

RÉFLEXIONS SUR LA VALEUR DES DONNÉES EMBRYOLOGIQUES  
POUR LA MORPHOLOGIE <sup>1</sup>

PAR

L. VAN DER HAMMEN

*Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Pays Bas*

En acarologie les données embryologiques ne sont pas nombreuses. On n'a étudié que le développement embryonnaire d'un petit nombre d'espèces appartenant à quelques ordres, le développement embryonnaire chez plusieurs autres ordres restant encore inconnu. La bibliographie relative à l'embryologie des Acariens, comprend une quarantaine de titres (VAN BENEDEN, 1848 ; BOURGUIGNON, 1852 ; NICOLET, 1855 ; FÜRSTENBERG, 1861 ; CLAPARÈDE, 1868 ; SALENSKY, 1869 ; ROBIN & MÉGNIN, 1877 ; KRAMER, 1881 ; HENKING, 1882 ; WINKLER, 1888 ; SICHER, 1890, 1891 ; VAGNER, 1892, 1893, 1894 ; SUPINO, 1894 ; BRUCKER, 1900 ; BONNET, 1907 ; REUTER, 1907, 1909 ; FALKE, 1931 ; VITZTHUM, 1931-1941, 1940-1943 ; HAFIZ, 1935 ; PIEKARSKY, 1935 ; WARREN, 1941 ; HUGHES, 1950, 1959 ; GASSER, 1951 ; KLUMPP, 1954 ; PERRON, 1954 ; LANGE-SCHIEDT, 1958 ; AESCHLIMANN, 1958, 1961 ; ZUKOWSKY, 1964, 1966 ; LEGENDRE, 1967 ; DITTRICH, 1968, 1969 ; CASSAGNE-MÉJEAN, 1969 ; COINEAU, 1971) ; quelques-unes seulement de ces publications, contiennent des données détaillées et assez complètes.

Les quelques données ont, tout de même, laissé une forte empreinte sur les interprétations morphologiques, et c'était la loi biogénétique de Haeckel (selon laquelle l'ontogenèse serait une récapitulation de la phylogenèse) qui a influencé, plus ou moins consciemment, les conclusions des chercheurs.

Par conséquent, le morphologiste est obligé de se rendre compte de la valeur morphologique de ces données embryologiques, et de prendre position dans des questions controversables.

Il va de soi qu'il faut commencer par l'étude générale du problème. Nous choisirons, comme point de départ, un exemple de l'acarologie.

Un cas bien connu, où l'interprétation des données embryologiques a joué un rôle important, est celui de l'infra-capitulum des Acariens et son origine supposée coxale. Il s'agit d'une opinion répandue, qu'on trouve déjà au commencement de ce siècle (BÖRNER, 1902 ; REUTER, 1909), et qui a été combattue, d'abord par GRANDJEAN (1936 : 418 ; 1957 : 235), et après cela par moi-même (VAN DER HAMMEN, 1961 : 176 ; 1964 : 43 ; 1968 : 31 ; 1970 : 16).

Les détails de notre exemple sont les suivants. Chez les Gamasida (cf. VAN DER HAMMEN, 1964) et, apparemment encore plus développé, chez les Holothyrida (cf. VAN DER HAMMEN,

1. Texte d'une communication lue le 4 avril 1972 à Dijon, à l'occasion d'une réunion de la Société des Acarologues de Langue Française.

1961, 1965), on trouve à l'intérieur de l'infracapitulum, à la base des palpes, des deux côtés, une structure de forme cylindrique. Il s'agit d'une paire de tubes qui enferment ce que j'appelle les cavités coxales. Leur présence a amené les chercheurs à l'opinion qu'il s'agissait de restes de coxae libres qui, au cours de l'évolution avaient été l'origine de l'infracapitulum. On a supposé que des excroissances ou des endites, dorsalement ainsi que ventralement, se sont soudées, de cette manière formant l'infracapitulum en conservant les coxae originales. Cette interprétation paraît être soutenue par des observations sur le développement embryonnaire, puisque des ramifications coxales des palpes embryonnaires construisent les parois de l'infracapitulum (cf. REUTER, 1909 : 45 ; AESCHLIMANN, 1958 : 40).

