

Au sujet de l'organe de Claparède : des eupathidies multiples et des taenidies mandibulaires chez les acariens actinochitineux

Autor(en): **Grandjean, François**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences physiques et naturelles**

Band (Jahr): **28 (1946)**

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-742863>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

AU SUJET DE L'ORGANE DE CLAPARÈDE,

des eupathidies multiples et des taenidies
mandibulaires chez les Acariens actinochitineux

PAR

François GRANDJEAN

(Avec 5 fig.)

I. L'ORGANE DE CLAPARÈDE.

Celui d'*Epilohmannia* est le plus grand et le plus remarquable que j'aie observé jusqu'ici. La figure 1C le représente à fort grossissement et la figure 1B le montre en place, dans l'orientation ventrale, en *Cl*. On le voit encore en entier, figure 2, où il est partiellement caché par la deuxième patte. Dans l'orientation dorsale son extrémité et sa région moyenne se distinguent seules assez bien, par transparence. Sur la figure 1A, à gauche, je l'ai dessiné en traits pleins, au delà du contour apparent propodosomatique, parce que la première patte et son coxa sont omis de ce côté.

Dirigé en avant, un peu courbé en S et sa tête inclinée vers le bas (fig. 2), assez long pour atteindre le niveau des maxilles, annelé comme un ver, cet organe a chez *Epilohmannia* un curieux aspect. Chaque anneau, ou article, ou segment, est sclérifié jusqu'à des bords circulaires précis. On voit très bien l'épaisseur de la chitine et j'ai hachuré celle-ci, en coupe optique, sur la figure 1C. Entre deux sclérites, dans la région étranglée



la cuticule est moins réfringente. On voit aussi l'épaisseur de la chitine mais je n'ai mis sur le dessin qu'un seul trait. Les

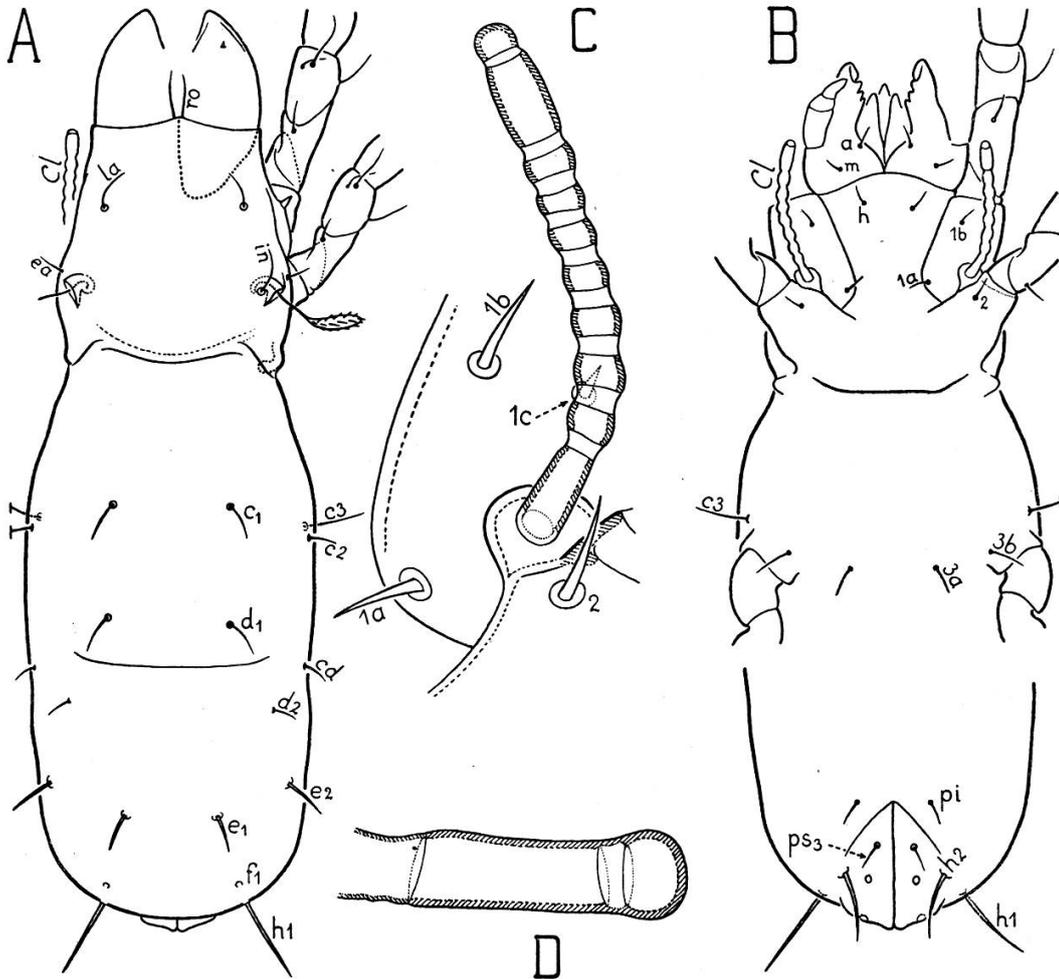


Fig. 1.

Epilohmannia cylindrica (Berl.).

A ($\times 365$), larve, de dessus; le poil interlamellaire *in* est supprimé à gauche; sa base se projette sur la bothridie prodorsale. — B ($\times 365$), id., de dessous; le palpe, très petit, n'est représenté qu'à gauche, schématiquement; les poils adoraux sont omis; le poil coxal *1c*, caché par l'organe de Claparède, n'est pas dessiné, mais on le voit sur la figure C. — C ($\times 1360$), organe de Claparède, plus grossi, la larve étant orientée à peu près comme en B. — D ($\times 1360$), une papille génitale de la tritonymphe. — Exemples des environs de Périgueux (Dordogne).

Erratum. Dans les notations des poils remplacer *cd* par *cp* (fig. A).

sept anneaux les plus courts sont semblables et font suite à un article proximal plus long. Le tout, c'est-à-dire les huit articles, forme la tige. A l'autre bout les deux derniers articles sont

différenciés et peuvent être distingués sous le nom de tête. La partie principale de la tête est l'article le plus long, le proximal mis à part, et l'autre article, à l'extrémité distale, est hémisphérique. L'organe entier est légèrement en massue.

Le nombre des articles est donc dix. C'est le même à droite et à gauche sur l'exemplaire que j'ai dessiné. Sur deux autres exemplaires appartenant à la même récolte j'ai retrouvé aussi

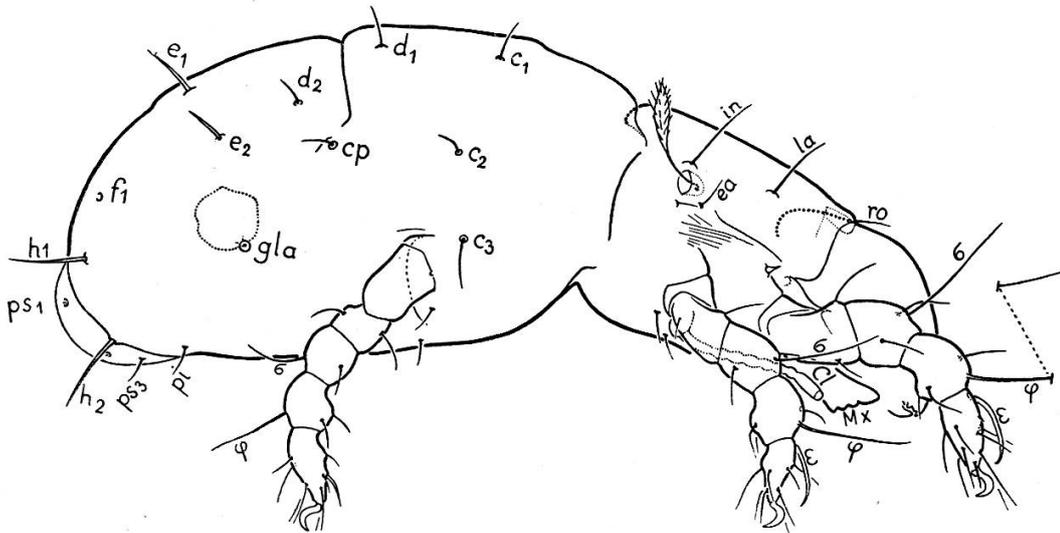


Fig. 2.

