

LA CHAETOTAXIE PÉDIEUSE DES CROTONIIDAE (ORIBATES, NOTHROIDES).

PAR Joseph TRAVÉ¹ et Ziemowit OLSZANOWSKI²

ORIBATES NOTHROÏDEA-
DÉVELOPPEMENT
POSTEMBRYONNAIRE-
CHAETOTAXIE PÉDIEUSE-
ÉVOLUTION
RÉGRESSIVE-NEOTRICHIE

RÉSUMÉ : Le développement postlarvaire de la chaetotaxie pédieuse de quelques espèces de *Crotonia* et d'*Holonothrus* (Crotoniidae, Nothroidea) est étudié.

Les *Crotonia* se révèlent être les Oribates les plus riches en poils postlarvaires et leur étude permet de mieux comprendre le mécanisme de l'évolution régressive qui frappe cette chaetotaxie. La régression est plus avancée chez les *Holonothrus* que chez les *Crotonia* étudiés.

ORIBATIDA
NOTHROIDEA-
POSTEMBRYONAL
DEVELOPMENT-
PEDAL CHAETOTAXY-
REGRESSIVE EVOLUTION-
NEOTRICHY

SUMMARY : Postlarval development of the leg chaetotaxy of some species of genera *Crotonia* and *Holonothrus* (Crotoniidae, Nothroidea) was studied. *Crotonia* appeared to be the Oribatid genus with the most numerous postlarval setae. The study of the leg setation made the regressive evolution more comprehensive. The regression was more advanced in genus *Holonothrus* than in species of *Crotonia* which have been studied.

INTRODUCTION

Les Crotoniidae sont une importante famille d'Oribates de l'hémisphère austral. Ils ont été placés, à juste titre, dans l'important groupe naturel des Nothroidea³ (selon GRANDJEAN, 1953, p. 431) qui comprenait 6 familles : Hermanniidae, Nothriidae, Camisiidae, Nanhermanniidae, Trhypochthoniidae, Malaconothridae). De plus, le genre *Trhypochthoniellus*, ne se classant bien ni dans le Trhypochthoniidae, ni dans les Malaconothridae,

KNÜLLE (1957) ajoutait, après une étude approfondie, une nouvelle famille des Trhypochthoniellidae. Les Crotoniidae ont été ajoutés par WALLWORK en 1963 (sous le nom d'Holonothridae), qui en a précisé les caractères lorsque les deux genres *Holonothrus* et *Crotonia* ont été réunis (WALLWORK, 1978). Les Crotoniidae appartiennent indiscutablement à ce groupe naturel.

Les Nothroïdes se prêtent bien à l'étude de phénomènes évolutifs qui intéressent l'ensemble des Oribates et en particulier des phénomènes progressifs (néotrichie) ou régressifs (réduction trichobo-

1 Observatoire Océanologique de Banyuls (Université Paris VI, UR 117. C.N.R.S.). 66650 Banyuls-sur-Mer.

2. Department of Animal Taxonomy and Ecology, Institute of Biology. A. Mickiewicz University, Szamarzewskiego 91 A. 60-659 Poznan, Poland.

3. Les Nothroidea sensu GRANDJEAN, 1953, sont connus sous des noms divers, selon les auteurs : Desmonomata, WOOLLEY, 1973, Holosomata, BALOGH et MAHUNKA, 1983, Neomixomata + Clinofissurae, LEE 1985, etc... Les arguments apportés par GRANDJEAN pour considérer ce groupe naturel nous semblent toujours valables et nous conservons dans ce texte le terme français de Nothroïde sans entrer dans une discussion de pure nomenclature taxonomique qui nous entraînerait trop loin.

thridique, régression de la chaetotaxie gastronomique, palpaire ou pédieuse, etc...).

Ils sont en particulier très intéressants pour l'étude du comportement des poils postlarvaires comme l'a montré GRANDJEAN dans ses derniers travaux (1971, 1972, 1973). Certaines familles de Nothroïdes ont des représentants qui en sont très riches. GRANDJEAN signale (1958, p. 278) qu'*Heminothrus targionii* Berlese (Camisiidae) peut en avoir jusqu'à 15 au tarse I. D'autres familles de ce groupe en sont complètement dépourvus et cette régression s'est poursuivie au détriment des poils fondamentaux, c'est à dire larvaires (Malaconothridae par exemple).

Les Crotoniidae sont encore plus riches que les Camisiidae puisque le nombre de poils postlarvaires peut atteindre 22 au tarse I (non compris la paire (*it*) bien entendu). Dans ce cas, on compte 40 poils sur le tarse I, ce qui est un record pour les Oribates, à l'exception de *Collohmanna gigantea* dont le tarse I, surtout celui de la femelle, est affecté de néotrichie (GRANDJEAN, 1966).

Il nous a paru intéressant d'étudier le comportement de ces poils au cours du développement et de voir si les caractères que leur attribue GRANDJEAN après ses études sur *Platynothrus peltifer* ont une portée générale ou non.

RAPPEL DES CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES POILS PÉDIEUX POSTLARVAIRES.

Les poils pédieux des Oribates peuvent être classés en deux catégories : les poils **fondamentaux** ou larvaires aux pattes I, II, et III, et leurs homologues à la patte IV, et les poils **postlarvaires** aux pattes I, II et III, ainsi que leurs homologues à la patte IV.

La plupart des poils larvaires sont communs à tous les Oribates connus, mais certains ont un comportement particulier et disparaissent au cours du développement. Ce sont principalement les poils *d* des tibias et des gènesaux ainsi que, chez quelques Oribates primitifs, le poil monotrope du tarse I. Ce dernier, n'existe chez aucun Nothroïde ni chez les

Oribates supérieurs. En revanche, les poils dorsaux des gènesaux et tibias, souvent associés à des solénidions, sont présents chez beaucoup de Nothroïdes à toutes les stases ou à certaines d'entre elles seulement. Chez les Crotoniidae, d'après les espèces dont nous avons pu suivre le développement, ils sont présents de la larve à l'adulte.

Les poils larvaires des Crotoniidae sont les suivants⁴ :

tarse I : (*pl*) (*ft*) (*tc*) (*p*) (*u*) (*a*) *s* (*pv*) *e*. (soit 16 poils en comptant le famulus *e*).

tarse II, III et IV : (*ft*) (*tc*) (*p*) (*u*) (*a*) *s* (*pv*). Par rapport au tarse I, il manque les (*pl*) et le famulus. Au tarse IV, les poils *ft*" (*p*) (*u*) (*pv*) apparaissent à la protonympe, ce qui est le cas le plus habituel chez les Oribates, alors que les poils *ft*' (*tc*) (*a*) et *s*, sont deutonymphaux.

tibias I et II : *d*, (*l*) *v*'.

tibias III et IV : *d*, *l*' *v*' (à la patte IV, ces poils sont deutonymphaux).

gènesaux I et II : *d*, (*l*).

gènesaux III et IV : *d*, *l*' (deutonymphaux à la patte IV).

fémurs I et II : *d*, *bv*".

fémurs III et IV : *d*, *ev*' (deutonymphaux à la patte IV).

Les formules larvaires sont les mêmes chez tous les Crotoniidae que nous avons pu étudier à cette stase. Ce sont aussi rigoureusement les mêmes que celles de *Platynothrus peltifer* avec les mêmes poils :

I (0-2-3(1)-4(1)-16 (1)-1)

II (0-2-3(1)-4(1)-13(1)-1)

III (0-2-2(1)-3(1)-13-1)

Les poils postlarvaires appelés pendant longtemps « poils accessoires » par GRANDJEAN, sont ceux qu'il qualifie dans ses derniers travaux de « **poils de rangée simple**, poils **hétéronomes** » et poils **isolés** (1972, p. 459). GRANDJEAN a changé la première dénomination car l'étude montre que ces poils n'ont rien d'accessoire, mais sont au contraire primitifs et que leur disparition est due à la régression vertitionnelle.

4. La nomenclature est celle de GRANDJEAN.

Les poils de rangée simple ont été étudiés chez *Platynothrus peltifer* et nous connaissons bien leur comportement, probablement général chez tous les Oribates. Ils obéissent à certaines règles : 1) Ils sont eustasiques, c'est à dire qu'ils sont liés à une stase. Ils apparaissent à cette stase ou sont absents. 2) Une formule de rangée commence par 1 ou 0 ; Chaque nombre dans une formule de rangée, s'il n'est pas égal à celui qui le précède, est plus grand et il en diffère de 1 seulement. 3) Il y a interdépendance entre les poils nymphaux des rangées. Les formules nymphales ne peuvent être que (1-2-3), (0-1-2), (0-0-1) ou (0-0-0).

