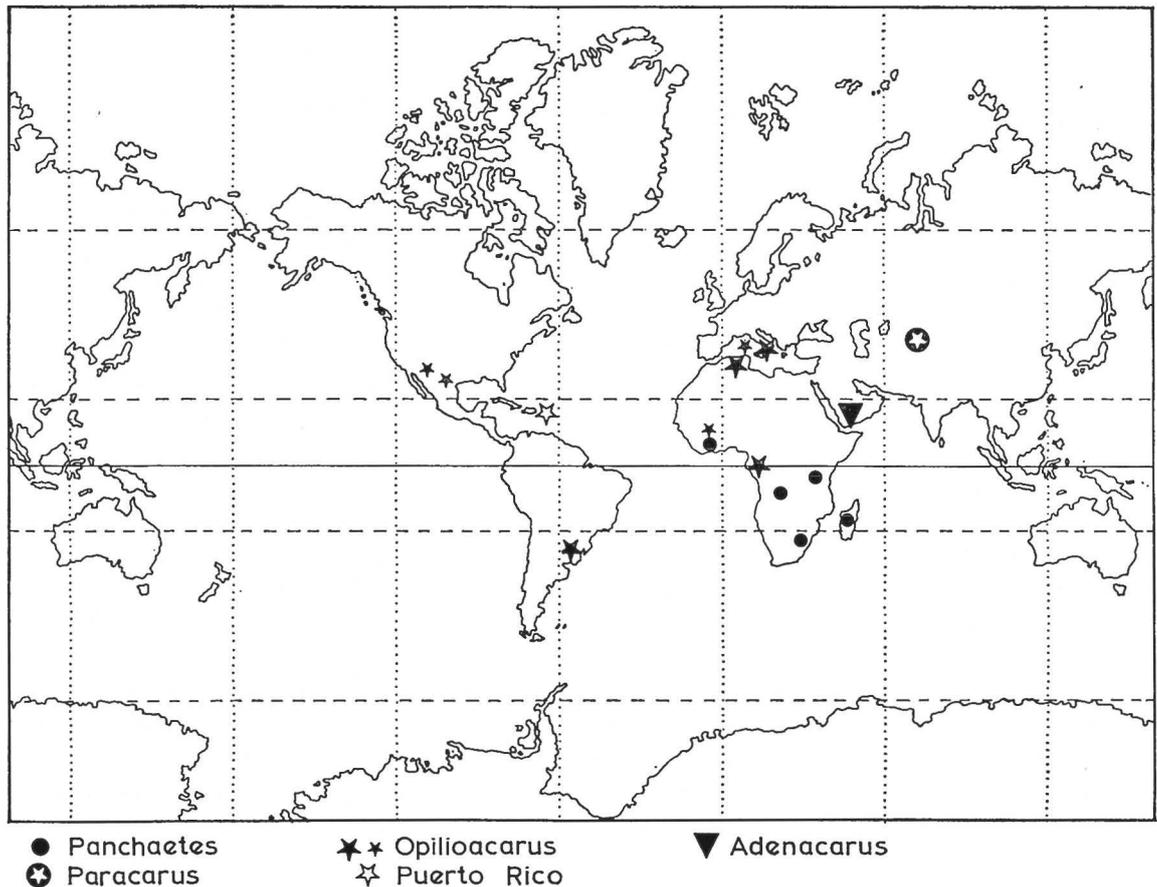


FIG. 1 : Distribution géographique des Opilioacarides
 (localités des huit espèces connues, de sept espèces nouvelles et de l'espèce indérite de Puerto Rico).

de *Paracarus hexophthalmus*. En total j'ai reconnu maintenant huit espèces décrites que j'ai toutes vues. Elles sont classées en quatre genres (*Panchaetes*, *Opilioacarus*, *Paracarus* et *Adenacarus*) qui sont réunis dans une seule famille. Je travaille maintenant à sept espèces nouvelles. De ces sept espèces, cinq appartiennent au genre *Panchaetes* (deux de Madagascar, une de la Tanzania, et deux du Parc Krüger en Afrique du Sud). Deux espèces nouvelles appartiennent au genre *Opilioacarus* : une du Gabon et une autre de Côte d'Ivoire. A côté de ces six espèces nouvelles, je connais l'existence d'une espèce non décrite de Puerto Rico (dont le palpe a été figuré par

CAMIN, CLARK & GORIOSSI BOURDEAU, 1958) ; il s'agit d'une espèce très intéressante, dont le palpe présente un apotèle latéral (apparemment paraxial) avec un seul ongle présentant des apophyses ; l'espèce représente probablement un genre nouveau. SCHUSTER (1969) a récemment mentionné un Opilioacaride du Brésil qui diffère apparemment d'*Opilioacarus platensis*.

