

RECHERCHES SUR LA PARTHÉNOGÈNE THÉLYTOQUE  
DE DEUX ESPÈCES D'ACARIENS ORIBATES :  
*TRHYPOCHTHONIUS TECTORUM* (BERLESE)  
ET *PLATYNOTHRUS PELTIFER* (KOCH). IV<sup>1</sup>.  
OBSERVATIONS SUR LES MÂLES ATAVIQUES

PAR Georges TABERLY \*

PARTHÉNOGÈNE  
THÉLYTOQUE  
MÂLES  
ATAVIQUES  
SPERMATOGÈNE  
HERMAPHRODISME  
ORIBATES

RÉSUMÉ : Les observations d'ordre biologique concernant les mâles ataviques de *T. tectorum* et *P. peltifer*, peuvent-être résumées de la manière suivante : 1) Bien que présents, toujours en faible proportion (1 à 5 %), dans toutes les populations de l'une et l'autre espèce, leur fréquence relative varie, pour une même espèce, d'une région à l'autre. 2) Comme les mâles des espèces bisexuées, ils sont capables d'émettre des spermatozoaires mais témoignent, dans la production de ces derniers, d'une activité sexuelle plus réduite. 3) Ils se forment par parthénogenèse et ne sont donc que des accidents plus ou moins exceptionnels du développement.

Du point de vue cytologique, leur nombre de chromosomes est identique à celui des femelles ( $n = 9$ ). Leur spermatogenèse, semblable à celle des espèces bisexuées, s'arrête prématurément à un stade avancé de la spermiogenèse. Leurs spermatozoïdes ne sont vraisemblablement pas fonctionnels. 2 des 43 mâles de *T. tectorum* examinés sur coupes, présentaient, au niveau de leurs glandes génitales, une structure hermaphrodite.

THELYTOKOUS  
PARTHENOGENESIS  
ATAVIC MALES  
SPERMATOGENESIS  
HERMAPHRODISM  
ORIBATA

SUMMARY : The following observations on atavic males in *T. tectorum* and *P. peltifer* are reported : 1. They were found in low proportions (1 to 5 %) in all populations studied of both species, although for a given species their frequency varied from one region to another. 2. Like males of bisexual species, they were found to produce spermatozoa, albeit to a lesser extent. 3. The atavic males were shown to be formed by parthenogenesis, and they can thus be considered to be somewhat rare examples of an accident of development.

From a cytological point of view, they have the same number of chromosomes as females ( $n = 9$ ). Spermatogenesis is similar to that in bisexual species, but stops at a late stage of spermiogenesis. Their spermatozoa are probably nonfunctional. On histological examination of genital organs, hermaphroditic structures were observed in 2 out of 43 males of *T. tectorum*.

\*. Laboratoire de Biologie Générale, Université Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

1. Les articles précédents consacrés à ces recherches ont paru dans *Acarologia* : cf. TABERLY, 1987a, 1987b, 1987c.

Pour un certain nombre d'espèces qu'il considérait comme susceptibles de se reproduire parthénogénétiquement, GRANDJEAN (1941) signalait toutefois la présence, dans les récoltes en majeure partie formées de femelles, d'une très faible proportion de mâles. Ces mâles, que GRANDJEAN qualifie d'ataviques, furent rencontrés chez la plupart des espèces dont la reproduction parthénogénétique thélytoque a pu être établie par la suite : *Nothrus palustris*, *Nothrus silvestris*, *Platynothrus peltifer*, *Trhypochthonius tectorum*. De nombreux problèmes sont posés par leur existence. Pour essayer de les résoudre, il importait de savoir discerner les sexes.

Or, les mâles rarissimes reconnus par GRANDJEAN ne se singularisaient, aux dires de l'auteur, par aucune particularité morphologique. S'ils appartenaient à un genre, tel *Hydrozetes*, possédant, exceptionnellement, des caractères sexuels secondaires, ils les possédaient aussi ; mais, le plus souvent, et

comme chez l'immense majorité des espèces bisexuées où n'existe aucun dimorphisme, ils ne semblaient différer des femelles que par leurs organes génitaux. Pour distinguer les sexes, GRANDJEAN avait recours à un éclaircissement des individus, par cuisson dans l'acide lactique, ce qui lui permettait de reconnaître, généralement par simple transparence, l'armature génitale.

On conçoit, dans ces conditions, la difficulté, sinon la quasi-impossibilité, de déceler la présence éventuelle de mâles au sein d'une population vivante. Une meilleure connaissance des processus de reproduction sexuée, demeurés longtemps ignorés chez les Oribates, allait pourtant me permettre de réaliser cette détection d'une manière relativement facile et sûre et, partant, d'effectuer sur ces mâles un certain nombre d'observations aussi bien biologiques que cytologiques.

## I. — OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

### A. — LA REPRODUCTION BISEXUÉE DES ORIBATES : LA FÉCONDATION PAR L'INTERMÉDIAIRE DE SPERMATOPHORES.

#### a) Généralité du processus

Les processus de fécondation des Oribates sont restés inconnus jusqu'en 1952. A cette date, en effet, PAULY signalait que, chez trois espèces de *Belbidae* (rangées actuellement dans le genre *Damaeus*) la copulation s'effectuait par l'intermédiaire d'un spermatoaphore pédicellé déposé sur le sol par le mâle et dont s'empare ensuite la femelle.

En 1956, PAULY complétait les informations données dans sa note préliminaire et, presque simultanément (TABERLY 1957) je montrais d'une part, la validité de ce processus en prouvant expérimentalement, chez *Ceratoppia bipilis*, la réalité de ce mode de fécondation et, d'autre part, sa généralité à l'intérieur du groupe des Oribates en observant la production de spermatoaphores chez 17 espèces appartenant à 13 familles différentes.

Par la suite, le dépôt de spermatoaphores a été constaté chez encore plusieurs autres espèces par SENGBUSCH (1958), WOODRING et COOK (1962), WOODRING, (1965) LUXTON (1966), ROCKETT et WOODRING (1966), CANCELA DA FONSECA (1969), SHEREEF (1972, 1976, 1977), NANNELLI (1975, 1979), TRAVNICEK (1979), FERNANDEZ (1981), HAQ et ADOLPH (1981), KÜMMEL (1982), KÜMMEL et DOBNER (1986).

La fécondation par l'intermédiaire d'un spermatoaphore pédicellé est donc certainement un processus très répandu chez les Oribates. Les observations de PAULY concernant la prise de possession par la femelle de la gouttelette de sperme, appuyées par une observation analogue de WOODRING et COOK (1962), indiquent en outre que cette fécondation est interne et ceci se trouve confirmé par la constatation maintes fois rapportée que le développement des prélarves débute généralement à l'intérieur des voies génitales femelles et est même souvent achevé au moment de la ponte.

