LA SEGMENTATION PRIMITIVE DES ACARIENS [1]

PAR

L. VAN DER HAMMEN.

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

La segmentation du corps est un des premiers chapitres de la morphologie des Arthropodes. Dans les grands traités de zoologie, cependant, on trouve en général que les Acariens représentent des Arachnides où cette segmentation a complètement disparu au cours de l'évolution, de sorte qu'on n'en trouve plus rien. Dans le tome six de l'ouvrage de GRASSÉ par exemple (c'est le volume qui traite des généralités sur les Arthropodes, et des Chélicérates), MILLOT (1949 : 272) remarque, dans le chapitre sur la morphologie externe des Arachnides, que chez les Acariens il est impossible de rétablir avec une certitude suffisante la constitution originelle du corps, parce que l'organisation est trop profondément transformée. Dans le même ouvrage, mais dans le chapitre sur les Acariens, ANDRÉ (1949 : 794) dit que la métamérie des Acariens est fortement rétrograde et, qu'aux rares endroits où sont conservés des vestiges de segmentation, celle-ci, sauf quelques exceptions, ne correspond nullement à celle des autres Arachnides. On trouve presque les mêmes remarques en allemand dans le fameux manuel de zoologie de KÜKENTHAL (VITZTHUM, 1931 : 3).

L'opinion domine que les Acariens constituent un groupe d'Arachnides dont le corps a été sujet à des grands changements à cause d'une vie soit parasite, soit adaptée à d'autres conditions extrêmes.

C'est une opinion étrange, surtout quand on se rend compte du fait que les Acariens représentent en même temps des Arachnides avec des caractères très primitifs comme la présence chez certains groupes d'un naso, et la présence générale d'un infracapitulum. Le naso est une protubérance frontale ou plutôt rostrale, qui porte dans certains cas un œil infère, un œil parfois bilobé. L'infracapitulum représente en partie l'épimère (c'est-à-dire la région coxisternale) du segment palpien, apparemment disparue chez presque tous les autres Arachnides.

Malgré les opinions formulées dans les traités, on trouve dans la littérature en effet des rares mentions de segmentation, parmi lesquelles il y a des erreurs, mais aussi quelques cas classiques. Ces cas classiques se rapportent surtout à l'étude de KRAMER de 1882 sur *Alycus roseus* C. L. Koch (= *Pachygnathus dugesi* Grandjean) et à l'étude de WITH de 1904 sur *Opilioacarus segmentatus* With. Ces deux espèces représentent des groupes primitifs des deux superordres d'Acariens : les Actinotrichida et les Anactinotrichida.

Toutefois, même dans ces deux cas classiques, les conclusions ont été incomplètes, et en par-

1. Texte d'une communication lue à la deuxième réunion des acarologues francophones.

Acarologia, t. XII, fasc. 1, 1970.

tie incorrectes et insatisfaisantes. Il s'agit cependant de cas importants, fondamentaux pour l'étude de la morphologie des Acariens.

A cause de leur classification dans deux superordres différents, ils paraissent qualifiés pour servir comme exemples prototypes ; il paraît en outre très important de les comparer entre eux, afin de chercher les relations et les différences primitives et fondamentales entre les deux superordres.

Nous nous restreindrons ici aux deux cas classiques, celui d'*Opilioacarus* et celui d'*Alycus*. En 1966 j'ai publié une première étude sur une espèce d'*Opilioacarus* d'Amérique, dans laquelle j'ai accordé beaucoup d'attention à la segmentation. Des études suivantes sur d'autres espèces du même groupe, m'ont permis de corriger et de perfectionner mon interprétation. La morphologie d'*Alycus roseus* (un Endéostigmate, c'est-à-dire un représentant primitif des Actinedida, autrefois Trombidiformes) a récemment été l'objet de mon étude (Van der Hammen, 1969). Dans le présent travail les résultats de mes observations sur les deux groupes sont comparés. Après cela j'ai essayé de dresser un tableau des segments et de leur appendices, etc., et de poursuivre la phylogénie de la segmentation primitive chez d'autres groupes d'Acariens.

