

Les Palpigrades : quelques aspects morpho-biologiques

par B. CONDÉ*

Abstract

The Palpigrads: on some morphobiological aspects. — A review of some morphological and biological aspects of the Palpigrads, including cave adaptation and possible marine origin from the sea-shore to the wet and fissured soil. Biotops and methods of collecting, glands, sexual dimorphism, sex-ratio and postembryonic stages are discussed.

Introduction

Découverts en Sicile, aux environs de Catane, les Palpigrades furent décrits par GRASSI et CALANDRUCCIO (1885), puis par GRASSI (1886) qui fondèrent pour *Koenenia mirabilis*, l'espèce la plus répandue dans la région méditerranéenne, l'ordre des Microteliphonida; THORELL (1888) préféra à ce nom celui de Palpigradi (Palpigradida) qui fut presque unanimement accepté. Le nom de genre *Koenenia* étant préoccupé (*Koenenia* Beushausen, 1884, Mollusque), PETRUNKEVITCH (1955) lui substitua celui d'*Eukoenenia* Börner, 1901 (sous-genre de *Koenenia* à l'origine) comme type de la famille des Eukoeneniidae. En 1890, HAASE avait créé la famille des Sternarthronidae pour son *Sternarthron zitteli*, du Jurassique de Solenhofen (sternites prosomiens II et III libres). Un second fossile, *Paleokoenenia mordax* Rowland & Sisson, 1980, de l'Arizona (onyx marble, ? Pliocène), fut assigné par ses auteurs aux Eukoeneniidae (fusion des sternites en un deuto-tritosternum)¹.

Les 53 espèces actuelles se rapportent à deux types essentiels : *Prokoenenia* Börner, 1901 (4 espèces), pourvue de 3 paires de vésicules coxales aux sternites IV-VI de l'opisthosome, et *Eukoenenia* (41 espèces) qui en est privée comme les trois autres

* Adresse de l'auteur: Université de Nancy I, Zoologie approfondie, 34, rue Sainte-Catherine, 54000 Nancy.

1. L'appartenance aux Palpigrades de *Sternarthron*, long de 14mm, est incertaine et son étude devrait être reprise avec les techniques actuelles d'examen; *Paleokoenenia*, en revanche, est très semblable aux formes modernes par la taille, 1,7-2,4mm, et la morphologie (ROWLAND & SISSON 1980).

genres qui lui sont très proches : *Allokoenia* Silvestri, 1913, monotypique; *Koeneiodes* Silvestri, 1913, 5 espèces; *Leptokoenia* Condé, 1965, 2 espèces.

Tous les Palpigrades modernes ont un habitus semblable², le corps étant seulement plus ou moins allongé et étroit, et les appendices plus ou moins longs et grêles; la taille est minuscule (moins de 2mm, sauf exception, pour les adultes, sans le flagelle); tous sont aveugles, de couleur blanchâtre, certaines parties ambrées, là où la cuticule est épaissie (chélicères, articulations etc.), aucun pigment n'est connu; respiration cutanée, on a supposé, mais sans preuves, que les vésicules coxales pourraient remplir une fonction respiratoire (lung sacs de RUCKER, 1901); on admet généralement que la présence de ces vésicules est un caractère primitif (homologues d'appendices opisthosomiens, HAMMEN 1977), mais on ignore si *Sternarthron* et *Paleokoenia* en étaient pourvus ou non. Régime alimentaire inconnu; l'opinion de HAMMEN (1977) selon laquelle l'ingestion d'aliments solides et une digestion interne pourraient exister est en désaccord avec la conclusion de MILLOT (1942): «ce sont des aliments déjà liquéfiés qui sont avalés»; en fait, aucun élément reconnaissable ne se trouve dans la bouillie qui remplit le tube digestif³.

Biotopes endogés et collecte

Un peu plus des 2/3 des espèces de Palpigrades (38) mènent une existence endogée, jusqu'à des profondeurs dépassant un mètre, la plupart dans la zone intertropicale des deux mondes; quelques unes peuplent aussi les zones tempérées chaudes adjacentes (entre les 45° parallèles N et 35° S) où elles sont vraisemblablement rélictaires.