Est-ce le seul mode de reproduction des espèces

bisexuées de ce groupe d'Acariens ? Il y a lieu de se le demander car SCHUSTER (1962), décrivant les cérémonies nuptiales de *Collohmanna gigantea*<sup>1</sup>, déclare avoir été frappé par le fait qu'il n'a jamais trouvé de spermatophores pédicellés dans les récipients d'élevage. Par ailleurs, il n'a pas déterminé la nature exacte de la gouttelette liquide que le mâle dépose, par son pénis, au niveau de l'articulation genotibiale de sa 4<sup>e</sup> paire de pattes et que la femelle grignote ensuite. Cette gouttelette renferme-t-elle du sperme et est-elle, par conséquent, l'équivalent de la tête du spermatophore des autres Oribates ? Dans cette hypothèse, et en l'absence de tout autre moyen de transfert du sperme, il faudrait alors envisager une modalité particulière de fécondation, peut-être même de type externe dans le genre de celle qui a été décrite par M<sup>me</sup> JUBERTHIE-JUPEAU (1959, 1963) chez les Symphyles. Cela impliquerait toutefois que *C. gigantea* se singulariserait à plus d'un titre. Il importe d'en savoir davantage sur cette espèce avant de pouvoir affirmer quoi que ce soit.

b) *Caractères et intensité de la production des spermatophores.*

La production de spermatophores par le mâle n'est pas un phénomène exceptionnel chez les Acariens. Bien que d'une manière générale, les processus d'accouplement et de copulation n'aient été que assez rarement observés, on sait néanmoins qu'une copulation directe, par introduction d'un pénis dans l'orifice génital femelle, existe chez des Tarsonemini, des Tetranychides et les Acaridiae<sup>2</sup> tandis qu'une fécondation par l'intermédiaire d'un spermatophore est connue chez des Gamasides, des Ixodidae, des Hydrachnelles (cf. VITZTHUM 1941, 5. Lief., p. 670-687) et, depuis une date plus récente, dans diverses familles de Prostigmata : Thrombidiidae (*Allothrombium fuliginosum* : ANDRÉ, 1953,

*Trombidium holosericeum* : WITALINSKI 1985), Trombiculidae (LIPOVSKY *et al.*, 1957 ; WEN-TIN-WHAN, 1958, 1959, 1960 ; SIXL, 1971 ; DANIEL *et al.*, 1974), Erythraeidae (PUTMAN, 1966 ; WITTE, 1975, 1977), Anystidae (SCHUSTER, R. et SCHUSTER, I., 1966), Halacaridae (*Halacarellus basteri* : KIRCHNER, 1967), Labidostomidae (*Labidostoma cornuta* : SCHUSTER, R. et SCHUSTER, I., 1969), Tydeidae (*Tydeus (Pertydeus) schusteri* : SCHUSTER, I. et SCHUSTER, R., 1970), Bdellidae (ALBERTI, 1974), Calyptostomidae (THEIS et SCHUSTER, 1974), Adamystidae (*Saxidromus delamarei* : COINEAU, 1976), Rhagidiidae (EHRNSBERGER, 1977) ainsi que dans le groupe des Eryophyoidea (OLDFIELD *et al.*, 1970).

Dans la plupart de ces derniers cas cependant, le mâle, ou bien joue un rôle actif dans le transport du spermatophore qu'il saisit avec ses pièces buccales (Gamasides, Ixodidae) ou ses pattes (certains Hydrachnelles) avant de l'introduire dans l'ouverture génitale femelle, ou bien n'exsude son spermatophore qu'après s'être accolé à la femelle (certains autres Hydrachnelles, *Halacarellus basteri*, *Saxidromus delamarei*) ou à la suite d'une sorte d'excitation sexuelle d'origine tactile en présence d'une femelle (*Allothrombium fuliginosum*, *Balaustium* sp.).

Il n'y a que chez quelques espèces d'Hydrachnelles (cf. DAVIDS et BELIER, 1979) et d'Erythraeidae (WITTE, 1975) ainsi que chez les Trombiculidae, les Anystidae, les Rhagidiidae, les Calyptostomidae, les Bdellidae et le représentant étudié de chacune des deux familles des Labidostomidae et des Tydeidae que les auteurs ont signalé l'aptitude qu'avaient les mâles à déposer des spermatophores en l'absence de la femelle.

Or l'expérience rappelée plus haut à propos de *Ceratoppia bipilis* montrait que, ici encore, la présence d'une femelle n'était nullement indispensable pour déclencher l'émission de spermatophores chez le mâle.

Il en est vraisemblablement de même chez de

1. *Collohmanna gigantea* Selln. est, avec *Erogalumna zeucta* Grandj. (GRANDJEAN, 1956, 1963), la seule autre espèce d'Oribate pour laquelle a été décrit un cérémonial d'appariement. En fait, 2 autres mentions d'accouplement ont été relevées par GRANDJEAN dans la littérature : dues à KOCH (1836) et LUDWIG (1909) elles sont relatives, la première à une espèce de *Galumnidae*, l'autre à une espèce d'*Hydrozetes*, mais les auteurs se contentent de signaler le fait sans décrire nullement l'attitude des conjoints.

2. Dans quelques genres de ce groupe, c'est un véritable spermatophore qui est ainsi transféré directement par le mâle à la femelle (GRIFFITHS et BOCZEK, 1977).

nombreux Oribates<sup>3</sup>. J'ai observé la production de spermatophores chez des mâles de *Xenillus clypeator* isolés depuis leur émergence de l'exuvie tritonymphale et PAULY (1956) ainsi que WOODRING et COOK (1962) rapportent des faits analogues chez les espèces dont ils se sont occupées. Ces auteurs notent cependant que l'émission des spermatophores se ferait plus précocement et serait d'autre part plus abondante lorsque le mâle se trouve en compagnie de femelles de la même espèce (observation confirmée par la suite par différents auteurs chez plusieurs autres espèces). Ils concluent à l'existence possible d'une influence réciproque d'un sexe sur l'autre qui, du moins chez les Belbidae étudiés par PAULY, se traduirait en outre chez la femelle par une démarche caractéristique (le corps soulevé au-dessus des pattes tendues : marche dite « sur échasses ») adoptée en la présence de spermatophores. Cette influence toutefois ne pourrait s'exercer, selon PAULY, que d'une manière olfactive car en dépit des observations très précises que cet auteur a pu faire sur le mécanisme du dépôt du spermatophore, il n'a pour autant jamais remarqué aucune manifestation pouvant être assimilée à une parade nuptiale. Cette dernière reste donc, dans l'état actuel de nos connaissances, l'apanage de quelques rares espèces d'Oribates et il est probable que pour la plupart d'entre elles elle ne fait que préluder à la plantation de spermatophores.

Un même mâle est capable d'émettre un grand nombre de spermatophores. Toutefois l'intensité de la production est susceptible de variations non seulement individuelles mais aussi spécifiques. C'est ainsi, par exemple, que PAULY a noté qu'un mâle de *Damaeus auritus* avait déposé plus de 30 spermatophores en l'espace de 4 jours, tandis que chez *Damaeus onustus* la production n'était environ que de 1 à 2 spermatophores par jour. Pour ma part, j'ai effectué des numérations chez 2 espèces de *Xenillus* : un mâle de *X. tegeocranus* a été capable d'émettre jusqu'à 12 spermatophores dans un intervalle de 24 h alors que chez *X. clypeator*, le maximum de la production journalière n'a jamais dépassé 6 spermatophores. Ce maximum ne fut

d'ailleurs atteint que durant une période que l'on pourrait qualifier de pleine activité sexuelle. La production de spermatophores varie en effet, également, avec l'âge de l'individu ainsi que le démontre la relation suivante :

5 mâles de *Xenillus clypeator* ayant été isolés, en cellule, leur comportement sexuel a été suivi depuis leur émergence de l'exuvie tritonymphale jusqu'à leur mort. Tous les matins, les spermatophores déposés durant 24 heures ont été comptés puis détruits. Les premiers spermatophores sont apparus 20 jours, en moyenne, après le début de la stase adulte. A partir de ce moment-là, le rythme de dépôt des spermatophores d'abord très irrégulier, s'est ensuite accéléré ; la production, qui n'était que de 1 spermatophore tous les 2 ou 3 jours, est devenue, le troisième mois, presque quotidienne ; le cinquième mois elle avait atteint son maximum et variait, selon les individus, de 3 à 6 spermatophores par jour avec cependant une pause de 24 h tous les 6 à 8 jours. Ce plafond s'est maintenu durant 6 à 10 mois puis la production a brusquement décliné, pendant 20 à 30 jours, jusqu'à cesser complètement. La mort de l'individu a suivi de très près cette période.