With considérait un *Opilioacarus* comme constitué de trois parties : la tête, le thorax, et l'abdomen. Dans son opinion, la tête était divisée en deux : le pseudocapitulum (maintenant gnathosoma) et la région des yeux ; le thorax était pour lui déterminé par deux sillons : un antérieur derrière les yeux, et un postérieur entre les segments que j'indiquerai tout à l'heure par les numéros VIII et IX. With attribuait les chélicères, les palpes, et les deux paires de pattes antérieures à la tête, les deux pattes postérieures au thorax. Il comptait dix tergites et un tubercule anal, séparés par des sillons et des taches d'insertion musculaire (il en observait deux paires dans chaque sillon) : il n'arrivait pas à une conclusion sur la segmentation de la face ventrale.

C'est la segmentation du corps qui a été un des sujets principaux de mes études sur les Opilioacarides. Quand on étudie la face dorsale d'une espèce du genre *Opilioacarus* (cf. Van der Hammen, 1966 : fig. 1), on constate qu'on peut distinguer deux parties : une partie antérieure (portant les yeux), avec des poils mais sans lyrifissures ; et une partie postérieure sans poils (sauf sur les segments terminaux) mais avec beaucoup de lyrifissures. La partie antérieure est divisée en deux par un sillon derrière les yeux. La partie postérieure est divisée en plusieurs segments séparés par des sillons ; on reconnaît aussi les segments par des bandes colorées, séparées par des intervalles pâles. Il s'agit d'un pigment plus ou moins violet qui se trouve dans l'hypodermis. Dans les sillons il y a des taches d'insertion musculaire (cf. Van der Hammen, 1966 : fig. 4 B, D, F) ; ce sont des taches pâles, lisses dans une peau sculpturée, desquelles on voit partir (à l'intérieur) les muscles. Sur la face dorsale on en compte de chaque côté trois séries : une dorsale, une latérodorsale et une latérale supérieure.

Une étude de la face ventrale (cf. Van der Hammen, 1966 : fig. 2) nous montre que les pattes ont des coxae libres, et qu'il y a un sternum (et pas d'epimères). La région génitale se trouve entre les coxae IV. Derrière la région génitale on reconnaît aussi un certain nombre de segments séparés par des sillons avec des taches d'insertion musculaire ; on en trouve de chaque côté deux séries : une ventrale et une latéroventrale. A la face ventrale il est facile de compter le nombre de segments opisthosomatiques. Nous savons que chez les Arachnides l'ouverture génitale se trouve dans le segment VIII. Derrière le segment VIII on trouve dix segments et le tubercule anal. Au commencement je croyais que ce tubercule consistait en deux segments. Une étude d'autres espèces m'a cependant montré qu'il s'agit d'un seul segment : il n'y a qu'une série de muscles (cf. Van der Hammen, 1969 *a*, fig. 2). Cela veut dire qu'il y a treize segments opistho-

somatiques, et que le tubercule anal porte le numéro XIX. C'est le même numéro que chez les Scorpions : c'est le maximum chez les Arachnides.

Le nombre de segments de la face ventrale nous permet de numéroter les segments qu'on voit en vue dorsale, et surtout de reconnaître le bord antérieur de l'opisthosoma. Il faut tenir compte du fait que, chez tous les Arachnides, le segment VII est en réduction. On trouve en effet que la division dorsale antérieure de l'opisthosoma est subidvisée incomplètement, de sorte qu'elle doit être considérée comme représentant une fusion partielle des segments VII et VIII. Le bord entre le prosoma et l'opisthosoma est donc celui entre la partie avec des poils mais sans lyrifissures, et celle sans poils mais avec des lyrifissures ; c'est le sillon disjugal.

Il est maintenant très intéressant d'étudier une face latérale (cf. VAN DER HAMMEN, 1966 : fig. 3). Il y a là aussi des bandes colorées, et des intervalles pâles et des sillons, mais plus indistincts. A côté des trois séries de taches d'insertion musculaire observées en face dorsale, et des deux séries observées en face ventrale, il y a encore trois autres séries : une série latérale, une série latéromédiane, et une série latérale inférieure. Cela veut dire qu'il y a de chaque côté au total huit séries de taches d'insertion musculaire : un nombre considérable servant probablement en partie à la contraction de l'opisthosoma.

Une face latérale nous montre que les segments XIII à XIX sont complets mais que les parties latérales sont repoussées en arrière. Il apparaît que les parties latérales des segments IX à XII ont fusionnées : ce sont les segments qui portent les stigmates. La face latérale nous donne l'impression que c'est surtout la pénétration des faces dorsales et ventrales dans le prosoma qui est la cause de la repoussée latérale.