Pour NORTON (1977), le caractère eustasique de ces poils peut être supprimé et au cours de l'évolution l'eustasie primitive serait remplacée par l'amphistatie. Les poils ne sont plus liés à la stase. Ils peuvent être retardés d'une ou plusieurs stases.

Chez *Platynothrus peltifer*, les poils de rangée simple se limitent aux rangées (*l*) du trochanter III, des fémurs et des tarsi I à IV, ainsi qu'aux rangées (*v*) des tarsi. Tous les autres poils postlarvaires sont des poils hétéronomes ou des poils isolés. Chez cette espèce c'est le cas des poils *l'* protonymphaux des fémurs I et II. GRANDJEAN considère ces poils comme appartenant au basifémur (1972, p. 469) et les appelle d'ailleurs *bl'* par analogie avec *bv''*. Les poils (*pl*) et (*pv*) sont aussi dans ce cas, mais ils sont larvaires. On peut cependant les considérer comme faisant partie de la rangée ou être à sa base. Cette distinction est importante, car on voit que pour *bl'*, le comportement est différent des poils de rangée simple. Il peut être retardé et est donc amphistatique et non eustasique.

Il en est de même pour les autres poils isolés, ceux des gènes et des tarsi. Mais, pour bien connaître leur comportement, il faut les étudier en détail selon la méthode utilisée par GRANDJEAN, c'est à dire par l'étude d'un individu et si possible de sa descendance en cas de parthénogenèse, tout au long de son développement, de la larve à l'adulte, par élevage et observation des exuvies ou pupes mures. Nous n'avons pas fait ce travail gigantesque chez les *Crotoniidae* et notre objectif est donc plus modeste. Nous savons cependant que ces poils isolés ou les poils hétéronomes sont amphistatiques car leurs stases d'apparition diffèrent selon

les espèces, même à l'intérieur d'un groupe naturel comme les Nothroïdes.

CHAETOTAXIE PÉDIEUSE DES CROTONIIDAE

Les Crotoniidae comprennent 3 genres : *Holonothrus* (6 espèces) *Austronothrus* (1 espèce) et *Crotonia* (environ 25 espèces décrites).

Les informations sur la chaetotaxie pédieuse sont peu nombreuses. LEE (1985) et COLLOF (1990) donnent des formules numériques accompagnées de figures. Nous savons ainsi que le tarse I peut compter jusqu'à 38 poils, les autres tarsi de 28 à 32 ; le fémur I peut avoir jusqu'à 12 poils. Pour sa part, LUXTON (1982) donne pour un certain nombre d'espèces, des formules variant de 11 à 14 poils pour le fémur I, de 10 à 12 poils sur le fémur IV, de 8 à 10 poils pour le gèneal I, de 8 à 9 poils pour le gèneal IV, et de 8 à 9 poils pour les tarsi I et IV. NORTON et OLSZANOWSKI (1989) figurent les pattes d'*Holonothrus virugensis*. Enfin OLSZANOWSKI (s. presse) donne les formules de développement de deux espèces nouvelles, *H. robustus* et *H. mitis*.

Ce sont ces deux dernières espèces que nous avons étudiées ainsi que 3 espèces de *Crotonia* dont deux, non encore décrites, et *C. cervicornis* Luxton. Nous appelons provisoirement les deux espèces *C. sp. A* pour la plus petite et *C. sp. B* pour la plus grande. Elles ont été récoltées en Nouvelle Zélande. Nous n'avons étudié qu'un seul exemplaire adulte de *C. cervicornis*.

Nous n'avons obtenu de larve que pour les deux espèces de *Crotonia*, mais l'absence de ces dernières n'est pas très gênante car les formules larvaires sont très stables et identiques, comme nous l'avons déjà dit à celle de *P. peltifer*.

ÉTUDE DÉTAILLÉE DU DÉVELOPPEMENT DE LA CHAETOTAXIE.

Nous allons essayer de comprendre l'évolution de la chaetotaxie en comparant les espèces, stase par stase et article par article pour aboutir à un schéma théorique aussi proche que possible de la réalité. Pour les trochanters, les fémurs, les gènes et les

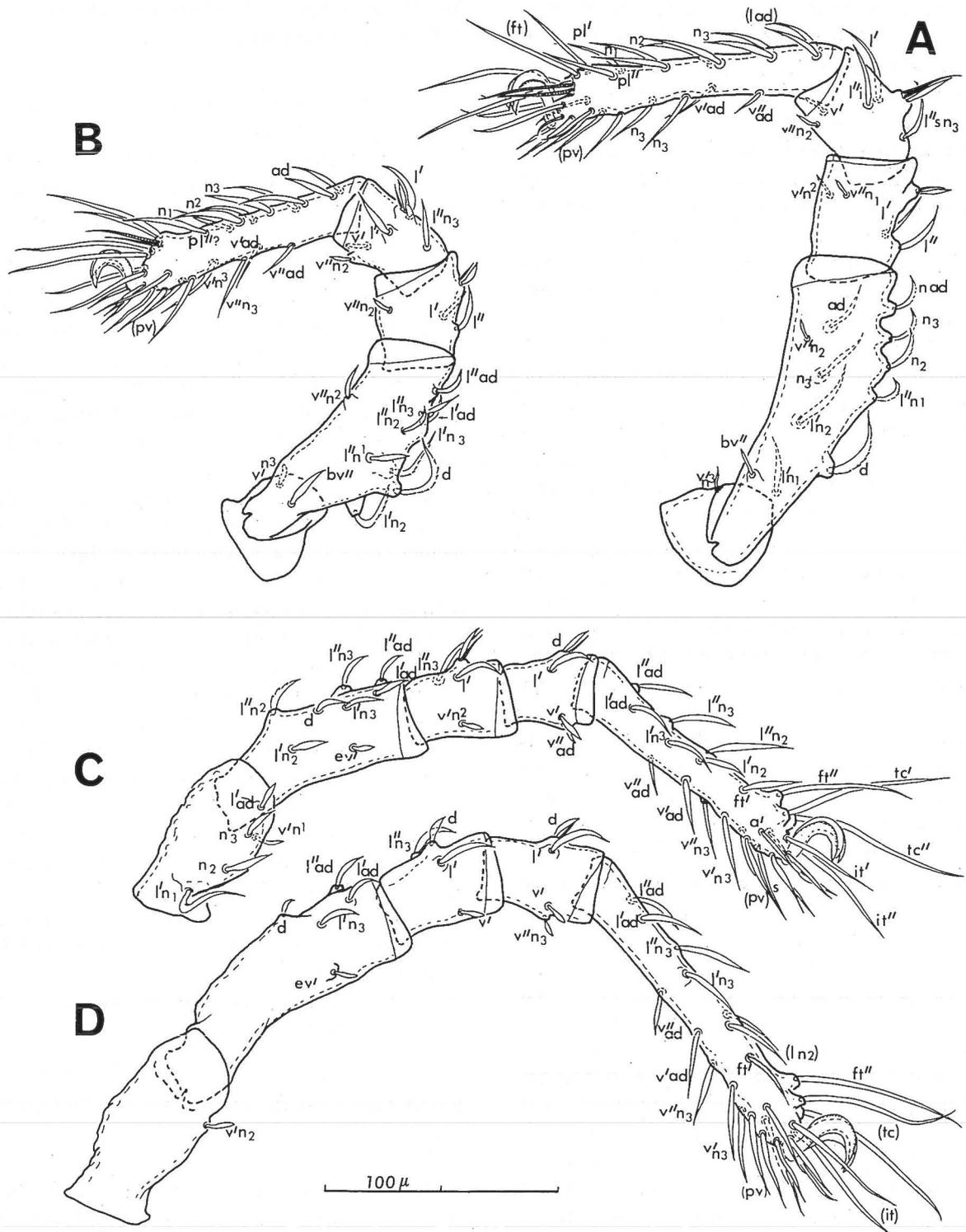


FIG. 1 : *Holonothrus robustus* Olszanowski. A) patte I gauche de l'adulte en vue latérale (antiaxiale). Les notations sont accompagnées de la stase d'apparition sauf pour les poils larvaires ; B) patte II gauche de l'adulte en vue latérale ; C) patte III gauche de l'adulte en vue latérale ; D) patte IV gauche en vue latérale.

tibias, les données sont relatives à la grande espèce (*C. sp. B*) dont nous avons toutes les stases. En ce qui concerne *H. robustus* dont nous n'avons pas la larve et *H. mitis* dont nous n'avons ni la larve ni la protonympe (n1) nous avons extrapolé les données à partir de *Crotonia*, car ils est certain que les formules sont les mêmes pour les deux premières stases chez toutes les espèces. Les écarts sont indiqués par un astérisque.