Les facteurs externes et, en particulier, la température, peuvent influencer aussi sur la production de spermatophores. Les observations précédentes ont été effectuées dans des cellules maintenues à la température du laboratoire. 4 mâles de *X. clypeator* ayant atteint, dans ces conditions, la période de pleine activité sexuelle, ont été transférés dans un réfrigérateur réglé à 5°C. Aucun spermatophore n'a été déposé pendant tout le mois qu'a duré l'expérience. Les spermatophores ne sont réapparus que 2 à 3 jours après que les cellules aient été replacées à la température du laboratoire et leur production s'est poursuivie, dès lors, régulièrement. Les mêmes résultats ont été obtenus, lorsque les individus ont été soumis, à l'intérieur de l'étuve, à la température constante de 26°C ; la production des spermatophores qui cesse aussitôt reprend son rythme normal dès le retour aux conditions thermiques initiales. Il semble donc que l'activité sexuelle des mâles ne puisse se

3. SHEREEF (1972) rapporte que parmi les 16 espèces qu'il a étudiées, chez une seule d'entre elles — *Spatiodamaeus subverticillipes* — le mâle n'a consenti à émettre des spermatophores qu'en présence d'une femelle.

manifester que dans une zone déterminée de température située vraisemblablement de part et d'autre de l'optimum thermique.

### c) Structure du spermatophore

La forme du pédicelle diffère peu d'une espèce à l'autre. Plus ou moins long, plus ou moins grêle selon les espèces, ce pédicelle est, le plus souvent, parfaitement droit ; il adhère fortement au substrat par sa base élargie, tandis que son diamètre s'amenuise progressivement au fur et à mesure que l'on se rapproche de la tête. Dans quelques genres cependant son aspect est légèrement dissemblable. C'est ainsi que dans les espèces du genre *Damaeus* (PAULY, 1956 ; TABERLY, 1957 ; CANCELA DA FONSECA, 1969 ; KÜMMEL et DOBNER, 1986) il présente, près de la tête, une série de très légères ondulations auxquelles s'ajoute parfois un crochet net en relation semble-t-il avec une brusque réduction de diamètre. Un coude terminal précédé d'un amincissement se retrouve encore dans les spermatophores d'*Epidamaeus plumosus*, *Belba meridionalis* et *Granuloppia* sp. tels que les dessine SHEREEF (1972). Chez *Pelops* (TABERLY, 1957), le pédicelle s'infléchit en une ample courbure avant de se redresser pour supporter la tête. Enfin, chez *Pergalumna omniphagous*, les auteurs (ROCKETT et WOODRING, 1966 ; WOODRING, 1970) rapportent que le pédicelle, comme celui des spermatophores de plusieurs espèces de Trombiculidae, se divise, à son extrémité distale, en 4 bras qui entourent la tête.

PAULY et, après lui, WOODRING et COOK (1962) puis CANCELA DA FONSECA (1969) ont pu suivre les différentes étapes de la plantation du spermatophore : le pédicelle résulte d'une sécrétion émise hors du pénis, fixée au substrat et étirée au fur et à mesure que l'animal soulève son corps ; la sécrétion durcissant rapidement à l'air, la forme du pédicelle, du moins dans sa ligne générale, est déterminée par les mouvements divers effectués par le mâle, au cours même de l'émission. Ces mouvements doivent être fixés héréditairement chez chaque espèce. Par ailleurs, le pédicelle se moulant vraisemblablement au niveau du canal du pénis, ce dernier doit imprimer sa forme à la section du pédicelle ; cette

section est généralement arrondie mais elle peut prendre la forme d'une étoile à trois branches comme dans le cas du spermatophore de *Damaeus verticillipes* (CANCELA DA FONSECA, 1969).

La longueur du pédicelle n'est pas absolument constante pour une même espèce ; on y observe de légères variations, de même d'ailleurs qu'en ce qui concerne l'épaisseur. D'autre part, de fortes perturbations dans les conditions d'élevage peuvent entraîner de notables modifications de la taille des spermatophores. C'est ainsi que, chez *Xenillus clypeator*, cette dernière arrive à être réduite de moitié lorsque l'humidité et la nourriture viennent à manquer dans la cellule ; si cet état persiste, les spermatophores ne sont même plus émis ; ils réacquièrent, par contre, leur taille normale dès le retour à des conditions écologiques favorables. Les longueurs moyennes de pédicelle que j'ai relevées (TABERLY, 1957) varient de 90  $\mu$  (*Liacarus coracinus*) à 420  $\mu$  (*Damaeus kulczynskii*). Les spermatophores des espèces de *Damaeus* étudiées par PAULY sont, et de loin, les plus grands que l'on connaisse puisque leur pédicelle atteint, selon cet auteur, 0,8 mm chez *D. onustus* et 0,7 mm chez *D. clavipes* et *D. auritus*. A l'opposé, le pédicelle des spermatophores de *Pergalumna omniphagous* décrit par ROCKETT et WOODRING (1966), court et épais, ne dépasserait guère 50  $\mu$  de long et celui d'une espèce d'*oppia* étudiée par SHEREEF (1972) ne mesurerait même que 24  $\mu$ .

La tête du spermatophore a une forme généralement sphérique. Après simplement montage entre lame et lamelle dans une goutte de liquide de Ringer et examen au microscope optique on distingue, à l'intérieur d'une fine enveloppe, un mucus abondant bourré de spermatozoïdes ; en outre, le pédicelle se prolonge jusque dans la tête pour former ce que j'ai proposé d'appeler la *columelle* (TABERLY, 1957) par analogie avec les sporanges de Mucoracées qui présentent une constitution comparable. Cette columelle affecte, selon les espèces, une forme bien particulière et qui paraît caractériser chacune d'elles ainsi que je l'ai montré dans la note précitée. En fait cette columelle doit, dans de nombreux cas, avoir elle-même une structure complexe comme le révèle l'étude plus détaillée qu'en a faite CANCELA DA FONSECA (1969) sur le spermato-

phore de *Damaeus verticillipes*<sup>4</sup>. Il est également à peu près certain que la tête, envisagée dans son ensemble, présente le plus souvent une sorte de compartimentation avec, en particulier, les spermatozoïdes enfermés dans une capsule interne, comme cela a été vu par différents auteurs (BAÜMLER, 1970 ; SHEREEF, 1972 ; TRAVNICEK, 1979 ; FERNANDEZ, 1981) et plus récemment encore par KÜMMEL, 1982 et KÜMMEL et DOBNER, 1986 qui ont procédé à une remarquable étude ultra-structurale de la gouttelette spermatique surmontant le pédicelle chez plusieurs espèces d'Oribates appartenant à des familles diverses.

Les spermatophores des Oribates sont très semblables d'aspect à ceux des Collemboles et des Campodés décrits pour la première fois par SCHALLER (1952, 1954a, 1954b) et à ceux des Symphyles observés par JUBERTHIE-JUPEAU (1956, 1963).

Pour ce qui concerne les Acariens, tandis que les spermatophores des Gamasides et des Ixodidae, véhiculés par le mâle, sont de forme vésiculeuse, des spermatophores pédonculés et attachés au substrat, comparables à ceux des Oribates, ont été signalés chez quelques Hydrachnelles, chez des représentants de plusieurs autres familles des Prostigmata (Trombidiidae, Trombiculidae, Erythraeidae, Halacaridae, Labidostomidae, Tydeidae, Anystidae, Calypstostomidae) ainsi que chez les Eryophyoidea.