Le prosoma d'*Opilioacarus* est divisé en deux par un sillon transversal derrière les yeux. Il est bien possible que la région étroite entre ce sillon et le sillon disjugal (c'est-à-dire le sillon entre le prosoma et l'opisthosoma) représente tout ce qui reste des parties dorsales du podosoma.

La segmentation d'*Opilioacarus* est d'un type remarquable. Il n'y a pas de sclérites séparées par de la peau molle, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de tergites et de sternites. La cuticule est partout faiblement scléritisée, plus ou moins coriace. Je crois qu'il s'agit d'un type primitif de segmentation, rare maintenant chez les Arthropodes vivants, et par conséquent d'une importance considérable.

Le corps d'*Alycus*, représentant des Actinotrichida, consiste selon l'étude classique de KRAMER (1882) en trois parties. Il reconnaissait un capitulum avec deux paires d'appendices (les chélicères et les palpes), le thorax avec deux paires d'appendices (les pattes antérieures), et l'abdomen, aussi avec deux paires d'appendices (les pattes postérieures). Il distinguait neuf segments abdominaux et la région de l'ouverture anale, c'est-à-dire dix segments au total. Il semble qu'il ait compté un segment de trop, parce qu'il dessine quatre segments au lieu de trois entre les segments *E* et *AD*.

Une partie des opinions de KRAMER est naturellement abandonnée depuis longtemps, notamment celle sur la subdivision du corps. La segmentation d'*Alycus* et d'autres Endeostigmata a été étudiée plus récemment par GRANDJEAN (1936, 1937, 1937 *a*, 1939). On n'avait cependant pas encore étudié les taches d'insertion musculaire, tandis que la limite antérieure de l'opisthosoma n'était pas encore établie. Ces deux problèmes ont surtout été le sujet de mes observations récentes.

Quand on étudie *Alycus* après avoir observé *Opilioacarus*, on est étonné de constater qu'ils ont plusieurs caractères en commun, notamment en ce qui concerne la segmentation. Le tégument est faiblement scléritisé, et il y a des bandes segmentaires de pigment violet dans l'hypodermis, séparées par des intervalles pâles. Il y a des sillons distincts qui séparent à l'extérieur les segments ; ces sillons passent aussi par des taches d'insertion musculaire. Cependant, ces

taches sont en nombre moins élevé que chez *Opilioacarus*. La conformité de la segmentation chez *Opilioacarus* et *Alycus* indique qu'il s'agit du même type primitif. Il est remarquable que ce type se trouve chez des représentants des deux superordres d'Acariens. Cela indique qu'il s'agit d'un type très ancien qui se trouvait peut-être déjà à la base des Arachnides. C'est surtout le pigment violet qui m'intrigue beaucoup. Il s'agit probablement d'un pigment primitif. Il serait très intéressant d'en savoir plus au point de vue chimique.

Une étude de la face dorsale d'*Alycus* (cf. VAN DER HAMMEN, 1969 : fig. 1) nous montre que le corps est divisé en deux par le sillon disjugal. En avant de ce sillon on trouve le prodorsum avec les six paires de poils des Actinotrichida primitifs. Derrière le sillon disjugal, le corps est distinctement segmenté.

Une vue ventrale (cf. VAN DER HAMMEN, 1969 : fig. 2) nous montre que derrière les pattes la segmentation a été sujet à des changements considérables. Il y a une grande ouverture génitale, qui est longitudinale, une condition peut-être inconnue chez d'autres groupes d'Arachnides. Autour de l'ouverture anale on reconnaît les segments terminaux du corps.

Une vue latérale (VAN DER HAMMEN, 1969 : fig. 3) nous montre clairement que la belle segmentation complète du type *Opilioacarus* ne se retrouve pas chez *Alycus*. Apparemment les régions latérales et ventrales ont été soumises à une évolution importante, avec des changements considérables.

Dans la région dorsale et anale, les segments sont en général indiqués par les lettres *C*, *D*, *E*, *F*, *H*, *PS*, *AD*, *AN*, *PE*. Le segment *C* est incomplètement subdivisé en deux par des taches d'insertion musculaire ; il s'agit là certainement d'une fusion de deux segments. A l'exemple d'*Opilioacarus* nous les indiquerons comme VII et VIII. Tous les autres segments sont simples, de sorte qu'à partir de *D* ils reçoivent les numéros IX-XVI. Par conséquent, le nombre de segments est moins élevé que dans le cas d'*Opilioacarus*.

