

ÉTUDE DES LARVES DE *THROMBIDIIDAE*.
II. — LA LARVE DE *PARATHROMBIUM MEGALOCHIRUM*
(BERLESE) 1910.

PAR

Pierre ROBAUX

En 1952, Feider après avoir réalisé des élevages a conclu que le genre *Dinothrombium* Oudemans 1910, connu uniquement par des adultes, est synonyme du genre *Parathrombium* Bruyant 1910, ce dernier connu uniquement par des larves.

En 1958 Newell a précisé les diagnoses des stases larvaires et adultes du genre *Parathrombium* à partir de deux espèces nouvelles : *P. bidactylus* et *P. quadriseta*.

Récemment, tout en rattachant le genre *Podothrombium* Berlese 1910 aux *Thrombidiinae*, nous avons divisé cette sous-famille en 5 tribus (ROBAUX 1968) : *Podothrombiini*, *Thrombidiini*, *Caenothrombiini*, *Dolichothrombiini*, et *Parathrombiini*. Cette dernière tribu se différencie des autres, soit par l'absence de barbules sur les poils bothridiques, soit par l'absence d'incision postérieure. Or, l'espèce *quadriseta* Newell 1958, placée par son créateur parmi les *Parathrombium*, possède à la stase adulte des barbules sur les sensilles ; il convient alors, si le caractère est confirmé, de placer *quadriseta* parmi les *Caenothrombium* Oudemans 1927 d'autant plus que la chaetotaxie du scutum postérieur de la larve (supposée) de cette espèce diffère sensiblement de celle observée sur 2 autres larves, obtenues par élevage, appartenant au genre *Parathrombium* (4 poils au lieu de 2). En effet il est possible que la larve décrite par NEWELL sous le nom de *quadriseta*, ne soit pas la larve de l'adulte décrit dans le même travail, NEWELL ayant récolté pourtant dans le même biotope, le même jour et côte à côte larves et adultes. D'ailleurs, après avoir mis au point les relations entre les adultes et les larves de Thrombidions d'Europe appartenant sûrement au genre *Parathrombium*, puis après avoir comparé nos résultats avec ceux de NEWELL, il nous est apparu un certain nombre de contradictions entre nos données et celles de cet auteur, contradictions qu'il est impos-

sible de résoudre actuellement puisque l'on ne peut pas conclure à l'identité spécifique de la larve et de l'adulte de *quadriseta*¹.

Aussi, et nous ne saurions trop insister sur cette exigence, il faut impérativement pour conclure à l'identité d'espèce entre larve et adulte que le cycle de l'Acarien soit réalisé expérimentalement en laboratoire : le fait de trouver des larves en compagnie d'adultes ne permet en aucun cas d'assimiler les unes aux autres, tout au plus est-ce une présomption favorable. Il est en fait préférable d'ajouter à la classification deux espèces plutôt que d'embrouiller celle-ci avec un seul nom qui risque de recouvrir deux espèces différentes. Il est évident que cette exigence s'applique tout d'abord aux *Thrombidiidae* et aux groupes voisins, tels que *Erythraeidae*, *Thrombiculides*, etc... En effet, dans ces groupes la disparité de forme, qui existe entre larves et adultes (ou nymphes), ne permet pas, dans l'état actuel des connaissances, malgré une étude approfondie de la chaetotaxie, d'assimiler, sur une simple récolte, larves et adultes pris dans un même biotope.

Dans le présent travail nous étudions la larve de *Parathrombium megalochirum* (Berlese) 1910 obtenue par élevage au Laboratoire à partir de deux femelles capturées l'une dans le parc du Laboratoire, l'autre dans un jardin privé de Nancy. Toutes les larves étudiées ici ont été prélevées quelques heures ou quelques instants même après leur éclosion : aucune n'a parasité un hôte quelconque.

Dans un prochain travail d'ensemble nous comparerons entre elles les larves de plusieurs espèces, genres et sous-familles, ainsi que leur mode de vie.

A) *Le scutum sensilligère* (fig. 1).

Il recouvre la moitié de la face dorsale. Il a une forme rectangulaire ou légèrement trapézoïdale, le bord antérieur étant toutefois plus arrondi que le bord postérieur. Dans le premier tiers antérieur semble se détacher de nombreux filaments qui forment une sorte de couronne continue : il s'agit en réalité de nombreux replis et épaissements cuticulaires. Tandis que la partie antérieure est pratiquement lisse, la partie postérieure est ponctuée de très nombreux pores cuticulaires. En avant de la couronne se détache deux poils lisses, fortement enflés à la base : ces poils se prolongent à l'intérieur par une sorte de canal clos en forme de doigt de gant. Dans le tiers postérieur de ce scutum on observe trois autres paires de poils.