Tous les sols suffisamment fissurés leur conviennent; ceux des forêts ou des haies, riches en humus et en débris végétaux, peuvent leur être exceptionnellement favorables (RUCKER 1903: 216), mais les friches, les prairies, les cultures (plantations), les parcs, jardins et serres, et même les alluvions ou plages marines en ont livré. Cependant, leur densité étant rarement élevée, leur récolte est le plus souvent aléatoire, ce qui explique leur rareté dans les collections et le fait que beaucoup d'espèces ne sont connues que par un petit nombre d'exemplaires, parfois un seul. Pour la même raison, il n'est pas aisé de rassembler des individus vivants en vue d'un élevage. La principale difficulté, surtout en région tropicale ou équatoriale, consiste à découvrir des niches qui conservent tout au long de l'année le degré hygrométrique, compris entre des limites précises, qui réponde aux exigences des Palpigrades. En raison des déplacements verticaux circadiens des faunes endogées, les meilleures récoltes se font avant midi.

Parmi les méthodes globales, le lavage de sol (flottation) paraît préférable au tri sur entonnoir Berlese ou appareil Winkler-Moczarski, opération au cours de laquelle les animaux risquent de se déshydrater. Il convient de rappeler cependant le cas d'*Eu. improvisa*, de Guyane, qui a été extraite deux mois après le prélèvement de l'échantil-

2. Comparé à celui d'un Télyphonide ou d'un Schizomide en miniature.

3. P. WEYGOLDT (comm. pers.) qui a élevé pendant quelques semaines des Palpigrades non déterminés, récoltés dans une serre de Freiburg, a constaté la capture et le transport par les chélicères de petits Collemboles.

lon de terre, alors que celui-ci était sec et très dur (CONDÉ 1979a); une femelle adulte d'*Eu. mirabilis* a été obtenue, en 1982, dans le triage, à Genève, d'un échantillon de sol de Grèce (Att. 82/83), ce qui n'était encore jamais arrivé.

La récolte à vue, à l'aide d'un pinceau, sur les pierres enfoncées ou incluses dans le sol, éventuellement sous des pots de fleurs, des briques, des morceaux de bois etc., est la plus performante et souvent la seule qui donne satisfaction⁴. J'ai ainsi pris jusqu'à 7 exemplaires à l'heure dans un jardin ombragé de Basse-Egypte, mais les moyennes horaires sont généralement beaucoup plus faibles, même pour le plus expérimenté des chercheurs et dans des biotopes favorables (REMY 1958): 0,41 à l'heure à Madagascar (sur 184 individus), 1 à la Réunion (sur 152 ind.), 3,25 à Maurice (sur 260 ind.); au Gabon, un séjour de 4 mois et l'exploration d'une centaine de stations forestières ne m'ont permis de collecter que 7 spécimens sur de petites pierres incluses dans les talus argileux de la piste, vers 1 000 m d'altitude (CONDÉ 1979b).

Les collectes sur les plages marines sont des acquisitions récentes: Madagascar, 1952, *Eukoenia* sp. (REMY dét.); île Sarad Sarso, mer Rouge, 1964, *Leptokoenia gerlachi* Condé; Pointe-Noire, Congo, 1965, *Leptokoenia scurra* Monniot; Mindonoro, Philippines, 1979, *Koeniodes deharvengi* Condé. Le spécimen des Philippines provient d'un lavage de sable à 2,50 m du rivage et 35-40 cm de profondeur, juste au-dessus du niveau de la nappe d'eau saumâtre interstitielle; les autres ont été obtenus en filtrant l'eau pénétrant dans les puisards de Chappuis creusés dans le sable de la plage, vers la limite supérieure du flot. Particulièrement intéressantes sont les observations de Mme F. MONNIOT (1966) qui a constaté que les *Leptokoenia*, remises dans l'eau peu dessalée dans laquelle elles avaient été capturées, «...s'agrippaient aux grains de sable, nageaient avec leurs pattes, sans mouvements désordonnés», alors que les autres Palpigrades ne peuvent pas, en principe, «se mouiller»; une surface d'eau constitue donc un piège pour ces animaux.