Toutes ces localités (à l'exception de la dernière), réunies sur une carte géographique, donnent une vue générale très intéressante de la distribution (cf. fig. 1). Quand on compare cette distribution avec une carte du continent gondwanien (cf. LEGENDRE et CASSAGNE-MÉJEAN, 1967, fig. 1), on constate qu'il y a une concordance distincte, avec l'exception des localités en Europe et en Russie Asiatique, qui peuvent être due à une extension plus récente de la distribution. La concordance ne se rapporte pas seulement aux Opilioacarides comme groupe, mais aussi au genre *Opilioacarus* où les différences entre les espèces de l'Afrique et de l'Europe d'un côté et celles de l'Amérique de l'autre, sont très petites.

Afin de mieux comprendre cette distribution, il faut étudier aussi l'évolution des Opilioacarides, et suivre attentivement les étapes qui paraissent nécessaires en vue d'une classification phylogénétique. La première étape est d'atteindre une classification phénétique, c'est-à-dire une classification fondée sur la similarité des espèces. Pendant cette étape il faut comparer seulement des caractères homologues.

Après cela, il faut peser la valeur phylétique des caractères. Il va de soi qu'il faut faire abstraction de caractères comme des mesures. Mais à côté de cela il faut faire plus ou moins abstraction de caractères montrant une corrélation fonctionnelle avec un autre caractère (cf. MAYR, 1969 : 221) ; c'est peut-être le cas avec l'absence de poils opisthosomatiques et l'augmentation du nombre de lyrifissures. Il faut attribuer aussi peu de valeur phylétique aux caractères montrant une spécialisation trop restreinte (cf. MAYR, 1969 : 223) ; c'est probablement le cas avec la présence de solénidions courbés sur le tibia de deux espèces du genre *Panchaetes*.

Ces restrictions faites, il nous reste un certain nombre de caractères auxquelles j'attribue une grande valeur phylétique. Il faut les réunir en paires ou en séries : le caractère primitif, le caractère dérivé, et éventuellement des transitions. Le résultat est représenté schématiquement sur la fig. 2. On voit immédiatement la grande difficulté de reconnaître un caractère comme primitif ou dérivé. J'ai caractérisé la présence de trois paires de yeux (le caractère A_0) comme primitive, parce que trois paires est le nombre primitif des Actinotrichida. En est-il de même chez les Anactinotrichida ? Le nombre primitif de plusieurs groupes d'Arachnides est en effet supérieur à deux paires. C'est pourquoi, dans notre figure la présence de trois paires d'yeux est introduite comme caractère primitif. Le caractère B se rapporte aux poils de l'opisthosoma. Sans doute la présence de poils est un caractère primitif. Mais je suppose qu'il faut parler de néotrichie dans le cas de B_0 , tandis que l'orthotrichie est inconnue. Une difficulté semblable s'offre dans le cas des caractères C , la pilosité du segment XVIII. On trouve beaucoup de poils (C_0), sept poils (C_1), trois poils (C_2) ou pas de poils (C_3). Dans le cas de C_0 il peut être question de néotrichie, mais nous ne savons pas si C_1 représente le nombre prototriche. Dans le cas des caractères D , j'ai supposé que le nombre stable de deux poils est le caractère primitif, tandis que le nombre variable de quatre ou cinq représente le caractère dérivé. Dans le cas de E (l'organe de With), il me paraît évident, d'après ce que nous savons des Actinotrichida primitifs, que le poil fourchu est plus primitif que le poil hypertrophié. Dans le cas de F , il me paraît que la présence d'une paire de poils *ldm* est plus primitive que la présence instable de deux ; mais cela aussi reste une hypothèse.