- Les poils médians, barbulés, très près des bords latéraux.
- Les poils postérieurs, barbulés, dans les angles du scutum formés par les bords latéraux et le bord postérieur.
- Les poils bothridiques : ceux-ci s'insèrent entre les poils médians et les poils postérieurs. Ils sont finement barbulés sur les trois quarts de leur longueur, le dernier quart étant lisse.

1. Le même problème se pose également pour *P. bidactylus* décrit dans le même travail, l'auteur ayant regroupé sous le même nom adultes et larves du seul fait qu'ils ont été trouvés au même endroit, le même jour. Toutefois NEWELL précise qu'à cet endroit il a découvert des œufs, mais il ne dit pas s'il a obtenu des larves par élevage. Nous garderons toutefois comme valable cette espèce, car la chaetotaxie est celle qui se rapproche le plus de notre espèce.

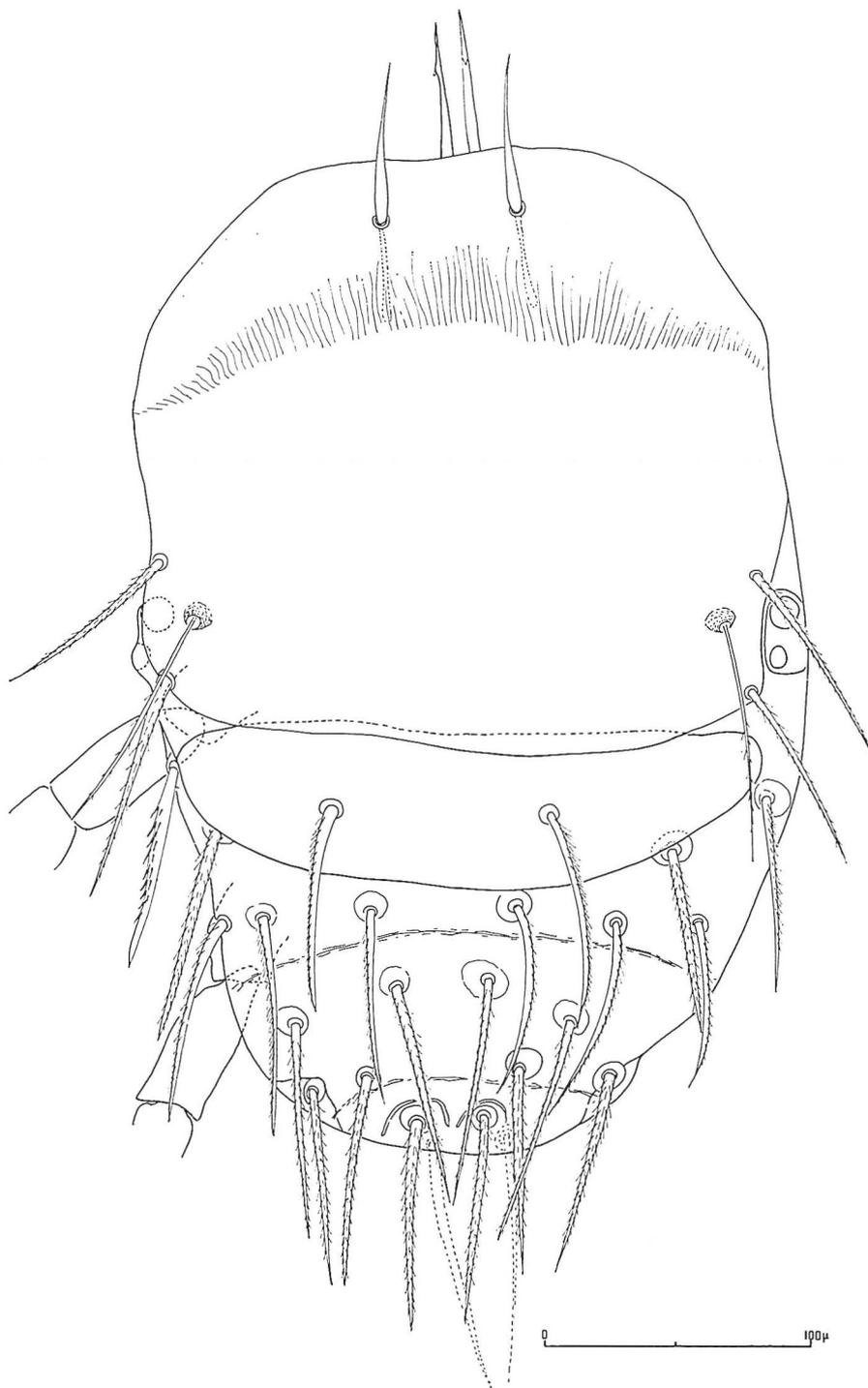


FIG. 1 : *Parathrombium megalochirum* Berlese, 1910. Face dorsale.