Trochanters (figs 1, 2)

Le développement chaetotaxique du trochanter est très simple. Nous avons toujours observé les mêmes formules et nous pensons qu'elles sont valables pour les 4 espèces.

1 poil *v'*, n1 à III, n2 à IV et n3 à I et II.

1 poil *l'*, III à chaque stase à partir de la n1. C'est le même cas que celui de *P. peltifer* pour de nombreuses populations (TRAVÉ et OLSZANOWSKI, 1988). Nous n'avons pas observé d'écart à cette formule de développement : I(0-0-0-1-1) II(0-0-0-1-1-) III(0-2-3-4-5) IV(0-1-1-1).

Fémurs (figs. 1, 2B et D, 3, 4B)

La chaetotaxie postlarvaire des fémurs est beaucoup plus complexe. Nous pouvons cependant essayer d'en suivre le mécanisme sur la fig. 3 montrant le développement de cet article chez *C. sp. B*.

PATTES I : toutes les espèces ont certainement 2 poils larvaires, *d*, *bv''* et 2 poils n1, (*l*). Chez *Holonothrus*, on a ensuite 3 poils n2, (*l*), *v''*, 2 poils n3 et adultes (*l*), (*l*). La formule de développement est : (2-4-7-9-11). Chez *Crotonia*, c'est moins clair. Les n2, n3 et l'adulte s'enrichissent de 3 ou 4 poils, (*l*), *v''*, *v'**(2-4-7,8-11,12-14 à 16).

PATTES II : aux 2 poils larvaires, s'ajoute 1 poil n1, *l''* chez toutes les espèces. Chez *Holonothrus*, s'ajoutent (*l*), *v''* à n2 et (*l*) à n3 et à l'adulte (2-3-6-8-10). Ces mêmes poils se retrouvent chez *Crotonia*, mais on note aussi la présence possible de *v'* à n2 et de *v''* à n3 et à l'adulte (2-3-6,7-10-12,13).

PATTE III : aux 2 poils larvaires *d*, *ev'*, s'ajoutent *l'* à n2, (*l*) à n3 et à l'adulte. La formule (2-2-3-5-7)

est valable pour toutes les espèces sauf *H. robustus* qui a un poil *l''* supplémentaire à n2 (2-2-4-6-8).

PATTE IV : aux 2 poils n2, *d*, *ev'*, s'ajoutent *l'* à n3 et (*l*) à l'adulte de *H. robustus* (0-2-3-5) ; il manque *l''* à l'adulte de *mitis* (0-2-3-4). Chez *Crotonia*, *l'* est présent dès la n2 ; s'ajoutent ensuite, (*l*) à n3 et à l'adulte (0-3-5-7).

Le seul adulte étudié de *C. cervicornis* a des fémurs I et II comparables à ceux des deux autres espèces ; les III et IV ont davantage de poils mais avec de fortes différences à droite et à gauche : I(14-15), II(13-13), III(8-11), IV(10-11).

Génaux (figs 1, 2A et C)

La chaetotaxie des génaux est moins compliquée que celle des fémurs.

PATTE I : chez *Holonothrus*, aux 3 poils larvaires *d*, *l'*, *l''*, s'ajoutent *v''*n1 et *v''*n2 (3-4-5-5-5). Chez *Crotonia* c'est pareil, mais il y a quelques fois un deuxième *v''* à l'adulte (3-4-5-5-6*).

PATTE II : chez *Holonothrus*, aux mêmes 3 poils larvaires s'ajoute seulement *v''*n2 (3-3-4-4-4). Chez *Crotonia*, il y a en plus *v''*n3 (3-3-4-5-5).

PATTE III : aux 2 poils larvaires *d*, *l'*, s'ajoutent *v''*n2 et *l''*, n3 chez *robustus* (2-2-3-4-4) adulte chez *mitis* (2-2-3-3-4). Chez *Crotonia*, *v'* est aussi n2, mais on a en plus, *v''*, n2 ou n3 et *l''*, n3 ou adulte (2-2-3,4-4,5-5).

PATTE IV : aux 2 poils n2, *d*, *l'*, s'ajoutent *v''*n2 et *l''*n3 chez *robustus* (0-3-4-4) ; ces 2 poils postlarvaires sont retardés d'une stase chez *mitis* (0-2-3-4). Chez *Crotonia*, aux poils n2, s'ajoutent *v''*n2 ou n3, *l''*, n3 ou adulte et *v''* adulte (0-2,3-3,4-5).

C. cervicornis est intéressant. Il montre 7-8 poils au génaux I et II, 7 poils aux génaux III et IV (fig. 2A, 2C) et l'existence de rangées (*l*), comme sur les fémurs et les tarsi. Ces formules sont les plus fortes connues chez les Oribates.

Tibias (figs 1, 2A, C)

Aux tibias, les différences avec les autres Nothroïdes sont moins nettes et seul *C. cervicornis* présente un poil de plus que la plupart des espèces.

