

J. GUTIERREZ, W. HELLE et H. R. BOLLAND

ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE
ET RÉFLEXIONS PHYLOGÉNÉTIQUES
SUR LA FAMILLE
DES TETRANYCHIDAE DONNADIEU

Extrait de

ACAROLOGIA

Tome XII, fasc. 4, 1970

DIRECTION

61, rue de Buffon — 75 - Paris (5^e) — France

ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE ET RÉFLEXIONS PHYLOGÉNÉTIQUES SUR LA FAMILLE DES TETRANYCHIDAE DONNADIEU

PAR

J. GUTIERREZ, W. HELLE et H. R. BOLLAND.

*Laboratoire d'Entomologie, Centre O.R.S.T.O.M., de Tananarive.
Laboratoire d'Entomologie Appliquée, Université d'Amsterdam.*

INTRODUCTION.

La famille des *Tetranychidae* (Acariens — Trombidiformes — Eleutherengones) comportant de sérieux ravageurs des cultures, de nombreux travaux lui sont annuellement consacrés dans tous les domaines de la recherche. Dans celui de la Génétique, on a surtout étudié les questions relatives à la transmission des résistances aux insecticides et aux acaricides, qui posent des problèmes d'intérêt immédiat. Très peu de travaux avaient jusqu'à présent porté sur la caryologie.

SCHRADER (1923) avait pu établir, qu'il y avait chez *Tetranychus urticae* Koch : 2 catégories d'œufs avec 3 et 6 chromosomes. Le nombre de 6 chromosomes se trouvant dans les cellules des œufs fécondés, le nombre 3 dans celles des œufs non fécondés. Cet auteur avait également mis en évidence le nombre haploïde dans les spermatogonies et le nombre diploïde dans les oogonies.

HELLE et BOLLAND (1967), après avoir mis au point une méthode simple de détermination du nombre de chromosomes à partir des œufs, étudièrent les caryotypes de 12 espèces appartenant à 9 genres différents.

HELLE, GUTIERREZ et BOLLAND (1970) ont étudié les caryotypes de 44 autres espèces, portant le nombre des genres examinés à 14, et ont conclu que le nombre type de la famille était $n = 3$, tandis que $n = 2$ pouvait être considéré comme le nombre chromosomique ancestral. Depuis, nous avons pu encore étudier le caryotype de 3 autres espèces appartenant au genre *Bryobia*, au genre *Oligonychus* et au genre *Panonychus*.

Nous avons pensé qu'il serait intéressant de reprendre l'ensemble de ces informations portant sur 59 espèces, appartenant à 14 genres différents, ce qui correspond à plus de 10 % des espèces et 35 % des genres actuellement connus, pour essayer d'établir des relations intéressantes, du point de vue phylogénétique, entre les grands groupes de cette famille.

Les espèces qui font l'objet de cette étude comprennent évidemment la plupart de celles qui présentent un intérêt économique, d'autre part, nous avons pensé accroître la représentativité de l'échantillonnage, en examinant des tétranyques dont les souches provenaient de plusieurs pays d'Europe, des États-Unis, d'Israël, et de Madagascar. Les auteurs remercient d'ail-

leurs à ce propos les personnalités scientifiques qui ont bien voulu accepter de leur adresser des souches en vue de cet examen ¹.

A partir de ces éléments et en y ajoutant des considérations d'ordre biologique, nous avons essayé de justifier, éventuellement de modifier certains concepts de la classification des *Tetranychidae*, basée jusqu'à présent uniquement sur des critères morphologiques.

Rappel de quelques particularités de la reproduction chez les tétranyques et de leurs conséquences.

La famille des *Tetranychidae* est divisée en 2 grandes sous-familles : les *Bryobiinae* Berlese et les *Tetranychinae* Berlese.

La reproduction par parthénogénèse haploïde semble être générale pour ce groupe de Trombidiformes. Ce type de parthénogénèse est facultatif et arrhénotoque. Quelques espèces de la sous-famille des *Bryobiinae* cependant, sont dépourvues de mâles et se reproduisent par parthénogénèse obligatoire et thélytoque.

On a signalé (BOUDREAUX, 1963), un cas de parthénogénèse obligatoire dans une souche du complexe *T. urticae* (*Tetranychinae*) élevée en laboratoire, mais celle-ci n'a pu être maintenue, par ce mode de reproduction, au delà de la cinquième génération.

A) Parthénogénèse haploïde : c'est le cas le plus fréquent. Les œufs fertilisés diploïdes donnent des femelles, tandis que les mâles proviennent d'œufs haploïdes non fertilisés. Les conséquences de ce type de reproduction sur le potentiel évolutif des espèces ont été particulièrement discutées par HELLE (1965 a, 1965 b) et par HELLE et VAN ZON (1967) :

1) Forte tendance à l'homozygotie et faible capacité de stockage des gènes non favorables à l'espèce, que les mutations soient récessives ou dominantes. Au début du développement des femelles, une recombinaison des gènes se produit ; chez les mâles par contre, du fait de l'haploïdie, même les caractères récessifs, dans la mesure où ils ne sont contrôlés que par un seul gène, sont mis en évidence immédiatement dans la moitié des individus.

2) Corollaire de ce qui précède : les mutations favorables ont beaucoup plus de chance d'être exploitées que dans une espèce diploïde. Elles sont révélées par la sélection puisqu'exprimées phénotypiquement chez les mâles.

La parthénogénèse haploïde entraîne finalement, une réduction de la variabilité génétique à l'intérieur d'une population, mais une augmentation des différences entre les souches d'une même espèce. Les espèces auront souvent tendance à former des complexes.

B) Parthénogénèse thélytoque :

Ce type de parthénogénèse est un mode de reproduction postérieur à la parthénogénèse haploïde (SUOMALAINEN, 1962). Nous ne savons pas, chez les *Tetranychidae*, si le phénomène se produit par apomixie ou par automixie, mais dans les deux cas, cela conduit à une perte des possibilités d'adaptation.

Toujours d'après les travaux de SUOMALAINEN, sur la parthénogénèse chez les insectes :

1. Professeur Z. AVIDOV, Rehovot, ISRAËL ; Professeur H. B. BOUDREAUX, Baton rouge, U.S.A. ; Dr. V. DITTRICH, Bâle, SUISSE ; Ing. KÂC, Ljubljana, YOUGOSLAVIE ; Dr. E. KARPINEN, Helsinki, FINLANDE ; Dr. L. R. JEPSON, Riverside, U.S.A. ; Professeur J. G. RODRIGUEZ, Lexington, U.S.A. ; Dr. F. F. SMITH, Beltsville, U.S.A. ; M. M. v. d. VRIE, Goes, PAYS-BAS.

— dans le cas où il y aurait apoximie, l'absence de meiose entraînerait, sauf en cas de mutation, l'impossibilité de nouvelles combinaisons de gènes qui se forment normalement à ce moment là et constituent un important élément de l'évolution.

— dans le cas où il y aurait autoximie, il pourrait y avoir crossing over et ségrégation avant la restauration du nombre diploïde, mais à ce moment, l'homozygotie remplacerait l'hétérozygotie. Il n'y aurait hétérozygotie qu'en cas de mutation et seulement pour la durée d'une génération.

La parthénogénèse thélytoque ne se rencontrant que chez les *Bryobiinae*, il y a donc de fortes chances pour que les formes les moins évoluées, se trouvent dans cette sous-famille.

Étude cytologique : Technique et Matériel.

Les déterminations du nombre de chromosomes ont été faites pour toutes les espèces étudiées, à partir d'œufs contenant des tissus embryonnaires, en utilisant la méthode de l'écrasement à l'orceïne, suivant le procédé mis au point par HELLE et BOLLAND (1967).

Après un prétraitement d'une minute environ au citrate de sodium, une goutte d'une solution d'aceto-orceïne à 1 % est passée sous la lamelle. Le temps de coloration diffère légèrement suivant les espèces, mais se situe entre 3 et 15 minutes. Après cette coloration, une ferme pression est exercée sur la lamelle.