En partant des genres connus, et des caractères auxquels j'ai attribués une grande valeur, nous pouvons essayer de reconstruire la phylogénèse. On part en général de deux règles. La première dit que les caractères primitifs se trouvent distribués irrégulièrement dans un groupe,

sans que cela soit une indication de phylogénèse commune. Cette règle est surtout importante pour l'étude de la phylogénèse des ordres d'Acariens. La seconde règle dit que la possession d'ancêtres communs est exprimée par la possession commune de caractères dérivés (cf. HENNIG, 1950). Cette seconde règle nous permet de construire un cladogramme dont les points de rami-

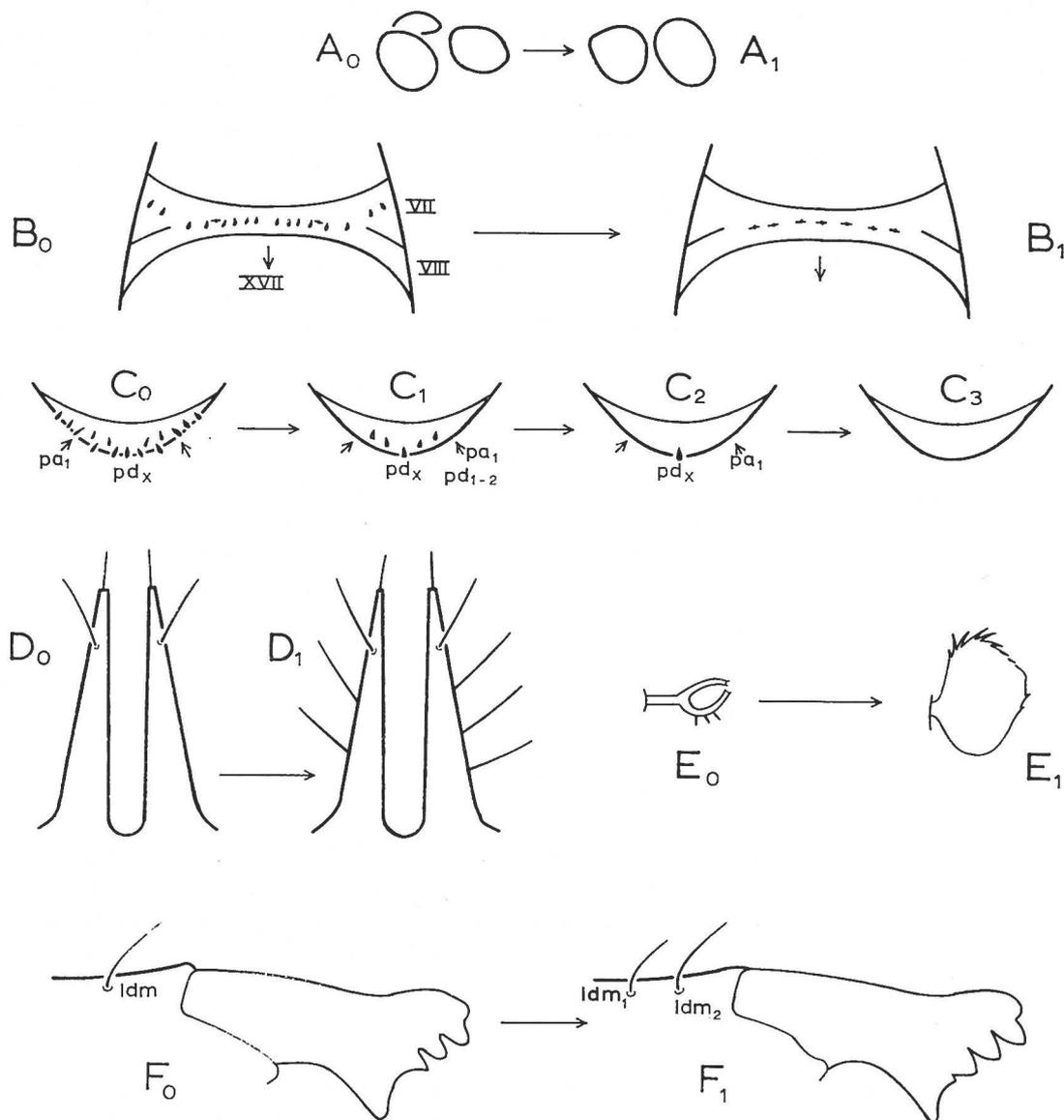


FIG. 2 : Phylogénèse de quelques caractères de grande valeur phylétique chez les Opilioacarides (explication dans le texte).

fication représentent les ancêtres communs. Ce cladogramme est représenté par la fig. 3 (les caractères primitifs y sont dans un cadre simple, les caractères secondaires dans un cadre double).