Le scutum postérieur prolonge le scutum antérieur, son bord postérieur est légèrement convexe tandis que le bord antérieur est presque rectiligne, celui-ci s'insère quelque peu sous le scutum antérieur, du moins chez l'animal à jeun.

Nous donnons ci-dessous les principales mensurations de ce scutum¹. Pour l'explication des différents sigles nous invitons le lecteur à se reporter à notre premier travail sur les larves de *Thrombidiidae* (ROBAUX (1967)).

	AA	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	AP	AM	AL	PL	S	SS	SL	MA
>	50	176	177	150	146	43	183	39	51	65	68	77	70	78	129
<	41	162	158	138	137	37	180	32	46	56	65	71	66	71	116
M	44	170	167	145	143	39	182	35	48	59	66	73	68	75	123

Les yeux, 1 paire de chaque côté, sont latéraux, sessiles mais saillants à la surface. Ils sont situés entre les poils médians et postérieurs du scutum antérieur, mais à l'extérieur de celui-ci. La cornée antérieure est d'un diamètre nettement supérieur à celui de la cornée postérieure.

B) *L'hysterosoma*.

1° — *Face dorsale* (fig. 1). Elle est caractérisée, comme chez tous les *Thrombidiidae*, par des poils disposés en rangées transversales : les 20 poils distribués en 6 rangées se répartissent ainsi :

$$\begin{aligned} f D &= 2 - 2 - 6 - 4 - 4 - 2 \\ f D &= 20 \end{aligned}$$

2° — *Face ventrale* (fig. 2 B). Derrière les coxae III se répartissent 8 poils en 4 rangées : $f V = 2 - 2 - 2 - 2 = 8$

Tous les poils sont dirigés vers l'arrière. A l'exception des 4 poils pygidiaux, ils s'insèrent tous sur de petits sclérites, plus apparents d'ailleurs face dorsale que face ventrale. Les poils pygidiaux s'insèrent sur des petits mamelons faisant saillie à la surface du corps ; l'extrémité de ces petits mamelons est d'ailleurs fortement chitinisée. En vue latérale, à l'exception des poils pygidiaux qui sont barbulés, tous les poils sont pectinés. Les poils dorsaux ont sensiblement la même longueur que les poils ventraux.

$$D = V = 67 \mu$$

Les poils pygidiaux ventraux par contre sont plus grands, ils peuvent atteindre :

$$P = 86 \mu$$

L'ébauche de l'uropore se situe entre les rangées 2 et 3 des poils ventraux.

Figure 2 A, outre l'uropore, nous avons représenté les très nombreux plis que forment la peau sur un animal à jeun. Sur un animal gorgé, la peau se distend et les plis sont très espacés.

Face dorsale (fig. 1) entre les rangées 3 et 4 et les rangées 5 et 6, on aperçoit