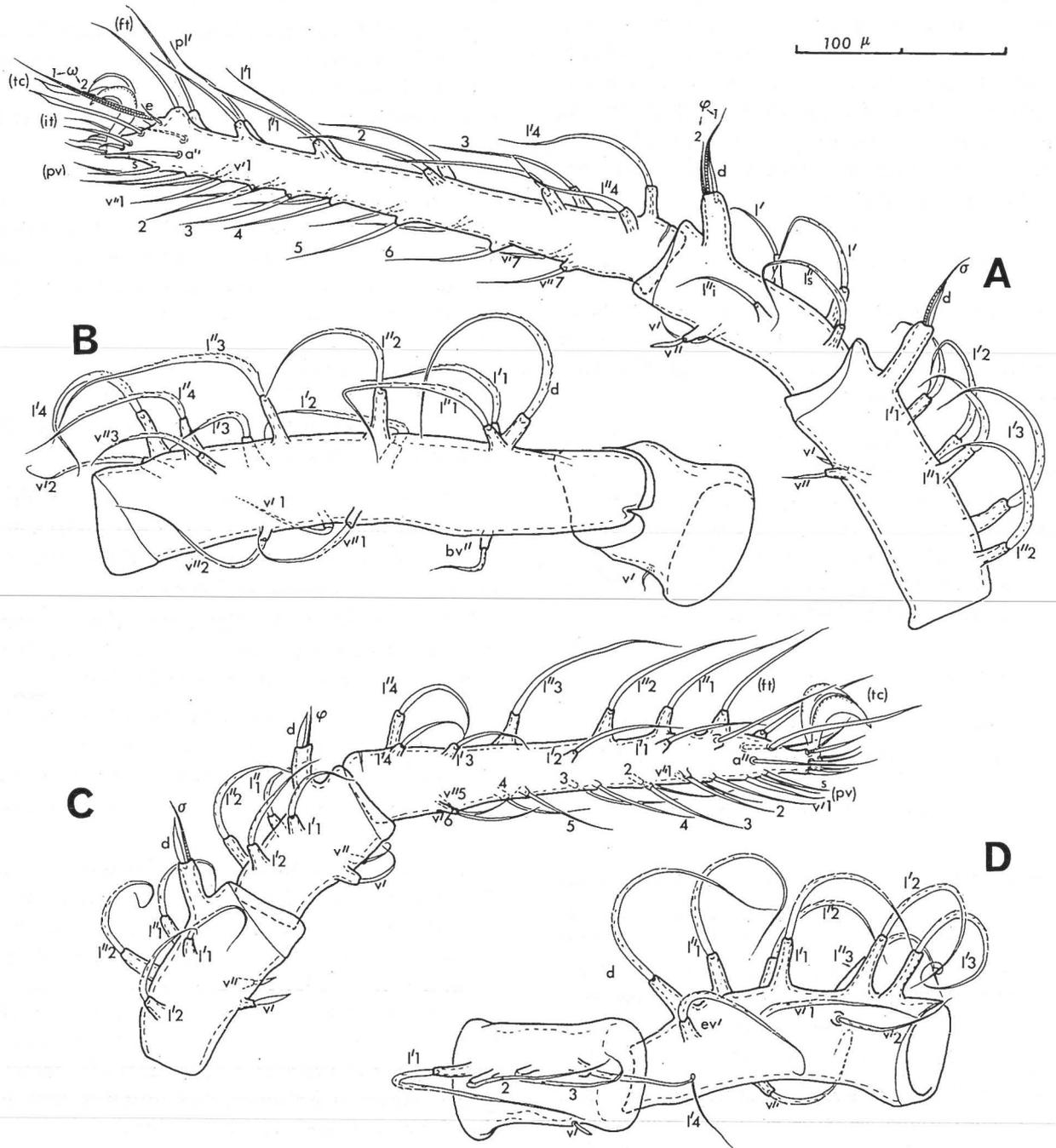


FIG. 2 : *Crotonia cervicornis* Luxton. A) g n al, tibia, tarse et apot le de la patte I gauche en vue lat rale (antiaxiale) ; B) trochanter et f mur I de la m me patte ; C) g n al, tibia, tarse et apot le de la patte III gauche en vue lat rale (antiaxiale) ; D) trochanter et f mur de la m me patte. Les poils postlarvaires sont not s en fonction de leur ordre d'apparition probable. Cf. Le texte pour la discussion.

PATTES I et II : toutes les espèces ont 6 poils à l'adulte : *d, (l), l'', (v)* dont 4 larvaires : *d, (l), v'*. Chez *Crotonia*, *l''* et *v''* sont n2 (4-4-6-6-6). Chez *Holonothus*, *v''* est n2 et *l''* n3 à I (4-4-5-6-6) ; à II, *l''* est n3 pour les deux espèces, *v''* est n2 chez *robustus* (4-4-5-6-6), n3 chez *mitis* (4-4-4-6-6).

PATTE III : *H. mitis* n'a que ses 3 poils larvaires à l'adulte : *d, l', v'* (3-3-3-3-3). Chez *robustus*, *v''* s'ajoute à l'adulte (3-3-3-3-4). Chez *Crotonia*, *v''* est n2 ou n3 et un *l''* apparaît (3-3-3,4-4-5).

PATTE IV : *H. mitis* n'a que ses 3 poils n2, *d, l', v'* (0-3-3-3) ; *robustus* à un *v''* n3 (0-3-4-4). *Crotonia* a *v''* n2 ou n3 et *l''*, n3 ou adulte (0-3,4-4,5-5).

L'adulte de *C. cervicorna* a 7 poils aux tibias de toutes les pattes (figs 2A, 2C).

Tarses (fig. 1, 2A et C, 4A)

Les tarses sont plus compliqués, du moins à première vue, que les autres articles des pattes. Cela est dû au grand nombre de poils qu'ils possèdent. Les tableaux ci-dessous résument les données numériques observées avec les lacunes, puis une possible explication. Les formules en italiques n'ont pas été observées ; elles sont déduites d'après les formules des espèces voisines. Les astérisques indiquent les écarts.

TABLEAU I. — Développement de la chaetotaxie tarsale de la patte I des Crotoniidae.

PATTE I	L	N1	N2	N3	Ad
<i>H. mitis</i>	? 16	? 17 <i>l''</i>	19 (l)	25 (l)(v)(it)	29 (l)(v)
<i>H. robust.</i>	? 16	17 <i>l''</i>	20 <i>l'(l)</i>	26 (l)(v)(it)	30 (l)(v)
<i>C. sp.A</i>	16	? 18 (l)	22 (l)(v)	28 (l)(v)(it)	32-33 (l)(v)v*
<i>C. sp.B</i>	16	18 (l)	24 (l)(v)(v)	32 (l)(v)(v)(it)	38-39 (l)(v)(v)v*
<i>C. cervic.</i>	? 16	? 20 (l)(v)	? 26 (l)(v)(v)	? 34 (l)(v)(v)(it)	40 (l)(v)(v*)

Malgré les lacunes et le petit nombre d'individus observés, nous pouvons suivre le mécanisme de

l'addition des poils au cours du développement postembryonnaire et son évolution en comparant les espèces. Les poils fondamentaux sont certainement les mêmes chez toutes les espèces (16). A la protonymphe, on constate la présence d'un seul *l* (*l''*) chez *H. robustus* (probablement aussi chez *mitis*), alors que la paire est complète chez les *Crotonia*. Nous supposons même qu'une paire (*v*) apparaît déjà chez *C. cervicorna*. La deutonymphe voit l'addition d'une paire (*l*) pour toutes les espèces mais aussi d'une ou même deux paires de (*v*) chez les *Crotonia*. Ces 4 poils ventraux qui apparaissent à cette stase, mais aussi aux suivantes, sont remarquables car ils n'obéissent pas aux règles des poils de rangée simple ou chaque rangée ne peut gagner qu'un seul poil.

TABLEAU II. — Développement de la chaetotaxie tarsale de la patte II des Crotoniidae.

PATTE II	L	N1	N2	N3	Ad
<i>H. mitis</i>	? 13	? 14 <i>l''</i>	16 (l)	22 (l)(v)(it)	26 (l)(v)
<i>H. robust.</i>	? 13	14 <i>l''</i>	17 <i>l'(l)</i>	23 (l)(v)(it)	27 (l)(v)
<i>C. sp.A</i>	13	? 15 (l)	19 (l)(v)	25 (l)(v)(it)	29 (l)(v)
<i>C. sp.B</i>	13	15 (l)	19 (l)(v)	25 (l)(v)(it)	30-32 (l)(v)(v*)
<i>C. cervic.</i>	? 13 ? 15	? 17 (l)(v)(pl)	? 23 (l)(v)(v)	? 31 (l)(v)(v)(it)	35-38 (l)(v)(v*)

Il y a beaucoup de similitudes entre les pattes I et II. Les poils fondamentaux sont probablement les mêmes chez toutes les espèces (13) avec un doute pour *C. cervicorna*. A la protonymphe, on a exactement le même schéma qu'avec seulement *l''* chez les *Holonothus*, une paire complète chez les *Crotonia* avec en plus une paire (*v*) possible pour *C. cervicorna* qui a aussi 5 rangées de poils (*l*) en arrière de (*ft*). Aux autres stases on remarque que *C. sp. B* ne voit le doublement de la paire (*v*) qu'à l'adulte. La variabilité est plus importante en fin de développement malgré le petit nombre d'observations ; elles sont signalées par les astérisques et démontrent une certaine faiblesse de ces poils. Il en

va différemment pour les poils (*l*) qui semblent très forts tout au long du développement.

DISCUSSION

TABLEAU III. — Développement de la chaetotaxie tarsale de la patte III des Crotoniidae.

PATTE III	L	N1	N2	N3	Ad
H. mitis	? 13	? 13	14 <i>l''</i>	20 (l)(v)(it)	24 (l)(v)
H. robust.	? 13	13	15 (l)	21 (l)(v)(it)	25 (l)(v)
C. sp.A	13	? 13	17 (l)(v)	23 (l)(v)(it)	26-27 (l)(v*)
C. sp.B	13	13	17 (l)(v)	23-25 (l)(v)(v*)(it)	29-33 (l)(v)(v)v*
C. cervic.	? 13	? 13 ? 15	? 19 (l)(l)(v)	? 27 (l)(v)(v)(it)	34 (l)(v)(v)(v*)

Au tarse III, l'addition des poils ne commence qu'à la deutonymphe sauf peut-être chez *C. cervicornia* où (*l*) est possible à la n1. *H. mitis* se distingue toujours par l'absence de *l'*. Chez les autres espèces la paire est complète et il s'y ajoute une paire (*v*) chez les *Crotonia*, quelque fois deux comme c'est probablement le cas chez *C. cervicornia*.

TABLEAU IV. — Développement de la chaetotaxie tarsale de la patte IV des Crotoniidae.