A première vue la conclusion sur l'origine coxale de l'infracapitulum des Acariens paraît donc assez logique et bien fondée. On peut la reconsidérer de façons différentes. Nous examinons notre exemple de près, d'abord sous sa face morphologique et évolutionniste.

Si l'évolution s'est passée comme on a supposé, les coxae doivent d'abord avoir été externes. Leurs excroissances, par conséquent, et même après leur soudure, doivent avoir été également externes. Le résultat de l'évolution hypothétique aurait été une sorte de boîte externe, ouverte en avant, dont l'intérieur était en communication libre avec l'extérieur, car la bouche se trouvait, au commencement de l'évolution hypothétique, entre les bases des coxae.

Il est évident qu'un des caractères le plus essentiel de l'évolution du gnathosoma c'est-à-dire l'avancement de la bouche, a été oublié par ceux qui ont admis l'hypothèse, car il paraît difficile à comprendre qu'après la constitution de cette boîte préorale, la bouche, avec la paroi du corps entre et autour des bases des coxae, se soit avancée, en laissant ces coxae inaltérés. L'hypothèse de l'origine coxale de l'infracapitulum a donc perdu une partie de sa probabilité.

Nous pourrions maintenant continuer notre examen avec une étude comparée de l'infracapitulum. Le gnathosoma des Gamasida est assez spécialisé, et la comparaison avec une forme qui a conservé des caractères plus ancestraux, paraît évidente. Le seul gnathosoma anactino-triche riche en caractères ancestraux est celui des Opilioacarida. L'infracapitulum, et notamment la chambre infracapitulaire, y est assez court, et des tubes coxaux, comparables à ceux des Gamasida et des Holothyrida, ne sont pas présents. Apparemment, la morphologie comparée nous suggère que ces tubes coxaux ne sont pas des structures ancestrales.

Mais, s'ils ne représentent pas des restes de coxae libres, de quoi pourrait-il s'agir ?

Apparemment il faut chercher des structures analogues, c'est-à-dire des structures internes en forme de tube, à la base des extrémités, chez d'autres Acariens, afin d'arriver à une hypothèse nouvelle de leur fonction.

En effet on trouve des structures comparables à la base des pattes des Oribates supérieurs, où elles sont en rapport avec le déplacement, au cours de l'évolution, de l'ouverture de l'acétabulum (elles manquent chez les Oribates primitifs) ; chez les Oribates supérieurs ces structures sont liées aux apodèmes.

Appliqué au cas de l'infracapitulum des Gamasida, cela pourrait dire que la formation des tubes coxaux était en rapport avec la longueur croissante de l'infracapitulum ; dans ce cas ces tubes pourraient avoir une fonction de renforcement, de squelette interne.

Ayant remplacé l'ancienne hypothèse par une autre, il faut se demander ce qu'il faut penser des données embryologiques. Apparemment le développement embryonnaire a trompé beaucoup de chercheurs ; ou, pour mieux dire, on a interprété les données d'une manière fautive. Dans ce dernier cas il faudrait se demander quelle aurait été l'interprétation correcte.

Afin de trouver une réponse à cette question, il sera nécessaire, en premier lieu, de chercher ce qu'on a trouvé chez d'autres groupes d'animaux. Il s'agit dans cette recherche d'une comparaison des ontogénèses de certains organes chez des espèces et des groupes différents. Nous pou-

vons, dans ce cas, observer l'origine embryonnaire du matériel des organes, ainsi que le développement subséquent, notamment la différenciation et la transformation (cf. REMANE, 1956).

En ce qui concerne l'origine du matériel, il s'agit (*a*) de cellules de l'embryon ; (*b*) de feuilletts germinatifs et de tissus ; et (*c*) d'organes métamères.