1. Les longueurs, exprimées en μ , sont prises sur 20 exemplaires pris au hasard dans chacune des deux pontes.

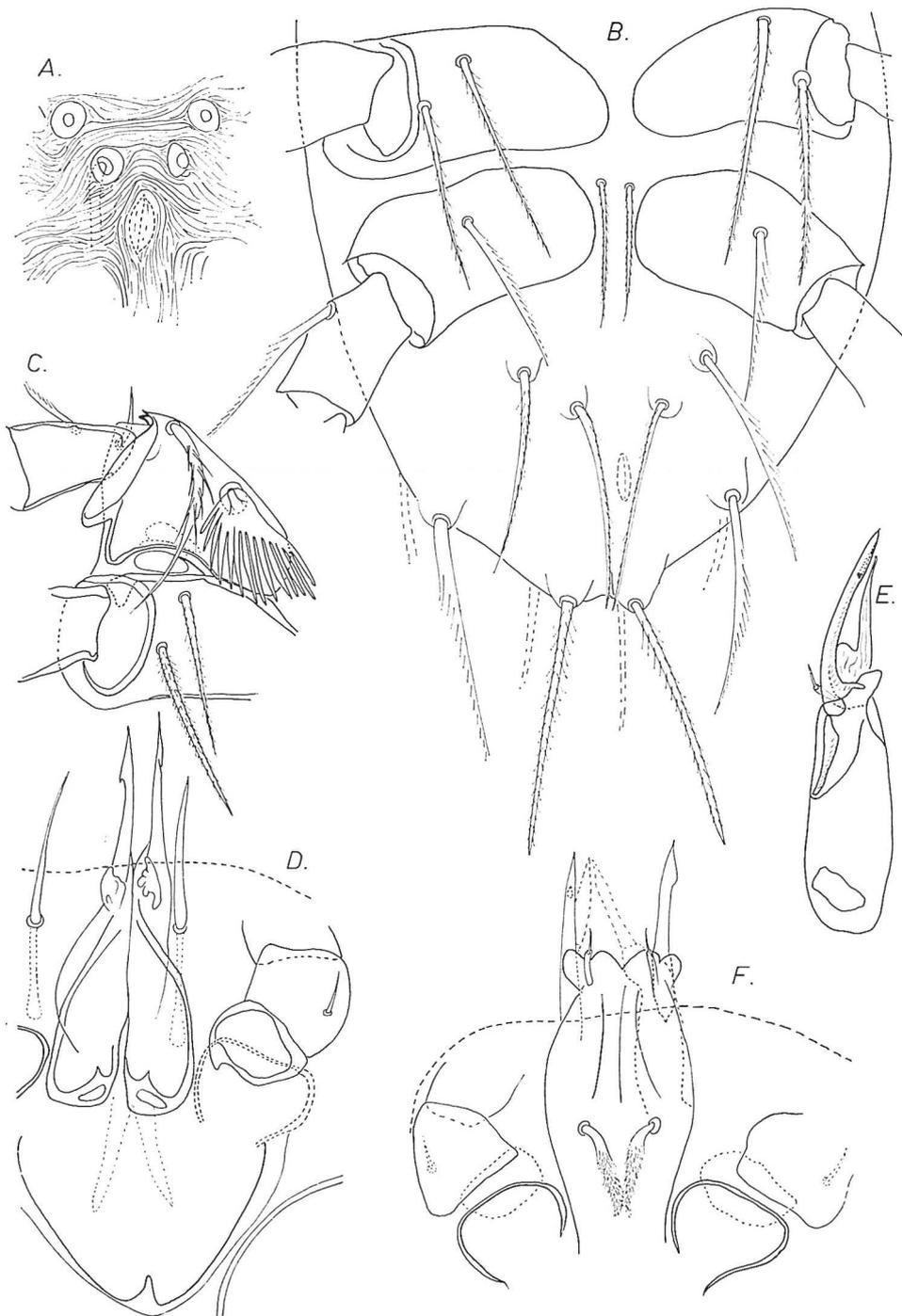


FIG. 2 : *Parathrombium megalochirum* Berlese, 1910.

A. — Aspect du tégument. B. — Zone sternale et pygidiale en vue ventrale. C. — Détail de la chaetotaxie des coxae I et II. D. — Gnathosoma, vue dorsale. E. — Chélicère. F. — Gnathosoma en vue ventrale. (Même échelle que la fig. 1).

deux zones fortement plissées qui correspondent à des replis cutanés. Ces replis, très serrés, permettront à l'animal de s'allonger progressivement lorsqu'il se gorgera de liquide nutritionnel pendant sa période de parasitage.

C) *Le gnathosoma.*

Il est entièrement recouvert par le scutum sensoriel antérieur. Nous l'avons représenté en vue dorsale figure 2 D et en vue ventrale figure 2 F.

L'ensemble est limité à l'avant par les ébauches du coxa des palpes et par une membrane hyaline à peine perceptible ; à l'arrière par un sclérite latéral et distal continu fortement chitinisé, en forme de V.

1) *Les chélicères* (fig. 2 E).

Elles s'enfoncent profondément à l'intérieur du corps. Le mors mobile est le seul élément qui dépasse légèrement le scutum dorsal antérieur. Il a la forme d'une lame de sabre, longue, fine, très acérée. Il n'y a qu'une dent sur le bord dorsal tranchant. La galéa est très apparente : elle atteint presque l'extrémité distale du mors mobile ; à sa base s'insère un poil très mince, lisse, porté par un long tube en forme de doigt de gant. Le mors mobile, parallépipédique, est fortement chitinisé : son extrémité proximale fortement sclérifiée s'élargit quelque peu et dans cet élargissement s'insère le pilier éphipial. Nous définissons la chélicère par la formule $f\ ch = \tau - N'$ où le chiffre indique le nombre de dents sur la carène tranchante et la lettre N la présence d'un poil lisse (N) en position para (') sur la galéa.

2) *La partie antérieure.*

La bouche s'ouvre entre les chélicères, ventralement par rapport à celles-ci. Elle est entourée par des processus hyalins au nombre de 4 ; ceux-ci se prolongent, en s'épaississant, jusqu'aux trochanter du palpe.