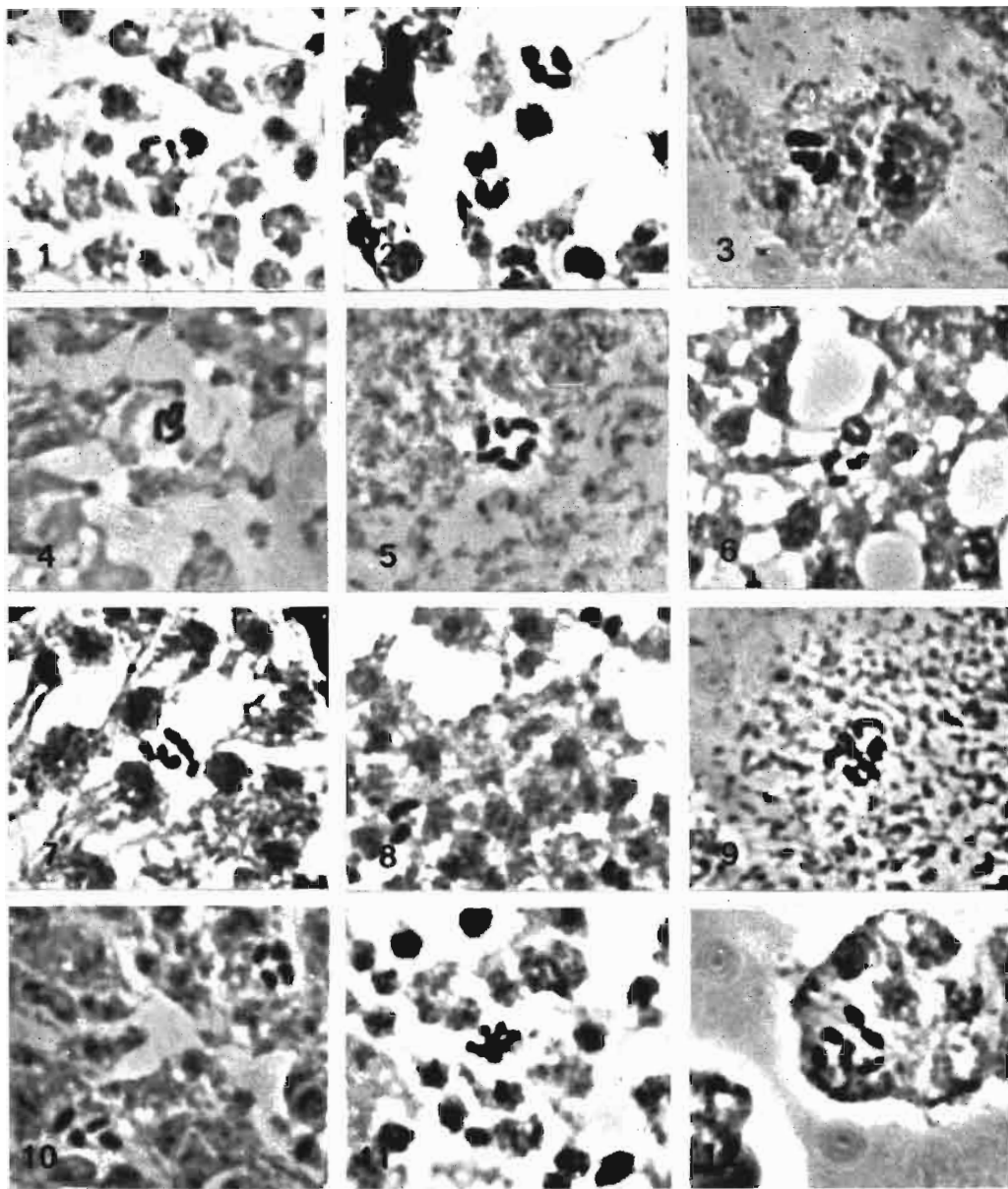
Tous les représentants de la sous-famille des *Bryobiinae* étudiés au point de vue cytogénétique, ont pu être élevés en laboratoire à Amsterdam ou Tananarive, sur leur plante d'origine, par différentes méthodes classiques. Ceci nous a d'ailleurs permis de vérifier que les espèces : *Bryobia rubrioculus*, *B. kissophila*, *B. praetiosa*, *Tetranychopsis horridus* et *Petrobia latens*, se reproduisaient par parthénogénèse thélytoque.

Pour les espèces de la sous-famille des *Tetranychinae*, nous avons chaque fois trouvé des femelles diploïdes et des mâles haploïdes. Une trentaine d'espèces seulement ont pu être élevées en laboratoire sur leur plante d'origine ou sur *Phaseolus*, chaque fois que cela était possible. A Madagascar, un grand nombre d'espèces à plantes hôtes très particulières et provenant de localités isolées, n'ont pu être élevées complètement, dans ce cas, les œufs haploïdes et diploïdes étaient prélevés sur les colonies prises en pleine nature ou sur des élevages de courte durée. Pour toutes les espèces, d'intéressantes observations biologiques ont pu être effectuées.

Résultats et réflexions sur l'ensemble des caryotypes.

Le nombre de chromosomes a été déterminé d'après l'observation de plusieurs métaphases claires sur plusieurs œufs. Le nombre d'observations avait dépassé la centaine, pour la détermination des nombres n et $2n$ sur la souche de *Tetranychus urticae* provenant de Voorne (Pays-Bas), de même que pour celle du nombre n chez *T. tumidus*. Les œufs de femelles fécondées ont permis de déterminer n et $2n$, mais chaque fois que cela était possible — pour 28 espèces — le nombre n a été vérifié à partir d'œufs provenant de femelles non fécondées. On doit également remarquer, que les 3 espèces pour lesquelles des observations ont été effectuées à partir de 2 ou 3 souches différentes, ont chaque fois fourni le même nombre de chromosomes.

Aucune conclusion n'a pu être tirée de la forme ou de la taille des chromosomes puisque, rappelons-le, celle-ci est en général très petite, de l'ordre du micron. Il n'a malheureusement pas été possible, non plus, de faire d'observations sérieuses et suivies sur la localisation des centromères, ce qui aurait été évidemment d'un grand intérêt.



PL. I : Microphotographies des stades mitotiques de noyaux d'œufs écrasés
chez différentes espèces de *Tetranychidae*.

- 1) *Eonychus grewiae*, prométaphase, $n = 2$
- 2) *Eutetranychus grandidieri*, 2 métaphases, $2n = 4$
- 3) *Eutetranychus banksi*, métaphase, $n = 3$
- 4) *Oligonychus randriamasii*, prophase, $2n = 4$
- 5) *Oligonychus pemphisi*, métaphase, $2n = 6$
- 6) *Panonychus citri*, métaphase, $n = 3$
- 7) *Panonychus citri*, métaphase, $2n = 6$
- 8) *Eotetranychus sakalavensis*, 3 métaphases, $n = 2$
- 9) *Schizotetranychus tephrosiae*, métaphase, $2n = 6$
- 10) *Tetranychus panici*, 2 métaphases, $n = 4$
- 11) *Tetranychus panici*, métaphase, $2n = 8$
- 12) *Tetranychus ludeni*, prométaphase, $2n = 6$

(Grossissements : $\times 1900$).

Le nombre exact d'œufs haploïdes ou diploïdes examinés a déjà été indiqué dans les publications précédentes (HELLE, GUTIERREZ et BOLLAND, 1970), de même qu'a été publié l'essentiel des microphotographies des noyaux en division.

Pour *Bryobia kissophila*, le nombre de 8 chromosomes correspondant au nombre diploïde n'a été vu que dans un seul œuf avec plusieurs métaphases nettes.

Pour *Oligonychus pemphisi*, le nombre de 6 chromosomes correspondant au nombre diploïde a été vu dans 9 œufs, le nombre haploïde $n = 3$ dans 7 œufs.

Pour *Panonychus citri*, le nombre de 6 chromosomes correspondant au nombre diploïde a été vu dans 12 œufs, le nombre haploïde $n = 3$ dans 3 œufs.

Nous nous contenterons de regrouper ici, l'ensemble des espèces déjà examinées, en indiquant avec leur localité d'origine, la plante hôte sur laquelle les souches ont été prélevées. Pour les espèces à parthénogénèse arrhénotoque, nous avons indiqué les nombres n et $2n$, mais seulement le nombre diploïde pour les espèces à parthénogénèse thélytoque.

Les résultats sont réunis en 2 tableaux (I et II) correspondant chacun à l'une des 2 sous-familles. Leur examen nous permet de constater plusieurs faits intéressants et de retrouver les conclusions de HELLE, GUTIERREZ et BOLLAND (1970).

TABLEAU I : Espèces de *Bryobiinae* examinées du point de vue cytogénétique
(N L. = Pays-Bas, R. M. = Madagascar).