PATTE IV	N1	N2	N3	Ad
H. mitis	? 7	14 <i>l''</i>	20 (l)(v)(it)	24 (l)(v)
H. robust.	7	15 (l)	21 (l)(v)(it)	25 (l)(v)
C. sp.A	? 7	17 (l)(v)	23 (l)(v)(it)	27 (l)(v)
C. sp.B	7	17 (l)(v)	23-24 (l)(v)(v*)(it)	29-31 (l)(v)(v*)
C. cervic.	? 7	? 19 (l)(l)(v)	? 27 (l)(v)(v)(it)	35 (l)(v)(v)v*

Au tarse IV les deux espèces dont nous avons pu étudier les protonymphes ont les 7 poils habituels des Oribates et il en est probablement de même pour les autres espèces. Aux stases suivantes, nous retrouverons la même chaetotaxie qu'au tarse III avec simplement des variations dues aux écarts.

Les Crotoniidae sont, à notre connaissance, les Oribates dont la chaetotaxie pédieuse est la plus riche.

Les espèces dont nous venons d'étudier le développement postembryonnaire, nous montrent que cette richesse va croissant d'*Holonothrus* à *Crotonia* et que dans ce dernier genre, les poils postlarvaires sont nombreux. On constate cela pour tous les articles des pattes, en dehors des trochanters, et cela paraît logique.

Les trochanters ne nous montrent pas de différences par rapport à d'autres Nothoïdes, comme nous l'avons vu plus haut. La rangée *l'* est conforme à la règle.

La comparaison entre les fémurs des différentes espèces est intéressante. A toutes les pattes, la chaetotaxie est plus forte chez *Crotonia* que chez *Holonothrus*. A la patte I, la différence porte sur les poils (*v*). En effet, les poils *l'* et *l''* ont des rangées complètes de la n1 à l'adulte. On a donc, avec les deux poils larvaires et les deux rangées complètes, 10 poils à l'adulte. Il faut rappeler que le poil *l'* protonymphal est un poil hétéronome chez *P. peltifer* et qu'il appartient probablement au basifemur primitif. En est-il de même ici? Sur les exemplaires examinés, il ne s'ajoute chez *Holonothrus* qu'un *v''*n2. Chez *C.sp. B*, la rangée *v''* commence à n2 et arrive à l'adulte ; la rangée *v'* commence à n3 avec seulement 2 poils. Les écarts sur cette rangée semblent fréquents.

A la patte II, la chaetotaxie est voisine de la patte I. Chez toutes les espèces, la rangée *l'* ne commence qu'à la n2, et c'est la seule différence avec la patte I (fig. 1B, 3). Des poils peuvent manquer dans cette rangée. Chez *C. cervicornia*, nous avons aussi 14 à 15 poils à l'adulte. Sur les figs 2B, 4B, nous avons mis les notations qui paraissent les plus vraisemblables. Elles sont cependant très douteuses, car à l'adulte, les poils portés par de longues apophyses, ont tendance à se placer sur des alignements secondaires. Les poils (*v*) adultes seraient placés très hauts, près des (*l*).

Les fémurs III et IV sont beaucoup plus pauvres. A III, la rangée *l'* comprend 3 poils et la rangée *l''*,

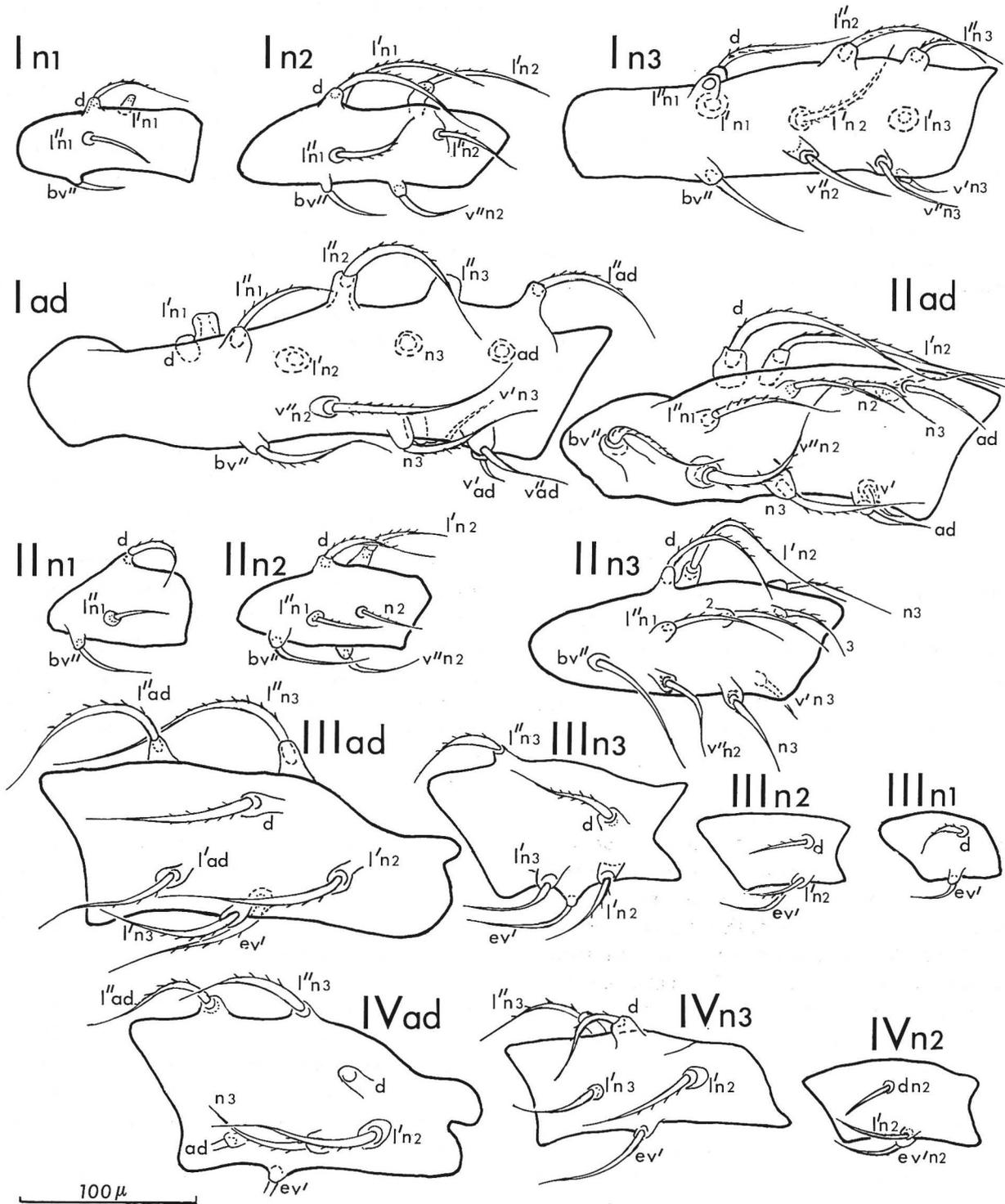


FIG. 3 : *Crotonia* sp. B., fémurs des pattes gauches I, II, III de la protonympe à l'adulte et de la patte IV de la deutonympe à l'adulte. Les pattes sont notées I, II, III, IV et les stases n1 (protonympe), n2 (deutonympe), n3 (tritonympe) et ad (adulte). Figures schématiques.

2 poils, et même 3 chez *H. robustus* avec *l''* présent dès la n2 (fig. 1C). C'est le seul cas où un *Holonothus* a un nombre de poils supérieur aux *Crotonia*. *C. cervicornis* pose un problème avec ses 11 poils aux fémurs III et IV (figs 2C, 4B). Les alignements sont très dorsaux, et avec les rangées complètes de 3 *l'* et 3 *l''* plus les fondamentaux, on arrive à un total de 8. Les trois poils supplémentaires sont-ils des (*v*) comme sur les fémurs I et II, ou bien sommes-nous en présence de néotrichie ? Nous avons choisi la première hypothèse qui nous semble meilleure.

A la p IV, les différences entre espèces sont plus nettes. *Holonothus* n'a que 4 ou 5 poils. Chez *Crotonia* on a exactement la même chaetotaxie qu'à la patte III, avec une notation facile pour l'espèce *B* mais toujours difficile pour *C. cervicornis*. Bien que le fémur IV soit plus long que le III, les positions des poils sont sensiblement les mêmes (fig. 4B).