En arrière, à la hauteur des fémurs du palpe s'insère 1 paire de poils épais et fortement barbulés appelés aussi strobiles. Il s'agit probablement des poils tritorostraux.

3) *Palpes.*

Ils sont formés de 5 articles : trochanter, fémur, genou, tibia, tarse. A la base du trochanter existe une sorte d'invagination dans l'infracapitulum sur laquelle s'appuie le trochanter. Cet article, est très petit, il est lui-même soudé intimement à l'invagination coxale (fig. 2 F).

Les articles libres du palpe forment un ensemble très court, entièrement recouvert par le scutum sensoriel. Le tibia est caractérisé par une excroissance latéro-dorsale sur laquelle s'insère une griffe bifide terminale (fig. 3 F-3 H). Le tarse (fig. 3 G) est très caractéristique : il forme un mamelon qui s'insère ventralement sur le tibia : il n'est pas relié au tibia par une membrane synarthrodiale. Sur cet article s'insère 5 poils : le plus postérieur semble être l'eupathidie. A l'avant de

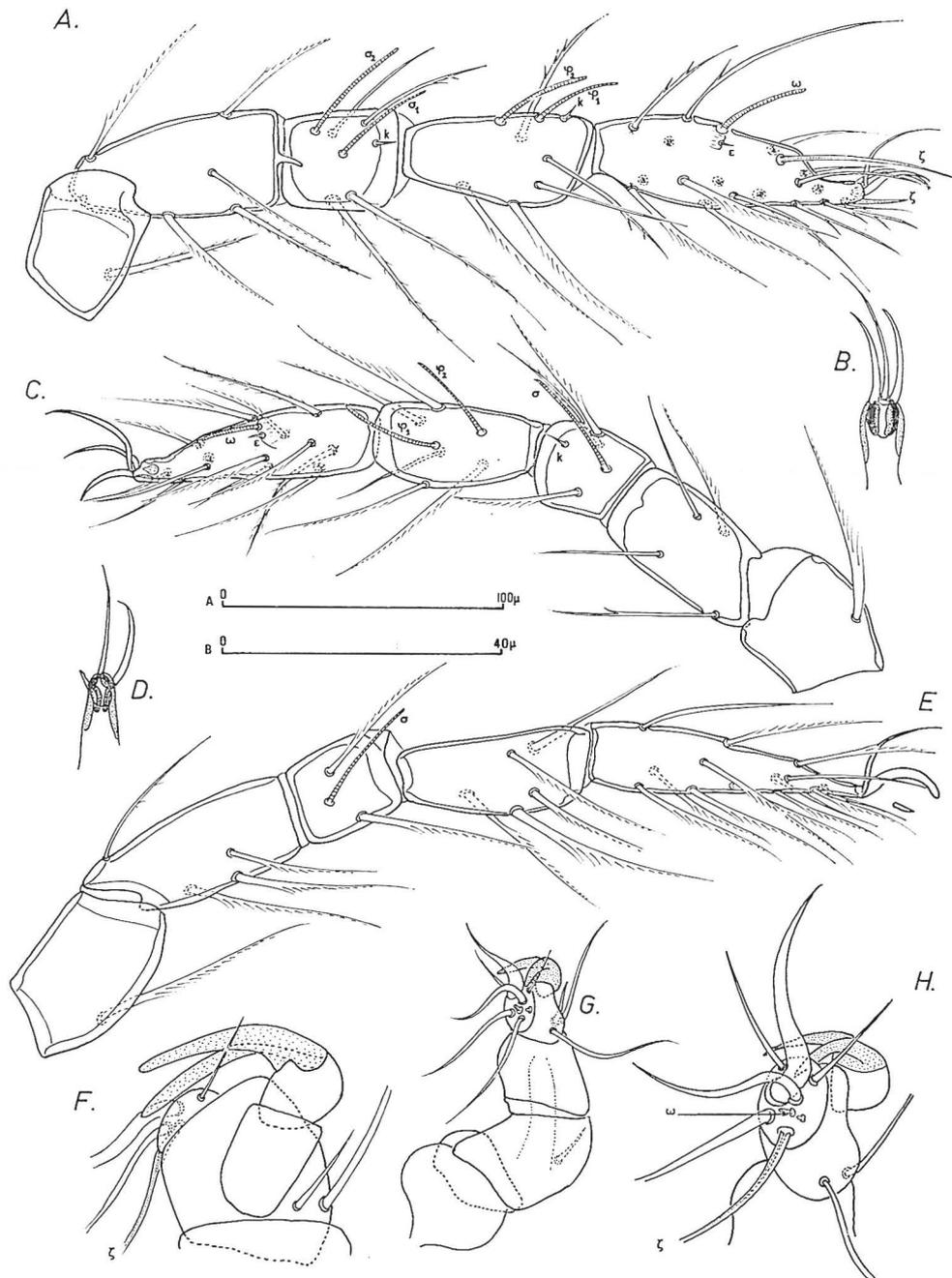


FIG. 3 : *Parathrombium megalochirum* Berlese, 1910.