Espèce	Localité	Plante hôte	Nombre de chromosomes	
			2n	n
Bryobiini Reck				
<i>Bryobia sarothamni</i> (Geijskes)	Blaricum N L.	<i>Sarothamnus scoparius</i> (L.) Wimm.	8	4
<i>Bryobia praetiosa</i> Koch	Amsterdam N L.	Gramineae	8	
<i>Bryobia kissophila</i> Van Eyndhoven	Graveland N L.	<i>Hedera helix</i> L.	8	
<i>Bryobia rubiocolus</i> (Scheuten)	Amsterdam N L.	<i>Malus</i> sp.	8	
Histrichonychini Pritchard et Baker				
<i>Tetranychopsis horridus</i> (Canestrini et Fanzago)	Lovrečica Yougoslavie	<i>Corylus maxima</i> Mill.	4	
<i>Porcupinychus insularis</i> (Gut.)	Ihosal R. M.	<i>Sida rhombifolia</i> L.	8	4
Petrobiini Reck				
<i>Petrobia harti</i> (Ewing)	Tananarive R. M.	<i>Oxalis corniculata</i> L.	4	2
<i>Petrobia latens</i> (Müller)	Amsterdam N L.	Gramineae	8	

TABLEAU II : Espèces de *Tetranychinae* examinées du point de vue cytogénétique.
(N L. = Pays-Bas, R. M. = Madagascar).

Espèce	Localité	Plante hôte	Nombre de chromosomes	
			2n	n
Tenuipalpoidini Pritchard et Baker				
Eonychus greviae Gut.	Maevatanana R. M.	Grewia flavicans H. Bn	4	2
Eonychus curtisetosus Gut.	Ihoso R. M.	Grewia lavanalensis H. Bn	4	2
— <i>idem</i> —	Betioky R. M.	— <i>idem</i> —	4	2
Eurytetranychini Reck				
Eurytetranychus buxi (Garman)	Aalsmeer N L.	Buxus suffruticosa L.	10	5
Euryt. madagascariensis Gut.	Tulear R. M.	Nerium oleander L.	6	3
Eutetranychus grandidieri Gut.	Ihoso R. M.	Phragmites mauritianus Kunth.	4	2
Eut. eliei Gut. et Helle	Tulear R. M.	Plumeria alba L.	8	4
Eut. orientalis (Klein)	Israël	Citrus sp.	6	3
Eut. banksi (McGregor)	Floride U.S.A.	Citrus sp.	6	3
Eut. ranjatoi Gut.	Befandriana-Sud R. M.	Rinorea greveana H. Bn	6	3
Tetranychini Reck				
Oligonychus andrei Gut.	Ihoso R. M.	Grewia lavanalensis H. Bn	4	2
O. randriamasii Gut.	Ampanihy R. M.	Croton sp.	4	2
O. sylvestris Gut.	Tananarive R. M.	Sida rhombifolia L.	4	2
O. gossypii (Zacher)	Tsaramandroso R. M.	Grangeria sp.	4	2
O. bessardi Gut.	Tananarive R. M.	Oxalis corniculata L.	8	4
O. monsarrati Gut.	Tananarive R. M.	Panicum maximum Jacq.	8	4
O. pratensis Banks	Tuléar R. M.	Dactyloctenium capitatum A. Camus	8	4
O. virens Gut.	Ankazobe R. M.	Melinis minutiflora P. B.	8	4
O. chazeau Gut.	Mitsinjo R. M.	Hyphaene shatan Boj.	8	4
O. coffeae (Nietner)	Tuléar R. M.	Vitis vinifera L.	6	3

O. ununguis (Jacobi)	Helsinki Finlande	Juniperus communis L.	6	3
O. quercinus Hirst	Amsterdam N L.	Quercus robur L.	6	3
O. pemphisi Gut.	Ihossy R. M.	Pemphis madagascariensis (Baker) H. Perr.	6	3
Panonychus citri (McGregor)	—	Citrus sp.	6	3
Panonychus ulmi (Koch)	Amsterdam N L.	Malus sp.	6	3
Anatetranychus tephrosiae (Gut.)	Tuléar R. M.	Mundulea pungens Viguiet	6	3
Eotetranychus befandrianae Gut.	Ampanihy R. M.	Croton sp.	4	2
E. sakalavensis Gut.	Befandriana-Sud R. M.	Phyllanthus sp.	4	2
E. tulearensis Gut.	<i>idem</i>	Bauhinia sp.	4	2
E. carpini (Oudemans)	Wageningen N L.	Quercus robur L.	8	4
E. tiliarum (Hermann)	Amsterdam N L.	Tilia vulgaris Hayne	8	4
E. ranomafanae Gut.	Ranomafana R. M.	Rosa sp.	10	5
E. imerinae Gut.	Tananarive R. M.	Erythrina macrophylla D. C.	6	3
E. friedmanni Gut.	Tananarive R. M.	Solanum auriculatum Ait.	6	3
E. roedereri Gut.	Ankazobe R. M.	Cephalostachyum sp.	6	3
E. paracybelus Gut.	Ivato R. M.	Tephrosia vogelii Hook	6	3
E. rinorea Gut.	Befandriana-Sud R. M.	Rinorea greveana H. Bn	6	3
E. grandis Gut.	Mampikony R. M.	Hippocratea sp.	6	3
Neotetranychus rubi (Trägårdh)	Ijhorst N L.	Rubus idaeus L.	14	7
Schizotetranychus schizopus (Zacher)	Amsterdam N L.	Salix alba L.	6	3
Schiz. australis Gut.	Tuléar R. M.	Mundulea pungens Viguiet	12	6
Tetranychus roseus Gut.	Mitsinjo R. M.	Medemia nobilis Gall.	8	4
T. panici Gut.	Ankazobe R. M.	Panicum uvulatum Stapf.	8	4
T. viennensis Zacher	Goes N L.	Prunus avium L.	6	3
T. pacificus McGregor	Riverside U.S.A.	Medicago sp.	6	3
T. ludeni Zacher	Tananarive R. M.	Thunbergia alata Boj.	6	3
T. kaliphorae Gut.	Ankazobe R. M.	Kaliphora madagascariensis Hook	6	3
T. Hydrangeae Pritchard et Baker	Aalsmeer N L.	Hydrangea sp.	6	3

T. turkestanii (Ugar. et Nik.)	Bosnia Yougoslavie	Humulus lupulus L.	6	3
T. neocaledonicus André	Louisiane U.S.A.		6	3
— <i>idem</i> —	Ihosa R. M.	Gossypium hirsutum L.	6	3
Complexe T. urticae	Voorne N L.	Sambucus-nigra L.	6	3
— <i>idem</i> —	Aalsmeer N L.	Dianthus caryophyllus L.	6	3
— <i>idem</i> —	Tananarive R. M.	Rosa sp.	6	3
T. tumidus	Louisiane U.S.A.	Gossypium hirsutum L.	12	6

1) Le nombre de chromosomes varie entre $2n = 4$ et $2n = 14$, ce qui est relativement bas par rapport aux autres groupes animaux et même par rapport aux autres familles d'Acariens. Pour les autres Trombidiformes terrestres déjà étudiés, le nombre $2n$ varie de 3 à 26 (OLIVER, 1964), tandis que pour la famille des *Harpyrhyndidae*, qui fait aussi partie des Eleutherengones, on a trouvé 2 espèces à $2n = 4$ (OLIVER et NELSON, 1967).

2) Le nombre de chromosomes n'est pas du tout constant à l'intérieur d'un genre.

3) Il est vraisemblable que le nombre chromosomique ancestral est $n = 2$.

4) Il n'est pas exclu qu'il ne se soit pas produit des phénomènes d'allopolyploïdie à l'intérieur d'un certain nombre de genres.

Sans repousser d'autres éventualités, comme la dissociation ou la fragmentation, l'augmentation soudaine du nombre de chromosomes pour des espèces de quelques genres (*Neotetranychus rubi* à $n = 7$, *Schizotetranychus australis* à $n = 6$, *Tetranychus tumidus* à $n = 6$), peut être aussi expliquée par un doublement de la garniture chromosomique, intervenant après une hybrida-

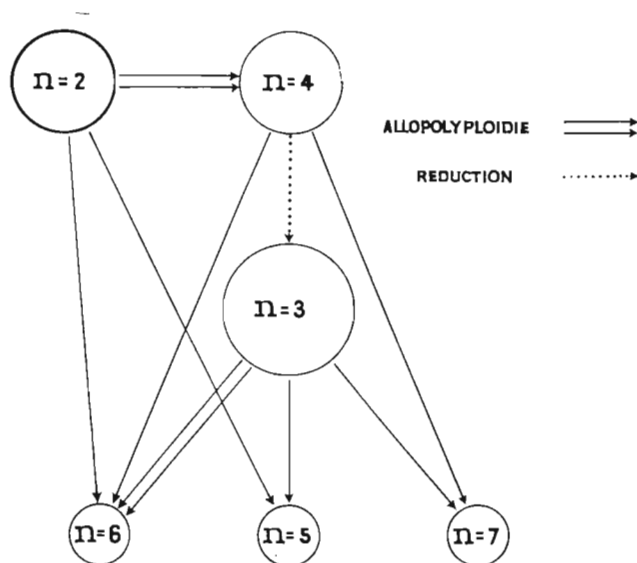


FIG. 1 : Schéma des relations théoriques possibles entre les différents caryotypes de *Tetranychidae*, en admettant l'hypothèse de la polyploïdie.

tion entre 2 espèces. Les femelles hybrides allopolyploïdes ainsi formées, produiraient des mâles parthénogénétiques susceptibles de féconder leur mère. L'allopolyploïdie expliquerait tous les nombres supérieurs à $n = 3$.