## B. — FRÉQUENCE, COMPORTEMENT ET ORIGINE DES MÂLES ATAVIQUES

### 1. — Fréquence

En ce qui concerne *Trhypochthonius tectorum* et *Platynothrus peltifer*, les données de statistique sexuelles fournies initialement par GRANDJEAN (1941) faisaient état, respectivement, de la présence d'un mâle pour 42 femelles et de 2 mâles pour 50 femelles. De tels chiffres ne sauraient autoriser à établir un pourcentage et ce d'autant plus que les individus ainsi recueillis n'étaient pas issus d'une

même récolte mais provenaient de prélèvements divers effectués dans plusieurs localités.

En fait, je n'ai recherché systématiquement les mâles dans une récolte déterminée et selon le processus utilisé par GRANDJEAN (après cuisson et éclaircissement des individus dans l'acide lactique), que pour *T. tectorum*. J'ai effectué ce travail au commencement de mes études sur cette espèce, et j'en ai déjà mentionné (TABERLY, 1952) les résultats : aucun des deux lots d'adultes analysés, dont l'un fort cependant de 130 individus, ne renfermait de mâle.

Je n'ai eu d'autre source, pour *T. tectorum*, que celle d'où sont issus les 2 lots précédents et dont j'ai précisé antérieurement (TABERLY, 1987a) le locus. C'est d'une manière en quelque sorte indirecte que j'ai pu déceler la présence effective de mâles au sein de cette même population que l'on aurait pu croire formée exclusivement de femelles : afin de procéder à l'étude cytologique de ces dernières, je prélevais périodiquement, soit directement dans les récoltes, soit dans les cellules d'élevage constituées à partir de ces récoltes, un certain nombre d'individus vivants qui étaient immédiatement fixés, puis inclus et débités au microtome ; sur 983 adultes qui, au total, furent ainsi examinés sur coupes, 43 révélèrent leur appartenance au sexe mâle ; en l'absence de tout dimorphisme sexuel je les avais tout bonnement confondus avec des femelles. Bien que le prélèvement de tous ces individus ne fut pas fait strictement au hasard — je choisisais, pour des raisons que j'ai déjà exposées (TABERLY, 1987c) ceux qui me paraissaient le plus en état de réplétion —, je pense cependant qu'une idée approximative de la proportion des sexes, dans la population envisagée, peut être donnée par le rapport des deux nombres précédents et que le pourcentage des mâles établi d'après ces données (4,67 % dans le cas présent) peut avoir une valeur indicative dans une comparaison entre 2 stations déterminées.

C'est en effet en procédant de la même manière que je constatais l'existence de mâles dans des populations de *P. peltifer* de diverses provenances.

4. CANCELA DA FONSECA (1969) a rapporté initialement le spermatophore qu'il a décrit à l'espèce *Damaeus quadrihastatus* Märkel et Meyer, 1960 mais, dans un travail ultérieur (CANCELA DA FONSECA et BAHOU, 1971), il établit la synonymie entre cette espèce et *Damaeus verticillipes* Nicolet, 1855, qui bénéficie de l'antériorité.

Trois stations m'ont fourni des représentants de cette espèce. Une idée de la fréquence relative des mâles, dans chacune d'elles, peut être donnée par les chiffres suivants :

Massat (Ariège) : 572 individus examinés sur coupe dont 5 mâles (soit 0,87 %)

Versailles : 253 individus examinés sur coupe dont 12 mâles (soit 4,74 %)

Alsace : 92 individus examinés sur coupe dont 3 mâles.

Il est clair que les mâles, quoique toujours en faible proportion, sont manifestement plus nombreux dans les stations de Versailles et d'Alsace que dans celle, plus méridionale, de Massat.

## 2. — Comportement

Les mâles rares des espèces parthénogénétiques ont-ils, comme ceux des espèces bisexuées, cette aptitude à produire des spermatophores ? Les premiers élevages que je fis de quelques unes de ces espèces ne me permirent pas de répondre à cette question et j'écrivais d'ailleurs, en 1957, n'avoit jamais constaté l'apparition de spermatophores dans les cellules d'élevage renfermant des espèces parthénogénétiques. Cette affirmation ne devait pas tarder à recevoir un formel démenti. En effet, le 5 mars 1957, je notais la présence de 3 spermatophores dans une cellule renfermant 21 adultes et 11 larves de *Nothrus palustris* originaires d'une récolte faite à Massat (Ariège). Dans l'impossibilité de distinguer morphologiquement les sexes, j'isolai, le 9 mars, chacun des adultes dans une cellule individuelle : 2, trouvés morts le 11 mars, furent reconnus comme femelles après autopsie ; sur les 19 survivants, 18 pondirent des œufs à des dates diverses et correspondaient donc aussi à des femelles ; le dernier, seul, révélait sa nature de mâle (confirmée après dissection) par la présence, dans sa cellule, d'un spermatophore observé le 30 mai, mais l'individu mourait le lendemain sans que je puisse suivre plus avant son comportement.

Un peu plus tard, je fis une observation analogue chez *P. peltifer*. 49 adultes de cette espèce, provenant d'une récolte faite à Massat, avaient été placés dans une cellule collective le 10 novembre 1957. Un

spermatophore apparut dans cette cellule le 16 novembre et plusieurs autres le 19, 20 et 26 novembre. Le 27 novembre, je décidais de fixer tous les individus de la cellule dans laquelle je ne laissais subsister que les nombreux œufs qui avaient été pondus dans l'intervalle. L'examen des coupes me permit de reconnaître la présence d'un mâle parmi les 49 occupants de la cellule.

J'avais donc désormais la certitude que les mâles des espèces parthénogénétiques se comportaient, apparemment, comme des mâles normaux et j'avais, par là même, un moyen de détecter leur présence sans être dans l'obligation de les sacrifier.

6 mâles de *P. peltifer* purent être ainsi isolés, à l'état vivant, à partir d'une récolte faite à Versailles au début de l'année 1959. La méthode est simple : les adultes issus directement de la récolte sont rassemblés, par groupes de 40 à 50 dans des cellules collectives ; dès que l'on note, dans une de ces dernières, l'apparition de spermatophores, chacun des individus qui la composent est transféré dans une cellule particulière et on suit individuellement son comportement ; les femelles, en général, ne tardent pas à pondre, tandis que les mâles se trahissent par l'émission de spermatophores. Cela suppose, bien sûr, un examen journalier et minutieux de la cellule car si les œufs, surtout dans cette espèce, sont le plus souvent dissimulés, les spermatophores, d'autre part, sont des formations toujours de petite taille et implantées au hasard sans aucune prédilection marquée pour un emplacement déterminé. En outre, dans le cas des espèces parthénogénétiques, nous verrons que ces productions sont à la fois rares et sporadiques de telle sorte qu'une longue patience est souvent nécessaire avant de pouvoir désigner le ou les mâles avec certitude.

C'est en utilisant cette même technique que je pus séparer, en novembre 1961, 4 mâles de *T. tectorum*.

Les spermatophores émis par les mâles des espèces parthénogénétiques ont le même aspect général et la même structure que ceux des espèces bisexuées. J'ai représenté (fig. 1 et 2), côte à côte et à la même échelle, après montage entre lame et lamelle dans une goutte de liquide de Ringer (ce qui provoque l'éclatement de la tête, d'où son tracé en traits interrompus) et examen au microscope

optique, ceux de *P. peltifer* et *T. tectorum*. Chez *P. peltifer*, la columelle, volumineuse, a une forme complexe ; la longueur du pédicelle est de 130  $\mu$  environ. Les spermatophores de *T. tectorum* se caractérisent essentiellement par leur très petite taille : la longueur du pédicelle n'excède guère 30  $\mu$ . Ce sont les plus courts de tous ceux que j'ai observés chez les Oribates et c'est ce qui explique, en partie, que ce soient les derniers, chronologiquement, que j'ai pu mettre en évidence.