Le cladogramme ne tient pas compte de la divergence différente des genres. Afin de détermi-

ner cette divergence, il faut reconstruire l'archétype¹ des Opilioacarides, par l'intermédiaire du cladogramme. Chaque point de ramification donne des caractères primitifs, et à la base tous les caractères primitifs se trouvent réunis. Cela nous permet de comparer chaque genre avec l'archétype, et de déterminer approximativement la divergence pour chacun. La divergence étant connue, on peut construire le dendrogramme représentant la phylogénèse des Opilioacarides. Il y a plusieurs possibilités dont celle de la fig. 4 paraît la plus logique ; elle correspond aussi à la dis-

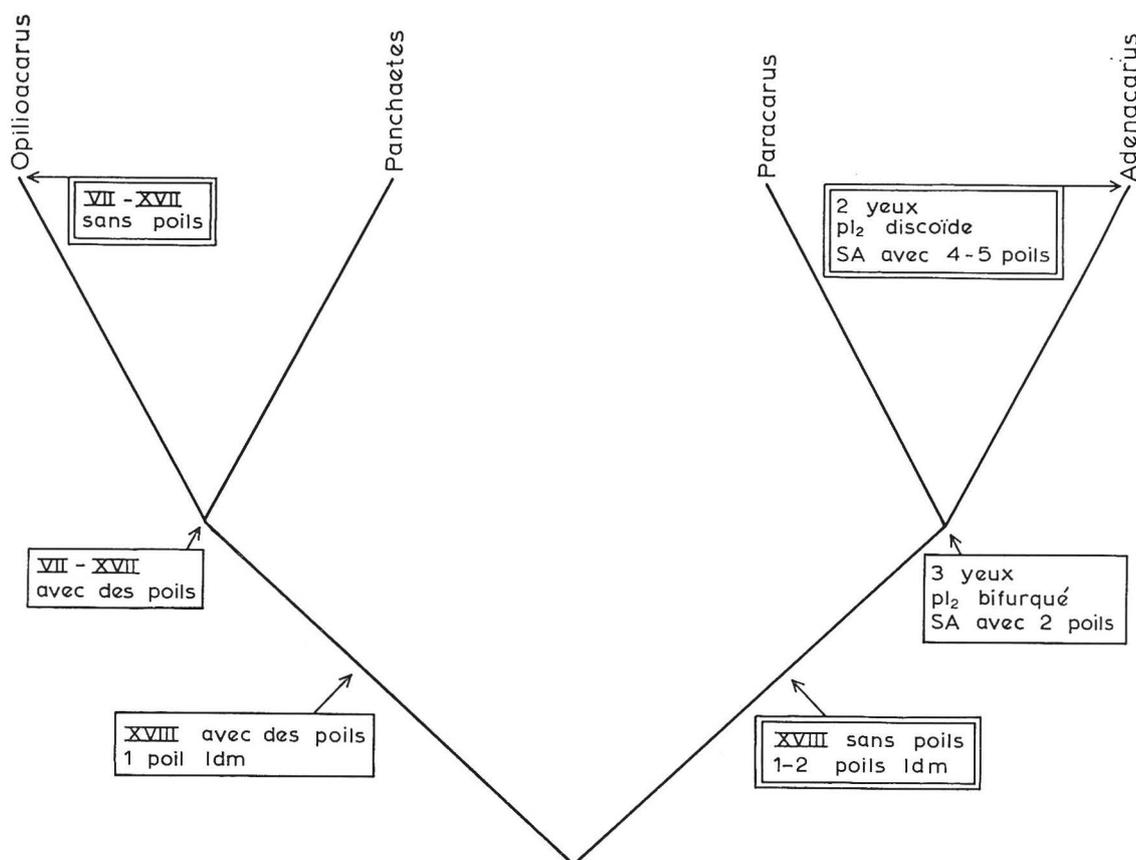


FIG. 3 : Cladogramme de l'affinité phylétique des Opilioacarides (les caractères ancestraux sont dans un cadre simple, les caractères dérivés dans un cadre double).

tribution géographique. Cependant il faut se réaliser que ce dendrogramme est un modèle qui est fondé sur des hypothèses.