A. — P I, en vue paraxiale. B. — Ambulacre de P I. C. — P II, en vue antiaxiale. D. — Ambulacre de P III. E. — P III, en vue paraxiale. F. — Tarse et tibia palpaire, vue latéro-dorsale. G. — Palpe. H. — Tarse palpaire, vue ventrale. (A, C, E, G : échelle a ; B, D, F, H : échelle b).

celle-ci nous trouvons 3 poils ordinaires, aux formes très souples dont un est beaucoup plus épais que les deux autres. Tout à l'avant s'insère 2 poils normaux simples relativement courts. Dans la partie postérieure, on observe un organe très petit qui est le solénidion ω et à côté de lui, un autre organe encore plus petit qui semble être également un autre solénidion. Il est possible qu'il existe encore un troisième solénidion, car sur plusieurs exemplaires nous avons observé une élévation de moins d'un μ . Nous pensons qu'il s'agit de solénidions, car même au microscope polarisant et aux plus forts grossissements possibles, on ne peut définir les structures et la forme de ces organes ; l'extinction totale est difficilement réalisable car nous sommes dans une zone fortement chitinisée où la biréfringence éclaire souvent l'ensemble de la préparation. NEWELL a fait les mêmes observations sur *quadriseta* et *bidactylus*. La présence de plusieurs solénidions sur un tarse palpaire larvaire n'est pas impossible, bien que jusqu'à présent, à notre connaissance elle n'ait jamais été signalée. Elle peut toutefois se justifier. En effet, dans la sous-famille des *Thrombidiinae*, à laquelle appartient le genre *Parathrombium*, nous avons déjà signalé à la stase adulte, en particulier chez les *Podothrombium* et *Thrombidium*, plusieurs solénidions, mais jusqu'à présent nous n'en avons observé qu'un chez les *Parathrombium* et en particulier chez *P. megalochirum*. Nous pensons qu'il s'agit de solénidion, en voie de disparition.

Pour nous résumer, nous définissons la sétation du palpe par la formule :

$$F P_p = O - (N) - O - (N) (N) (N) - \omega \omega \omega N N N N N$$

D — Régions ventrales du podosoma.

1) Zone sternale.

Les seuls poils qui s'insèrent sur la face ventrale du podosoma se situent entre les coxae III : ils sont barbulés et relativement courts

fst se définira donc :

$$fst = O - O - B.$$

2) Les coxae.

Les coxae I et II sont contigus, III est nettement séparé des deux précédents. Entre I et II s'ouvre l'organe de Claparède : il déprime le bord postérieur du coxa I (fig. 2 C), affleure au niveau de la cuticule et n'est pas recouvert d'écailles protectrices.

Sur les coxae s'insèrent des poils strictement constants en nombre et de forme. Dans l'angle antérieur du coxa I s'insère un long poil avec de fortes mais peu nombreuses barbules dans la partie proximale, l'extrémité distale étant lisse. Près du bord antérieur au milieu du coxa, s'insère un curieux poil palmé, épais, qui semble caractéristique du genre *Parathrombium* puisqu'on le retrouve chez *Parathrombium insulare* var. *divisipilli*, Feider, *Parathrombium* (?) *quadriseta* et *Parathrombium bidactylus*. Ce poil recouvre toute la partie proximale du coxa I. Le nombre de digitations varie entre 14 et 16. La partie proximale du poil est beaucoup plus

épaisse que la partie distale. Sur le bord dorsal du coxa, s'insère un tout petit poil lisse qui est probablement le poil supra-coxal.

Sur le coxa II s'insère toujours 2 poils barbulés, sur le coxa III un poil pectiné.

Nous résumons ces informations par la formule :

$$f c x = (N) B B - B B - B$$

E — *Les Pattes.*

1) *Longueur des pattes.*

Nous savons que les pattes se définissent par l'indice I_p qui est égal à la somme des longueurs des pattes P I (p_a), P II (p_m) et P III (p_p) les coxae étant mesurés. Cet indice sera égal chez l'espèce que nous étudions ici :

$$\begin{aligned} I_p^1 &= 326 + 294 + 316 \\ &= 936 \mu \end{aligned}$$

2) *La segmentation.*

Chez toutes les larves connues appartenant à ce genre, le fémur n'est pas divisé. Nous traduisons cette segmentation par la formule suivante :

$$F_{sp} = 6 - 6 - 6$$

3) *Ambulacres.*

Aux pattes I et II l'ambulacre est tridactyle. Des 3 ongles lisses de la griffe, le central est beaucoup plus fin et beaucoup plus long que les latéraux. Les ongles latéraux des deux premières paires de pattes s'articulent avec le prétarse grâce à deux petits sclérites latéraux : l'ongle central semble entraîné par les deux autres grâce à un petit sclérite distal (fig. 3 B).