Epilohmannia cylindrica (Berl.) ($\times 365$).

Larve, orientée latéralement.

Exemplaire des environs de Périgueux (Dordogne).

le nombre dix à droite et à gauche, sauf à un côté d'un des exemplaires, où deux des sept anneaux moyens étaient mal séparés.

La tige est implantée entre les coxae I et II, sur une saillie assez forte, laquelle paraît dépendre du coxa II quand on la regarde dans l'orientation latérale (fig. 2) tandis que, si on la regarde ventralement (fig. 1B), elle semble appartenir plutôt au coxa I.

Maintenant que nous connaissons l'organe de Claparède chez *Epilohmannia*, revenons à ses caractères généraux.

Je rappelle d'abord qu'il manque totalement à partir de la stase protonymphale et que nous ignorons à quoi il sert. Il ne

peut exister que sur des prélarves et des larves. En outre on ne l'a jamais vu chez les Acariens anactinochitineux.

Laissons de côté les prélarves. Elles sont toujours calyptostatiques, extrêmement régressives en ce qui concerne leur morphologie extérieure. Leur organe de Claparède est plus ou moins vestigial, ou il manque. Remarquons seulement qu'on le trouve encore, dans de nombreux cas, à la surface d'un deutovum ou plus généralement d'une prélarve qui a perdu ses membres. Cela signifie qu'il est d'origine très ancienne. Il appartient à la structure fondamentale des Acariens actinochitineux.

Les larves sont beaucoup plus intéressantes car elles nous montrent ce mystérieux organe à son plus grand développement. Nous allons d'abord résumer¹ aux divers points de vue, dans l'état de nos connaissances, ce que nous savons à leur sujet.

L'historique serait trop long et je ne le ferai pas. Les plus anciennes observations remontent à Claparède et à 1868 (1)². C'est pourquoi j'ai proposé (10, p. 337, en renvoi) la désignation « organe de Claparède » pour remplacer la multitude des autres noms donnés par les auteurs au même organe. Plusieurs de ces noms témoignent d'anciennes erreurs dont il vaut mieux ne pas garder le souvenir, celui d'« Urstigma » par exemple. Dans mes anciennes publications l'organe de Claparède est appelé appendice, glande, papille, verrue, organe larvaire et aussi verrue coxale.

La présence-absence. — Chez les Oribates, y compris les Palaeacariformes, l'organe de Claparède existe toujours.

Il en est de même chez les Endeostigmata d'après *Terpnacarus*, *Sebaia*, *Pachygnathus*, *Petrallycus*, *Bimichaelia*, *Allicorhagia*, *Lordalycus*, *Speleorchestes*, *Nanorchestes*.

Les autres Prostigmata ont encore cet organe (*Anystis*, *Caeculus*, les Bdelles, *Cunaxa*, *Eupodes*, *Penthaleus*, *Rhagidia*, *Labidostomma*, les Trombidions, les Hydracariens) ou l'ont perdu (*Tetranychus*, *Bryobia*, *Cryptognathus*, les Cheylétidés, les Raphignathoïdes, les Erythroïdes).

¹ Ce n'est pas seulement un résumé; des observations nouvelles sont incluses.

² Voir à la fin l'index des travaux cités.

Les Tetrapodili et les Heterostigmata (Tarsonemini) ne l'ont pas conservé.

Les Acaridiae le possèdent (*Tyroglyphus*, *Histiogaster*, *Canestrinia*, *Glycyphagus*, *Fusacarus*, *Anoetus*) ou en sont dépourvus (*Carpoglyphus*, *Chortoglyphus*, nombreux genres parasites).

La forme et la dimension. — Les deux types extrêmes sont celui d'*Epilohmannia*, décrit plus haut, et celui d'un acarien comme *Cyta*, chez qui l'organe de Claparède est une petite convexité arrondie, à fleur de peau, sans protection (6, p. 18 et p. 8, fig. 1B). Autres exemples de ce cas très régressif: *Caeculus*, *Cunaxa*, *Haplochthonius*.

Quelquefois la même convexité minuscule est enfoncée dans un trou. Je renvoie pour une figure à la prélarve d'*Anystis* (4, p. 66, fig. 2B).

Ensuite, dans l'ordre de régression décroissante, viennent les types « ordinaires », sans doute nombreux, encore mal étudiés, où l'organe de Claparède est court, en général petit quoique non minuscule, et presque toujours protégé, semble-t-il, soit par une écaille qui le coiffe (cette curieuse écaille est un poil modifié du coxa I), soit par les bords d'une cavité dans laquelle il s'invagine, soit d'autres manières. Il est piriforme, ou globuleux, ou en cylindre bas terminé par une calotte sphérique. Dans ce dernier cas, chez *Damaeus* par exemple, quand la calotte est peu convexe, un cercle est visible entre le cylindre et la calotte. Dans les autres on voit parfois aussi, séparant du côté distal une surface arrondie, lisse et régulièrement bombée, un cercle analogue.

Que peut signifier ce cercle ? Evidemment la séparation de deux articles, le distal étant homologue de celui qui termine, chez *Epilohmannia*, la tête du bel organe de Claparède. Le cercle (ou les cercles, rien n'empêchant qu'il y en ait plusieurs) est donc important à rechercher et à bien voir. C'est une marque, ou un reste, de l'ancienne segmentation.

Chez les Acaridiae l'organe de Claparède n'est jamais protégé. Il consiste le plus souvent en une protubérance allongée, cylindrique, à extrémité arrondie. Celle-ci (*Tyroglyphus*) est parfois

plus qu'hémisphérique et séparée de la partie cylindrique par un fort étranglement. Chez *Canestrinia*, d'après une espèce, l'extrémité a la forme d'un petit cylindre à bout arrondi, brusquement plus étroit que le cylindre principal. Chez *Fuscarus* j'ai vu sur l'organe deux cercles assez largement séparés, non compris celui de base, de sorte qu'il y aurait trois articles.

Chez les Oribates, entre les types ordinaires dominants et le type *Epilohmannia*, s'intercalent des cas où l'organe de Claparède est grand, très franchement segmenté, apparenté par sa forme à celui d'*Epilohmannia*, n'en différant même que par les bourrelets transversaux plus ou moins irréguliers qui remplacent, entre la tête et l'article proximal, les vrais articles de la figure 1C. La région médiane se trouve raccourcie, l'article proximal peut être ou sembler plus long, et la tête, composée des deux mêmes articles, est plus large et plus distincte. Ces caractères sont particulièrement nets chez *Eulohmannia* (7, p. 301, fig. A), *Perlohmannia* et *Parhypochthonius* (2, p. 424, fig. 1A, 1B).

Dans ces trois exemples l'organe est coiffé (au repos ?) par l'écaille protectrice habituelle et il est bien plus facile de constater que cette écaille est un poil parce qu'elle est implantée loin de l'organe au lieu de l'être contre lui, comme dans les types ordinaires. Chez *Epilohmannia* je n'ai vu aucune trace de l'écaille.

L'emplacement. — L'emplacement normal, c'est-à-dire le plus commun, de l'organe de Claparède, est entre les coxae I et II (fig. 1B). Il est assez souvent plus antiaxial (plus éloigné du plan de symétrie, plus latéral) que la figure précitée ne l'indique et parfois, inversement, plus paraxial, sans cesser d'être en contact avec le sillon séparateur des coxae I et II. Tantôt il empiète principalement et même exclusivement sur le coxa I et l'inverse est également possible, selon les espèces.

D'autres fois l'organe de Claparède est franchement latéral. Il naît alors sur le coxa II, au-dessus de la patte (*Eulohmannia*, *Anystis*), ou entre les pattes I et II (*Cyta*).

Chez les Acaridiae il est ventral, toujours éloigné du sillon I-II et toujours implanté sur le coxa I, parfois loin en avant et même assez près du plan de symétrie (*Glycyphagus*).

Donc les emplacements sont variés. Nous voyons bien que l'organe de Claparède appartient à l'un des deux métamères du propodosoma mais nous ne pouvons pas dire encore auquel.

La mobilité. — L'organe de Claparède est sans doute mobile quand il n'est pas trop régressif. Sa longueur et sa structure, chez *Epilohmannia*, sont des arguments pour l'affirmer.

Un autre argument est qu'on voit, dans les cas les plus favorables, des tendons s'attacher à sa base. J'en ai dessiné un chez *Eulohmannia* (7, p. 301, fig. A, en t. v.). Depuis j'en ai vu d'autres, notamment chez *Damaeus* où il y en a deux, partant du bord proximal de l'organe¹.