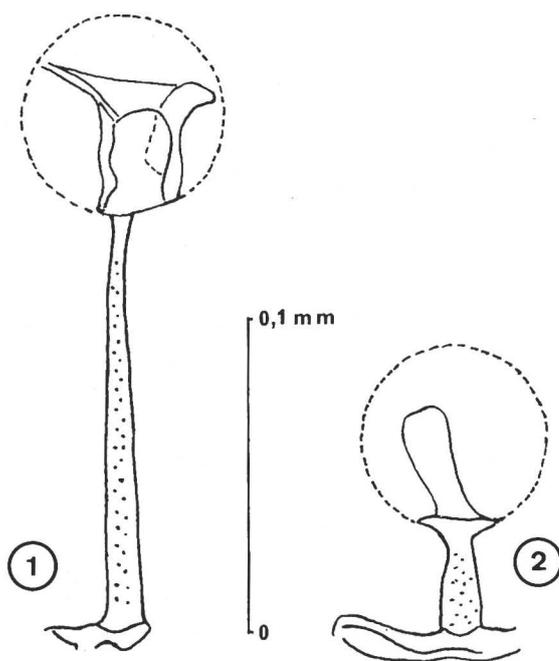


FIG. 1 et 2 : Spermatozoïdes de mâles ataviques.  
1 : *Platynothrus peltifer* (Koch). — 2 : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese).

Si donc les mâles des espèces parthénogénétiques ont, en définitive, le même comportement sexuel que les mâles des espèces bisexuées, il semble toutefois que leur activité sexuelle soit nettement plus réduite si l'on en juge du moins par la faible intensité et l'irrégularité de leur production de spermatozoïdes. A cet effet, les 6 mâles isolés de *P. peltifer* ont été suivis journalièrement jusqu'à leur mort ; à chaque apparition de spermatozoïdes, l'individu était transféré dans une cellule neuve, la cellule abandonnée étant utilisée à des essais de fécondation contrôlée (voir plus loin). Les résultats

globaux de ces observations sont condensés dans le tableau I : pour les 2 individus qui vécurent le plus longtemps un total seulement de 24 spermatozoïdes pour l'un, et de 31 spermatozoïdes pour l'autre, fut déposé en l'espace de 6 mois ; un intervalle plus ou moins long et pouvant aller jusqu'à 24 jours, séparait 2 dépôts successifs constitués le plus souvent d'un seul spermatozoïde chacun.

TABLEAU I : Résumé de l'activité sexuelle de 6 mâles de *P. peltifer* pendant la période qu'a duré leur isolement.

Désignation de l'individu	A	B	C	D	E	F
Durée de l'isolement	4 mois	6 mois	3 mois	6 mois	2 mois	4 mois
Nombre total de spermatozoïdes produits	15	24	23	31	10	16

Les 4 mâles de *T. tectorum* ont été encore moins prolifiques. Ils furent maintenus en vie 2 à 3 mois ; durant cette période, le nombre total de spermatozoïdes produits par chacun d'eux a atteint, au maximum, 5. Il se peut que, aussi bien pour *P. peltifer* et plus encore pour *T. tectorum*, quelques spermatozoïdes aient échappé à l'observation ou aient été détruits par l'animal au cours de ses déplacements. Il n'en reste pas moins que les chiffres précédents contrastent fortement avec ceux que l'on relève dans le cas des mâles des espèces bisexuées.

Il était intéressant de savoir si les spermatozoïdes produits par les mâles des espèces parthénogénétiques étaient acceptés par les femelles et de pouvoir contrôler alors l'incidence de cette acceptation sur la nature de la descendance. Toutes les expériences que j'instituais dans ce but ont abouti à un résultat négatif. Elles furent réalisées avec *P. peltifer* grâce aux mâles isolés dont je suivais quotidiennement la production de spermatozoïdes. Dans une cellule renfermant un spermatozoïde fraîchement déposé, je plaçais une jeune femelle n'ayant émergé de l'exuvie tritonymphale que depuis 10 jours au plus. L'essai fut renouvelé à plusieurs reprises : jamais la femelle n'a pris possession du spermatozoïde ; ce dernier s'est toujours desséché sur place.

### 3. — Origine

Diverses hypothèses pouvaient être émises sur la provenance de ces mâles rares rencontrés dans les récoltes de la plupart des espèces présentant une parthénogenèse thélytoque.

Néanmoins, il y avait de fortes présomptions de croire qu'ils prenaient naissance par parthénogenèse car, pour *T. tectorum* par exemple, la plupart des 43 mâles analysés sur coupes étaient nés dans les élevages.

La preuve de leur origine parthénogénétique me fut apportée la première fois avec les 4 mâles de *T. tectorum* que je pus isoler vivants et dont j'ai relaté précédemment le comportement. En effet ces mâles,

décélés par la présence de spermatophores dans la cellule qui les renfermait, sont apparus dans la descendance d'un individu qui avait été isolé quelques mois auparavant, à l'état de tritonymphe pupale, le reste de la descendance étant par ailleurs composé de femelles parthénogénétiques.

Un peu plus tard, je reconnaissais de la même manière la présence d'un mâle de *P. peltifer* dans la descendance d'un individu de cette espèce isolé également au départ sous forme de tritonymphe pupale.

Les mâles rares des espèces parthénogénétiques se forment donc *par parthénogenèse* et ne sont que des accidents plus ou moins exceptionnels du développement.

## II. — OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES

J'ai pu procéder à une étude histologique et cytologique des mâles rares de *T. tectorum* et *P. peltifer*. La structure de leur appareil génital est comparable à celle des mâles des espèces bisexuées, se composant essentiellement — du moins chez les adultes — d'une large vésicule séminale bilobée, flanquée de lobes testiculaires et reliée, par deux canaux déférents, à un pénis chitineux. C'est à l'intérieur des lobes testiculaires que se déroule une spermatogenèse de type cystique analogue, dans ses grandes lignes, à celle que j'ai pu observer chez les mâles de nombreuses espèces bisexuées dont j'ai fait parallèlement l'étude. Tous les stades de la spermatogenèse peuvent, en effet, être suivis chez l'adulte. D'une manière générale toutefois, la petitesse des figures de division est telle qu'un dénombrement précis des chromosomes ne peut être effectué qu'à la métaphase de division des spermatocytes de premier ordre : à ce stade, les chromosomes bivalents sont tellement condensés et d'une taille si infime, qu'ils apparaissent tous, en vue polaire, comme des corps à peu près sphériques ; ce même aspect punctiforme des chromosomes se retrouve d'ailleurs aussi bien dans les métaphases de division des spermatocytes II que dans les mitoses spermatogoniales. Ces dernières, souvent bloquées ou du moins, difficilement déchiffrables, permettent cepen-

dant, dans les préparations les plus favorables, d'apprécier le nombre diploïde que l'on peut estimer supérieur à 14 ou 15. En définitive, seul le nombre haploïde a pu être établi avec certitude : il est égal à 9 dans l'une et l'autre espèce.