La conclusion la plus importante me paraît que la dépilation de l'opisthosoma a eu lieu plusieurs fois par des évolutions parallèles. Cela paraît en effet logique parce que le développement de *Panchaetes* nous montre que la tendance évolutive de dépilation est aussi présente dans

1. Un archétype dans le sens attribué ici, est un type synthétique, obtenu par construction, réunissant les caractères primitifs (ou ancestraux) d'un taxon monophylétique. Cet archétype peut servir de norme à la détermination de la divergence phylétique (l'archétype dans ce sens n'est pas une reconstruction de l'ancêtre commun). Dans la systématique évolutionnaire l'archétype peut jouer le même rôle que le centrotypus (le « Zentraltypus » de REMANE, 1956) dans la systématique phénétique (le centrotypus sert de norme à la détermination de la divergence entre les membres d'un taxon). J'appelle prototype l'espèce qui approche le plus l'archétype, mésotype l'espèce qui approche le plus le centrotypus (des métatypes, en outre, sont des types spécialisés). J'y reviens dans une étude spéciale sur la conception de type.

ce genre (la larve n'a qu'un seul poil opisthosomatique dorsal). Cette tendance, autrefois peut-être générale, avait comme résultat que des groupes séparés pouvaient réagir de la même façon contre des changements. Je pense à des changements de milieu. *Panchaetes* paraît être le seul genre avec des espèces qui vivent dans la litière. Les autres se trouvent dans des conditions souvent plus sèches, sous des pierres. Un des *Panchaetes* de Madagascar, qui se trouve sous des pierres dans une forêt d'*Eucalyptus*, a des poils petits.

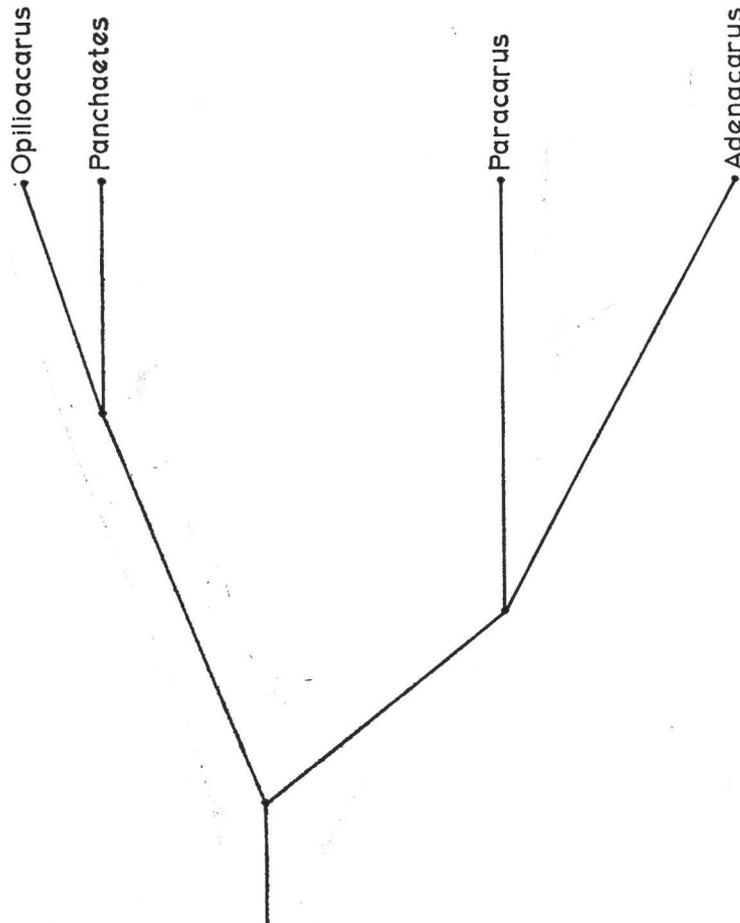


FIG. 4 : Dendrogramme représentant la phylogénèse des Opilioacarides.