Biotopes hypogés et évolution

L'existence de Palpigrades dans les grottes fut établie par PEYERIMHOFF qui décrivit coup sur coup *Eukoenia spelaea* (1902), des Alpes de Provence, *E. draco* (1906), de Majorque et *E. hispanica* (1908) des Pyrénées espagnoles. Cet auteur fut frappé par la grande taille des spécimens: 2 mm sans le flagelle pour *hispanica*, 2,2 mm (4 mm, flagelle compris) pour *spelaea*, 2,8 mm sans le flagelle pour *draco* qui est encore le plus grand Palpigrade connu. Il y ajouta (1908) «l'élongation extrême des membres» et «l'augmentation du nombre de fuseaux latéraux du céphalothorax» et, en conclusion, «cet ensemble de faits incline à considérer les *Koenia spelaea*, *draco* et *hispanica* comme de véritables troglobies». Suite à ces remarques pertinentes, il est regrettable que la distinction proposée entre espèces «cavernicoles» et «terricoles» soit fondée sur un critère propre à de rares espèces endogées seulement (pinceau médian de phanères sur certains sternites). Il n'en reste pas moins vrai que si l'espèce «terricole» *E. mirabilis* pénètre parfois dans la partie profonde des grottes (îles d'Ikaria, Cythère, Crète et deux grottes du Gard [inédit]), les cavernes, ou tout

4. Il faut compter, bien entendu, avec l'agilité et la vitesse des Palpigrades qui courent en zig-zag, le flagelle souvent dressé, dès qu'ils se trouvent à l'air libre, et disparaissent dans la moindre fissure.

au moins les fissures profondes, abritent des espèces particulières qui toutes appartiennent au genre *Eukoenenia* et dont certaines au moins présentent tout ou partie des caractères soulignés par PEYERIMHOFF; une seule de celles-ci (*spelaea*) a été rencontrée exceptionnellement dans le domaine endogé en Slovénie (entrée de grotte), en Basse-Autriche (xérotherme) et au Tyrol (Kaisergebirge) vers 1 100m d'altitude⁵.

Dans le tableau ci-dessous, les espèces trouvées dans les grottes sont classées d'après le nombre d'éléments de leurs organes latéraux⁶.

Nombre d'éléments	Espèce ou sous-espèce	Origine	Observations
10	<i>patrizii</i> Condé, 1956	Sardaigne	holotype femelle
8	<i>draco</i> Peyer., 1906	Majorque	holotype femelle
»	<i>draco zariquieyi</i> Condé, 1951	Catalogne	holotype femelle
»	<i>hispanica</i> Peyer., 1908	Huesca	holotype mâle
6	<i>remyi</i> Condé, 1974	Herzégovine	holotype femelle, à droite
»	<i>spelaea</i> Peyer., 1902	Alpes de Provence	cotype mâle, à gauche
5	<i>spelaea</i> Peyer., 1902	Alpes de Provence	cotype mâle, à droite
»	<i>pyrenaica</i> Hansen, 1926	Hautes Pyrénées	holotype mâle
»	<i>bouilloni</i> Condé, 1980	Ariège	holotype mâle
»	<i>vagvoelgyii</i> Szalay, 1956	Hongrie (Aggtelek)	types mâle et femelle
4	<i>spelaea</i> Peyer., 1902	Alpes de Provence	topotype femelle, à droite
»	<i>vagvoelgyii</i> Szalay, 1956	Hongrie (Aggtelek)	topotypes (en général)
»	<i>remyi</i> Condé, 1974	Herzégovine	holotype femelle, à gauche
»	<i>strinatii</i> Condé, 1977	Piémont	holotype mâle
3	<i>brolemanni</i> Hansen, 1926	Pyrénées Orientales	holotype femelle
»	<i>austriaca</i> Hansen, 1926	Slovénie	types mâle et femelle
»	<i>austriaca stinyi</i> Strouhal, 1936	Carinthie	holotype femelle
»	<i>austriaca styriaca</i> Condé & Neuh., 1978	Styrie	holotype mâle
»	<i>spelaea strouhali</i> Condé, 1972	Tyrol	holotype femelle
»	<i>spelaea hauseri</i> Condé, 1974	Croatie	holotype femelle
»	<i>vagvoelgyii</i> Szalay, 1956	Styrie	avec <i>styriaca</i>
»	<i>juberthiei hellenica</i> Condé 1979a	Attique	holotype femelle
»	<i>juberthiei cytheriaca</i> Condé, 1979a	Cythère	holotype femelle
»	<i>pretneri</i> Condé, 1977	Dalmatie	holotype mâle
»	<i>bonadonai</i> Condé, 1979a	Alpes Maritimes	holotype mâle
»	<i>brignolii</i> Condé, 1979a	Pouilles	holotype femelle
?»	<i>orghidani</i> Condé & Juberthie, 1982	Cuba	holotype femelle
(minimum) 2	<i>juberthiei</i> Condé, 1974	Liban	holotype mâle

5. Un immature *A* du complexe *spelaea-austriaca* (CONDÉ 1972).

6. Les *Eukoenenia* endogées adultes ont 1 à 3 éléments (un quatrième asymétrique chez le type de *E. improvisa* Condé) à chaque organe latéral, à l'exception d'*E. depilata* Remy, qui en possède 6. Parmi les autres genres, *Prokoeenenia* a 3 à 5 éléments, *Koeleniodes* 1, 3 ou 4, *Leptokoenenia* 2 et *Allokoenenia* 1.