Figure I, nous avons schématisé les relations possibles entre les différents caryotypes, en accordant une valeur prépondérante à la polyploïdie. Nous devons souligner, que ces relations sont toutes théoriques puisque nous n'avons pas encore la preuve que l'allopolyploïdie ait une influence réelle sur la spéciation chez les tétranyques. Si les relations indiquées, correspondaient à la réalité, on pourrait, en suivant ce schéma, dire que le nombre chromosomique $n = 2$ précède $n = 4$, qui lui même précède $n = 3$, les nombres chromosomiques $n = 5$, $n = 7$ et $n = 6$ provenant d'allopolyploïdies à partir des 3 premiers.

Nous n'avons pas figuré la possibilité de formation de $n = 7$, à partir de $n = 5$ et $n = 2$, car elle nous semblait moins probable, c'est cependant une éventualité théorique qui n'est pas à exclure.

Autres éléments fournissant des renseignements d'ordre phylogénétique.

A) Physiologie et comportement en relation avec les facteurs du milieu intervenant dans la sélection.

— Il apparaît que les facteurs abiotiques intervenant le plus dans la sélection des tétranyques, sont la pluie et le photopériodisme lié aux conditions thermiques.

1) *la pluie*. L'influence de la pluie sur les populations de tétranyques a déjà été signalée, en particulier par HUFFAKER, VAN DE VRIE et MCMURTRY (1969). Nous noterons combien il est frappant de constater à Madagascar, par exemple, l'abondance des colonies de ces acariens sur de nombreuses plantes de la région ouest de l'île, au climat chaud et sec. Sur la côte est, très pluvieuse du fait de son exposition à l'alizé presque permanent du sud-est de l'Océan Indien : les attaques sont très rares et uniquement dues aux espèces vivant à la face inférieure des feuilles.

La meilleure protection contre la pluie est en effet assurée par la face inférieure des feuilles, cette situation permettant également de tamponner les écarts quotidiens de température.

Les *Bryobiinae*, que nous considérons comme les plus primitives, vivent toutes à la face supérieure des feuilles ou sur les rameaux, nous pouvons considérer qu'à partir d'animaux de ce type, il y a eu une sélection et que les espèces les plus évoluées à cet égard, sont celles qui vivent à la face inférieure.

Pour les *Tetranychidae*, tous les représentants des *Tenuipalpoidini* vivent de préférence à la face supérieure ; parmi les *Eurytetranychini*, seul *Eurytetranychus buxi* vit à la face inférieure.

Parmi les *Tetranychini* : vivent à la face supérieure, la plupart des *Oligonychus*, *Panonychus citri* et *Anatetranychus tephrosiae*. Vivent de préférence ou uniquement à la face inférieure des feuilles, quelques espèces du genre *Oligonychus* (*O. quercinus* et *O. pemphisi*), mais aussi *Panonychus ulmi*, *Neotetranychus rubi*, *Schizotetranychus australis*, *Schizotetranychus schizopus* et enfin tous les représentants des genres *Eotetranychus* et *Tetranychus*.

2) *Photopériodisme et conditions thermiques*.

Le froid et quelquefois la chaleur, opèrent sur les tétranyques, une sévère sélection chez les espèces vivant dans des zones du globe soumises à d'importants écarts de température pendant l'année. On peut considérer, qu'à ce point de vue, les espèces les moins évoluées seront celles qui sont le moins prémunies contre ces facteurs.

Chez *Bryobia kissophila*, en Suisse, la succession des générations est ininterrompue toute l'année

(MATHYS, 1957), il en est de même pour *Bryobia praetiosa* au Canada (ANDERSON et MORGAN, 1958).

Pour *Eurytetranychus buxi*, on trouve encore en automne tous les stades larvaires, mais au cours de l'hiver seuls quelques œufs déposés à la face inférieure des feuilles sont plus tolérants au froid et assurent la continuité de l'espèce ; une simple élévation de température entraîne un nouveau démarrage du développement. Il s'agit donc d'une quiescence.

Une véritable diapause, au stade œuf, dépendant d'une combinaison du photopériodisme et de la température, constitue un niveau de protection supérieur pour d'autres espèces. Cette diapause peut être induite sous l'effet d'une diminution de la photopériode et d'un abaissement de la température comme chez *Bryobia rubrioculus*, *Petrobia latens*, *Oligonychus ununguis* et *Panonychus ulmi*, ou bien sous l'effet d'une augmentation de la photopériode et d'une élévation de température, comme chez *Petrobia apicalis* (BROOKING, 1957 in BOUDREAU, 1963).

Il est probable que le facteur nutrition intervient également dans cette induction de la diapause.

La meilleure adaptation à la résistance au froid, est assurée chez les espèces qui hivernent à l'état de femelles en diapause. Ces cas se rencontrent dans les genres *Neotetranychus* (*N. rubi*), *Eotetranychus* (*E. carpini*, *E. pruni*, *E. tiliarum*), *Tetranychus* (Complexe *T. urticae*, *T. viennensis*). La supériorité de ces espèces ne réside pas tellement dans une plus grande résistance au froid lui même, puisque les œufs en diapause sont pratiquement aussi protégés que les adultes à ce point de vue, mais dans le fait que les femelles adultes sont susceptibles, dès la levée de la diapause, de se disperser et de pondre des œufs haploïdes et diploïdes. D'autre part, on peut penser que des adultes, généralement groupés, sont moins vulnérables vis à vis des prédateurs que de simples œufs.

Parmi les facteurs biotiques : les prédateurs comme chez presque tous les espèces animales exercent une très forte pression de sélection sur les tétranyques. Les prédateurs sont nombreux et peuvent être aussi bien d'autres acaréens (*Phytoseiidae*, *Stigmaeidae*, etc...) que de petits insectes spécialisés ou non (*Coccinellidae*, *Thysanoptères*, *Cecidomyiidae*, *Anthocoridae*, etc...).

Les tétranyques les plus rapides et ceux dont la taille est la plus réduite sont bien sûr les mieux protégés. Ceux qui sont adaptés aux feuilles à forte pilosité, sont aussi plus à l'abri des prédateurs, ceux-ci devant chercher leurs proies dans un dédale de poils. Il existe des cas d'adoption presque parfaite à la morphologie de la plante hôte, les tétranyques se rendant à peine perceptibles et offrant le minimum de prise aux prédateurs, comme *Bryobia sarothamni*, qui vit le long des cannelures des rameaux de *Sarothamnus scoparius* ou *Eutetranychus grandidieri*, qui se plaque le long des nervures de *Phragmites mauritianus*. Il nous semble que la meilleure protection est encore fournie par la soie que tissent les tétranyques, bien que celle-ci serve aussi quelquefois de moyen de dispersion aux colonies très denses. Les quantités de soie secrétée dépendent du substrat, mais d'une façon générale, c'est un caractère facile à observer.

Les espèces les plus primitives ne tissent pas de soie du tout ou ne secrètent que quelques fils : c'est le cas de toutes les *Bryobiinae* où les œufs sont simplement déposés sur le substrat.

D'autres secrètent des toiles denses protégeant et fixant chaque œuf séparément, comme nous l'avons constaté chez presque tous les *Eurytetranychus* et *Eutetranychus* étudiés.

Les toiles recouvrent des groupes d'œufs fixés au substrat. C'est le cas des espèces du genre *Oligonychus* ou de quelques *Eotetranychus* chez lesquels la couverture est plus dense.

Pour des espèces encore plus adaptées : *Schizotetranychus australis* et *Anatetranychus tephrosiae*, une première toile recouvre les œufs, tandis qu'une seconde secrétée par dessus la première protège les adultes.

Enfin, le plus haut niveau de protection semble atteint dans le genre *Tetranychus*, où les œufs sont suspendus dans la toile, ce qui les rend difficilement accessibles aux prédateurs.