Bien entendu le meilleur argument serait l'observation directe et l'on saurait en quoi consiste la mobilité. Je n'ai pu travailler jusqu'ici dans cette voie faute d'avoir réussi à recueillir vivantes des larves d'*Epilohmannia* ou d'autres Acariens à grand organe de Claparède.

Résumé des caractères précédents. — L'organe de Claparède est primitif. En général il régresse et il a souvent disparu. Les Oribates et les Endeostigmata sont les Acariens qui l'ont le plus généralement conservé. Le genre *Epilohmannia* nous le montre au minimum de régression. Il possède alors une segmentation évidente, le nombre des segments, ou anneaux, atteignant dix. Dans tous les cas son extrémité est convexe, lisse, sans perforation, en calotte sphérique ou en sphère. Il peut s'invaginer ou rester toujours externe. Il est mobile et joue un rôle inconnu. Nous ne savons pas s'il est attaché fondamentalement au coxa I ou au coxa II. Sa place habituelle, ou celle de sa base, est dans le sillon entre ces deux coxae, au voisinage du deuxième trochanter, donc de la deuxième patte, et non de la première.

¹ La recherche des tendons est moins incommode que celle des muscles car les tendons sont observables après le traitement par l'acide lactique chaud, qui dissout les muscles et permet de faire des préparations parfaitement éclaircies.

*Les rapports de l'organe de Claparède
avec les papilles génitales.*

Les papilles génitales n'existent jamais avant la proto-nymphe. Elles succèdent par conséquent, dans l'ontogénie, à l'organe de Claparède et l'on ne trouve pas les deux sortes d'organes sur un même individu.

C'est aussi Claparède (1) qui a fait les premières observations sérieuses sur les papilles génitales. Il les a cependant prises pour des ventouses. Le vieux nom de « Saug » ou « Haftnäpfe », et ses traductions, a été employé jusqu'à une date récente pour désigner ces organes, et en même temps beaucoup d'autres dénominations. Comme pour l'organe de Claparède, le vocabulaire est très riche ¹. Cela tient aux difficultés d'observation, la structure de ces très petits organes ayant été souvent mal comprise, et aux suppositions variées que les auteurs ont faites sur leur fonction ².

J'ai désigné autrefois ces organes par « ventouses génitales » et « organes tactiles génitaux ». Maintenant (depuis 1938) je les appelle papilles ou verrues génitales. « Verrue » convient mieux si l'organe est très court, mais « papille » est plus général et j'emploie ce dernier terme, de préférence, dans ce travail.

Les rapports de l'organe de Claparède avec les papilles génitales (6, p. 23) sont évidents. Ils consistent dans l'homéotypie des structures et dans le parallélisme des évolutions.

L'homéotypie. — Les papilles génitales sont les seuls organes qui ressemblent à l'organe de Claparède. Pour comparaison j'ai dessiné ici une papille génitale d'*Epilohmannia* après l'avoir extraite et séparée (fig. 1D). J'ai fait autrefois la même comparaison chez *Eulohmannia* (7, p. 301 à 303, fig. A, E, F, G).

¹ HALIK, par exemple, à propos des seuls Hydracariens, désigne les papilles génitales par « Genitalnäpfe » (c'est le nom le plus employé actuellement par les auteurs de langue allemande) et ne cite pas moins de dix-huit autres appellations pour ces organes (13, p. 229).

² Nous pouvons dire cependant sans beaucoup de chance d'erreur, pourvu que nous évitions de préciser, que la fonction de ces organes est plutôt sensitive, et celle de l'organe de Claparède également.

Chez ces Acariens à grand organe de Claparède, les papilles génitales sont toujours plus courtes que ce dernier et elles sont morphologiquement plus avancées dans l'évolution régressive. Chez d'autres Acariens, quand l'organe de Claparède est court, l'inverse est possible.

L'ancienne segmentation des papilles génitales, quand elle n'a pas disparu, se révèle par des cercles transversaux, quelquefois par des ellipses lorsque l'organe est coupé obliquement, et ces lignes ont absolument le même aspect que sur les organes de Claparède.

Elles sont souvent difficiles à observer. Par exemple, chez *Epilohmannia*, le cercle de base de la figure 1D est bien net car il sépare une cuticule scléritisée et plus réfringente d'avec la peau molle moins réfringente qui rattache la papille aux parois de la cavité pré-génitale, mais les deux autres cercles se voient avec peine et exigent l'emploi des artifices d'éclairage. Ces cercles ne correspondent, en effet, qu'à des arêtes insignifiantes de la paroi interne, sans qu'il y ait de part et d'autre de ces arêtes un changement notable d'indice, toute la cuticule de la papille paraissant scléritisée. Chez *Eulohmannia* l'ellipse homologue de ces cercles (7, p. 301, fig. E) est beaucoup plus nette.

Le cas le plus extrême que je connaisse, pour les papilles génitales, dans le sens de la moindre régression, est relatif à un Acaridié non décrit, dont le seul exemplaire est malheureusement perdu. Mes croquis non publiés, vieux d'environ dix ans, représentent chez cet Acarien des papilles génitales très longues et trisegmentées.

Le parallélisme dimensionnel et morphologique dans l'évolution. — Si les papilles génitales se sont réduites à de simples bosses de faible relief, l'organe de Claparède en a fait autant. Les très petites verrues génitales correspondent, pour chaque espèce, à de très petits organes de Claparède. Exemples: *Anystis*, *Caeculus*, *Cyta*, *Cunaxa*, *Haplochthonius*.

Inversement, si les papilles génitales sont bien développées, l'organe de Claparède l'est aussi. Il n'y a cependant pas une proportionnalité définie entre ces organes, qu'il s'agisse de leur

dimension ou de leurs autres caractères mesurables. De même on ne peut déduire, de la forme des papilles génitales, celle de l'organe de Claparède.

Les fortes singularités des papilles génitales se retrouvent dans l'organe de Claparède. Exemple: *Anoetus*, ou *Histiostoma* (6, p. 23).

Le parallélisme de présence-absence dans l'évolution régressive.

— La constance des papilles génitales, aux stases nymphales et adulte de toutes les espèces d'un groupe naturel, entraîne la constance, dans ce groupe, de l'organe de Claparède (Oribates, Endeostigmata).

Chez les Prostigmata, quand les nymphes ont perdu leurs papilles génitales (et en même temps dans la plupart des cas, sinon toujours, leur cavité pré-génitale) les larves ont perdu leur organe de Claparède. Exemples: *Tetranychus*, *Bryobia*, *Cryptognathus*, les Cheylétiés, les Raphignathoïdes, les Erythroïdes.

Les Tetrapodili et les Heterostigmata, dépourvus de papilles génitales, n'ont pas d'organe de Claparède.

Les Prostigmata cités plus haut pour avoir un organe de Claparède ont des papilles génitales à partir de la protonympe, ou de la première nymphe.

Parmi les Acaridiae, les formes libres que j'ai vues, *Tyroglyphus* par exemple, ont toutes des nymphes à papilles génitales. Leurs larves ont l'organe de Claparède, sauf celles de *Chortoglyphus arcuatus* et de *Carpoglyphus lactis*. *Canestrinia*, d'après une espèce, se comporte comme *Tyroglyphus*. *Notoedres* (et vraisemblablement beaucoup d'autres genres parasites) n'a pas d'organe de Claparède ni de papilles génitales.

Les papilles génitales, quand elles n'existent plus chez les nymphes, manquent aussi chez les adultes. Cependant cette règle, qui vaut pour tous les Acariens actinochitineux, paraît avoir des exceptions. Convient-il de rapprocher ces dernières du comportement de *Chorto-* et de *Carpoglyphus*? Nous pourrions peut-être dire, considérant l'organe de Claparède et les papilles génitales comme une seule série homéotype, qu'en général tout se passe comme si ces organes avaient disparu

d'une manière simultanée à toutes les stases, mais que, dans quelques cas très peu nombreux, ils ont suivi la loi de retardement.

Le parallélisme dans l'évolution numérique progressive. — Les seuls exemples d'évolution numérique progressive, pour les organes dont nous parlons, sont donnés par des Hydracariens (*Piona*, *Hydrachna*, *Atax*, *Arrhenurus*, etc...). Les papilles génitales sont multipliées et deviennent pléthotaxiques. Le parallélisme signifie qu'alors et seulement dans ce cas, chez les mêmes espèces, l'organe de Claparède *pourra* être multiplié. Il l'est en effet chez les larves et les prélarves de certains Hydracariens (8, p. 399 et 400, fig. 3).