En dehors des asymétries individuelles (5/6, 4/6, 5/4 etc.), on constate une variation de 3 à 6 éléments chez les adultes du complexe *spelaea-vagvoelgyii* qui présente la plus vaste répartition le long de l'arc alpin, de l'Ardèche (*spelaea*, forme type, inédit) au karst d'Aggtelek (*vagvoelgyii*). Les individus à 5 éléments (parfois 4 ou 6) ne sont connus que dans des populations des extrémités de l'aire, ceux des stations intermédiaires n'en ayant pas plus de 3; les immatures *A* correspondants ont respectivement 2+3 ou 4+4 éléments, et 1+1 seulement. Le nombre de dents aux mors des chélicères des adultes (8 ou 9) varie indépendamment; il est de 8 dans les stations françaises (*spelaea* types), de 9 en Hongrie (*vagvoelgyii* types) et de 8 ou 9, avec 3 éléments aux organes latéraux, dans les localités intermédiaires. Pour la commodité, on pourrait désigner les populations par les sigles 8+5, 8+3, 9+3, 9+5⁷.

C'est une population de type 8+3 que F. RESSL a découverte dans un flot xéothermique en Basse-Autriche, à la face inférieure de galets enfoncés dans l'humus d'une lande à bruyères (inédit). Comme les Palpigrades s'y rencontrent en abondance, mais seulement au printemps et à l'automne, on peut considérer qu'il s'agit d'un milieu souterrain superficiel temporaire, les périodes les plus chaudes et les plus froides étant vécues dans les fissures profondes. Les exigences hygrométriques et thermiques des Palpigrades, en particulier des espèces cavernicoles en Europe, appuient l'hypothèse d'une origine tropicale des lignées actuellement confinées dans le domaine souterrain profond des zones tempérées. Aucune espèce n'est proche parente des deux formes endogées les plus communes en Europe méridionale et qui forment le complexe *mirabilis-berlesei*⁸.

Hors d'Europe, Cuba mis à part, *Eu. hanseni* Silv. a été mentionnée comme abondante dans les débris organiques du couloir principal du Sótano de la Tinaja au Mexique (REDDELL & MITCHELL 1971: 149); un Palpigrade inconnu, long de 2mm environ, sans le flagelle, a été récolté dans une grotte du Pendjab (Simla Hills), puis perdu (CONDÉ 1957); un autre est cité parmi les «cave adapted animals» de Malheur Cave (Oregon), un conduit dans la lave long de 956m environ (BENEDICT and al. 1980) et T.S. BRIGGS (comm. pers. 1981) en a pris dans deux grottes de la Sierra Nevada (Californie). Enfin, un «Palpigrado Gen. *Koennenia* sp.» est mentionné de l'intérieur de la Cueva de Kef Aziza, au Maroc, dans le compte rendu de l'expédition «Atlas 68» (CANALS y VIÑAS 1969); il ne m'a pas été possible de trouver une trace matérielle de cette capture, malgré l'aide du Dr. C. RIBERA (Université de Barcelone) et du Dr. O. ESCOLA (Musée de Zoologie de Barcelone).

Presque toutes les récoltes dans les cavernes ont été faites à vue et, pour la plupart, au hasard de visites qui n'avaient pas pour objectif la découverte de Palpigrades. C'est peut-être ce qui explique le caractère exceptionnel des trouvailles: 4 spécimens en 74 ans dans les Pyrénées, 2 à 27 ans de distance à Cuba, un seul par grotte le

7. *E. vagvoelgyii* a été considéré comme une sous-espèce de *E. austriaca* par DOZSA-FARKAS et LOKSA, mais j'ai fait remarquer (1972: 154) que cette forme était plus voisine de *spelaea* que d'*austriaca* et j'ai donc proposé de la nommer *spelaea vagvoelgyii* stat. nov. Cependant, étant donné la présence de 9 dents aux mors des chélicères (8 chez les types de *spelaea*), il faudra peut-être lui restituer son rang spécifique.