Les poils de rangée simple sont donc ceux des rangées (*l*) avec le problème du poil *l'n1*, hétéronome ou non. Peut-on aussi considérer qu'il existe des poils de rangée simple pour les poils ventraux ? Une étude plus approfondie serait nécessaire, mais cela paraît assez probable pour *Crotonia*. De même, la variabilité de ces poils, leurs positions souvent non clairement définies, pourraient laisser penser qu'ils ont perdu leur caractère eustasique comme le pense NORTON (1977) pour certains Damaeidae.

Comme pour les fémurs, le nombre de poils des gœnaux est plus élevé chez *Crotonia* que chez *Holonothus* et chez *cervicornis* que chez *C. sp. B*.

Aux pattes I et II, les gœnaux ont dès la larve, le poil *d* et la paire (*l*). Les différences entre espèces portent sur les poils *v* qui sont plus ou moins précoces. Nous avons observé d'un seul côté sur un adulte de *Crotonia* un *v''* supplémentaire.

Aux pattes III et IV, *d* et *l'* sont les poils fondamentaux, les poils *l''*, et (*v*) apparaissant à des niveaux différents. Les écarts sont fréquents.

Comme nous l'avons déjà signalé, *cervicornis* se distingue par ses véritables rangées (*l*).

La même remarque concernant l'eustasie des poils ventraux des fémurs, est valable pour les gœnaux et les tibias.

Le développement des poils du tibia est relativement simple. Aux poils larvaires des pattes I et II,

s'ajoutent à partir de la n2 un *v''* (qui peut être retardé d'une stase chez *Holonothus*) et un autre *l''*, n2 chez *Crotonia*, n3 chez *Holonothus*. Les tibias adultes à 6 poils sont assez communs aux pattes I et II des Nothoïdes. Dans beaucoup de cas, il y a un poil latéral inférieur *li''* et un poil latéral supérieur *ls''* (fig. 1A et 1B). Le premier est larvaire, le deuxième tritonymphal comme chez *Camisia segnis* (GRANDJEAN, 1940).

Aux poils fondamentaux des pattes III et IV s'ajoutent *v''* dès la n2 chez *Crotonia*, à la n2, n3, Ad, suivant les cas chez *Holonothus* et *l''* seulement chez *Crotonia*, à la n3 ou à Ad.

Chez *C. cervicornis*, il est intéressant de noter la présence de 7 poils aux tibias de toutes les pattes (figs 2A, 2C). Les poils (*l*) sont bien alignés. On ne peut dire, sans connaître le développement, s'il y a des poils *li* et des poils *ls* qui à l'adulte formeraient une seule ligne. On constate simplement la présence des deux rangées de poils latéraux.

Les tarses montrent encore plus nettement que les autres articles, le mécanisme de l'addition des poils. De *H. mitis* à *C. cervicornis*, à partir de chaetotaxies larvaires probablement identiques, on a un accroissement considérable du nombre des poils de l'adulte. Cet accroissement est comparable pour les pattes I et II d'une part, III et IV d'autre part.

C'est relativement simple pour les rangées (*l*) qui commencent à la n1 pour les pattes I et II et à la n2 pour les pattes III et IV. Cependant *C. cervicornis* a 5 poils de rangées (*l*) à la patte II, comme sur la patte I dont la première paire est larvaire (*pl*). Y-a-t-il une paire de poils (*pl*) larvaires à la patte II comme à la patte I, où bien y-a-t-il doublement des poils (*l*) à la protonympe ? On a le même problème pour la patte III (fig. 2C) avec 4 poils de série (*l*). Existe-t-il des (*l*) à la protonympe ? Ce caractère n'est peut-être pas l'apanage de *Crotonia*, car sur la patte de *H. robustus* dessinée (fig. 1B), il y a 5 poils dans la rangée *l''* et seulement 4, normalement, à la rangée *l'*.

Par ailleurs, *H. robustus* nous montre que les poils *l' n1* des pattes I et II n'obéissent pas à la règle des poils de rangée. Ce sont des poils hétéronomes, à la base d'une rangée certes, mais qui ne sont pas liés à la stase (eustasiques). Ils sont

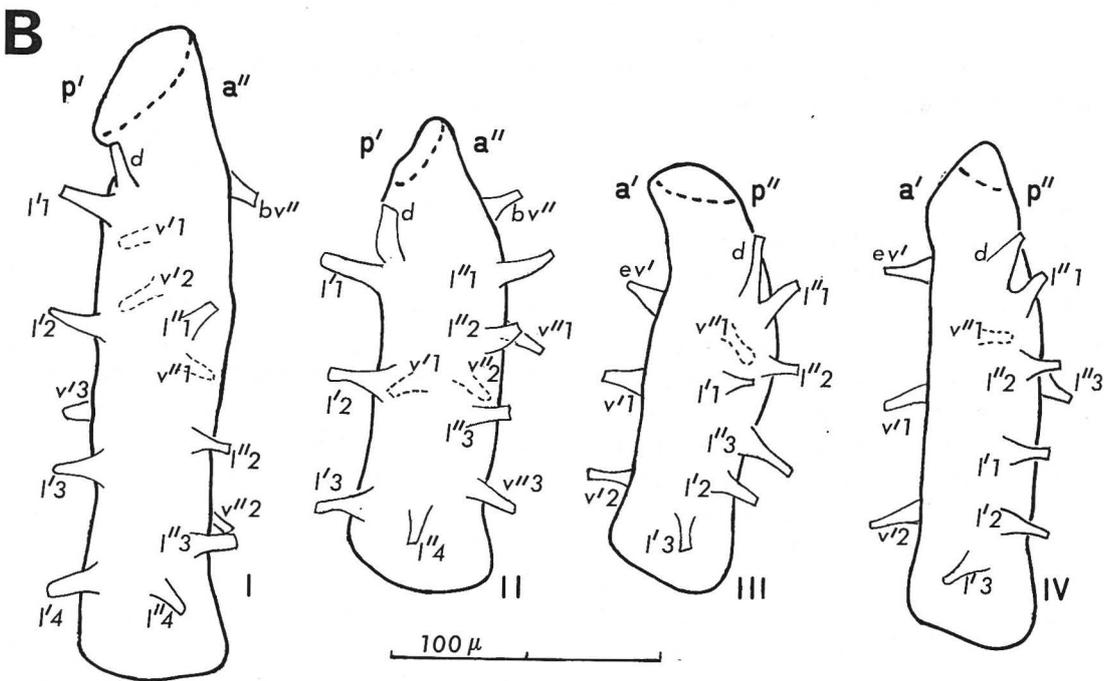
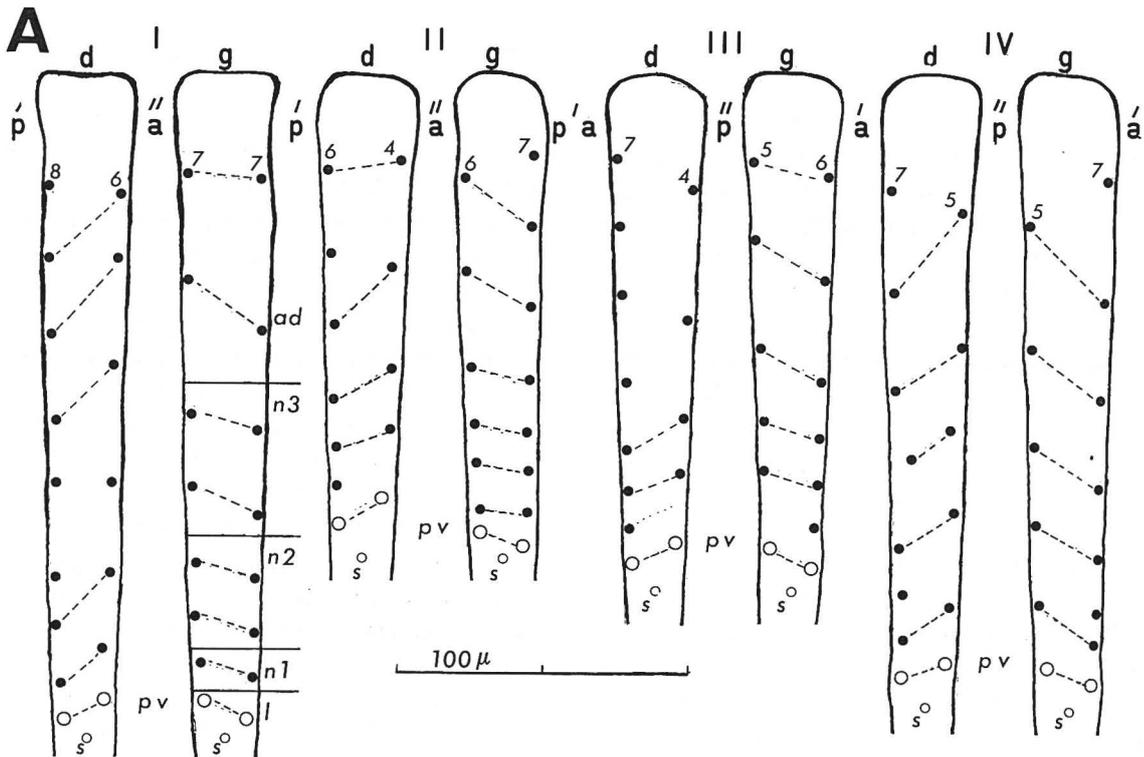