Ce nombre,  $n = 9$ , est aussi, nous l'avons vu, celui rencontré dans l'oogenèse des 2 espèces. Il y a donc le même nombre de chromosomes chez le mâle et la femelle. Dans l'impossibilité de mettre en évidence l'existence de chromosomes sexuels, ceci pose donc un problème de détermination du sexe d'autant que, parmi les 43 mâles de *T. tectorum* observés sur coupes (cf. plus haut) deux d'entre eux présentaient, au niveau de leurs glandes génitales, une structure hermaphrodite, quelques jeunes oocytes en phase de prévitellogenèse se mêlant aux cellules des lobes testiculaires (fig. 3). Là, comme dans les autres cas semblables rencontrés dans le règne animal, on en est réduit aux hypothèses.

Un autre problème est celui du rôle joué dans la nature par ces mâles ataviques. J'ai déjà rapporté que toutes les expériences que j'avais instituées, chez *P. peltifer*, pour faire accepter les spermatophores par les femelles avaient échoué mais cela n'est pas une preuve suffisante pour affirmer que les femelles parthénogénétiques ne s'emparent jamais des spermatophores produits par leurs partenaires

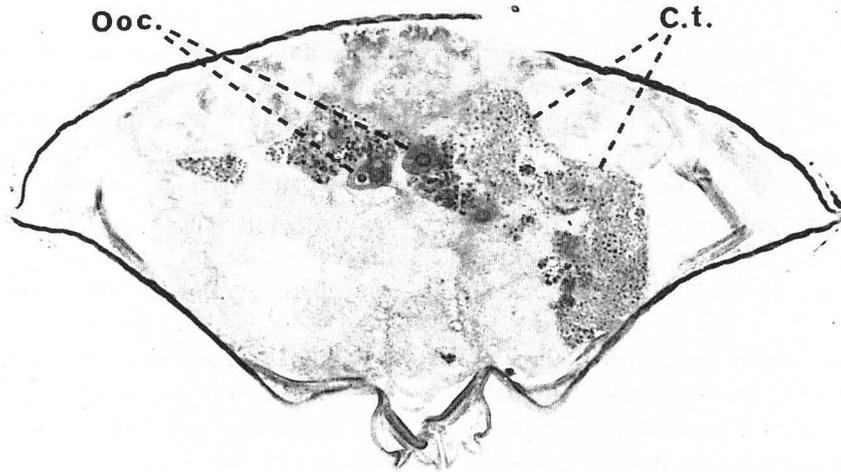


FIG. 3 : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese).

Coupe transversale d'un mâle dont les glandes génitales présentent une structure hermaphrodite ( $\times 275$ ). C. t. : cystes testiculaires ; Ooc : oocytes.

mâles. On peut alors se demander si, dans ce cas, il ne pourrait y avoir fécondation. Je ne le pense pas. En effet, lorsque l'on examine les spermatozoïdes tels qu'on les trouve à l'intérieur des vésicules séminales des mâles — ils ont la forme de disques minuscules avec un noyau fortement condensé, entouré d'une zone cytoplasmique — et qu'on les compare aux spermatozoïdes de forme analogue des espèces bisexuées, ils donnent l'apparence de spermatides arrêtées à un stade avancé de leur développement soit, comme chez *P. peltifer* qu'ils paraissent posséder un reliquat cytoplasmique plus important soit, comme chez *T. tectorum* que leur noyau présente des aspects variés semblables à ceux que l'on observe au cours de l'évolution de la spermiogenèse. Il est vraisemblable que ces spermatozoïdes ne sont pas fonctionnels.

Il est intéressant de rapprocher l'ensemble de ces observations concernant les mâles de *T. tectorum* et *P. peltifer*, d'un certain nombre de celles qui ont été faites assez récemment (PIJNACKER *et al.*, 1981) à propos d'un Acarien appartenant à un autre groupe que les Oribates mais présentant aussi une parthénogenèse de type thélytoque : *Brevipalpus obovatus* Donnadieu (Phytoptipalpidae), forme communément rencontrée sur les plantes ornementales cultivées en serre. Ici encore les populations récoltées de cette

espèce renferment toujours, en faible proportion, des mâles mais on peut aussi induire expérimentalement la production de ces derniers en irradiant des femelles au moyen de Rayons X. L'étude cytologique de ces mâles a révélé, chez la plupart, une spermiogenèse anormale conduisant à des spermatozoïdes en forme de coupe — ils sont de forme sphérique chez une espèce bisexuée voisine — et qui, bien que la copulation ait lieu, ne peuvent être transmis à la femelle par suite de malformations au niveau des voies évacuatrices. En outre les auteurs rapportent avoir récolté, en même temps qu'une trentaine de mâles typiques, 6 mâles qu'ils qualifient d'intersexués, leurs glandes génitales ayant l'aspect d'un ovotestis où se mêlent, en un ensemble chaotique, éléments germinaux mâles et femelles. L'analogie avec les mâles hermaphrodites de *T. tectorum* est frappante. Il n'y a pas pour autant identité entre *B. obovatus* et les Oribates. En effet, chez cette espèce, d'une part les mâles sont haploïdes (les spermatogonies évoluent directement en spermatides, la méiose étant complètement supprimée), et d'autre part, l'oogenèse des femelles se déroule selon un mode bien différent, le doublement chromosomique intervenant, au cours de l'interphase préméiotique.

Remarque :

1) On retrouve donc, chez les mâles rares de cette espèce de Phytoptipalpidae à parthénogenèse thélytoque, la structure fondamentalement haploïde et le même type de spermatogenèse améiotique que chez les mâles des Tetranychidae — famille étroitement apparentée à celle des Phytoptipalpidae — témoignant ainsi du caractère dominant de l'arrhénotoquie dans ces groupes d'espèces.

De la même manière, le fait que les mâles ataviques des espèces d'Oribates à parthénogenèse thélytoque présentent le même type de spermatogenèse, chromosomiquement normale, que les mâles des espèces bisexuées constitue un argument supplémentaire pour affirmer que l'arrhénotoquie, si elle existe chez les Oribates comme l'ont suggéré HELLE *et al.* (1984), n'a certainement pas, ainsi que je l'ai déjà indiqué dans un article précédent (TABERLY, 1987a), un caractère de grande généralité au sein de ce groupe.

2) La valeur du nombre haploïde  $n = 9$ , rencontrée aussi bien chez les mâles que chez les femelles de *T. tectorum* et *P. peltifer*, est vraisemblablement très répandue parmi les Oribates.

C'est SOKOLOV (1954) qui rend compte, pour la première fois de l'importance numérique des chromosomes chez les Oribates. Son analyse porte sur 6 espèces. Pour cinq d'entre elles (*Euzetes seminulum* (O. F. Müll.), *Galumna sp.*, *Notaspis punctatus* (Nic.), *Belba verticillipes* (Nic.) et *Hypochthonius rufulus*)<sup>5</sup> les numérations, effectuées uniquement chez les mâles, au niveau des cellules sexuelles, ont abouti à des résultats identiques à savoir :  $2n = 18$  et  $n = 9$ . Pour la sixième espèce, *Nothrus silvestris* Nic., SOKOLOV n'a eu, à sa disposition, que des femelles ; cela n'a rien d'étonnant quand on sait (mais SOKOLOV l'ignorait sans doute) que cette espèce est parthénogénétique<sup>6</sup> ; sur les 30 exemplaires examinés, un seul lui fournit des figures de division : deux métaphases dans chacune desquelles il put compter un nombre total de 36 chromosomes mais SOKOLOV reconnaît qu'il s'agit très vraisemblablement, dans ce cas, de mitoses somatiques s'effectuant dans des cellules probablement tétraploïdes.