A la patte III l'ongle latéral para a presque complètement disparu : il subsiste toutefois un petit rudiment d'ongle que sur la figure 3 E nous avons écarté volontairement du dessin pour en montrer la petitesse. Sur la figure 3 D cet ongle est laissé en place ; on peut remarquer également que les sclérites longitudinaux qui permettaient probablement l'articulation avec le prétarse ont pratiquement disparu, mais que le sclérite distale subsiste, étant même plus important qu'aux pattes I et II.

4) *Chaetotaxie des pattes.*

Elle est en tout point comparable à celles que NEWELL a décrit. Ce que l'on peut assurer déjà, c'est qu'il y a une très grande homogénéité dans la chaetotaxie larvaire des pattes chez de nombreux *Thrombidiinae*. Sur 10 exemplaires pris dans chacune des deux pontes, nous n'avons noté aucun écart en plus ou en moins. Dans le *Tableau I* nous superposons nos résultats avec ceux donnés par NEWELL à propos

1. Les valeurs p_a , p_m , p_p , I_p , données ici, sont les moyennes arithmétiques calculées à partir des données prises sur 20 exemplaires choisis au hasard parmi nos deux pontes.

de *Parathrombium bidactylus* et *P (?) quadriseta*. Nous avons ajouté à ce tableau l'espèce *P. insulare divisipilli* : les différences observées ne sont pas significatives, l'auteur, FEIDER, en effet ne semble pas avoir compté les poils vestigiaux k et famulus ε.

TABEAU I : Chaetotaxie des pattes chez différentes espèces de *Parathrombium*.

		P I				P II				P III			
		<i>P. megalochirum</i>	<i>P. bidactylus</i>	<i>P. (?) quadriseta</i>	<i>P. insulare divisipilli</i>	<i>P. megalochirum</i>	<i>P. bidactylus</i>	<i>P. (?) quadriseta</i>	<i>P. insulare divisipilli</i>	<i>P. megalochirum</i>	<i>P. bidactylus</i>	<i>P. (?) quadriseta</i>	<i>P. insulare divisipilli</i>
Trochanter	n	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Fémur	n	5	5-6	5	6	4	4	4	5	4	4	4	
Genou	n	4	4	4	6	3	3	3	5	3	3	3	
	σ	2	2	2	6	1	1	1		1	1	1	5
	k	1	1	1		1	1	1		1	1		
Tibia	n	5	5	5	8	5	5	5	9	5	5	5	
	φ	2	2	2	8	2	2	2		0	0	0	10
	k	1	1	1		0	0	0		0	0		
Tarse	n	17	17	17	20	14	14	14	17	13	13	13	
	ω	1	1	1		1	1	1		0	0	0	12
	ε	1	1	1		0	0	0		0	0		
	ζ	2	2	12		0	0	0		0	0		
Total		42	41-42	42	41	33	33	33	37	28	28	28	

Il est à noter que les poils spéciaux des pattes I (eupathidies-solénidions-famulus) sont tous paraxiaux tandis qu'ils sont antiaxiaux sur les P II. Remarquons également que les famulus ε des tarse I et II (fig. 3 A-3 C) sont toujours sur la même horizontale que les solénidions et respectivement plus para et plus anti que les solénidions voisins. Le poil vestigial k des genous I et II sont toujours dorsaux : il est souvent difficile de préciser s'ils sont anti ou para par rapport à l'axe de la patte. Si l'on considère k comme dorsal (ni anti — ni para) φ₁ et φ₂ du tibia I sont toujours para tandis que σ₂ sera anti par rapport au poil vestigial. Sur la patte III à part un solénidion sur le genou, il n'y a aucun poil caractéristique.

Nous pouvons établir la formule solénidiale de P I à P III en allant du genou au tarse :

$$I (2 - 2 - 1) ; II (1 - 2 - 1) ; III (1 - 0 - 0)$$

ainsi que la formule eupathidiale de P I à P III :

2 — 0 — 0

F) Comparaisons avec d'autres espèces.

Il est difficile, en réalité, de comparer entre elles les larves connues de *Parathrombium*. En effet, si NEWELL établit parfaitement la chaetotaxie de ses exemplaires il ne donne que très peu de mensurations ; FEIDER par contre donne la presque totalité des mensurations, mais la chaetotaxie générale est beaucoup moins précise.