Il faut ajouter quelques mots sur les affinités et la phylogénèse des Opilioacarides comme groupe, parmi les autres acariens. J'en ai parlé à plusieurs reprises dans des études (VAN DER HAMMEN, 1968 : 276 ; 1968a : 70 ; 1968b : 403), et je suis arrivé à la conclusion qu'ils représentent des Anactinotrichida primitifs. Malgré une grande différence de facies, il y a une affinité distincte avec les Holothyrides. Je rappelle les concordances suivantes : (1) la présence de grains d'un pigment pourpre dans l'hypoderme de la plupart des espèces des deux groupes ; (2) la possibilité d'appliquer la même notation aux poils infracapitulaires ¹ ; (3) l'existence de poils infra-

1. Je crois maintenant que le vestige *z*, le poil *va*₁ et le corniculus d'*Allothyrus constrictus* (cf. VAN DER HAMMEN, 1968, fig. 2 A) sont homologues des poils paralabiaux des Opilioacarides (c'est-à-dire le petit corniculus, l'organe de With et le rutellum) ; de ces poils, *Holothyrus* a seulement gardé un grand corniculus à la place du rutellum.

capitulaires *ldm* (inconnus ailleurs) ; (4) l'homologie du rutellum des Opilioacarides et du corniculus des Holothyrides ; (5) l'absence de limbe suprachélicérien ; (6) la présence d'un champ dorsal de poils creux dans la région proximale du tarse palpier ; (7) l'homologie probable de l'organe de Haller de *Holothyryrus* de l'organe télotarsal et le groupe dorsal de poils sensoriel du télotarse des Opilioacarides (et d'*Allothyrus*) ; (8) la présence de trois stases nymphales. En outre, l'apotele palpier, quoiqu'en général terminal chez les Opilioacarides, et paraxial chez les Holothyrides, est paraxial chez l'Opilioacaride de Puerto Rico (voir CAMIN, CLARK et GORIOSSI BOURDEAU, 1958, fig. 2) et terminal chez *Allothyrus constrictus* (voir CAMIN, CLARK et GORIOSSI BOURDEAU, 1958, fig. 3).