On ne peut dire qu'il *doit* l'être parce que la multiplication est toujours progressive dans l'ontogénie. Nous savons par exemple qu'à l'orthotrichie d'une larve peut succéder la pléthotrichie chez son adulte. Pour affirmer, sans l'avoir vue, la multiplication, il faut partir de la larve et dire que si elle a plus d'un organe de Claparède, de chaque côté, sa nymphe et son adulte auront certainement des papilles génitales multipliées.

Comparaison à d'autres Arachnides.

L'idée que l'organe de Claparède est probablement homologue de ce que l'on appelle *organe latéral* chez d'autres Arachnides a été émise par Reuter en 1909 (14, p. 85, note 1). La comparaison s'impose en effet puisque l'organe latéral, particulier aux embryons ou aux calyptostases qui précèdent la première forme active, est placé aux mêmes endroits que l'organe de Claparède.

Pour les papilles génitales on n'a pas fait jusqu'ici de comparaison, à ma connaissance, mais je me permettrai d'en faire une, celle aux *filières* des Araignées.

Les filières et les papilles sont des appendices articulés. Elles ont à peu près la même position primitive, à la face inférieure de l'abdomen, ou de l'opisthosoma, vers le centre, non loin de l'ouverture génitale ou pré-génitale. Les papilles ont gardé cette position. Les filières, au contraire, sont habituellement implantées presque au bout de l'abdomen chez les Araignées. C'est

une objection au premier abord. Rappelons-nous cependant que l'embryologie la supprime en nous révélant que les filières commencent par être franchement ventrales. Elles le sont encore à la stase adulte dans le sous-ordre des Mesothelae (*Liphistiidae*).

Les aranéologues ont admis depuis longtemps que les filières sont d'anciens membres abdominaux. La comparaison que je fais ici veut donc surtout dire que les papilles génitales des Acariens sont également des membres abdominaux, ou plutôt ce qu'il en subsiste après une régression considérable. Il va de soi qu'elle exclut les fonctions et tous les détails. Chez les Acariens tisseurs, les Tétranyques, ce sont les palpes qui fonctionnent comme filières et non les papilles génitales, lesquelles n'existent d'ailleurs plus dans cette famille. Mais il y a loin des Araignées aux Acariens. Remarquons plutôt que les palpes sont aussi des membres.

Si les papilles sont des membres, à quels segments du corps devons-nous les attribuer ? Nous voyons que ces organes sont au nombre fondamental de trois paires, que ces paires ont une disposition métamérique très simple, l'une étant derrière l'autre ou les autres, en bon alignement, et qu'elles apparaissent l'une après l'autre dans l'ontogénie. Les papilles génitales, presque certainement, appartiennent à trois segments successifs de l'opisthosoma. Malheureusement nous ne pouvons pas aller plus loin dans l'affirmation, car nous ne savons rien des relations métamériques entre le ventre et le dos des Acariens, dans cette région du corps, le ventre étant régressif et retardé par rapport au dos (9, p. 34).

Une autre question est de savoir si les papilles génitales sont les membres eux-mêmes ou des « podites » de ces membres (les exo- ou les endopodites), le reste ayant disparu. En posant cette question scabreuse on suppose que les membres n'étaient pas simples chez les Arachnides primitifs. C'est une hypothèse légitime et même banale, mais il ne faut pas oublier qu'elle résulte seulement de comparaisons à d'autres classes d'Arthropodes. Nous trouvons cependant ici un argument direct en sa faveur. D'une part, en effet, comme je pense l'avoir montré dans ce travail, des rapports très étroits existent entre les

papilles génitales et l'organe de Claparède, de sorte qu'il ne serait pas satisfaisant d'attribuer à ces deux sortes d'organes des origines différentes, et d'autre part *Epilohmannia*, plus que tout autre Arachnide, nous montre un organe de Claparède qui a bien l'air d'un « podite », lequel appartiendrait à la deuxième patte ou à la rigueur à la première.

II. LES EUPATHIDIES MULTIPLES.

Ces organes existent seulement au dernier article du palpe et ils sont rares. Je les ai signalés en 1935 (3, p. 33¹) à propos de certains Oribates, sans savoir s'il s'agissait d'eupathidies simples ayant acquis secondairement plusieurs branches, ou d'eupathidies vraiment multiples résultant de la coalescence de plusieurs eupathidies simples. Maintenant la question peut être aisément résolue à cause des nouveaux exemples donnés par la famille des Stigmaeïdés et des progrès réalisés dans l'intervalle en chaetologie.

La plupart des Stigmaeïdés possèdent, à l'extrémité distale du tarse palpier, une sorte d'épine trifurquée qui a été mentionnée ou figurée par de nombreux auteurs. Cette épine est une eupathidie. Non seulement sa tige est creuse mais chacune de ses branches. Je l'ai observée avec ces caractères dans les genres *Stigmaeus*, *Eustigmaeus*, *Ledermülleria* et *Homocaligus*. Le nombre des branches est toujours trois. Il existe, d'autre part, des Stigmaeïdés qui n'ont pas cette eupathidie. C'est le cas d'une espèce que j'ai décrite récemment, *Apostigmaeus navicella* (12, p. 105 à 117), et aussi de *Storchia robustus* pourvu que l'on se fie, pour ce dernier Acarien, au dessin approximatif de BERLESE (*A.M.S.*, fasc. XXII, n° 6, fig. 4). Des deux groupes de Stigmaeïdés ainsi distingués le premier contient la plupart des genres. Le deuxième est réduit pour moi au seul genre *Apostigmaeus* car je ne connais pas *Storchia robustus*².

¹ Les eupathidies sont désignées par « acanthoïdes ».

² Je ne sais même pas si *Storchia robustus* (= *Caligonus r.* Berl.) est un vrai Stigmaeïdé. Sa description est insuffisante et aucun auteur ne l'a complétée.



Comparons ces deux groupes. Nous ne tiendrons d'abord compte que des adultes. Ensuite nous ferons intervenir le développement.