*a*) On sait que la division des cellules de plusieurs groupes se manifeste d'une manière stricte, de sorte qu'on peut étudier la généalogie des cellules ; c'est le cas de la segmentation spirale des Annélides, où la cellule portant la notation 4d, par exemple, est le fournisseur du mésoderme. Mais chez les Insectes, le mésoderme n'est plus à réduire à la même cellule primordiale. Et déjà dans le domaine de la segmentation strictement déterminative, des organes homologues ne paraissent pas toujours se former de cellules ayant la même généalogie.

C'est encore moins le cas quand le rythme strict de la segmentation des cellules a été abandonné.

Beaucoup de cellules ont une multitude de possibilités de développement potentielles, de sorte que leur développement dépend des stimulus formateurs. Par un déplacement des stimulus inducteurs, d'autres groupes de cellules peuvent former le même organe homologue.

Le cristallin de l'œil des Vertébrés, par exemple, peut être construit à partir de cellules différentes au point de vue généalogique ; beaucoup de cellules épidermiques du corps ont la possibilité de former un cristallin ; ce sont les stimulus inducteurs, c'est-à-dire la situation de la vésicule rétinienne, qui décident du choix des cellules qui construiront le cristallin.

*b*) Bien que des organes homologues soient en général originaires du même feuillet germinatif, des exceptions paraissent aussi exister ici.

Je cite, comme exemple, les régions antérieures du chondrocrâne des Amphibiens (sauf quand elles sont formées par des trabécules) ; chez les Amphibiens ces régions ne sont pas d'origine mésodermique (comme c'est la règle), mais ectodermique.

*c*) Les différences entre les origines du matériel chez des organes homologues, sont encore plus distinctes chez des organes métamères. Je cite, comme exemple, le sacrum des Vertébrés tétrapodes, qui peut être construit par des vertèbres différentes, et qui peut être sujet de déplacements considérables le long de la colonne vertébrale.

Évidemment le matériel d'organes homologues peut être d'origine assez différente.

Le cours du développement embryonnaire nous montre des phénomènes analogues. La différenciation d'organes homologues peut avoir lieu de manières fortement différentes. C'est déjà le cas chez la formation de l'endoderme et du mésoderme. La séparation de l'endoderme du blastoderme, par exemple, peut montrer de grandes différences dans un groupe naturel ; dans le groupe des Coelentérés, par exemple, l'endoderme se forme chez les Actinies par invagination, chez les Hydroides par une immigration de cellules, et chez les Trachylines par délamination.

Un autre aspect du cours du développement est offert par la transformation. Ce qui nous intéresse le plus, pendant notre étude de la relation entre l'ontogenèse et la phylogenèse, c'est la divergence pendant les stades jeunes du développement. Je cite, comme exemple, le développement des côtes des Vertébrés, tantôt se développant d'une seule ébauche, tantôt de plusieurs, tantôt d'aucune, de sorte qu'il paraît impossible d'en tirer des conclusions.

Après être arrivé à cette désorientation complète en ce qui concerne l'interprétation de données embryologiques, nous pouvons nous demander ce que le développement embryonnaire nous apprend vraiment sur la phylogenèse.

Il faut réaliser que la phylogenèse se rapporte au chemin parcouru par l'évolution et qu'on n'applique une étude phylogénétique pas seulement aux espèces et aux groupes, mais aussi aux stases et caractères.

Il faut réaliser, en outre, que ce n'est pas seulement l'adulte qui évolue ; c'est l'animal avec son développement (embryonnaire ainsi que postembryonnaire), et même avec l'œuf dont il sort. Une évolution d'un caractère peut commencer à chaque niveau du développement ; et il y a des évolutions pour chaque caractère, des évolutions qui peuvent être très différentes entre elles. L'évolution de la période embryonnaire est certainement un réseau compliqué d'évolutions ascendante, descendante et verticale, chacune limitée par les niveaux supérieur et inférieur qui lui sont propres. Ce réseau sera très difficile à débrouiller, encore plus difficile que chez un développement postembryonnaire à stases, où les discontinuités facilitent une analyse.