Chez les Actinotrichida il y a un maximum de sept paires de lyrifissures ou cupules ; une paire manque chez *Alycus* : c'est la paire de cupules anales *ian*. Les lyrifissures ont une distribution segmentaire. Apparemment, les antérieures et les postérieures ont disparu. Je suppose que la cupule antérieure *ia* appartient au segment *D* (IX) et qu'il y a ensuite une paire par segment jusqu'à *AD* dans le cas d'*Alycus*, ou jusqu'à *PS* ou *AN* dans le cas de beaucoup d'autres Actinotrichida.

Une étude plus profonde de l'ouverture génitale nous montre que l'ouverture longitudinale est d'origine secondaire. Elle donne sur la chambre progénitale, qui contient les trois paires de papilles génitales (cf. VAN DER HAMMEN, 1969 : fig. 7 A). La vraie ouverture génitale est dans la chambre progénitale. Elle est trifide, et elle se trouve entre la première paire de papilles. Apparemment, cette première paire appartient au segment VIII (le segment de l'ouverture génitale), tandis que la chambre progénitale et l'ouverture secondaire s'étendent sur trois segments.

La face ventrale nous montre encore un caractère important de la région séjugale. Les paires de pattes II et III sont en général distinctement écartées l'une de l'autre chez les Actinotrichida. Il apparaît que chez *Alycus* cette région séjugale correspond à l'intérieur à un endosternite étroit, une bande transversale, où des muscles de tous les appendices se joignent. L'endosternite lui-même est attaché ventralement et dorsalement à plusieurs endroits de la cuticule du corps (cf. VAN DER HAMMEN, 1969 : fig. 4 A, D).

Au point de vue de la segmentation du prosoma, nous pouvons constater que le prodorsum est divisé en trois parties par deux bandes pâles qui correspondent à des apodèmes. Il y a une protubérance frontale distincte, le naso, qui doit être considéré comme d'origine préchélicérienne (cf. VAN DER HAMMEN, 1969 : fig. 5 A, C).