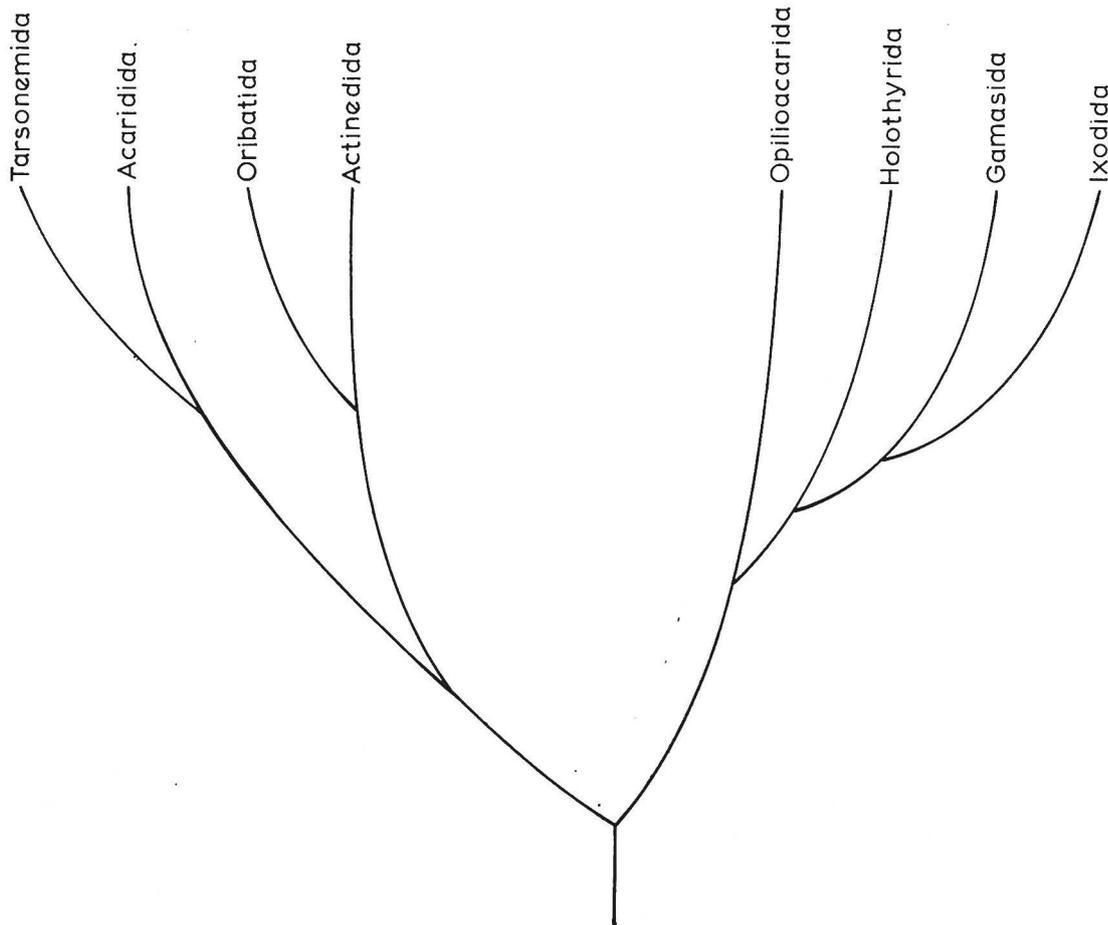


FIG. 5 : Dendrogramme représentant la phylogénèse des acariens.

A cause de ces concordances (dont quelques-unes se rapportent à des caractères dérivés), il me paraît évident que les Opilioacarides et les Holothyrides ont un ancêtre commun. *Allothyrus* est en même temps un lien entre les Opilioacarides et les Gamasides. Quant à l'espèce d'Opilioacaride de Puerto Rico, il est apparemment encore plus proche des Holothyrides, que les autres espèces ; il sera très important de le décrire. Quant aux Holothyrides il est remarquable qu'ils ont aussi une distribution gondwanienne.

Il faut ajouter quelques mots sur les affinités des Opilioacarides avec les Actinotrichida.

De tous les caractères qui séparent ces deux groupes je ne cite ici qu'un seul : le trajet des produits des glandes coxales vers la bouche. Chez les Opilioacarides il y a des taenidies sternales paires qui débouchent dans la taenidie sternale impaire de l'infracapitulum. Je n'ai pas vu l'orifice de la glande coxale (j'ai seulement vu les taenidies), mais WITH (1904) a vu les glandes. Chez les Actinotrichida il y a, des deux côtés, un canal podocéphalique qui se dirige vers la face supérieure de l'infracapitulum. Il me paraît que ce caractère sépare profondément les Opilioacarides des Actinotrichida. Il faut supposer que chez un ancêtre commun il n'y avait ni canal podocéphalique ni taenidie sternale. Cela veut dire que les deux groupes ne se réunissent qu'à la base des Acariens, à l'époque où le gnathosoma de l'ancêtre commun des Actinotrichida et des Anactinotrichida était encore au commencement de son évolution d'Acarien. Ces idées sur la phylogénèse des Acariens sont représentées schématiquement sur la fig. 5. On y voit que l'ancêtre des Opilioacarides n'est pas très loin de l'ancêtre commun des Acariens, ce qui explique plus ou moins l'appellation de synthétique par GRANDJEAN (1936, 1970). J'ai supposé qu'on peut dériver les Gamasides et les Ixodides de l'ancêtre des Holothyrids. Quant aux Actinotrichida, j'ai exprimé l'idée qu'il y a deux groupes : les Oribates et les Actinédides d'un côté, et les Acari-dides et les Tarsonémides d'un autre. J'ai exprimé aussi l'idée que les Actinotrichida, même les espèces primitives, sont plus loin de l'ancêtre commun des Acariens que les Opilioacarides.

SUMMARY

Because of the lack of paleontological data, conclusions on the phylogeny of Opilioacarida are obtained only by phyletic weighting of characters of recent species. Up till now eight valid species have been described, whilst the descriptions of seven new species are in preparation. These species are classified in four genera. The geographic distribution is especially gondwanian.

Starting from a fenetic classification obtained by comparison of species and homologous structures, six pairs or series of characters can be distinguished to which an important phyletic value is attributed. By paying special attention to shared possession of derived characters, a cladogram can be constructed. By means of this cladogram an archetype (in the sense of a synthetic type, combining the ancestral characters of a monophyletic taxon) can be constructed. The phyletic divergence is determined by comparing each genus with the archetype. When the divergence is known, the dendrogram can be constructed representing the phylogeny of the Opilioacarida. One of the most important conclusions from the dendrogram is that on the depilation of the opisthosoma in different genera by parallel evolution.

In comparing the Opilioacarida with other groups of mites, it appears that there is a distinct relationship with the Holothyrida ; both groups, without doubt, belong to the Anactinotrichida. In spite of the shared possession of a number of primitive characters, Opilioacarida are widely separated from the Actinotrichida, especially because of the presence of sternal taenidia, and the absence of a podoccephalic canal. It is demonstrated that in a common ancestor of Anactinotrichida and Actinotrichida (in case the mites are monophyletic), sternal taenidia as well as podoccephalic canal must have been absent ; this means that the gnathosoma of this ancestor was still at the beginning of its evolution, and the ancestor itself still at the very beginning of its evolution as mite.