B) Morphologie :

L'évolution de l'empodium, semble refléter une adaptation à la progression le long des fils de soie ou au milieu des toiles, si bien que la forme de l'empodium constitue, du point de vue morphologique, un bon critère pour juger de l'évolution d'un groupe considéré dans son ensemble.

1) *Bryobiinae* : le type d'empodium le plus primitif de toute la sous-famille et même de toute la famille est, à notre avis, celui qui caractérise les *Bryobiini* où les vraies griffes, adaptées à l'accrochage sur les feuilles ou les rameaux, sont très développées ; l'empodium est réduit à un bourrelet portant des soies capitées.

Avec les *Hystrichonychini*, les vraies griffes se réduisent comme l'empodium à des bourrelets pourvus de soies capitées.

Les *Petrobiini* représenteraient la tribu la plus évoluée, en faisant la transition avec la sous-famille des *Tetranychinae* : les vraies griffes ont fait place à des bourrelets portant des soies capitées, tandis que l'empodium prend à son tour la forme d'une griffe.

2) *Tetranychinae* :

Tenuipalpoïdini et *Eurytetranychini* : l'empodium quand il existe, est en forme de griffe simple assez robuste.

Tetranychini : l'empodium dans cette tribu et vraisemblablement à partir du type griffe simple, a donné toutes sortes de formes utilisées pour la distinction des genres. Nous pensons que le type d'empodium le plus primitif est celui des genres *Oligonychus* et *Panonychus* où la griffe empodiale, malgré la présence de soies proximo-ventrales est particulièrement développée.

Le type le plus évolué serait celui que l'on trouve dans les genres *Tetranychus* et *Eotetranychus* où l'empodium est, sauf pour les pattes I des mâles, réduit à quelques paires de soies très fines, cette forme particulièrement délicate semblant être la mieux adaptée aux déplacements sur les toiles.

L'empodium simple mais fin, du genre *Anatetranychus* pourrait être une forme dérivée de l'empodium du genre *Panonychus*.

Les soies formant la partie essentielle de l'empodium des genres *Tetranychus* et *Eotetranychus* n'ont pas la même origine. Dans le genre *Tetranychus*, elles proviendraient des soies proximo-ventrales d'un empodium du type *Oligonychus*, tandis que dans le genre *Eotetranychus*, elles proviendraient d'un éclatement de l'extrémité de la griffe empodiale elle-même.

En plus de ces considérations sur la forme de l'empodium, un certain nombre de caractères utilisés en systématique et que l'on retrouve chez la plupart des *Bryobiinae* peuvent être considérés comme primitifs. En ce qui concerne la morphologie générale du corps et l'ornementation : pattes très longues, soies dorsales en forme de pinces et insérées sur de forts tubercules, propodosoma réticulé ; pour l'anatomie interne : pérित्रème anastomosé et aedéage droit. Ces particularités peuvent accidentellement réapparaître dans certains genres évolués mais jamais de façon simultanée ; c'est ainsi que l'on retrouve un propodosoma, réticulé chez *Eotetranychus reticulatus* Baker et Pritchard ou un pérित्रème anastomosé chez *Tetranychus viennensis*.

Discussion des relations phylogénétiques
entre les principaux genres de *Tetranychidae*.

Les renseignements d'ordre morphologique, physiologique, éthologique et cytologique semblent, en accord avec tous les travaux précédents, confirmer le fait que la sous-famille des *Bryobiinae* est moins évoluée que celle des *Tetranychinae*.

A) *Bryobiinae*.

Si l'on passe en revue les moyens d'investigation que nous venons d'exposer : l'étude du mode de reproduction et celle de la cytologie, ne nous permettent de tirer aucune conclusion sur le degré d'évolution relatif des genres, ni même sur celui des tribus. Il est vrai qu'en ce domaine, la faiblesse de notre échantillonnage est sans doute la cause de notre manque d'arguments.

En ce qui concerne le mode de reproduction, nous avons vu que la parthénogénèse thélytoque, bien que postérieure à la parthénogénèse arrhénotoque conduirait à une impasse phylogénétique. On doit donc admettre que les ancêtres des *Bryobiinae* actuels étaient bisexuels et arrhénotoques. En un langage plus imagé, les espèces actuelles à parthénogénèse thélytoque (*Bryobia praetiosa*, *B. kissophila*, *B. rubrioculus*, *Tetranychopsis horridus* et *Petrobia latens*) constitueraient sur l'arbre phylogénétique des rameaux morts, tandis que les espèces à parthénogénèse arrhénotoque (*Bryobia sarothamni*, *Porcupinychus insularis* et *Petrobia harti*) feraient partie du tronc principal.

Sur les 8 espèces appartenant à 4 genres différents, dont nous avons examiné les caryotypes, nous avons trouvé 6 fois le nombre $n = 4$ et 2 fois $n = 2$. *Petrobia harti* aurait donc un caryotype plus primitif que *P. latens*. De même, dans la tribu des *Histrichonychini*, *Tetranychopsis horridus* aurait un caryotype plus primitif que *Porcupinychus insularis*.

Du point de vue biologique et éthologique : tous les *Bryobiinae* vivent à la face supérieure des feuilles. Vis à vis du froid, seules les espèces vivant en pays tempérés, donc sur lesquelles une sélection a pu agir, sont à considérer : *Bryobia rubrioculus* et *Petrobia latens*, dont les œufs sont soumis à une diapause hivernale, paraissent mieux protégées que *Bryobia praetiosa* et *B. kissophila*, dont tous les stades sont exposés aux basses températures.

Finalement, c'est encore l'étude de la morphologie et de l'adaptation des différents empodiums, qui nous donne les renseignements les plus intéressants sur l'évolution relative des 3 grandes tribus de *Bryobiinae*. En considérant, comme nous l'avons fait, que l'empodium le plus primitif est celui des *Bryobiini* et le plus évolué celui des *Petrobiini*, nous retrouvons les conclusions implicites de TUTTLE et BAKER (1968) qui avaient été déjà placés ces 3 tribus dans l'ordre *Bryobiini*, *Histrichonychini* et *Petrobiini*.

B) *Tetranychinae*.

Nous avons examiné les caryotypes des représentants des 3 tribus de cette sous-famille. *Tenuipalpoidini* avec 2 espèces du genre *Eonychus*.

Eurytetranychini avec 2 espèces du genre *Eurytetranychus* et 5 du genre *Eutetranychus*.

Tetranychini avec 13 espèces du genre *Oligonychus*, 2 du genre *Panonychus*, 1 du genre *Anatetranychus*, 12 du genre *Eotetranychus*, 1 du genre *Neotetranychus*, 2 du genre *Schizotetranychus* et enfin 11 du genre *Tetranychus*.

I) *Tenuipalpodini* :

Les 2 espèces examinées ont pour nombre chromosomique $n = 2$, c'est-à-dire le nombre ancestral. Elles vivent à la face supérieure des feuilles, font peu ou pas de toile. Par de nombreux caractères morphologiques enfin, (empodium en forme de griffe simple, soies dorsales épaisses, propodosoma réticulé, péritrème anastomosé, aedéage droit), elles rappellent les *Bryobiinae*. Nous considérerons donc cette tribu comme la plus primitive de la sous-famille.

II) *Eurytetranychini* :

Morphologie : la tribu est marquée par une tendance à la perte des soies duplex, à la suppression de la 2^e paire de soies anales (genre *Aponychus* et *Eurytetranychoides*), à la disparition complète des empodiums (*Eutetranychus* et *Aponychus*).

Nous retrouvons ici encore quelques caractères morphologiques primitifs : pattes relativement longues, empodium quand il existe, en forme de simple crochet, soies dorsales épaisses, souvent insérées sur des tubercules.

Biologie : sur les 7 espèces examinées, 6 vivent à la face supérieure des feuilles et recouvrent chaque œuf isolé et fixé au substrat, d'une toile dense. Seul *Eurytetranychus buxi* vit de préférence à la face inférieure des feuilles et ne tisse pas de toile du tout. Les plantes hôtes sont des gymnospermes ou des angiospermes pour le genre *Eurytetranychus*, des angiospermes seulement pour le genre *Eutetranychus*.

Cytologie : *Eutetranychus grandidieri* est la seule espèce à avoir pour nombre chromosomique $n = 2$; nous retrouvons aussi le nombre $n = 4$ chez *Eutetranychus eliei* ; par contre nous voyons pour la première fois apparaître 4 espèces à nombre $n = 3$, si commun pour les genres de la tribu des *Tetranychini*. Une espèce enfin *Eurytetranychus buxi* a pour nombre haploïde $n = 5$.