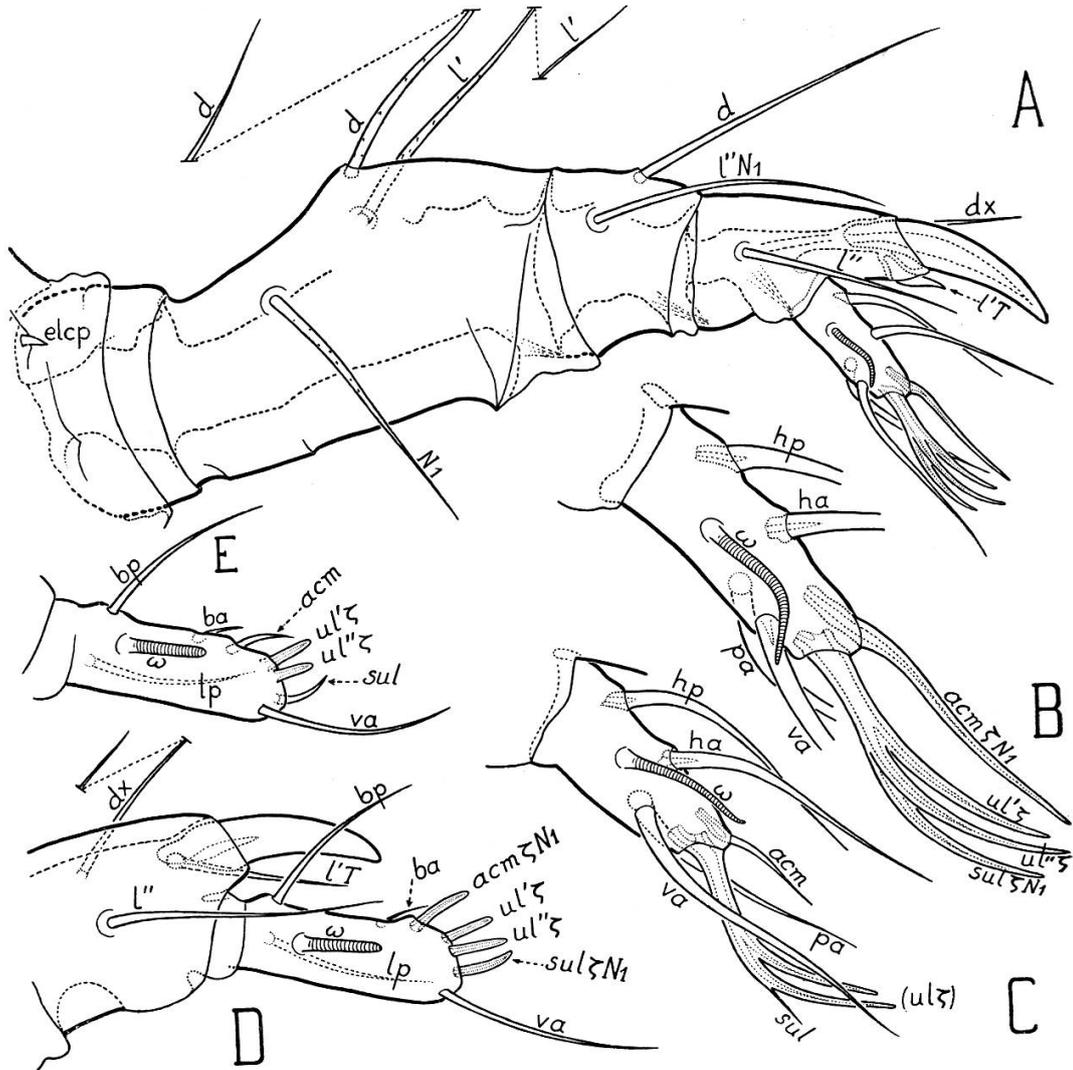


Fig. 3.

Palpes droits de Stigmaeidés, vus latéralement.

A ($\times 415$), *Homocaligus* sp., adulte. — B ($\times 875$), *id.*, dernier article, ou tarse, plus grossi. — C ($\times 1180$), *id.*, tarse de la larve. — D ($\times 1320$), *Apostigmaeus navicella* Grandj., adulte, tibia et tarse. — E ($\times 1790$), *id.*, tarse de la larve. — Les adultes dessinés étaient des femelles; les poils ou eupathidies postlarvaires, datant tous de la première nymphe, portent l'indication N1; ζ, eupathidie; ω, solénidion. — Exemplaires des environs de Trappes (Seine-et-Oise) pour *Homocaligus* et des environs de Périgueux (Dordogne) pour *Apostigmaeus*.

Les adultes du premier groupe ont aux cinq articles du palpe, pour leurs poils, la formule (0 - 3 - 2 - 4 - 6), non compris le

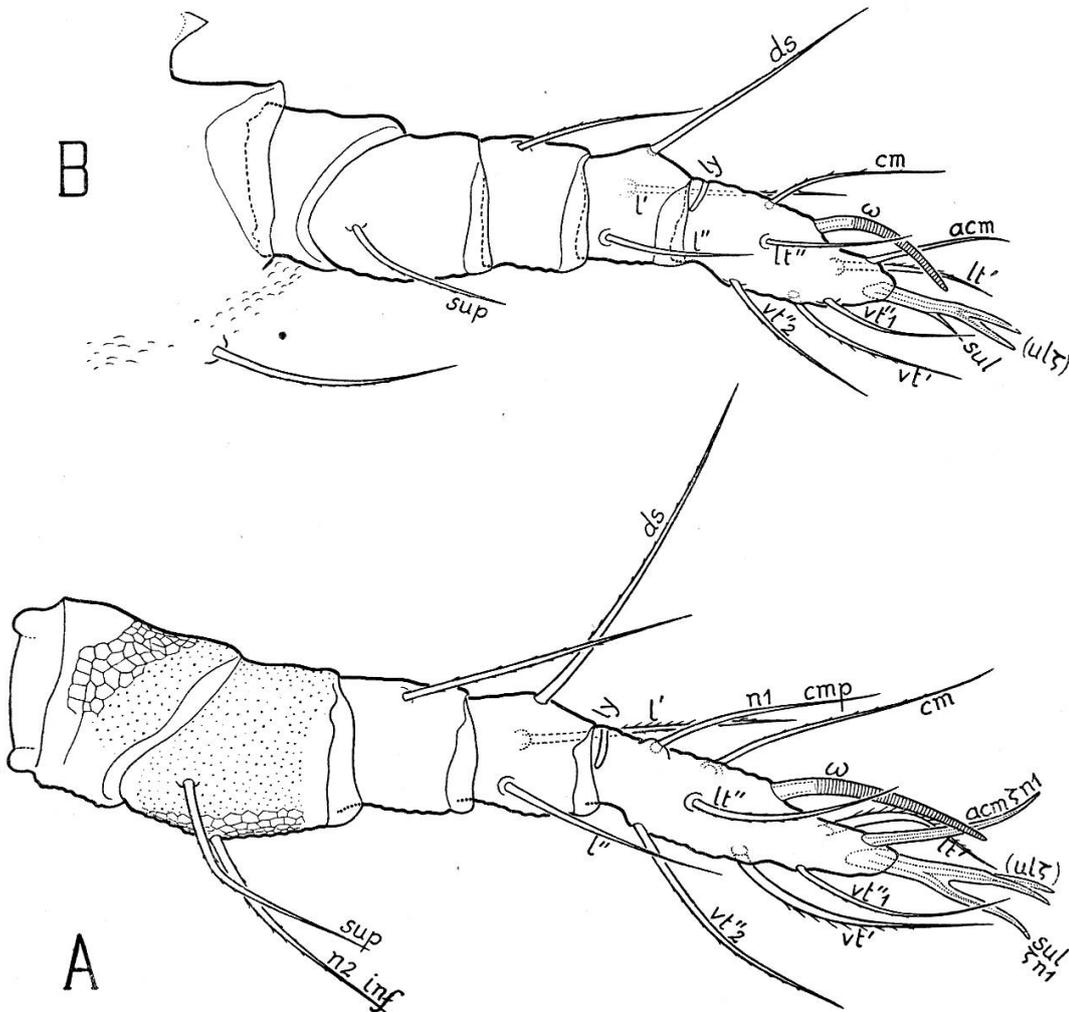


Fig. 4.

Hypochthonius rufulus Koch.
Palpe droit vu latéralement.

A ($\times 880$), adulte. — B ($\times 1190$), larve. — Les poils ou eupathidies postlarvaires sont indiqués par leur stase d'apparition; n_1 , protonympe; n_2 , deutonymphe; ζ , eupathidie; ω , solénidion. — Exemplaires des environs de Strasbourg.

solénidion. Dans ces chiffres la grosse dent du tibia est comptée, car c'est un poil. Au tarse l'eupathidie trifurquée est comptée pour un. Des cinq poils restants, quatre sont ordinaires et le cinquième est une eupathidie simple (fig. 3A, 3B).

L'adulte d'*Apostigmaeus* a la formule (0 - 3 - 2 - 4 - 8) aux mêmes conditions. Des huit poils du tarse, quatre sont ordinaires et quatre sont des eupathidies simples (fig. 3D). Donc il aurait suffi de compter pour trois l'eupathidie trifurquée du premier groupe et tous les caractères numériques seraient devenus les mêmes dans les deux groupes. Nous avons là un sérieux argument pour affirmer que l'eupathidie trifurquée est le résultat d'une coalescence, dans la phylogenèse des adultes, entre trois eupathidies simples.

A la stase larvaire d'*Apostigmaeus*, le tarse a déjà huit poils mais deux d'entre eux seulement sont des eupathidies, ceux désignés par *ul'* et *ul''* sur la figure 3E. Dès la première nymphe, tout est comme chez l'adulte et il est certain que ce sont les deux poils *acm* et *sul* de la larve qui sont devenus eupathidiques. Remarquons en passant qu'un très léger changement de forme en résulte pour le tarse, la région où s'implante *acm* ayant grossi.

A la stase larvaire d'*Homocaligus*¹ l'eupathidie multiple de l'adulte existe déjà. Au premier abord elle paraît n'avoir que deux branches, lesquelles sont creuses et il n'y a pas d'autre eupathidie (fig. 3C). La comparaison des figures 3C et 3B montre clairement que le poil ordinaire *acm* de la larve correspond, comme chez *Apostigmaeus*, à l'eupathidie *acm* de l'adulte et que l'eupathidie apparemment bifurquée de la larve est homologue de l'eupathidie trifurquée de l'adulte. Les changements se font aussi à la première nymphe.