Un peu plus tard (TABERLY, 1958) je faisais connaître les nombres chromosomiques chez les mâles de 5 autres espèces dont 3 espèces bisexuées [*Hermannia gibba* (Koch), *Poroliodes farinosus* (Koch), *Xenillus tegeocranus* (Herm)] et 2 espèces parthénogénétiques [*Nothrus palustris* Koch et *Platynothrus peltifer* (Koch)] ; à l'exception d'*Hermannia gibba* chez qui  $n = 8$  je retrouvais, dans les 4 autres espèces, et pour le nombre haploïde, la même valeur,  $n = 9$ , que celle observée par SOKOLOV.

Enfin, tout récemment, HELLE *et al.*, dans leur travail précité, procédant à des écrasements d'œufs chez encore 5 autres espèces, admettent à nouveau le même nombre,  $n = 9$ , chez 3 d'entre elles (*Oppia bayoumi* Shereef, *Oppia sp.*, *Orthogalumna terebrantis* Wallwork) et  $n = 8$  pour *Oppia concolor* Koch et *Humerobates rostralamellatus* Grandjean.

Ce nombre  $n = 9$  est certainement valable pour encore bien d'autres espèces — c'est celui que j'ai également relevé chez *Xenillus clypeator* Rob. — Desv. — attestant de la grande homogénéité que présentent, à ce point de vue, les Oribates.

TRAVAUX CITÉS

- ALBERTI (G.), 1974. — Fortpflanzungsverhalten and Fortpflanzungsorgane der Schnabelmilben (Acarina : Bdellidae, Thrombidiformes). — Z. Morph. Tiere, **78** : 111-157.
- ANDRÉ (M.), 1953. — Observations sur la fécondation chez *Allothrombium fuliginosum* Herm. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2<sup>e</sup> s., **25** (4) : 383-386.
- BÄUMLER (W.), 1970. — Zur Morphologie, Biologie und Ökologie von *Hermannia gibba* (C. L. Koch) (Acarina : Oribatei) unter Berücksichtigung einiger Begleitarten. — Z. angew. Ent., **66** : 257-277.
- CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1969. — Le spermatophore de *Damaeus quadrihastatus*. — Proc. 2nd Intern. Congress Acarology, 1967 : 227-232.
- CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1975. — Notes oribatologiques. — Acarologia, **17** (2) : 320-330.
- CANCELA DA FONSECA (J. P.) et BAHOU (F.), 1971. — Questions de synonymie : les espèces *Damaeus verticillipes* Nicolet, 1855 et *Damaeus quadrihastatus* Märkel et Meyer, 1960 (Acarina, Oribatida). — Acarologia, **12** (3) : 605-611.

5. Je laisse à ces espèces le nom sous lequel elles sont désignées dans l'article de SOKOLOV.

6. J'ai moi-même coupé près de 150 individus de cette espèce sans rencontrer un seul mâle.

- COINEAU (Y.), 1976. — Les pariades sexuelles des Saxidrominae Coineau 1974 (Acariens Prostigmates, Adamystitidae). — *Acarologia*, **18** (2) : 234-240.
- DANIEL (M.), SIXL (W.), SIMONOVA (V.) et WALTINGER (H.), 1979. — Scanning investigations in *Neotrombicula zachvatkini*. — In : Proc. 4th Int. Congr. Acarol., 1974 (E. Piffel, Ed.), Akademiai Kiado, Budapest : 693-697.
- DAVIDS (C.) ET BELIER (R.), 1979. — Spermatophores and sperm transfer in the water mite *Hydrachna conjecta* Koen. Reflections of the descent of water mites from terrestrial forms. — *Acarologia*, **21** (1) : 84-90.
- EHRNSBERGER (R.), 1977. — Fortpflanzungsverhalten der Rhagidiidae (Acarina, Trombidiformes). — *Acarologia*, **19** (1) : 67-73.
- FERNANDEZ (N. A.), 1981. — Contribution à la connaissance de la faune oribatologique d'Argentine. III. Spermatophore d'*Epilohmannia maurii* Fernandez, 1978. — *Acarologia*, **22** (2) : 239-242.
- GRANDJEAN (F.), 1941. — Statistique sexuelle et parthénogenèse chez les Oribates (Acariens). — C.R. Ac. Sc., **212** : 463-467.
- GRANDJEAN (F.), 1956. — Observations sur les *Galumnidae*. 1<sup>re</sup> série. (Acariens, Oribates). — Rev. Franc. Entom., **23** (3) : 137-146.
- GRANDJEAN (F.), 1963. — Les *Autognetidae* (Oribates). Deuxième partie. — *Acarologia*, **5** (4) : 653-689.
- GRIFFITHS (D. A.) et BOCZEK (J.), 1977. — Spermatophores of some acaroid mites (Astigmata : Acarina). — Int. J. Insect Morphol. Embryol., **6** (5-6) : 231-238.
- HAQ (M. A.) et ADOLPH (C.), 1981. — Spermatophore deposition and transfer in *Pelokylla malabarica* (Acari : Oribatei). — *Entomon*, **6** (2) : 135-141.
- HELLE (W.), BOLLAND (H. R.), JEURISSEN (S. H. M.) et SEVENTER (G. A. Van), 1984. — Chromosome data on the Actinedida, Tarsonemida and Oribatida. — In : GRIFFITHS (D. A.) et BOWMAN (C. E.) : *Acarology* **6** 1 : 449-454.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1956. — Existence de spermatophores chez les Symphyles. — C. R. Ac. Sc., **243** : 1164-1166.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1959. — Etude de la ponte chez les Symphyles (Myriapodes) avec mise en évidence d'une fécondation externe des œufs par la femelle. — C. R. Ac. Sc., **249** : 1821-1823.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1963. — Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. — Arch. Zool. exp. gén., **102** (1) : 1-172.
- KIRCHNER (W. P.), 1967. — Spermatophoren bei Halacariden (Acarina). — *Naturwiss.*, **54** (13) : 345-346.
- KOCH (C. L.), 1836-1841. — Deutschlands Crustacean, Myriapoden und Arachniden. Regensburg.
- KÜMMEL (G.), 1982. — Zur Ultrastruktur von Spermatophoren der Hornmilbe *Oppia nitens* (Acari : Sarcoptiformes : Oribatei). — *Entom. Gen.*, **7** (4) : 301-311.
- KÜMMEL (G.) et DOBNER (C.), 1986. — Fine structure of spermatophores of some oribatid mites (Acari, Arachn.). — *J. Morphol.*, U.S.A., **189** (3) : 295-311.
- LIPOVSKY (L. J.), BYERS (G. W.) et KARDOS (E. H.), 1957. — Spermatophores, the mode of insemination of Chiggers (Acarina : Trombiculidae). — *J. Parasit.*, **43** (3) : 256-262.
- LUDWIG (F.), 1909. — Die Wasser-Hornmilbe, *Notaspis lacustris* Mich., ihre amphibische Lebensweise und ihr Verhalten im Zimmer-aquarium. — *Aus der Natur*, **5** : 249-253.
- LUXTON (M.), 1966. — Laboratory studies on the feeding habits of salt-marsh Acarina, with notes on their behaviour. — *Acarologia*, **8** (1) : 163-174.
- NANNELLI (R.), 1975. — Osservazioni sulla biologia di *Oppia concolor* Koch (Acarina, Oribatei, Oppiidae) in condizioni sperimentali di allevamento. — *Redia*, **56** : 111-116.
- NANNELLI (R.), 1979. — Osservazioni sul comportamento la biologia e l'alimentazione di alcune specie di Acari. Oribatei in condizioni sperimentali di allevamento. — *Redia*, **63** : 299-313.
- OLDFIELD (G. N.), HOBZA (R. F.) et WILSON (N. S.), 1970. — Discovery and characterization of spermatophores in the Eriophyoidea (Acari). — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **63** : 520-526.
- PAULY (F.), 1952. — Die « Copula » der Oribatiden (Moosmilben). — *Naturwiss.*, **39** (24) : 572-573.
- PAULY (F.), 1956. — Zur Biologie einiger Belbiden (Oribatei Moosmilben) und zur Funktion ihrer pseudostigmatischen Organe. — *Zool. Jahrb., Abt. Syst. Ökol. geogr. Tiere*, **84** (4-5) : 275-328.
- PIJNACKER (L. P.), FERWADA (M. A.) et HELLE (W.), 1981. — Cytological investigations on the female and male reproductive system of the parthenogenetic privet mite *Brevipalpus obovatus* Donnadieu (Phytotipalpidae, Acari). — *Acarologia*, **22** (2) : 157-163.
- PUTMAN (W. L.), 1966. — Insemination in *Balaustium* sp. (Erythraeidae). — *Acarologia*, **8** (3) : 424-426.
- ROCKETT (C. L.) et WOODRING (J. P.), 1966. — Biological investigations on a new species of *Ceratozetes* and of *Pergalumna* (Acarina : Cryptostigmata). — *Acarologia*, **8** (3) : 511-520.
- SCHUSTER (R.), 1962. — Nachweis eines Paarungszeremoniels bei den Hornmilben (Oribatei, Acari). — *Naturwiss.*, **49** (21) : 502-503.
- SCHUSTER (R.) et SCHUSTER (I. J.), 1966. — Über das Fortpflanzungsverhalten von Anystiden-Männchen (Acari, Thrombidiformes). — *Naturwiss.*, **53** (7) : 162.