Finalement les 3 aspects que nous venons de considérer concordent et tendent à montrer que la tribu des *Eurytetranychini* est plus évoluée que celle des *Tenuipalpodini* et annonce celle des *Tetranychini*. Nous pensons, que le genre *Eutetranychus* dépourvu d'empodium est d'apparition plus récente que le genre *Eurytetranychus*.

III) *Tetranychini*.

Étant donné le grand nombre d'espèces examinées dans cette tribu, nous scinderons son étude, en passant en revue les principaux genres considérés avant d'aborder le problème des relations intergénériques.

a) Examen des principaux genres.

1) Genre *Oligonychus* Berlese : il est tout à fait remarquable que les espèces puissent être groupées, du point de vue cytologique, exactement suivant les divisions établies par PRITCHARD et BAKER (1955).

α) Groupe *McGregori* Pritchard et Baker : *O. sylvestris*, *O. andrei*, *O. randriamasii*, *O. gossypii*.

Morphologie : grande taille relative, empodium semblable aux 4 pattes du mâle.

Biologie : vivent à la face supérieure des feuilles de dicotyledones ; les œufs sont fixés au substrat, les toiles peu abondantes.

Cytologie : $n = 2$.

β) Groupe *Pratensis* Pritchard et Baker ou sous genre *Reckiella* Tuttle et Baker : *O. bessardi*, *O. virens*, *O. monsarrati*, *O. pratensis*, *O. chazeau* :

Morphologie : petite taille relative, empodium des pattes I des mâles adapté.

Biologie : vivent à la face supérieure des feuilles de monocotyledones, les toiles sont déjà plus abondantes.

O. chazeau fait exception en ce sens qu'il vit à la face inférieure des feuilles et que ses œufs sont suspendus dans des toiles très abondantes.

Cytologie : $n = 4$.

γ) Groupe *Ununguis* Pritchard et Baker :

O. coffeae, *O. ununguis*, *O. quercinus*.

Morphologie : grande taille relative mais réduction du nombre de soies sur le tibia I, empodium semblable aux 4 pattes des mâles.

Biologie : vivent à la face supérieure des feuilles sauf *O. quercinus*. *O. coffeae* et *O. ununguis* sont relativement polyphages, ce qui prouve leur potentiel adaptatif. *O. ununguis* et *O. quercinus* hibernent à l'état d'œuf.

Cytologie : $n = 3$.

δ) Groupe Pritchard et Baker, ou sous-genre *Pritchardinychus* Tuttle et Baker : une seule espèce étudiée *O. pemphisi*.

Morphologie : petite taille relative.

Biologie : vit à la face inférieure des feuilles sur des toiles assez abondantes. Les adultes examinés à un faible grossissement ont l'aspect de ceux du genre *Eotetranychus*. Les œufs sont fixés au substrat.

Cytologie : $n = 3$.

Le genre *Oligonychus* très hétérogène, comprend finalement par rapport aux autres *Tetranychini* une majorité d'espèces peu évoluées. Nous n'avons pas pu décider de son fractionnement en sous-genres, car cela nécessiterait une étude spéciale et entre autres, l'examen cytogénétique d'un bien plus grand nombre d'espèces. Un fait apparaît en tout cas très nettement, c'est que si le groupe *Pritchardi* est certainement le plus évolué, le groupe *Ununguis* est loin d'être le plus primitif.

2) Genre *Panonychus* Yokoyama.

Nous avons examiné les 2 espèces qui ont la plus grande importance économique : *P. citri* et *P. ulmi*. Elles sont morphologiquement très voisines, mais diffèrent par leur biologie et leur couleur. Du point de vue répartition géographique, *P. citri* existe dans la plupart des zones de culture d'agrumes du monde, tandis que *P. ulmi* vit sur les rosacées de la zone tempérée.

Morphologie : l'empodium a subi une évolution semblable à celle du genre *Oligonychus*, cependant, il y a eu ici conservation des 2 paires de soies para-anales.

Biologie : si *P. citri* vit à la face supérieure des feuilles et sur les fruits, *P. ulmi* vit davantage à la face inférieure des feuilles. *P. ulmi* hiverne sous forme d'œufs en diapause sur les rameaux, alors que pour *P. citri* les générations se succèdent toute l'année dans des zones aux hivers doux.

P. citri secrète davantage de soie que *P. ulmi* qui ne tisse que quelques fils sur les œufs.

Cytologie : $n = 3$.

3) Genre *Anatetranychus* Womersley.

Une seule espèce examinée : *Anatetranychus tephrosiae*.

Morphologie : la griffe empodiale est dépourvue de soies proximo-ventrales. Particularité de cette espèce : l'extrémité de la griffe se subdivise dans sa partie distale.

Biologie : vit à la face supérieure des feuilles avec des toiles très abondantes. Les œufs sont fixés au substrat.

Cytologie : $n = 3$.

4) Genre *Eotetranychus* Oudemans.

Toutes les espèces sont morphologiquement très homogènes, l'empodium a, du point de vue fonctionnel, la même valeur que celui qui caractérise le genre *Tetranychus*. Contrairement à ce qui s'était produit pour le genre *Oligonychus* les caractères morphologiques que l'on a tenté d'utiliser pour regrouper les très nombreuses espèces ne paraissent pas avoir de valeur phylogénétique.

Biologie et Cytologie : Toutes les espèces présentent là aussi un point commun : la vie à la face inférieure des feuilles. L'examen des caryotypes nous a permis de retrouver la même série de nombres chromosomiques que dans le genre *Oligonychus* : $n = 2$, $n = 4$, $n = 3$ avec en plus une espèce à $n = 5$.

α) Espèces à nombre haploïde $n = 2$: *E. befandrianae*, *E. sakalavensis* et *E. tulearensis*, tissent une toile juste suffisante pour recouvrir des groupes d'œufs à pointe apicale nette et déposés sur le substrat.

β) Espèces à nombre haploïde $n = 4$: *E. carpini* et *E. tiliarum* sont originaires de la zone tempérée, elles passent l'hiver à l'état de femelles en diapause et tissent davantage de toiles.

γ) Espèces à nombre haploïde $n = 3$: *E. imerinae*, *E. friedmanni*, *E. roedereri*, *E. paracybelus*, *E. rinorea* et *E. grandis* sont toutes originaires de Madagascar, de petite taille, à l'exception de *E. grandis*. Elles déposent leurs œufs pourvus d'une petite pointe sur le substrat ou les laissent en suspension dans d'abondantes toiles. *E. grandis* a des œufs ronds et les laisse tous suspendus dans ses toiles.

δ) Espèce à nombre haploïde $n = 5$: *E. ranomafanae* se distingue des autres espèces par ses adultes de couleur rouge, alors que toutes les autres *Eotetranychus* sont jaunes. Les toiles sont très abondantes.

5) Genre *Neotetranychus* Trägårdh.

Nous avons examiné la seule espèce du genre : *N. rubi*.

Morphologie : l'empodium nous paraît moins bien adapté que celui du genre précédent, à la progression le long des toiles.

Biologie : vit à la face inférieure des feuilles. Les femelles hibernent et il s'agit vraisemblablement d'une vraie diapause.

Cytologie : $n = 7$. C'est le nombre haploïde le plus élevé de la famille.

6) Genre *Schizotetranychus* Trägårdh.

Genre proche du genre *Eotetranychus* dont il est peut-être issu (PRITCHARD et BAKER, 1955). 2 espèces ont été examinées : *E. schizopus* et *S. australis*.

Morphologie : rappelle celle du genre *Eotetranychus* : l'empodium est ici fourchu et la chérotaxie des pattes est plus réduite ; les adultes sont également de petite taille.

Biologie : les toiles, disposées en 2 couches superposées, sont très abondantes. *S. schizopus* hiberne sous forme d'œufs en diapause.

Cytologie : *S. schizopus* a $n = 3$ et *S. australis* $n = 6$. *S. australis*, bien que de petite taille pourrait avoir une origine polyploïde.

7) Genre *Tetranychus* Dufour.

C'est apparemment le genre le plus évolué et aussi celui qui a la plus grande importance économique, puisqu'il comprend de nombreuses espèces cosmopolites et polyphages.

Morphologie : il semble avoir beaucoup d'affinités avec le genre *Oligonychus* et a subi comme lui la suppression d'une paire de soies para-anales.

Biologie : toutes les espèces vivent à la face inférieure des feuilles d'angiospermes, les œufs sont ronds et suspendus dans des toiles. Les espèces de ce genre vivant dans la zone tempérée, passent l'hiver à l'état adulte.