En outre, le développement embryonnaire des Acariens a sans doute été influencé par la réduction de la taille et par la réduction du volume cellulaire ; il me paraît que la réduction du nombre de segments y est étroitement liée.

En rapport avec cela, il serait intéressant d'étudier le développement embryonnaire des plus grands Acariens libres, c'est-à-dire des espèces du genre *Holothyrys*.

En tout cas, notre conclusion sera qu'il faut être assez prudent avec des jugements phylogénétiques du développement embryonnaire d'un Acarien. Un seul développement ne nous dit rien sur l'évolution.

C'est seulement par une comparaison d'un grand nombre de développements embryonnaires de plusieurs espèces, genres, familles, ordres, surtout d'Acariens libres, que nous découvrirons peu à peu les évolutions de caractères particuliers.

On ne peut pas prédire si cette étude parviendra à une synthèse de l'évolution.

#### SUMMARY.

The present paper contains some notes on the morphological value of embryological data. As an example, a critical discussion is given of the influence of embryological data on the interpretation of the gnathosoma. At the hand of a series of examples from other groups of animals, the inadequacy is demonstrated of embryological data as an only base for conclusions in the field of morphology, especially on homology. The embryonic development is characterized as a complicated network of ascendant, descendant and vertical evolutions. It is pointed out that this network can only be analysed by comparison of numerous cases from different groups (an analysis of which it is still unknown whether it will arrive at a synthesis of evolution).

#### RÉFÉRENCES

- AESCHLIMANN (A.), 1958. — Développement embryonnaire d'*Ornithodoros moubata* (Murray) et transmission transovarienne de *Borrelia duttoni*. — Act. Trop., **15** : 16-63, figs. 1-24, tab. 1-6.
- AESCHLIMANN (A.), 1961. — Complément à l'étude de l'embryologie d'*Ornithodoros moubata* (Murray). — Act. Trop., **18** : 58-60.
- BENEDEN (P. J. van), 1848. — Recherches sur l'histoire naturelle et le développement de l'*Atax ypsilophora* (*Hydrachna concharum*), Acaride vivant en parasite sur les Anodontes. — Mém. Acad. Roy. Belg., **24** : 1-24, 1 pl.
- BÖRNER (C.), 1902. — Arachnologische Studien V. Die Mundbildung bei den Milben. — Zool. Anz., **26** : 99-109, figs. 1-6.
- BONNET (A.), 1907. — Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés. — Ann. Univ. Lyon (n. s.), **1** (Sci. Méd.) : 1-180, figs. 1-104, pls. 1-6.
- BOURGUIGNON (H.), 1852. — Traité entomologique et pathologique de la gale de l'homme. — Mém. Sci. Fr., Sci. Math. Phys., **12** (Mém. Sav. Étrang.) : 1-168, pls. 1-10.