8. La troisième espèce endogée, *Eu. subangusta* Silvestri, 1905, d'Italie méridionale, n'a jamais été revue, à moins qu'elle ne soit identique à *Eu. florenciae* Rucker, 1903, du Texas, SILVESTRI ayant précisé qu'il serait nécessaire de comparer minutieusement les spécimens texans aux italiens. *Eu. florenciae* qui est à présent sub-cosmopolite est connue, dans la zone qui nous intéresse ici, d'Afrique septentrionale (sous *hanseni* Silvestri, 1913) et des serres du Muséum de Paris (sous *buxtoni* Berland, 1914).

plus souvent. Parfois, les animaux ont été vus déambulant sur un plan de calcite (Moila Swallet, Pendjab) ou une paroi stalagmitée (Traou de Guille, Alpes de Provence; Cueva de Bellamar, Cuba), mais le plus souvent, ils se tenaient sous des plaques de rétraction d'argile, des plaques calcaires, des pierres, cailloux, débris de poterie préhistorique (grotte du Deroc, Ardèche), fragments de bois pourri etc.

En conséquence, sur les 15 espèces cavernicoles répertoriées plus haut, 11 ne sont connues que par un holotype adulte (6 mâles, 5 femelles); *juberthiei* (avec 2 sous-espèces) et *brignolii* sont fondées chacune sur 1 mâle et 2 femelles; seuls les représentants du complexe *spelaea-austriaca* (incl. *vagvoelgyii*) ont donné lieu à des récoltes relativement abondantes. Il faut rappeler en particulier celles d'*Eu. austriaca* faites par E. PRETNER et C. JUBERTHIE (15 exemplaires les XI-1961 et VII-1962) sur l'eau des bassins d'élevage, dans la partie de la Postojnska Jama aménagée en laboratoire (C. et L. JUBERTHIE 1963); la surface de l'eau «constitue un piège pour les animaux qui tombent du plafond de la grotte. Les animaux se maintiennent sur l'eau, mais ne peuvent s'y déplacer et leur immobilité contraste avec leur grande agilité sur le sol». D'autres espèces (*juberthiei*, *bouilloni*) ont également été recueillies sur l'eau des gours. *Eu. spelaea* a été retrouvée relativement souvent dans la station typique de St-Vincent-de-Mélan (AELLEN et STRINATI en 1976; LECLERC en 1981) ainsi que dans des grottes du Vercors (Isère, Drôme), de régions limitrophes (Ain, Haute-Savoie) et, récemment, sur la rive droite du Rhône, en Ardèche (SLAMA, LECLERC en 1978 et 1981).

Phylogénie

La maigreur du matériel disponible, en particulier le fait que 11 fois sur 15 un seul des sexes est connu, rend très incertain l'établissement d'une phylogénie. On peut néanmoins affirmer que deux lignées au moins sont à l'origine du peuplement des grottes: chez la première, le basitarse de la IV^e paire de pattes des adultes porte 7 phanères (exceptionnellement 5 chez *brignolii*); chez la seconde, le même article n'en possède que 4 par une simplification de type néoténique (les immatures *A* ont tous 3 phanères, la soie raide et la paire sternale distale; les immatures *B* ou *C* en ont 4 (la tergale en plus) ou 6 (la latéro-tergale et une sternale proximale en plus). A la première lignée se rapportent *draco*, *hispanica*, *patrizii*, *orghidani* et sans doute *brignolii*; la seconde rassemble pour l'instant toutes les autres espèces. La géonémie s'accorde assez bien avec cette division, les représentants de la première lignée ayant une répartition de type tyrrhénien (Sardaigne, Majorque, Catalogne, Huesca), avec deux stations extrêmes (Pouilles, Cuba); toutes les autres espèces occupent des localités au nord et/ou à l'est des précédentes.