¹ J'ai choisi *Homocaligus* comme exemple du premier groupe, pour les figures, parce que cet Acarien a un grand palpe et surtout parce que le cil de l'eupathidie double larvaire (je parle plus loin de ce cil), est bien visible. Mes exemplaires ont été recueillis au bord de l'étang de Saint-Quentin, près de Trappes (S.-et-O.), dans des débris végétaux à demi submergés, en juillet. Ils comprenaient, outre les adultes, les deux sortes de nymphes et des larves. Vraisemblablement ce sont des *H. scapularis* (Koch). Je préfère toutefois ne pas leur attribuer un nom spécifique, car BERLESE décrit sous le nom de *Caligonus scapularis* (Koch) (*A.M.S.*, fasc. 30, nos 6 et 5) un *Homocaligus* qui ne peut pas se rapporter à eux, à moins qu'il ne soit très mal dessiné. La question se pose donc de savoir s'il y a ou non plusieurs espèces d'*Homocaligus* en Europe centrale et occidentale. Dans l'affirmative le *scapularis* de Koch est incertain car il n'est pas réellement décrit.

Donc en comptant l'eupathidie multiple d'*Homocaligus* pour deux eupathidies à la stase larvaire et pour trois eupathidies ensuite, on retrouve les caractères ontogéniques d'*Apostigmaeus* en ce qui concerne les nombres d'eupathidies. Cependant un tel résultat ne suffit pas à nous satisfaire car les deux eupathidies postlarvaires d'*Homocaligus* devraient avoir pour homologues à la stase larvaire, chez cet Acarien, deux poils ordinaires. Or nous n'avons cru observer cela que pour *acm.* Un poil ordinaire paraît manquer au tarse larvaire d'*Homocaligus*.

C'est alors que l'on remarque un cil porté par l'eupathidie double larvaire. Le cil est désigné par *sul* sur la figure 3C. Il attire beaucoup moins l'attention dans l'observation réelle que sur la figure. On a très bien pu ne pas le voir ou le prendre pour une barbule sans importance. Ne représenterait-il pas le poil manquant ? Il suffirait qu'il devînt une eupathidie à partir de la première nymphe pour que tout se passât de la même manière chez *Apostigmaeus* et *Homocaligus*, à la coalescence près. Or c'est bien ce que l'on constate puisque l'eupathidie multiple d'*Homocaligus* a trois branches épaisses et creuses dès la première nymphe et qu'en même temps le cil disparaît. L'organe apparemment bifurqué de la larve est en réalité trifurqué. Il représente la somme de deux eupathidies et d'un poil ordinaire. C'est une eupathidie à la fois double et composée, composée voulant dire qu'elle contient un organe qui n'est pas une eupathidie.

La comparaison d'*Homocaligus* et d'*Apostigmaeus* est donc particulièrement instructive lorsque l'on tient compte du développement et elle démontre que l'eupathidie toujours trifurquée représente les poils ou eupathidies désignés par *ul'*, *ul''* et *sul* dans ce travail.

De ce qui précède résulte qu'il faut être attentif aux cils, même minuscules, que peuvent avoir des eupathidies et que, si l'eupathidie a plusieurs branches, il faut distinguer les creuses et les pleines.

Revenons maintenant aux Oribates et examinons le cas d'*Hypochothonius rufulus*. Nous allons constater qu'il est identique, au point de vue des eupathidies, à celui d'*Homocaligus*.

La figure 4A montre que le tarse du palpe, chez *Hypochthonius* adulte, a une eupathidie trifurquée dont les trois branches sont creuses, une eupathidie simple *acm*, sept poils ordinaires et le solénidion. Le même tarse, à la stase larvaire (fig. 4B) a une eupathidie trifurquée dont deux branches seulement sont grandes et creuses, la troisième étant plus petite et pleine, sept poils ordinaires et le solénidion. Un des poils ordinaires de l'adulte, noté *cmp*, s'est formé à la protonympe.

Admettons, puisque *Homocaligus* et les Stigmaeïdés du même groupe viennent de nous l'apprendre, que chaque branche d'une eupathidie composée compte pour une eupathidie simple si elle est creuse et pour un poil ordinaire si elle est pleine ou si elle est réduite à un cil. Alors ce qui frappe immédiatement, c'est que non seulement nous sommes dans le même cas de coalescence que chez *Homocaligus*, mais aussi que la règle du développement est la même. A la larve il y a deux eupathidies seulement (correspondant aux deux branches principales de l'eupathidie composée) et quatre à l'adulte (les trois branches et *acm*). On passe d'un cas à l'autre à la première nymphe (ici la protonympe), toujours comme chez les Stigmaeïdés.

Entre des Acariens aussi éloignés dans la classification naturelle qu'*Homocaligus* et *Hypochthonius*, une rencontre aussi exacte de deux caractères indépendants est à coup sûr fortuite mais nous sentons bien que des règles assez générales ont dû la faciliter. Pour essayer de connaître ces dernières il nous faut d'une part étudier de plus près le développement des eupathidies et de l'autre faire le relevé de tous les cas de coalescence. Pour le moment voici que que j'ai observé chez les Oribates et les Prostigmata :

La règle essentielle du développement eupathidique consiste dans la priorité de *ul'* et *ul''* sur *acm* et *sul*. En général *ul'* et *ul''* sont seuls eupathidiques à la stase larvaire. Les poils *acm* et *sul* deviennent eupathidiques au cours du développement, à des stases diverses. Quelquefois ils restent des poils ordinaires, de sorte que l'adulte a les mêmes eupathidies que sa larve (*Petrallycus*, *Bimichaelia*, certains Oribates). Dans des cas très peu nombreux (quelques Oribates) une troisième eupathidie larvaire existe, et c'est *acm*.

La coalescence de deux ou trois eupathidies est exceptionnelle. Aux exemples précédents (la plupart des Stigmaeïdés, *Hypochthonius*) il faut ajouter *Gehypochthonius*, *Eniochthonius* et *Aphelacarus*, chez qui l'eupathidie multiple est une fourche à deux branches. Dans d'autres cas la coalescence n'a lieu qu'à la base de l'eupathidie, de sorte qu'elle a besoin d'être confirmée par des observations très précises. Il arrive aussi que l'on ait affaire à une eupathidie pourvue d'une dent, ou d'un cil, et que la signification de cette dent, ou de ce cil, bien qu'on la soupçonne, soit difficile à établir. Je reviendrai plus tard sur ces cas (Lohmanniidés, Phthiracaridés, *Pseudotritia*, *Parhypochthonius*).

Chez les Oribates il m'a semblé que les seuls poils en cause pour la coalescence étaient *ul'*, *ul''* et *sul*. Remarquons à ce propos que c'est *sul*, et non *acm*, qui a parfois son trou ectostracal commun avec *ul'* et *ul''* lorsqu'il n'y a pas coalescence, comme on le voit chez *Neoliodes* (3, p. 18, fig. 4A). Toutefois je n'ai pas étudié un nombre suffisant d'exemples pour pouvoir affirmer que *acm* reste toujours libre.

Les implantations des eupathidies, leur nombre habituel de quatre chez les adultes et la distinction de deux d'entre elles par priorité ne laissent aucun doute sur leurs homologues dans un groupe considérable d'Acariens, comprenant à la fois les Oribates et plusieurs familles de Prostigmata. Schématiquement les quatre organes se disposent, à l'extrémité du tarse, selon les sommets d'un carré dont une diagonale serait horizontale et l'autre verticale. La première joindrait *ul'* et *ul''*. La seconde joindrait *acm* à *sul*.

L'homologie des quatre poils ou eupathidies une fois déterminée avec certitude, la connaissance des homologues des autres poils, sur le tarse palpier, est de beaucoup facilitée. Par exemple, chez *Hypochthonius rufulus*, il reste seulement à savoir quels sont les deux poils ordinaires de l'adulte qui sont en supplément des cinq poils ordinaires habituels des Oribates. Or l'un de ces deux poils est certainement celui noté *cmp* sur la figure 4A puisque *cmp*, seul poil n'existant pas à la stase larvaire, est par conséquent le plus faible de tous les poils. L'autre ne peut être qu'un poil ventral anti, car deux poils ventraux seulement, l'un para et l'autre anti, sont exigés parmi

les cinq poils normaux. L'évolution numérique entre *Hypochthonius* et le cas normal consiste donc dans la perte de *cmp* et de l'un des poils α_1'' ou α_2'' (fig. 4A et 4B¹).