TRAVAUX CITÉS

- ANDRÉ (M.), 1947. — Une nouvelle espèce d'*Opilioacarus* (Acarien : Notostigmata). — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2), 19 : 322-326, figs. 1-9.
- BRIGNOLI (P. M.), 1967. — Su *Opilioacarus italicus* (With) (Acarina, Notostigmata). — Fragm. Ent., 5 : 111-121, figs. 1-15.

- CAMIN (J. H.), CLARK (G. M.) & GORIROSSI BOURDEAU (F.), 1958. — The palpal "tined seta" in the Mesostigmata, a homologue of the palpal claw in the Onychopalpida (Acarina). — Proc. Tenth Int. Congr. Ent., **1** : 903-908, figs. 1-14.
- CHAMBERLIN (R. V.) & MULAİK (S.), 1942. — On a new family in the Notostigmata. — Proc. Biol. Soc. Wash., **55** : 125-132, pls. 1, 2.
- GRANDJEAN (F.), 1936. — Un acarien synthétique : *Opilioacarus segmentatus* With. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, **27** : 413-444, figs. 1-5.
- GRANDJEAN (F.), 1970. — Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en soma. — Acarologia, **11** : 796-827, 1 fig.
- HAMMEN (L. van der), 1966. — Studies on Opilioacarida (Arachnida). I. Description of *Opilioacarus texanus* (Chamberlin & Mulaik) and revised classification of the genera. — Zool. Verh., **86** : 1-80, figs. 1-21.
- HAMMEN (L. van der), 1968. — Stray Notes on Acarida (Arachnida) I. — Zool. Meded., **42** : 261-280, figs. 1-3.
- HAMMEN (L. van der), 1968 a. — Studies on Opilioacarida (Arachnida) II. Redescription of *Paracarus hexophthalmus* (Redikorzev). — Zool. Meded., **43** : 57-76, figs. 1-4.
- HAMMEN (L. van der), 1968 b. — Introduction générale à la classification, la terminologie morphologique, l'ontogénèse et l'évolution des Acariens. — Acarologia, **10** : 401-412.
- HAMMEN (L. van der), 1969. — Studies on Opilioacarida (Arachnida) III. — Zool. Meded., **44** : 113-131, figs. 1-5.
- HENNIG (W.), 1950. — Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Berlin, viii + 1-370, figs. 1-58.
- HIRST (S.), 1923. — On some Arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). — Ann. Mag. Nat. Hist. (9), **12** : 455-474, textfigs. 1-13, pls. 11-13.
- LEGENDRE (R.) & CASSAGNE-MÉJEAN (F.), 1967. — Le problème de l'existence du continent gondwanien vu par des zoologistes (certitudes et incertitudes). — Ann. Soc. Hort. Hist. Nat. Hér., 1967 (4) : 223-231, figs. 1-4.
- MAYR (E.), 1969. — Principles of systematic zoology. — New York, xiv + 1-428.
- NAUDO (M. H.), 1963. — Acariens Notostigmata de l'Angola. — Publ. Cult. Co. Diam. Ang., Lisboa, **63** : 13-24, figs. 1-22.
- REDIKORZEV (V.), 1937. — Eine neue *Opilioacarus*-Art. — Zool. Anz., **118** : 10-12, figs. 1-4.
- SCHUSTER (R.), 1969. — Die terrestrische Milbenfauna Süd-Amerikas in zoogeographischer Sicht. — in : Fittkan (E. J.), Illies (J.), Klinge (H.), Schwabe (G. H.) & Sioli (H.), Biogeography and ecology in South America : 741-763, figs. 1-4.
- SILVESTRI (F.), 1905. — Note Aracnologiche I-III. — Redia, **2** : 239-261, pls. 21-24.
- WITH (C.), 1902. — A new Acarid. *Opilioacarus segmentatus*. — C. R. Congr. Nat. Méd. Nord, Helsingfors, Sektion **6** : 4.
- WITH (C.), 1904. — The Notostigmata, a new suborder of Acari. — Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjøbenhavn, 1904 : 137-192, pls. 4-6.
-