- BRUCKER (E. A.), 1900. — Monographie de *Pediculoides ventricosus* Newport et théorie des pièces buccales des Acariens. — Bull. Sci. France Belg., **35** : 355-442, pls. 18-21.
- CASSAGNE-MÉJEAN, (F.), 1969. — Sur les calyptostases des Hydrachnelles. — Proc. 2nd Int. Congr. Acar. : 93-97.
- CLAPARÈDE (E.), 1868. — Studien an Acariden. — Zeitschr. Wiss. Zool., **18** : 445-546, pls. 30-40.
- COINEAU (Y.), 1971. — Éléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des Caeculidae (Acariens), 1, 2. — Thèse, Paris : 519 pp, 138 figs.
- DITTRICH (V.), 1968. — Die Embryonalentwicklung von *Tetranychus urticae* Koch in der Auflichtmikroskopie. — Zeitschr. Angew. Ent., **61** : 142-153, figs 1-20.
- DITTRICH (V.), 1969. — Recent investigations in the embryonic development of *Tetranychus urticae* Koch. — Proc. 2nd Int. Congr. Acar. : 477-478.
- FALKE (H.), 1931. — Beiträge zur Lebensgeschichte und zur post-embryonalen Entwicklung von *Ixodes ricinus* L. — Zeitschr. Morph. Okol. Tiere, **21** : 567-607.
- FÜRSTENBERG (M. H. F.), 1861. — Die Krätzmilben der Menschen und Thiere. — Leipzig : vi + 1-240, 15 pls, 3 texfigs.
- GASSER (R.), 1951. — Zur Kenntnis der gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus urticae* Koch. 1. Mitteilung : Morphologie, Anatomie, Biologie und Ökologie. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges., **34** : 217-262, figs. 1-19.
- GRANDJEAN (F.), 1936. — Un acarien synthétique : *Opilioacarus segmentatus* With. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, **27** : 413-444, figs 1-5.
- GRANDJEAN (F.), 1957. — L' infracapitulum et la manducation chez les Oribates et d'autres Acariens — Ann. Sci. Nat., Zool. (11), **19** : 233-281, figs. 1-7.
- HAFIZ (H. A.), 1935. — The embryological development of *Cheyletus eruditus* (a mite). — Proc. Roy. Soc. London (B), **117** : 174-201, figs. 1-22.
- HAMMEN (L. van der), 1961. — Description of *Holothyryus grandjeani* nov. spec., and notes on the classification of the mites. — Nova Guinea, Zool., **9** : 173-194, figs. 1-9, pl. 6.
- HAMMEN (L. van der), 1964. — The morphology of *Glyptholaspis confusa* (Foà, 1900) (Acarida, Gamasina). — Zool. Verh., **71** : 1-56, figs. 1-21.
- HAMMEN (L. van der), 1965. — Further notes on the Holothyrina (Acarida) I. Supplementary description of *Holothyryus coccinella* Gervais. — Zool. Meded., **40** : 253-276, figs. 1-9.
- HAMMEN (L. van der), 1968. — The gnathosoma of *Hermannia convexa* (C. L. Koch) (Acarida : Oribatina) and comparative remarks on its morphology in other mites. — Zool. Verh., **93** : 1-45, figs. 1-12.
- HAMMEN (L. van der), 1970. — Remarques générales sur la structure fondamentale du gnathosoma. — Acarologia, **12** (1) : 16-22, fig. 1.
- HENKING (H.), 1882. — Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. — Zeitschr. Wiss. Zool., **37** : 553-663, pls. 34-36.
- HUGHES (T. E.), 1950. — The embryonic development of the mite *Tyroglyphus farinae* Linnaeus 1758. — Proc. Zool. Soc. London, **119** : 873-886, figs. 1-14.
- HUGHES (T. E.), 1959. — Mites, or the Acari. — London : i-viii : 1-225, pls. 1-52.
- KLUMPP (W.), 1954. — Embryologie und Histologie der Bienenmilbe *Acarapis woodi* Rennie 1921. — Zeitschr. Parasitenk., **16** : 407-442, figs. 1-19.
- KRAMER (P.), 1881. — Ueber Milben. — Zeitschr. Ges. Naturwiss., **54** : 417-452, pls. 3-4.
- LANGENSCHIEDT (M.), 1958. — Embryologische, morphologische und histologische Untersuchungen an *Knemidocoptes mutans* (Robin et Lanquetin). — Zeitschr. Parasitenk., **18** : 349-385, figs. 1-24.
- LEGENDRE (R.), 1967. — Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cheliceraten. Entwicklung, Anatomie und Histologie der Milben (Acari). — Fortschr. Zool., **18** : 207-222, figs. 1-9.
- NICOLET (H.), 1855. — Histoire naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris. — Arch. Mus. Hist. Nat., **7** : 381-482, pls. 24-32.
- PERRON (R.), 1954. — Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Physiologie der Milbe *Histioglyphus laboratorum* Hughes. — Act. Zool. Stockh., **35** : 71-176, figs. 1-56.