Dans la comparaison des Stigmaeïdés aux Oribates la recherche des homologues tarsales entre poils ordinaires, en admettant que de telles homologues existent, ne peut encore être abordée. Elle paraît même difficile d'un genre à l'autre parmi les Stigmaeïdés, si l'on en juge par les figures 3A à 3E. Sur ces poils ordinaires j'ai mis des lettres quelconques. Le seul dont l'emplacement ne varie guère est celui noté *va*. Le poil paraxial *pa*, ou *lp*, pousse tantôt à l'avant et tantôt à l'arrière du tarse. Les deux autres poils sont à peu près dorsaux (ce qui n'est pas vrai pour tous les Stigmaeïdés) mais le postérieur *bp* est antiaxial relativement à l'antérieur *ba* chez *Apostigmaeus* alors que l'inverse a lieu entre *hp* et *ha* chez *Homocaligus*.

III. LES TAENIDIÉS MANDIBULAIRES ET LE NÉOSTIGMATE CHEZ *Caligonella humilis* (KOCH).

Berlese ne paraît pas avoir compris ce que signifie la ligne sinueuse trilobée qu'il a dessinée en trait double sur les mandibules de son *Caligonus* (= *Caligonella*) *humilis* (A.M.S., fasc. XXII, n° 5). Il n'en dit rien dans le texte et ne la représente pas de la même façon sur ses figures 1 et 4. On pourrait la prendre pour un détail de surface de nature ornementale. Aussi ai-je été surpris de voir qu'elle est formée par de belles taenidies (11) partant d'un néostigmate.

Nous savons que le problème respiratoire posé à tout Prostigmata trachéen par la soudure de ses mandibules est résolu le plus souvent par la formation secondaire d'un stigmate dorsal ou d'une paire de stigmates dorsaux très voisins l'un de l'autre. C'est bien le cas ici, mais la solution de *Caligonella* est bizarre en ce que le néostigmate, au lieu d'être au voisinage

¹ Sur ces figures j'emploie la notation des Oribates définie en 1935 (3, p. 18, 21, 26, 30 et fig. 4, 5A, 7E, 8D) sauf le changement de π et α , respectivement, en ' et ''.

du bord postérieur du gnathosoma, comme d'habitude, est au contraire placé aussi loin que possible en avant, à l'extrémité

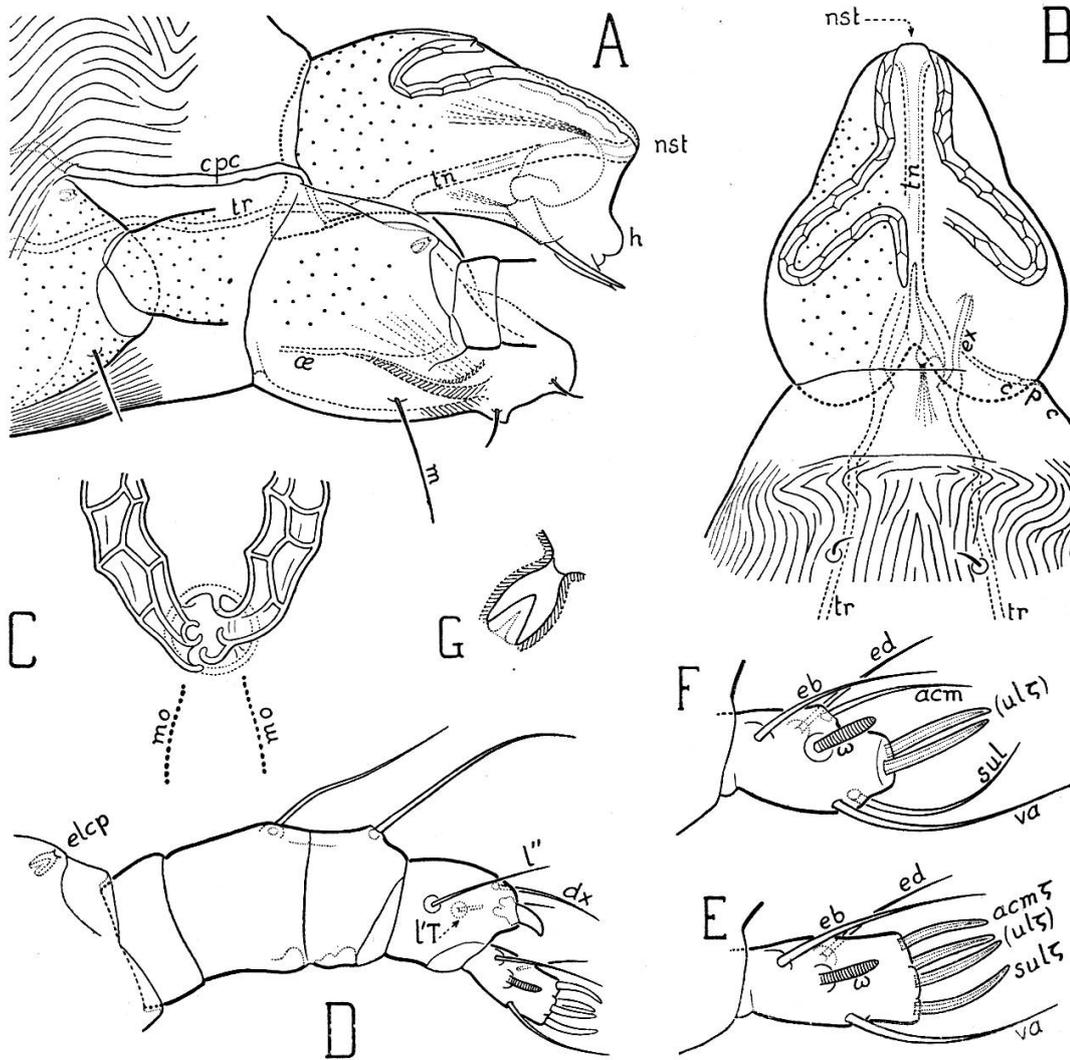


Fig. 5.

Caligonella humilis (Koch).

A ($\times 480$), capitulum orienté latéralement. — B ($\times 480$), mandibules vues de dessus, avec leurs taenidies alvéolées. — C ($\times 1360$), le néostigmate *nst* vu de l'avant, dans la direction du tube *tn*, avec le départ des taenidies; le tube *tn* est projeté suivant deux cercles voisins concentriques qui représentent ses parois. — D ($\times 695$), palpe droit orienté latéralement. — E ($\times 1360$), tarse du même palpe, plus grossi. — F ($\times 1790$), tarse du palpe droit de la larve, dans la même orientation. — G ($\times 2600$), une épine supracoxale dans sa logette. — Exemplaires des environs de Périgueux (Dordogne).

du corps mandibulaire. Les figures 5A et 5 B montrent sa position, en *nst*.

Intérieurement part de *nst* un tube *tn* qui va rejoindre l'emplacement des anciens stigmates, à la base paraxiale et infère des mandibules. A partir de ce dernier point divergent, à droite et à gauche, les deux troncs trachéens symétriques *tr* (fig. 5A, 5B). Les trachées sont longues et atteignent l'extrémité postérieure du corps. Des branches secondaires pénètrent dans les pattes. Chaque trachée ou trachéole finit par un caecum claviforme fortement élargi.

Extérieurement les deux taenidies symétriques issues de *nst* s'étalent sur le dos des mandibules. Elles ne se rejoignent pas en arrière. Sur la figure 5B j'ai représenté complètement la taenidie gauche et supprimé le bout distal de la taenidie droite, afin de laisser voir par transparence, de ce côté, que *tn* et *tr* se raccordent. Les bouts des deux taenidies ne sont qu'à peu près symétriques. Souvent l'un d'eux est plus long que l'autre; mais sur tous les exemplaires ils sont franchement séparés, quoique voisins.

Les taenidies sont des gouttières de surface à deux rangées d'alvéoles. Pour voir clairement qu'il s'agit bien d'alvéoles, c'est-à-dire de logettes sans toit, ouvertes, il faut examiner les contours apparents de ces logettes après avoir orienté la préparation d'une manière favorable. La figure 5C montre plusieurs de ces contours et utilisent l'endroit (le néostigmate) où les taenidies émergent du tube *tn* et changent brusquement de direction. On constate que les parois longitudinales des alvéoles sont hautes et courbées cylindriquement.