Cytologie : si l'on tient compte des divisions proposées par PRITCHARD et BAKER : les résultats obtenus sont les suivants :

Groupe *tumidus* : *T. roseus* $n = 4$, *T. tumidus* $n = 6$;

Groupe *pacificus* : *T. panici* $n = 4$, *T. pacificus* $n = 3$;

Groupe *viennensis* : *T. viennensis* $n = 3$;

Groupe *desertorum* : *T. ludeni* $n = 3$;

Groupe *urticae* : *T. kaliphorae*, *T. hydrangeae*, *T. turkestani*, *T. neocaledonicus*, Complexe *T. urticae*, tous à $n = 3$.

Nous pensons que, comme pour le genre *Eotetranychus*, les critères morphologiques choisis pour la formation des groupes, n'ont pas une bonne valeur phylogénétique.

Si l'on se contente de ranger par contre, ces espèces d'après la classe de leur plante hôte, nous obtenons :

Plantes hôtes monocotyledones : *T. roseus* et *T. panici* $n = 4$. Plantes hôtes dicotyledones : *T. viennensis*, *T. pacificus*, *T. ludeni*, *T. kaliphorae*, *T. hydrangeae*, *T. turkestani*, *T. neocaledonicus*, complexe *T. urticae*, tous à $n = 3$ et enfin *T. tumidus* à $n = 6$.

Si l'on pouvait démontrer que les phénomènes de polyploïdie ne sont pas impossibles, chez les tétranyques : *T. tumidus* avec $n = 6$ pourrait provenir d'une polyploïdie récente. Les représentants de cette espèce sont en effet de plus grande taille que les autres *Tetranychus* et il existe parmi les populations une forte proportion d'animaux aberrants du point de vue sexuel.

b) Relation entre les genres de *Tetranychini*.

Nous avons schématisé (fig. 2) les relations qui, pensons-nous, existent entre les grands genres de *Tetranychinae* que nous venons d'étudier, de façon à mettre en évidence les 2 grands phylums de *Tetranychini*. Il est bon de préciser qu'il ne s'agit pas d'un arbre phylogénétique car nous ne croyons pas que les *Tenuipalpoidini* soient les ancêtres des *Eurytetranychini*, ni que les *Tetranychini* dérivent des *Eurytetranychini*. Si nous devons tracer un tel arbre, il faudrait considérer les *Tenuipalpoidini* et les *Eurytetranychini* comme des rameaux d'un tronc principal aboutissant aux *Tetranychini*.

Pour la tribu des *Tetranychini*, classiquement, on considérerait comme essentiel le fait de la disparition d'une paire de soies anales dans les genres *Oligonychus* et *Tetranychus* pour affirmer,

ou laisser entendre le haut degré d'évolution de ces groupes. En faisant intervenir d'autres notions, nous nous apercevons qu'en réalité, il y aurait 2 phylums dans cette tribu, l'un aboutissant au genre *Tetranychus*, l'autre au genre *Eotetranychus*. Le phylum aboutissant au genre *Tetranychus* serait caractérisé par la suppression des soies para-anales ; les tétranyques du type *Oligonychus* représenteraient une étape intermédiaire sur cette voie, sans pour autant que les *Oligonychus* actuels soient les ancêtres directs des *Tetranychus* actuels.

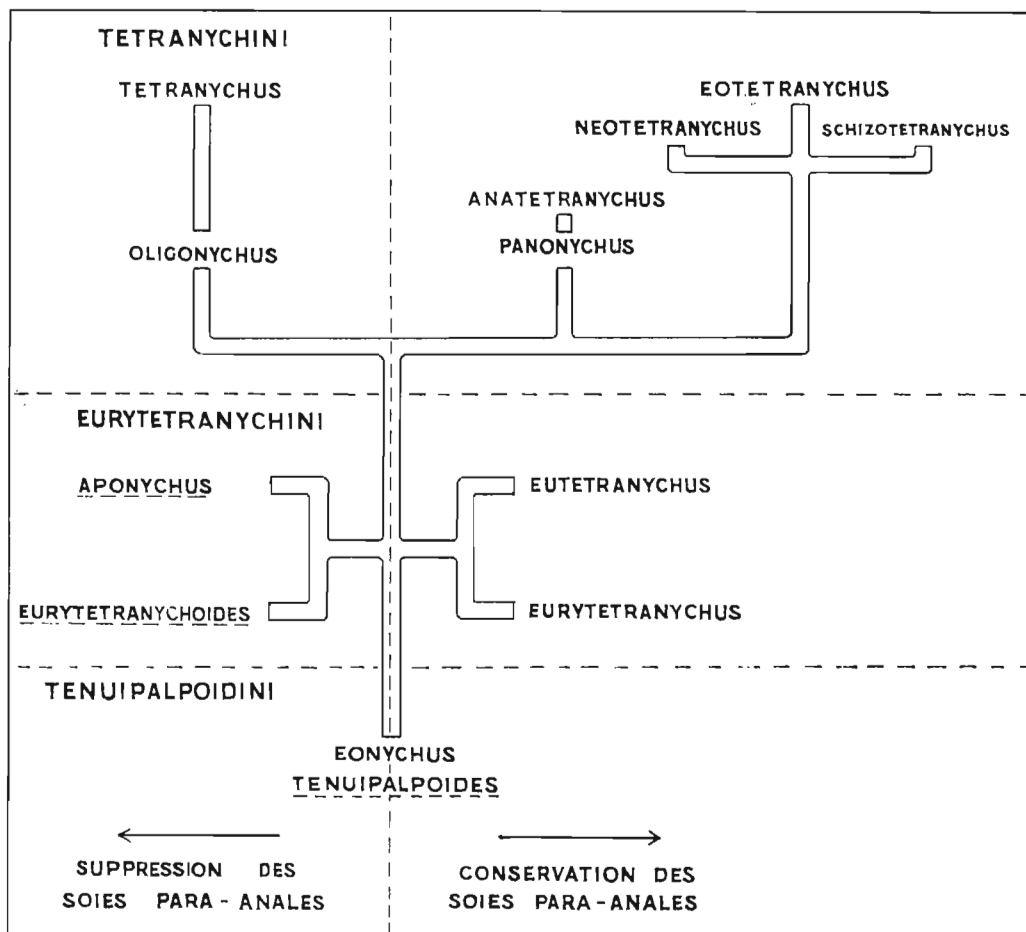


FIG. 2 : Schématisation des relations phylogénétiques existant entre les genres de *Tetranychinae*, cités au cours de cette étude, mettant en évidence les 2 grands phylums de *Tetranychini*.

(Les noms des genres, qui n'ont pas été étudiés du point de vue cytogénétique, sont soulignés d'un pointillé).

Le genre *Eotetranychus*, aussi évolué que le genre *Tetranychus*, serait l'aboutissement d'un phylum qui aurait conservé ses soies para-anales.

La situation est évidemment compliquée du fait que pour chaque genre, les espèces ne présentent pas le même degré d'évolution.

1) Phylum marqué par la suppression des soies para-anales.

La majorité des espèces du genre *Oligonychus* est peu évoluée, tandis que toutes celles du genre *Tetranychus* le sont.

Les affinités entre les 2 genres sont nombreuses : la forme générale du corps et la taille sont comparables ; l'empodium du genre *Tetranychus* dérive, comme nous l'avons vu, de celui du genre *Oligonychus*. Du point de vue cytogénétique, il est intéressant de noter que les espèces du groupe *Pratensis* (*Oligonychus*) ont pour nombre chromosomique $n = 4$ comme les 2 espèces examinées du genre *Tetranychus* vivant aussi sur monocotylédones.

2) Phylum marqué par la conservation des soies para-anales.

En plus du genre *Eotetranychus*, ce phylum comprendrait les genres : *Panonychus* et *Anatetranychus* d'une part, et, très proches du genre *Eotetranychus*, les 2 genres : *Neotetranychus* et *Schizotetranychus*, d'autre part.

Le genre *Panonychus* aurait subi une évolution parallèle à celle du genre *Oligonychus*. On le considère généralement comme très primitif, mais s'il nous fallait situer *P. ulmi* et *P. citri* par rapport aux espèces du genre *Oligonychus*, nous les placerions parmi les *Oligonychus* les plus évolués. Les nombreux cas de résistance aux insecticides et acarides cités en littérature à leur propos, laissent à penser qu'il s'agit d'espèces qui sont loin d'avoir épuisé toutes leurs possibilités évolutives.