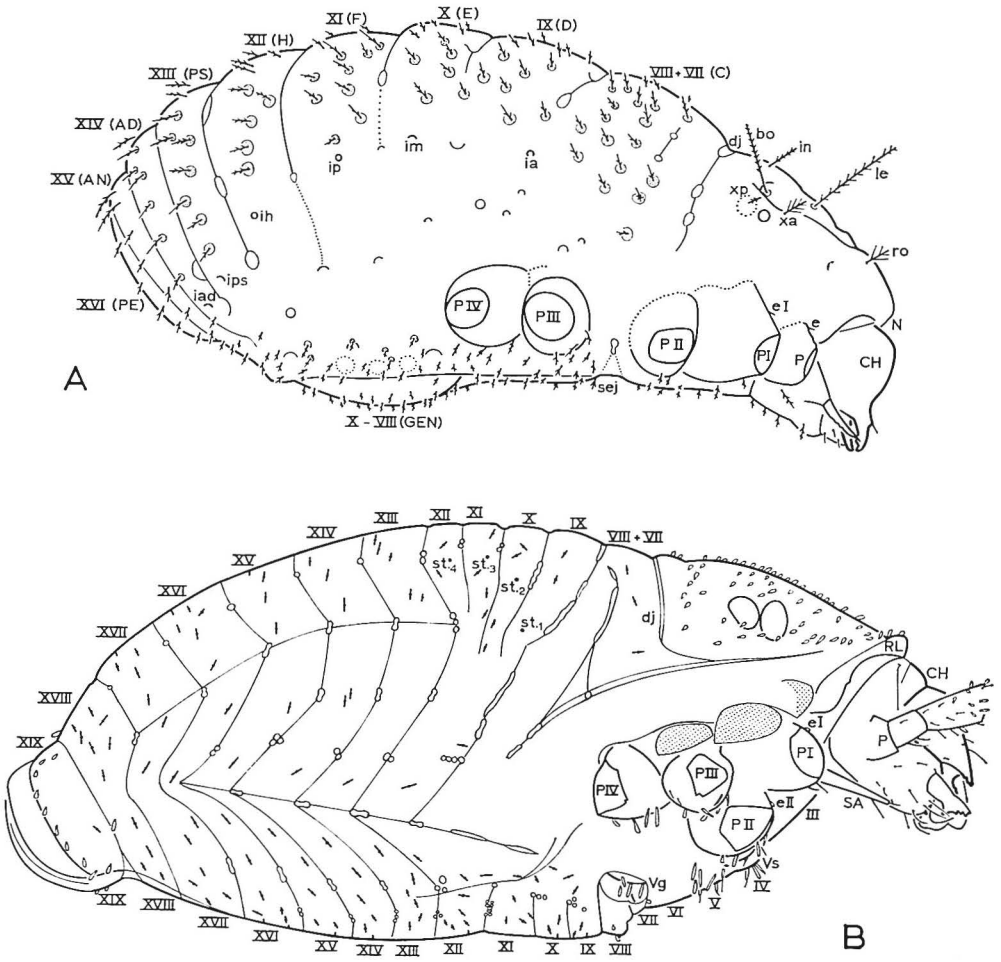


FIG. 1 : La segmentation de deux acariens primitifs ; A. — Actinotrichida : *Alycus roseus* C. L. Koch ; B. — Anactinotrichida : *Opilioacarus texanus* (Chamberlin & Mulaik).

Une comparaison de la segmentation d'*Opilioacarus* avec celle d'*Alycus* (voir fig. 1), paraît maintenant très intéressante. On voit qu'il y a d'un côté une similarité étonnante, d'un autre côté des différences profondes. La similarité est sans doute fondée sur une primitivité commune. Il y a un prosoma et un opisthosoma, séparés par le sillon disjugal. Il y a un gnathosoma, sans doute un caractère très ancien des Acariens. Nous avons vu qu'il y a le même type de segmentation de la face dorsale de l'opisthosoma.

Les différences (au point de vue de la segmentation) concernent : (1) le nombre de segments (19 chez *Opilioacarus*, 16 chez *Alycus*, c'est le nombre maximum pour les Actinotrichida) ; (2) le nombre de lyrifissures opisthosomatiques (un grand nombre dans tous les segments opisthosomatiques chez *Opilioacarus* ; un nombre restreint dans une partie des segments chez *Alycus* et les autres Actinotrichida) ; (3) l'ouverture génitale (transversale chez *Opilioacarus* ; secondairement longitudinale chez *Alycus* et beaucoup d'autres Actinotrichida) ; (4) la disparition de la segmentation dans la région latérale et ventrale d'*Alycus* ; (5) la présence d'un intervalle séjugal chez *Alycus* et les autres Actinotrichida.

J'ai essayé de dresser un tableau des segments primitifs des Acariens, avec les appendices,

les organes, etc., qui leurs appartiennent (voir tabl. 1). Dans ce tableau l'organe de Claparède des Actinotrichida est attribué au segment IV. Or, l'organe se trouve en général entre les pattes I et II de la larve ; par conséquent cette attribution n'est pas certaine.

Après ce tableau on peut se demander comment cette segmentation primitive s'est développée ou conservée chez d'autres Acariens. A-t-elle disparu ? Est-ce que des traces sont encore présentes ?

TABLEAU 1

La segmentation primitive des Acariens

Tagmata	Segments	Anactinotrichida (Opilioacarus)	Actinotrichida (Alycus)	
Prosoma	acron et segments préchélicériens	yeux labre bouche	naso yeux labre bouche	
	I	chélicères	chélicères	
	segment fugace?			
	II	palpes	palpes	
	III	pattes I, sternapophyses	pattes I	
	IV	pattes II, verrues sternales	pattes II, organe de Clarapède (larvaire)	
	V	pattes III	pattes III	
	VI	pattes IV	pattes IV	
Opisthosoma	VII			
	VIII	ouverture génitale, verrues génitales	ouverture génitale secondaire	ouverture génitale primaire papilles génitales Pg 1
	IX			papilles génitales Pg 2
	X			papilles génitales Pg 3
	XI			
	XII			
	XIII		PS (1v)	segments paraproctaux
	XIV		AD (n1)	
	XV		AN (n2)	
	XVI		PE (n3)	
	XVII			
	XVIII			
	XIX	ouverture anale		

Or, il apparaît qu'elle n'existe plus chez les autres Anactinotrichida, même chez les Holothyrides, le groupe le plus proche d'*Opilioacarus*. Il paraît même fort probable que, chez les Gamases, la plus grande partie du prodorsum ait disparu ; il n'en est plus reconnaissable qu'une petite région, c'est-à-dire la partie antérieure (sans pores) du bouclier dorsal. Cela veut dire que l'intervalle qui sépare, chez beaucoup de Gamases, les deux boucliers dorsaux, quoique d'origine certainement ancienne, ne représente pas le sillon disjugal ; et que les noms des deux boucliers, qu'on appelle jusqu'ici pronotum et opisthonotum, peuvent être la cause de confusion. On pourrait

corriger cette terminologie en introduisant les noms d'antenotum et de postnotum pour les deux boucliers, et de notoméristique pour la coupure ou scissure qui les sépare.