Glandes de l'opisthosome

MILLOT (1942) a décrit, chez la femelle d'*Eu. mirabilis*, deux paires de glandes ventrales, logées dans des protubérances des sternites IV (g. v. ant.) et VI (g. v. post.); ces formations, déjà connues de HANSEN et de BÖRNER, avaient été prises pour des amas de corpuscules sanguins, en raison de leur aspect granuleux. Les glandes sont

surmontées d'un groupe de gros poils creux (3 à 6 en IV et 6, le plus souvent, en VI) qui forment les «pinceaux» caractéristiques, selon PEYERIMHOFF, des espèces terricoles. *Eu. berlesei* présente une disposition identique, avec 4 poils, le plus souvent, à chaque groupe. Les glandes ventrales antérieures et leurs phanères manquent chez tous les mâles du complexe et aussi chez de rares femelles de *mirabilis* (Colomb-Béchar, Porto et Madère). Une troisième espèce, *Eu. lawrencei* Remy, 1957, du Natal, montre aussi un dimorphisme sexuel du système glandulaire; ici, c'est la femelle et l'immatrice *B* seuls qui portent une rangée de 6 gros poils glandulaires, recourbés et rabattus vers l'avant, au sternite VI, comme dans les deux sexes du complexe *mirabilis-berlesei*; un court canal relie la base de chaque phanère à une grosse masse glandulaire, grossièrement trilobée et largement séparée de sa symétrique; les sternites IV et V présentent chacun une paire de petits massifs glandulaires latéraux, allongés transversalement, et surmontés chacun d'une paire de poils évecteurs (*a1*, *a2*) (CONDÉ 1981a). J'ai décrit (1980) un dispositif analogue chez l'immatrice *B* de Papouasie, rapporté à *Eu. cf. lawrencei* (3 poils évecteurs sur chaque massif en IV et V). J'ai encore représenté (1981c) un volumineux massif glandulaire indivis sous les 4 phanères épais, rabattus vers l'avant, du sternite VI de *Koeleniodes cf. frondiger*, immatrice *B*, de Papouasie.

En résumé, il semble bien que les glandes ventrales postérieures (VI) soient communes à la plupart des Palpigrades, à partir de l'immatrice *B* ou *C*, de même que les massifs sis dans les sternites IV et V (sous les phanères épais désignés par *a1*, *a2*, *a3*, *a4*); le groupe serré de phanères en IV, propre aux femelles du complexe *mirabilis-berlesei*, et l'absence de glandes en V chez les deux sexes doivent être considérés comme des modifications secondaires; il en est de même du volumineux complexe glandulaire dépendant du sternite IV chez l'adulte de certaines espèces de *Koeleniodes*.

En décrivant le mâle d'*Eu. mirabilis* (1948), j'ai fait connaître deux paires de glandes subsphériques, dépendant du premier volet génital (II^e segment), chacune reliée par un fin canal à la base d'un phanère creux, désigné par la suite sous le nom de «fusule». Ces formations ont été retrouvées chez tous les mâles de Palpigrades, seule la forme de la région basilaire de la fusule pouvant varier d'une espèce à l'autre. Chez sa *Prokoelenia millotorum*, REMY (1950) a décrit une troisième paire de glandes et de fusules, ces dernières situées à l'extérieur des deux paires habituelles. Il est possible, d'après la fig. 3 (1901) de RUCKER, que sa *P. wheeleri* possède aussi trois paires de fusules, de même que *P. californica* Silvestri (1913, fig. 1, 3, à faible échelle). Si *Prokoelenia* est réellement plus archaïque que les autres genres (présence de vésicules coxales), les trois paires de fusules représenteraient une condition primitive, la paire latéro-externe ayant été perdue au cours de l'évolution.

On ignore la nature des sécrétions émises par toutes ces glandes de la face sternale de l'opisthosome, dont la présence ou la disposition sont plus ou moins en corrélation avec le sexe du porteur, ce qui évoque un rôle dans la biologie sexuelle. MILLOT (1942) ne serait pas étonné qu'il s'agisse de soie, émise en fils très ténus, d'autant que la structure histologique des glandes étudiées rappelle certaines glandes séricigènes d'Aranéides.