- SCHUSTER (R.) et SCHUSTER (I. J.), 1969. — Gestielte Spermatophoren bei Labidostomiden (Acari, Trombidiformes). — *Naturwiss.*, **56** (3) : 145
- SCHUSTER (I. J.) et SCHUSTER (R.), 1970. — Indirekte Spermaübertragung bei Tydeidae (Acari, Trombidiformes). *Naturwiss.*, **57** (3) : 256.
- SENGBUSCH (H. G.), 1958. — Zuchtversuche mit Oribatiden (Acarina). — *Naturwiss.*, **45** (20) : 498-499.
- SHEREEF (G. M.), 1972. — Observations on oribatid mites in laboratory cultures. — *Acarologia*, **14** (2) : 281-291.
- SHEREEF (G. M.), 1976. — Biology of two oribatid species in Giza region. *Acarologia*, **18** (1) : 170-173.
- SHEREEF (M. G.), 1977. — Biological studies and description of developmental stages of *Plakoribates multicuspidus* Popp. and *Xylobates souhnaensis* Abdel-Hamid (Acarina-Oribatei) in Egypt. — *Acarologia*, **18** (4) : 748-754.
- SIXL (W.), 1971. — Fortpflanzungsbeziehungen bei *Arcoschöngastia latyshevi* (Schluger, 1955). — *Trombiculidae*, Acari. — *Rev. Suisse Zool.*, **78** (4) : 815-820.
- SOKOLOV (I. J.), 1954. — En russe (Les complexes chromosomiques des Acariens et leur importance pour la systématique et la phylogénie). — *Trud. Obshch. Estest. Leningrad*, **72** (4) : 124-159.
- TABERLY (G.), 1952. — Sur l'éthologie et le développement postembryonnaire de *Trhypochthonius tectorum* Berlese (Acarien, Oribate). — *Bull. Soc. Zool. France*, **77** (5-6) : 330-341.
- TABERLY (G.), 1957. — Observations sur les spermatophores et leur transfert chez les Oribates (Acariens). — *Bull. Soc. zool. France*, **82** (1) : 139-145.
- TABERLY (G.), 1958. — Les nombres chromosomiques chez quelques espèces d'Oribates (Acariens). — *C.R. Ac. Sc.*, **246** : 3284-3285.
- TABERLY (G.), 1987a. — Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'Acariens Oribates : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynothrus peltifer* (Koch). — *I. Acarologia*, **28** (2) : 187-198.
- TABERLY (G.), 1987b. — Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'Acariens Oribates : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynothrus peltifer* (Koch). — *II. Etude anatomique, histologique et cytologique des femelles parthénogénétiques. Première partie.* — *Acarologia*, **28** (3) : 285-293.
- TABERLY (G.), 1987c. — Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'Acariens Oribates : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynothrus peltifer* (Koch). — *III. Etude anatomique, histologique et cytologique des femelles parthénogénétiques. 2<sup>e</sup> partie.* — *Acarologia*, **28** (4) : 389-403.
- THEIS (G.) et SCHUSTER (R.), 1974. — Gestielte Tröpfchenspermatophoren bei Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes). — *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark*, **104** : 183-185.
- TRAVNICEK (M.), 1979. — Spermatophores of some Oribatids of the family Liacaridae (Acarina : Oribatei). — *Vestn. Cesk. Spol. Zool.*, **43** (3) : 223-239.
- VITZTHUM (H. G.), 1940-1943. — Acarina. — *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, **5** (IV-5).
- WAITZBAUER (J.), 1983. — Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Spermiogenese und Spermatophore von *Hermannia gibba* (Oribatidae, Acari). — *Acarologia*, **24** (1) : 95-107.
- WEN TIN-WHAN, 1958. — En chinois (Etudes sur le Tsutsugamushi. — XV. Observations sur le processus d'accouplement chez *Acomatacarus yosanoi* Fukusumi et Obata, 1953 ; mise en évidence de ses spermatophores). *Acta zool. sinica*, **10** (2) : 213-224.
- WEN TIN-WHAN, 1959. — En chinois (Etudes sur le Tsutsugamushi. — XVI. Observations sur le processus de transfert du spermatophore d'*Acomatacarus yosanoi* Fukusumi et Obata, 1953 (Acariformes : Trombiculidae) et description des organes génitaux mâles et femelles. I. Le processus de transfert du spermatophore). — *Acta zool. sinica*, **11** (3) : 409-421.
- WEN TIN-WHAN, 1960. — En chinois (Etudes sur le Tsutsugamushi. — XIX. Etude comparative sur les spermatophores de 5 espèces d'Acariens Trombiculides (Acariformes : Trombiculidae). — *Acta zool. sinica*, **12** (1) : 45-62.
- WITALINSKI (W.), 1985. — Structure of the spermatophore in the mite, *Trombidium holosericeum* (Acari, Trombidiformes). — *Acarologia*, **26** (3) : 289-294.
- WITTE (H.), 1975. — Funktionsanatomie der Genitalorgan und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes). — *Z. Morph. Tiere*, **80** : 137-180.
- WITTE (H.), 1977. — Bau der Spermatophore und funktionelle Morphologie der männlichen Genitalorgan von *Sphaerolophus cardinalis* (C. L. Koch) (Acarina, Prostigmata). — *Acarologia*, **19** (1) : 75-81.
- WOODRING (J. P.), 1965. — The biology of five new species of Oribatids from Louisiana. — *Acarologia*, **7** (3) : 564-576.
- WOODRING (J. P.), 1970. — Comparative morphology, homologies and functions of the male system in oribatid mites. — *Journ. Morph.*, **132** (4) : 425-452.
- WOODRING (J. P.) et COOK (E. D.), 1962. — The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Scheloribates laevigatus* Koch and *Oppia neerlandica* Oudemans (Oribatei), with a description of all stages. — *Acarologia*, **4** (1) : 101-137.