D'autre part les comparaisons avec les deux espèces de NEWELL sont, comme nous l'avons déjà signalé, assez problématiques puisque l'on ne peut s'assurer de la parfaite identité générique des espèces.

TABLEAU II : Principales mensurations chez différentes espèces de *Parathrombium*.

	<i>P. megalochirum</i>			<i>P. insulare</i> var. <i>divisipilli</i>		<i>P. bidactylus</i>	<i>P. (?)</i> <i>quadriseta</i>
	<	>	M	<	>		
Longueur idiosoma	295	325	308	331	351	419	374
Largeur idiosoma	165	202	186	195	204	234	197
Longueur scutum.....	180	183	182	179			
Largeur scutum.....	165	202	186	196			
A M.....	46	51	48	52			
A L.....	56	65	59	65			
P L.....	65	68	66	61			
S.....	71	77	73	55			
S L.....	71	78	75	68			
P.....	83	94	86	88			
pa.....	310	345	326	293	329		
pm.....	287	305	294	276	310		
pp.....	307	325	316	290	315		
Ip.....			936				

Toutefois *P. megalochirum* diffère :

a) de *P. bidactylus* par la forme du poil tritorstral. Celui-ci est beaucoup plus barbulé et beaucoup plus touffu chez *megalochirum* que chez l'espèce de NEWELL. L'idiosoma est également plus grand sur l'espèce américaine.

b) de *P. (?) quadriseta* essentiellement par la présence, sur le scutum postérieur dorsal, de 4 poils au lieu de 2 chez *megalochirum*.

c) de *P. insulare* var. *divisipilli* par la chaetotaxie des pattes. Les mensurations données par FEIDER, à l'exception de la longueur des poils bothridiques du scutum, sont très voisines de l'espèce décrite dans ce travail.

d) de *P. egregium* Bruyant, 1910. Il nous est impossible de comparer nos exemplaires avec l'espèce de BRUYANT. Les seules mensurations données par cet auteur et par OUDEMANS sont celles de l'idiosoma. D'après les figures laissées par ces auteurs il semble que nous soyons en présence d'animaux gorgés : les dimensions n'ont alors aucun sens. Il est toutefois vraisemblable que *P. egregium* est la larve de l'adulte de *P. megalochirum*.

Muséum national d'histoire naturelle,
Laboratoire d'Écologie générale,
91-Brunoy, France.

BIBLIOGRAPHIE

- BERLESE (A.), 1910. — Brevi diagnosi di generi a specie nuavi di Acari. — Redia, **6** (2) : 353-369.
- BRUYANT (L.), 1910. — Description d'une nouvelle larve de Thrombidion (*Parathrombium egregium* n. gen. n. sp.), et remarques sur les Leptes. — Zool. Anz., **35** : 357-352.
- FEIDER (Z.), 1952. — Legatura între Genurile *Dinothrombium* Oud. 1910, *Parathrombium* Bruyant 1910 și descrierea lui *Parathrombium insulare* (Berlese) 1910 var. *divisipilli* Feider 1948. — Bull. Stiint. Sect. Stiinte Biol., Agro, Geol. și Geogr., **4** (4) : 956-970.
- NEWELL (I. M.), 1958. — Specific characters and character variants in Adults and Larvae of the genus *Parathrombium* Bruyant 1910 (Acari-Thrombidiidae) with descriptions of two new species from western North America. — Pacific Science, **12** : 350-370.
- OUDEMANS (A. C.), 1910. — Acarologische aantekeningen. XXIV. — Ber. Nederland Ent. Ver., **3** : 103-109.
- OUDEMANS (A. C.), 1912. — Die bis jetzt bekannten Larven von Thrombidiidae und Erythraeidae, mit besonderer Berücksichtigung der für den Menschen schädlichen Arten. — Zool. Jahr. Sup., **14** : 1-230.
- ROBAUX (P.), 1967. — Étude des larves de Thrombidiidae. I. — La larve de *Thrombidium mediterraneum* Berlese 1910. — Acarologia, **9** (2) : 395-410.
- ROBAUX (P.), 1968. — Thrombidiidae d'Amérique du Sud. III. — Chyzerini, Thrombidiinae ; solénidiotaxie du palpe chez quelques *Thrombidiidae* ; relations entre les *Podothrombium* Berlese 1910, *Variathrombium* n. g. et les *Thrombidiinae* s. l. — Acarologia,
- THOR (S.) et WILLMANN (C.), 1947. — Trombidiidae, In das Tierreich, **71** b : 187-541.
-