Le tube intérieur *tn* est une rallonge impaire des trachées entre les stigmates primitifs, qui n'existent plus, et le néostigmate. C'est une taenidie interne. On peut aussi l'appeler *tube taenidial*. Il joue le rôle d'un tronc trachéen sans en avoir la structure car il est formé par la coalescence de deux taenidies ordinaires ayant gardé partiellement leurs alvéoles. Les parois de ceux-ci encombrant le tube et sont faciles à observer dans l'orientation de la figure 5C quand on abaisse la mise au point.

Aucun doute n'existe donc sur l'origine de *tn*. Avant la suture des mandibules deux taenidies partaient des stigmates

primitifs, alors fonctionnels, et remontaient sur les deux faces paraxiales, très près l'une de l'autre. Ces taenidies étaient des gouttières symétriques, de sorte qu'elles ont naturellement formé un tube unique lors de la soudure. A cet égard *Caligonella* s'est comporté comme beaucoup d'autres Prostigmata à mandibules soudées, mais à cause de l'orientation très inclinée de *tn* vers l'avant, et parce que les mandibules sont brutalement tronquées, le néostigmate n'est plus visible dans l'orientation dorsale et il faut le chercher quelque peu pour le trouver.

La soudure des mandibules est totale chez *Caligonella*. Aussi bien sur la face frontale que sur le dos, ou dans la région ventrale qui est derrière les mors mobiles, aucun sillon ne subsiste plus entre elles dans le plan sagittal. La bosse *h* de la figure 5A est impaire aussi. Le seul sillon qui rappelle encore l'ancienne dualité des mandibules commence à la face inférieure de cette bosse et va jusqu'au niveau de l'extrémité postérieure des mors mobiles. Ceux-ci, comme toujours, restent distincts. La ligne *mo* de la figure 5C représente, de chaque côté, le contour apparent paraxial de ces mors et montre qu'une bonne distance les sépare.

J'ai représenté sur la figure 5B, à droite seulement, un tube *ex* qui s'attache en avant à la face inférieure des mandibules et qui rejoint en arrière le tronc trachéen. Ce serait donc un bras accessoire de celui-ci et la structure de *Caligonella* aurait quelque analogie, à cet égard, avec celle dont j'ai parlé à propos de *Retetydeus* (5, p. 279 à 282). La principale question est de savoir comment *ex* est terminé en avant. Quoiqu'il m'ait semblé qu'il y avait là un orifice très simple, pas plus large que le tube lui-même et dépourvu de tout anneau chitineux qui l'entoure et le souligne, je crois préférable de ne rien affirmer, car l'observation n'est pas facile. Je reviendrai sur ce sujet à propos d'Acariens plus favorables.

Aux caractères précédents, qui se rapportent aux trachées, j'ajoute brièvement quelques autres, d'après les mêmes exemplaires.

La chaetotaxie dorsale et latérale est à onze poils de chaque côté, comme chez *Raphignathus* et non à treize poils comme chez *Stigmaeus*. Les boucliers manquent et aussi toute trace

de séparation dorso-séjugale. Les cupules sont très apparentes. Les épines supracoxales (*elcp*, *elc* I) sont enfouies dans des logettes à petite ouverture (fig. 5, G, D, A). Le dessous du capitulum, outre les deux paires de poils adoraux, n'a qu'une paire de poils (poils du menton). Les lèvres latérales de la bouche sont dures, courtes, anguleuses, probablement scléritisées. Les ouvertures anale et génitale sont séparées chez la femelle, confondues chez le mâle. Il n'y a qu'un poil anal dans les deux sexes, de chaque côté.

Les formules des pattes sont les suivantes: trochanters (1 - 1 - 1 - 1); fémurs (2 - 2 - 2 - 2); gœnuaux (6 - 5 - 2 - 2); tibias (5 - 5 - 4 - 4); tarsi (15 - 11 - 9 - 9). La seule épine *k* est au gœnal I. Les seules eupathidies sont au tarse I (la paire dorsale antérieure *tc* et la paire prorale *p*) et au tarse II (le poil proral anti *p''*). Le famulus manque.

Les solénidions ont la formule (2 - 0 - 0 - 0) aux tibias et (1 - 1 - 0 - 0) aux tarsi, de I à IV, sans différence entre les sexes, ni pour le nombre, ni pour la taille de ces organes.

J'ai figuré le palpe dont la formule est (0 - 1 - 1 - 4 - 7), le solénidion non compris. Le surplomb du tibia est considérable bien que l'ongle soit petit (fig. 5D). Au tarse les quatre eupathidies (*ul*), *sul* et *acm* ont la disposition normale (fig. 5E). La comparaison de ce tarse adulte à celui de la larve (fig. 5F) montre la transformation ontogénique des poils *sul* et *acm* en eupathidies. En même temps *sul* et *acm* s'avancent au niveau des eupathidies larvaires (*ul*) et l'extrémité distale du tarse, corrélativement, est fortement élargie.

Le *Caligonus humilis* de Berlese est-il le *Stigmaeus humilis* de Koch? Je le crois à cause de la figure qu'en donne Koch (*C.M.A.*, 17, 3), beaucoup mieux réussie que celle de Berlese en ce qui concerne la silhouette de l'animal. Le genre *Caligonella* ayant été créé par Berlese en 1910 pour son *Caligonus humilis*, le nom correct de l'Acarien est par conséquent *Caligonella humilis* (Koch).

Il est clair que le genre *Caligonella* n'entre pas dans les Stigmaeidae. Il est voisin des Raphignathidae mais il vaut mieux en faire le type d'une nouvelle famille dont il est d'ailleurs, pour le moment, le seul genre.

Les Caligonellidés diffèrent des Stigmaeidés (12) par de nombreux caractères et notamment par leurs trachées. Ils diffèrent des Raphignathidés par leurs taenidies exclusivement mandibulaires. Chez les Raphignathidés les taenidies se développent en accolade sur le cou.

Université de Genève.

Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée.

TRAVAUX CITÉS

- A.M.S. BERLESE, A., *Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta*, fasc. 1-101, 1882-1903. Patavii, Portici.
1. CLAPARÈDE, E., Studien an Acariden. *Zeitsch. wiss. Zool.*, t. 18, p. 445-546, 1868.
 2. GRANDJEAN, F., Observations sur les Oribates, 7^e série. *Bull. Mus. H. nat. Paris*, 2^e série, t. 6, p. 423-431, 1934.
 3. — Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates, 1^{re} partie. *Bull. Soc. Zool. France*, t. 60, p. 6-39, 1935.
 4. — Observations sur les Acariens, 4^e série. *Bull. Mus. H. nat. Paris*, 2^e série, t. 10, p. 64-71, 1938.
 5. — *Retetydeus* et les stigmates mandibulaires des Acariens prostigmatiques. *Bull. Mus. H. nat. Paris*, 2^e série, t. 10, p. 279-286, 1938.
 6. — Observations sur les Bdelles. *Ann. Soc. Entom. France*, t. 107, p. 1-24, 1938.
 7. — Observations sur les Oribates, 12^e série. *Bull. Mus. H. nat. Paris*, 2^e série, t. 11, p. 300-307, 1939.
 8. — Observations sur les Acariens, 5^e série. *Bull. Mus. H. nat. Paris*, 2^e série, t. 11, p. 394-401, 1939.
 9. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata. *Ann. Sc. nat., Zoologie*, 11^e série, t. 2, p. 1-122, 1939.
 10. — Observations sur les Oribates, 15^e série. *Bull. Mus. H. nat. Paris*, 2^e série, t. 12, p. 332-339, 1940.
 11. — Les « taenidies » des Acariens. *C. R. Séances Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, p. 142-146, 1944.
 12. — Observations sur les Acariens de la famille des Stigmaeidae. *Arch. Sc. phys. et nat. Genève*, 5^e période, t. 26, p. 103-131, 1944.
 13. HALIK, L., Zur Morphologie, Homologie und Funktion der Genitalnöpfe bei Hydracarinien. *Zeitsch. wiss. Zool.*, t. 136, p. 223-254, 1930.
- C.M.A. KOCH G. L., *Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden*, Heft 1-40, 1835-1844. Regensburg.
14. REUTER, E., Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. *Acta Soc. Sc. Fenn.*, t. 36, p. 1-287, 1909.