Des traces de segmentation restent reconnaissables chez beaucoup de groupes d'Actinotrichida. Chez les espèces primitives on trouve encore des divisions de l'opisthosoma. En général, la chaetotaxie du corps, et surtout le développement postlarvaire de la région anale, nous donnent des indications sur le nombre de segments. Nous savons que le segment pseudanal (*PS*) est d'origine larvaire, l'adanal (*AD*) d'origine protonymphale, l'anal (*AN*) d'origine deutonymphale et le segment peranal (*PE*) d'origine tritonymphale. Si toutes les stases à partir de la protonymphe n'ajoutent aucun segment, le nombre total de segments reste 13 ; si toutes les stases à partir de la deutonymphe n'ajoutent rien, le nombre reste 14 ; si toutes les stases à partir de la tritonymphe n'ajoutent rien le nombre reste 15 ; aucun segment est d'origine adulte, et si la tritonymphe ajoute (dans des cas rares) un segment peranal, le nombre reste 16 chez les adultes. De cette manière nous disposons d'une méthode pour définir le nombre de segments des Actinotrichida. Cela s'applique aux Oribates et aux Actinedida. Le développement postlarvaire de la région paraproctale est insuffisamment connu, ou difficile à interpréter chez les autres groupes.

En ce qui concerne le naso, il est présent chez quelques Oribates primitifs et chez beaucoup d'Actinedida. Il n'a conservé son œil infère que dans quelques cas primitifs.

Je crois qu'une étude de l'anatomie interne des deux groupes, ainsi qu'une étude embryologique, nous apporteront des caractères fondamentaux, pas seulement importants pour la connaissance des Acariens, mais aussi pour la compréhension de la structure prosomienne de tous les Arachnides.

SUMMARY

A description is given of the primitive segmentation of the two superorders of mites, after the example of representatives of two genera : *Opilioacarus* (Anactinotrichida : Opilioacarida) and *Alycus* (Actinotrichida : Actinedida). The groups are compared with each other ; the similarities and the fundamental differences are signalized ; and a table of the primitive segments and their appendages, etc. in the two superorders of mites is drawn up. The phylogeny of the primitive segmentation in higher developed groups of mites is treated in short.

TRAVAUX CITÉS

André (M.), 1949. — Ordre des Acariens (Acari, Nitzsch, 1818). — In : P.-P. Grassé, Traité de Zoologie, **6** : 794-892, figs. 598-665, 2 pls.

Grandjean (F.), 1936. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens). 1re partie. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2), **8** : 398-405.

Grandjean (F.), 1937. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens). Deuxième partie. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2), **9** : 56-61, figs. 1-3.

Grandjean (F.), 1937 *a*. — Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens) (Troisième partie). — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2), **9** : 134-138, figs. 4, 5.

Grandjean (F.), 1939. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata. — Ann. Sci. Nat., Zool. (11), **2** : 1-122, figs. 1-25.

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), 1969. — Notes on the morphology of *Alycus roseus* C. L. Koch. — Zool. Meded., **43** : 177-202, figs. 1-7.

HAMMEN (L. van der), 1969 *a*. — Studies on *Opilioacarida* (Arachnida) III. *Opilioacarus platensis* Silvestri, and *Adenacarus arabicus* (With). — Zool. Meded., **44** : 113-131, figs 1-5.

KRAMER (P.), 1882. — Ueber die Segmentierung bei den Milben. — Arch. Naturg., **48** (1) : 178-182, pl. 13, fig. 1-4.

MILLOT (J.), 1949. — Classe des Arachnides (Arachnida) I. — Morphologie générale et anatomie interne. — In : P.-P. Grassé, Traité de Zoologie, **6** : 263-319, figs. 47-96.

VITZTHUM (H. Graf), 1931. — 9. Ordnung der Arachniden : Acari = Milben. — In : W. Kükenthal & Th. Krumbach, Handbuch der Zoologie, **3** (2), 1re partie : (3) 1-160, figs. 1-161.

WITH (C. J.), 1904. — The Notostigmata, a new suborder of Acari. — Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjøbenhavn, 1904 : 137-192, pls. 4-6.