Le genre *Anatetranychus*, par sa morphologie, son comportement et son caryotype semble dériver du genre *Panonychus* ou tout au moins, en être très proche.

Le genre *Eotetranychus*, bien qu'évolué est tout de même moins homogène que le genre *Tetranychus* ; si nous avions à le situer à l'échelon de la tribu, nous le placerions tout de suite après le genre *Tetranychus*.

Les genres *Neotetranychus* et *Schizotetranychus* enfin, sont très voisins du genre *Eotetranychus*. La forme de l'empodium étant l'élément essentiel pour les distinguer. En l'absence de preuves bien précises, nous nous contenterons de situer leur origine au même niveau que celle du genre *Eotetranychus*.

CONCLUSION.

Il apparaît, que l'étude cytogénétique d'un certain nombre d'espèces de *Tetranychidae*, complète harmonieusement d'autres considérations d'ordre biologique et morphologique, pour donner une idée de la phylogénie de ces acariens.

Il serait bien entendu séduisant, d'admettre l'hypothèse de la polyploïdie pour expliquer les relations qui existent entre les différents caryotypes, mais, nous avons vu (HELLE, GUTIERREZ et BOLLAND, 1970) que cela présentait de sérieuses difficultés. Il faudrait notamment savoir, si une femelle tétraploïde peut produire des mâles diploïdes. Il faudrait aussi passer de l'observation à l'expérimentation, en croisant des espèces voisines, pour vérifier si hybridation et allopolyploïdie peuvent effectivement se produire.

En ce qui concerne les *Bryobiinae*, nous sommes arrivés à la conclusion que la tribu la moins évoluée était celle des *Bryobiini*, la plus évoluée, celle des *Petrobiini*, tandis que les *Histrichonychini* représentaient un stade intermédiaire. Pour avoir davantage de précisions sur la situation des genres, il serait nécessaire d'examiner un plus grand nombre d'espèces de cette sous famille.

Pour les *Tetranychinae*, nous pouvons nous permettre de classer les tribus avec plus d'assurance, et même, de proposer des relations phylogénétiques entre les genres. Il aurait bien sûr, été préférable d'étudier davantage d'espèces pour obtenir davantage de précisions sur ces rela-

Cette étude a été partiellement financée par la Fondation Néerlandaise pour le Développement de la Recherche Tropicale (W.O.T.R.O.).

tions. Cela nous aurait peut-être également permis de subdiviser les genres hétérogènes d'une façon plus valable. A ce propos, il semble que très souvent les critères morphologiques choisis pour découper ces genres, n'aient aucune valeur phylogénétique, même s'ils constituent quelquefois un élément intéressant pour la distinction des espèces.

Nous noterons enfin, que l'étude du degré d'évolution d'un groupe, peut présenter un intérêt pratique, puisque ce sont, en définitive, les espèces les plus évoluées qui ont le plus fort potentiel évolutif et sont, par conséquent, les plus susceptibles d'être polyphages ou cosmopolites. C'est aussi parmi ces espèces que l'on note les cas les plus fréquents de résistance aux acaricides.

RÉSUMÉ.

Les auteurs, après un rappel de quelques particularités de la reproduction chez les *Tetranychidae*, présentent 2 tableaux résumant les résultats de l'examen de la garniture chromosomique de 59 espèces de cette famille. Ces tableaux sont commentés et un schéma des relations possibles entre les différents caryotypes est proposé.

A ces renseignements d'ordre cytogénétique, sont ensuite associées des notions relevant de la morphologie, de la physiologie et de l'éthologie, afin de tenter d'établir des relations phylogénétiques entre les grands groupes.

Il est conclu que, pour la sous-famille des *Bryobiinae*, la tribu la moins évoluée est celle des *Bryobiini*, suivie de celle des *Histrichonychini*, la plus évoluée étant celle des *Petrobiini*. Pour la sous-famille des *Tetranychinae* : les *Tenuipalpoidini* sont plus primitifs que les *Eurytetranychini*, les *Tetranychini* étant les plus évolués.

Un schéma des relations entre les genres de *Tetranychini* étudiés conduit à penser que cette tribu comporte 2 phylums aboutissant, l'un au genre *Eotetranychus*, l'autre au genre *Tetranychus*.

SUMMARY.

After an introductory recapitulation of some particularities of the reproduction in *Tetranychidae*, the authors present 2 tables containing the results of investigations on the chromosome complement in 59 species of this family. The tables are also provided with comments and a scheme of possible relations between the different caryotypes is suggested.

In addition to the discussion of cytogenetics, notes are also made on the morphology, physiology and ethology in order to try to establish phylogenetical relationships between the main groups of the family. As for the subfamily *Bryobiinae*, it is thus concluded that its most primitive stage is represented by the tribe *Bryobiini*, followed directly by *Histrichonychini*. The *Petrobiini*, on the other hand, represents its highest developed tribe. In the subfamily *Tetranychinae*, however, *Tenuipalpoidini* are more primitive than *Eurytetranychini* and the most advanced evolutionary stage is represented by *Tetranychini*.

Finally, a diagram of relations between the genera of *Tetranychini*, as investigated in the present paper, suggests that this tribe consists of 2 different phyla, the development of which has lead each to the genus *Eotetranychus* and *Tetranychus* respectively.

REFERENCES

- ANDERSON (N. H.), MORGAN (C. V. G.), 1958. — Life-histories and habits of the Clover Mite, *Bryobia praeliosa* Koch, and the Brown Mite *B. arborea* M. and A., in British Columbia (Acarina : *Tetranychidae*). — *Canad. Ent.*, **90** : 23-42.
- BOUDREAUX (H. B.), 1963. — Biological aspects of some phytophagous mites. — *Ann. rev. Ent.*, **8** : 137-154.
- DOBZHANSKY (T.), 1953. — Genetics and the origin of species. — Columbia Univ. Press, New-York 3rd ed. : 364 p.

- EWING (A. W.), MANNING (A.), 1967. — The evolution and genetics of insect behaviour. — Ann. rev. Ent., **12** : 471-494.
- HELLE (W.), 1965 *a.* — Resistance in the Acarina : Mites. — Adv. in Acarology **2** : 71-93.
- 1965 *b.* — Population genetics of arrhenotokous mites. — Boll. Zool. Agr. Bachicoltura, **7** : 219-225.
- HELLE (W.), BOLLAND (H. R.), 1967. — Karyotypes and sex-determination in spider mites (*Tetranychidae*). — Genetica, **38** : 43-53.
- HELLE (W.), VAN ZON (A. Q.), 1967. — Rates of spontaneous mutation in certain genes of an arrhenotokous mite, *Tetranychus pacificus*. — Ent. exp. appl., **10** : 189-193.
- HELLE (W.), GUTIERREZ (J.), BOLLAND (H. R.), 1970. — On sex-determination and Karyotypic evolution in Tetranychidae. — Genetica **41** (1) : 21-32.
- HUFFAKER (C. B.), VRIE (M. v. d.), MCMURTRY (J. A.), 1969. — The ecology of Tetranychid Mites and their natural control. — Ann. rev. Ent., **14** : 125-174.
- KIAUTA (B.), 1969. — Studies on Karyotypic evolution in Odonata. — Thèse de doctorat. Univ. Utrecht : III p.
- LEES (A. D.), 1955. — The physiology of diapause in arthropods. — Cambridge Univ. Press : 151 p.
- MATHYS (G.), 1957. — Contribution à la connaissance de la systématique et de la biologie du genre *Bryobia* en Suisse Romande. — Bull. Soc. ent. Suisse, XXX (3) : 189-284.
- OLIVER (J. H.), 1964. — Comments on Karyotypes and sex-determination in the Acari. — Acarologia VI (H. S.) : 288-293.
- OLIVER (J. H.), NELSON (B. C.), 1967. — Mite chromosomes : an exceptionally small number. — Nature, **214** : 809.
- PRITCHARD (A. E.), BAKER (E. W.), 1955. — A revision of the spider mite family Tetranychidae. — Pac. Coast. ent. Soc. : 472 p.
- SCHRADER (F.), 1923. — Haploidie bei einer Spinnmilbe. — Arch. mikrosk. Anat., **97** : 610-622.
- SUOMALAINEN (E.), 1962. — Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. — Ann. rev. Ent. (7) : 349-366.
- TUTTLE (D. M.), BAKER (E. W.), 1968. — Spider mites of Southwestern United States and a revision of the family *Tetranychidae*. — Univ. Arizona Press. 143 p.
- WOOLEY (T. A.), 1961. — A review of the phylogeny of mites. — Ann. rev. Ent., **6** : 263-284.