FIG. 4 : *Crotonia cervicorna* Luxton. A) représentation très schématique de la face ventrale des pattes d'un adulte. Les emplacements des poils indiqués seulement par des points sont exacts ; B) représentation schématique des fémurs gauches des pattes I, II, III, IV en vue dorsale. Les positions des apophyses sont exactes. Sur les deux figures, on a noté les pattes I, II, III, IV et les côtés droits (d) et gauches (g) de chaque patte. (') indique le côté prime ; (") indique le côté seconde, (a), le côté antiaxial et (p), le côté paraxial. Les notations des poils sont les mêmes que celles de la fig. 2. Cf. texte pour la discussion.

retardés d'une stase puisqu'ils apparaissent à la n2 aux pattes I et II en même temps que les deux poils de rangée n2 (*l*). Ce poil a complètement disparu chez *H. mitis* et nous n'avons pas observé d'écart positif. Ce cas est connu chez *H. targionii* (GRANDJEAN, 1941). Le petit nombre d'individus étudiés ne nous permet cependant pas d'affirmer qu'il en est toujours ainsi. L'absence de *l'* chez *H. mitis* se retrouve aux pattes III et IV de la n2 et cette suppression est également définitive jusqu'à l'adulte. Par contre, la paire (*l*)n2 de *H. robustus* est complète ainsi que les suivantes. Chez *robustus*, un poil de rangée *l'* peut manquer à la patte IV. De plus, comme on peut le constater sur les figures, la disjonction des (*l*) est prime, ce qui n'est pas conforme à la règle. Ce même caractère se retrouve chez *mitis* et est présent tout au long du développement. Chez *Crotonia* sp. *B*, tout est normal pour les rangées (*l*). Nous n'avons pas vu d'écart. Par contre, il y a difficulté aux pattes III et IV de *C. cervicornis* avec des rangées de 4 poils en arrière de (*ft*) (fig. 2C).

Les poils ventraux posent beaucoup plus de problèmes, du moins chez *Crotonia*. Chez *Holothrus*, c'est relativement simple puisqu'on a aux quatre pattes une paire (*v*) à la tritonymphe et à l'adulte.

Chez *Crotonia* on a des différences intéressantes d'une espèce à l'autre. *C. sp. A.* est comme les *Holothrus*, sauf à la patte I de l'adulte où il peut avoir un (*v*) supplémentaire. *C. sp. B.* est beaucoup plus riche, puisque les paires (*v*) sont doublées de la deutonymphe à l'adulte à la patte I, à la tritonymphe ou à l'adulte aux autres pattes, avec cependant beaucoup d'écarts par défaut et quelques uns par excès. Chez *cervicornis*, le nombre de poils ventraux est très élevé et nous pouvons supposer qu'au cours du développement, le nombre de poils apparaissant dans une rangée à chacune des stases est supérieur à 1, tout au moins à partir de la deutonymphe. Comme on peut le constater sur les figures 4A, la distribution des poils ventraux est loin d'être régulière sur les adultes. Seule la patte I gauche nous montre une position normale avec deux rangées de sept poils en arrière de la paire (*pv*). Sur la patte I droite il y a six poils d'un côté et huit de l'autre ; il y aurait donc un écart par

défaut du côté antiaxial et un écart par excès du côté paraxial. Aux pattes II, seule la rangée paraxiale *v'* de la patte gauche est normale, mais les autres rangées sont déficitaires, en particulier la rangée *v''* antiaxiale, avec seulement quatre poils. La même variabilité se remarque aux pattes III, où le nombre des poils est de onze pour chaque patte, mais avec des rangées de 7, 4, 5, 6, poils. Les tarsi IV sont identiques à droite et à gauche, avec 7 poils dans la rangée antiaxiale *v'* et 5 poils dans la rangée *v''*. En supposant comme probable une formule normale à la protonymphe (0-0-0-7), une rangée de 7 poils ne peut s'expliquer que par une néotrichie plus forte où la présence à la deutonymphe du poil normalement protonymphal plus les deux poils deutonymphaux. L'étude du développement de cette espèce serait très intéressante et nous apporterait certainement des réponses à ces différentes questions.

L'apparition des deux poils de rangée à partir de la deutonymphe est une nouveauté chez les Oribates. Elle est contraire à la règle que nous connaissons et qui veut que dans une rangée simple ne peut s'ajouter qu'un seul poil à chaque stase. Doit-on attribuer à la néotrichie ce doublement ou doit-on le considérer comme un caractère primitif ? Nous ne connaissons jusqu'à présent qu'un tout petit nombre de cas de néotrichie pédieuse. Le plus spectaculaire concerne *Collohmanna gigantea* (GRANDJEAN, 1966). Par ailleurs, WOAS (1972), signale 39 phanères, c'est à dire 37 poils et 2 solénidions sur le tarse I d'*Hermannia convexa*. Ces poils sont groupés ventralement dans la partie distale du tarse, disposés en désordre et presque tous eupathidiques, d'après nos propres observations. C'est bien différent de ce que l'on voit chez *C. cervicornis*. Même chez d'autres Acariens dont les pattes sont très velues et le développement postembryonnaire bien connu, comme les Caeculidae (COINEAU 1974), la néotrichie, si elle existe, est extrêmement rare. Mais, le doublement des poils de rangée l'est tout autant. On estime généralement qu'au cours du développement s'ajoute à chaque stase un verticille dans la partie proximale de l'article. Dans le cas présent, on peut supposer qu'il existe un territoire néotriche dans la région ventrale du verticille ; cette néotrichie correspondrait dans la plupart des cas à un

doublement possible du poil et plus rarement même, à un triplement. Cette néotriche serait stationnaire comme c'est le cas quelquefois chez les Oribates (TRAVÉ, 1978) pour d'autres régions du corps et en particulier la région génitale de certains Nothroïdes.

REMARQUES

Solénidiotaxie : La solénidiotaxie est identique dans les genres *Holonothrus* et *Crotonia* pour les trois premières paires de pattes des espèces étudiées. Elle diffère pour la patte IV. Les formules sont les suivantes de la larve à l'adulte et du tibia au tarse :

- I (1-1-1) (1-1-1) (1-2-2) (1-2-2) (1-2-2)
 II (1-1-1) (1-1-1) (1-1-2) (1-1-2) (1-1-2)
 III (1-1-0) (1-1-0) (1-1-0) (1-1-0) (1-1-0)
 IV — (0-0-0) (0-1-0) (0-1-0) (0-1-0) : *Holonothrus*
 — (0-0-0) (1-1-0) (1-1-0) (1-1-0) : *Crotonia*

La formule d'*Holonothrus* est la même à l'adulte que celle d'*Hermannia*, mais contrairement à ce dernier, le deuxième solénidion du tarse I est deutonymphal et non tritonymphal. Tout le reste est normal. En principe, le deuxième solénidion du tarse I est protonymphal. Chez *Hermannia* il pose problème (GRANDJEAN, 1964, p. 540). Ici aussi, puisque il serait devenu amphistasique, ayant été retardé d'une stase.

La formule de *Crotonia* est originale. Chez les Nothroïdes quand il y a un solénidion au généal IV, il y en a généralement trois au tarse I comme chez *Nothrus palustris* ou *N. silvestris* par exemple (GRANDJEAN, 1964).