- PIEKARSKY (G.), 1935. — Beiträge zur intracellulären Symbiose, Entwicklungsgeschichte und Anatomie blutsaugender Gamasiden. — Zeitschr. Parasitenk., **7** : 615-634, figs. 1-16.
- REMANE (A.), 1956. — Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. — Leipzig (zweite Auflage) : vi + 1-364, figs. 1-82.
- REUTER (E.), 1907. — Über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (E. Reut.). Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. — Festschr. Palmen, **7** : 3-39, 1 fig.
- REUTER (E.), 1909. — Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (E. Reut.). — Act. Soc. Sci. Fenn., **36** (4) : 1-288, pls. 1-6.
- ROBIN (Ch. & MÈGNIN (P.), 1877. — -Mémoire sur les Sarcoptides plumicoles. — Journ. Anat. Phys., **13** : 209-248, pls. 12-13.
- SALENSKY (W.), 1869. — [Die Geschichte der Embryonalentwicklung der Milben]. — Petersburg : iv + 1-84, 1 pl. (en russe).
- SICHER (E.), 1890. — Contribuzione alla embriologia degli Acari. — Att. Soc. Veneto-Trent. Sci. Natur., **12** : 3-22, pls. 1-3.
- SICHER (E.), 1891. — Embryology of mites (abstract). — Journ. R. Microsc. Soc. London, **5** : 466.
- SUPINO (F.), 1894. — Embriologica degli Acari. — Att. Soc. Veneto-Trent. Sci. Natur., (2), **2** : 242-261, pls. 14-16.
- VITZTHUM (H. Graf), 1931-1941. — 9. Ordnung der Arachniden : Acari = Milben. — In : W. Kükenthal & Th. Krumbach, Handbuch der Zoologie, **3** (2), 1<sup>re</sup> partie : (3) 1-160, figs. 1-161, (3) 215-220, fig. 102.
- VITZTHUM (H. Graf), 1940-1943. — Acarina. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5. Band, IV. Abteilung, **5**. Buch, 1-7 Lief. : 1-1011, figs. 1-552.
- WAGNER (J.), 1892. — Zur Entwicklungsgeschichte der Milben. (Vorläufige Mittheilung). Furchung des Eies, Entstehung der Keimblätter und Entwicklung der Extremitäten bei *Ixodes*. — Zool. Anz., **15** : 316-320.
- WAGNER (J.), 1893. — On the embryology of the mites : segmentation of ovum, origin of germinal layers, and development of the appendages in *Ixodes*. — Ann. Mag. Nat., (6), **11** : 220-224, (traduction anglaise de l'article précédent).
- WAGNER (J.), 1894. — [Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* Bir.]. — Arb. Zootom. Lab. Univ. Petersburg, **24** : 1-248, pls. 1-4, (en russe, avec résumé en allemand).
- WARREN (E.), 1941. — On the genital system and the modes of reproduction and dispersal in certain Gamasid mites. — Ann. Natal Mus., **10** : 95-126, figs. 1-4, pl. 4.
- WINKLER (W.), 1888. — Anatomie der Gamasiden. — Arb. Zool. Inst. Wien, **7** : 317-354, pls. 1-5.
- ZUKOWSKY (K.), 1964. — Przyczynek do poznania rozwoju embrionalnego *Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913). [A contribution to the embryologic development of *Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913). — Wiad. Parazyt., **10** : 592-593 (en polonais, avec résumé anglais).
- ZUKOWSKY (K.), 1966. — The development of the fourth pair of walking limbs during the ontogenesis of some Gamasides (Parasitiformes, Mesostigmata). — Zool. Polon., **16** : 31-46, figs. 1-15.
-