Poils itéraux : Toutes les espèces étudiées ont la même formule itérale (n3-n3-n3-n3). Il y a des paires itérales à tous les tarses de l'adulte et elles se forment toutes sur la tritonymphe. Cette formule est nouvelle chez les Nothroïdes (GRANDJEAN, 1964). Le seul Oribate connu ayant la même formule est un Oribate supérieur, *Liodes theleproctus*.

CONCLUSIONS

Les Crotoniidae sont, de tous les Nothroïdes, ceux dont la chaetotaxie pédieuse est la plus riche.

La tendance évolutive générale de la chaetotaxie pédieuse des Oribates va vers une réduction du nombre des poils. Cette réduction frappe d'abord les poils postlarvaires, poils de rangée simple, poils isolés ou poils hétéronomes. Cette réduction commence aussi, d'une manière générale à la protonympe, de telle sorte que les derniers poils à être supprimés, au cours de l'évolution, sont ceux de l'adulte.

Nous pouvons dire que sur le plan de la chaetotaxie pédieuse, les Crotoniidae sont les plus primitifs des Nothroïdes. Cela ne veut pas dire qu'ils le sont pour l'ensemble de leurs caractères ! Nous savons que leur trichobothrie est très spécialisée, bien éloignée d'une trichobothrie primitive.

Ce caractère primitif nous permet de voir, dans cette famille, des rangées de poils (*l*) ou (*v*) bien plus complètes que chez les autres Nothroïdes. De telles rangées existent, plus ou moins développées, non seulement sur les tarses, les fémurs de toutes les pattes et le trochanter III, mais aussi sur les tibias et les genoux des espèces les plus poilues.

L'eustasie semble bien être le cas pour les poils de rangée (*l*) si l'on excepte les poils hétéronomes aux tarses et aux fémurs.

Les poils (*v*) des tarses de certaines espèces sont souvent doublés dès leur apparition. Ce doublement peut être attribué à une néotriche stationnaire affectant le verticille nouveau. Des écarts par excès mais surtout par défaut, compliquent le phénomène qui devra être étudié dans un plus grand nombre d'individus, à toutes les stases, surtout pour les espèces plus riches en poils pédieux.

Les poils (*v*) posent aussi le problème de la perte de leur caractère eustasique au cours de l'évolution. Confirmation de cet important changement devrait également être apportée par une étude plus approfondie de ces espèces.

Malgré ces incertitudes nous pouvons formuler une hypothèse provisoire :

Les ancêtres lointains des Nothroïdes voyaient, à chaque stase du développement, un verticille de 4 poils s'ajouter à certains articles de leurs pattes, principalement aux fémurs et aux tarses. Dans quelques cas, une néotriche stationnaire, pouvait doubler certains poils du verticille. Ces poils de

rangée étaient primitivement eustasiques, liés à leurs stases. Au cours de l'évolution, une régression verticillonnelle, commençant par les poils les plus précoces (les protonymphaux), fait disparaître ces poils avec une probabilité de plus en plus grande, puis modifie leur statut. D'eustasiques, ils deviennent amphistasiques, c'est à dire qu'ils peuvent être retardés d'une ou plusieurs stases. A la longue, ces poils disparaissent totalement. Une telle évolution régressive, si elle est juste, a duré des millions d'années ; mais nous savons que les Oribates sont des acariens extrêmement anciens et cela ne doit pas nous choquer.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Dr R. B. HALLIDAY (CSIRO, Division of Entomology, Camberra, Australie) et le Pr J. BALOGH (Institut de Zoologie Systématique de l'Université, Budapest) qui nous ont permis d'étudier le riche matériel de Tasmanie et de Nouvelle Zélande.

TRAVAUX CITÉS

- BALOGH (J.), et MAHUNKA (S.), 1983. — Primitive oribatids of the Palaeartic region. — Elsevier : 1-372.
- COINEAU (Y.), 1974. — Éléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des Caeculidae (Acariens). — Mém. Mus. nat. Hist. natur. Paris, n. Série, Série A, Zoologie, **81** : 1-299.
- COLLOFF (M. J.), 1990. — New species of *Crotonia* (Acari) : Oribatida from South Africa. — Zool. J. Linn. Soc., **100** : 403-419.
- GRANDJEAN (F.), 1940. — Observations sur les Oribates (13^e Série). — Bull. Mus. nat. Hist. natur., 2^e Série, **12** (1) : 62-69.
- GRANDJEAN (F.), 1941. — La chaetotaxie comparée des pattes chez les Oribates (1^{re} Série). — Bull. Soc. zool. France, **66** (1) : 33-50.
- GRANDJEAN (F.), 1953. — Essai de classification des Oribates (Acariens). — Bull. Soc. zool. France, **78** (5-6) : 421-446.
- GRANDJEAN (F.), 1958. — Sur le comportement et la notation des poils accessoires postérieurs aux tarsi des Nothoïdes et d'autres Acariens. — Arch. Zool. exp. gén., **96** (4) : 277-308.
- GRANDJEAN (F.), 1961. — Nouvelles observations sur les Oribates (1^{re} Série). — Acarologia, **3** (2) : 206-231.
- GRANDJEAN (F.), 1964. — Nouvelles observations sur les Oribates (3^e Série). — Acarologia, **6** (1) : 170-198.
- GRANDJEAN (F.), 1964. — La solénidiotaxie des Oribates. — Acarologia, **6** (3) : 529-556.
- GRANDJEAN (F.), 1966. — *Collohmanna gigantea* Selln. (Oribate). Première partie. — Acarologia, **8** (2) : 328-357.
- GRANDJEAN (F.), 1971. — Caractères anormaux et verticillonnés rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Première partie. — Acarologia, **18** (1) : 209-237.
- GRANDJEAN (F.), 1972. — Caractères anormaux et verticillonnés rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Chapitres I à 6 de la deuxième partie. — Acarologia, **14** (3) : 454-478.
- GRANDJEAN (F.), 1973. — Caractères anormaux et verticillonnés rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). — Acarologia, **15** (4) : 759-780.
- KNÜLLE (W.), 1957. — Morphologische und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen zum phylogenetischen System der Acari : Acariformes Zachv. I. Oribatei : Malaconothridae. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, **33** (1) : 97-213.
- LEE (D. C.), 1985. — Sarcopitiformes (Acari) of South Australian soils. 4. Primitive oribate mites (Cryptostigmata) with an extensive, unifissured hysteronotal shield and aptychoid. — Rec. S. Aust. Mus., **19** (4) : 39-67.
- LUXTON (M.), 1982. — Species of the genus *Crotonia* (Acari : Cryptostigmata) from New Zealand. — Zool. J. Linn. Soc., **76** : 243-271.
- NORTON (R. A.), 1977. — A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei and its application to the Damaeidae. — Biology of Oribatid mites. — Edit. D. L. Dindall. State University of New York : 33-62.
- NORTON (R. A.), et OLSZANOWSKI (Z.), 1989. — A new *Holonothis* (Oribatida : Crotoniidae) from Zaïre, with notes on the distribution of crotoniid mites. — Revue Zool. Afr. Zool., **103** : 405-412.
- OLSZANOWSKI (Z.), s. presse. — New mites of *Holonothis* from Tasmania (Oribatida : Crotoniidae). — Genus **3**.
- TRAVÉ (J.), 1978. — La néotrichie chez les Oribates (Acariens). — Acarologia, **20** (4) : 590-602.
- TRAVÉ (J.), et OLSZANOWSKI (Z.), 1988. — Sur la variabilité de quelques caractères chaetotaxiques chez *Platynothrus peltifer* (C. L. KOCH) (Oribate, Camisiidae) et ses conséquences taxinomiques. — Acarologia, **29** (3) : 297-305.

- WALLWORK (J. A.), 1963. — The Oribatei (Acari) of Macquarie Island. — *Pacific Insects*, **5** (4) : 721-769.
- WALLWORK (J. A.), 1978. — On the genus *Crotonia* Thorell 1876 (Acari : Cryptostigmata). — *Acarologia*, **29** (3) : 513-539.
- WOAS (S.), 1978. — Die Arten der Gattung *Hermania* Nicolet 1855 (Acari, Oribatei). I. — *Beitr. naturk. Forsch. Südw Dtl.*, **37** : 113-141.
- WOOLEY (T.A.), 1973. — Taxonomy of Oribatid mites— Restropect and prospect. — *Proc. 3rd Intern. Cong. of Acarology, Prague, 1971* : 337-341.

Paru en Décembre 1991.