Sex-ratio

La proportion des sexes chez une espèce donnée, selon la localité et/ou la saison, et d'une espèce ou d'un genre à l'autre, a été l'objet de quelques observations. Chez *Eu. mirabilis*, MILLOT (1942) cite 400 à 500 femelles pour 2 mâles seulement, encore sait-on aujourd'hui que les mâles en question, récoltés dans les Pouilles, appartiennent à l'espèce voisine *Eu. berlesei* Silv. Avant cette mise au point due à REMY (1949), j'avais décrit de Banyuls-sur-Mer, en 1948, le premier mâle authentique de *Eu. mirabilis*. Depuis, les mâles se sont montrés moins rares, dans certaines régions au moins: 12/52 en Afrique septentrionale, 9/23 en Grèce et îles voisines (CONDÉ 1976). La situation serait inverse chez *Prokoenenia wheeleri* où, selon RUCKER (1901, 1903), les mâles prédominent à certaines périodes (automne notamment). Une situation remarquable est présentée par le complexe *Eu. florentiae* Rucker-hanseni Silv. deux «espèces» qui paraissent morphologiquement identiques; *florentiae* est décrite du Texas sur 182 spécimens, femelles adultes en majorité, plus quelques immatures *B* et *A* (voir ci-après); *hanseni*, du Mexique, en revanche, est connue par 15 mâles et 23 femelles adultes, 3 immatures *C* et 8 *B*, soit 18/31. Pour cette raison, j'ai proposé (1981b) de rapporter à *florentiae* (plutôt qu'à *hanseni*) les représentants du complexe présents dans la plupart des régions chaudes du globe, y compris les serres sous les climats tempérés, parmi lesquels on n'a reconnu ni mâle adulte, ni immature *C*. Le cas le plus remarquable demeure néanmoins celui du genre *Koeneniodes* dont les 5 espèces sont représentées par 57 femelles adultes et 170 immatures *B*, soit 227 femelles (tableau I).

Espèces	Origine	Femelles adultes	Immatures <i>B</i>
<i>notabilis</i> Silv., 1913	Guinée française	3 (types)	—
<i>frondiger</i> Remy, 1950	Madagascar	2 (types)	—
»	Madagascar	2	4
»	La Réunion	8	56
»	Maurice	27	105
cf. <i>frondiger</i> Condé 1981	Papouasie	—	1
<i>madecassus</i> Remy, 1950	Madagascar	1 (holotype)	—
»	La Réunion	9	3
»	Maurice	1	1
»	Ceylan	2	—
<i>malagassorum</i> Remy 1960	Madagascar	1 (holotype)	—
<i>deharvengi</i> Condé, 1981	Philippines	1 (holotype)	—
		57	170

Tableau I

Biologie sexuelle

Elle est pratiquement ignorée. Il n'existe pas d'appareil copulateur, l'orifice génital s'ouvrant, chez les deux sexes, entre deux volets appartenant respectivement aux segments II et III (le volet II dédoublé chez le mâle). RUCKER (1901: 630), chez sa *P. wheeleri*, mentionne, sans les décrire, des spermatophores dans les voies génitales des mâles qui peuvent remplir, chez certains spécimens, toute la portion antérieure de

l'opisthosome; elle précise en outre qu'elle n'a pu trouver trace de flagelles, ce qui vient d'être confirmé, chez la même espèce, par ALBERTI (1979) qui considère les spermatozoïdes et la spermiogenèse des Palpigrades comme apomorphes. REMY a décrit (1949) puis figuré (1950), chez trois de ses espèces malgaches d'*Eukoenenia* (*bara*, *delphini*, sp.), des ampoules claviformes, pédiculées, à paroi relativement dure et cassante, fixées au nombre de 2 à 5 sur le deuxième volet génital, certaines tout près du pore sexuel; il suppose que ces formations sont des spermatophores. C. et L. JUBERTHIE (1963), se fondant sur l'aspect particulier du testicule d'*Eukoenenia austriaca* Hansen, estiment que la reproduction par spermatophore est une hypothèse à envisager.

Les femelles d'*Eu. mirabilis* ne pondent que 2 ou 3 œufs à la fois et leurs ovules mûrs atteignent 100 à 120 µm de diamètre (MILLOT 1942). Chez *Eu. austriaca*, C. et L. JUBERTHIE ont constaté la présence d'un ou deux très gros ovules (130 × 250 µm) prêts à être pondus; à côté d'eux, on trouve une vingtaine d'ovules beaucoup plus petits, en phase de prévitellogenèse et, éventuellement, un ovule en début de vitellogenèse, de dimensions intermédiaires. Ceci permet de conclure qu'une femelle ne pond qu'un ou deux œufs à la fois, mais qu'elle effectue plusieurs vitellogenèses, et donc plusieurs pontes, successives. Les ovules d'*Eu. austriaca* sont plus volumineux que ceux d'*Eu. mirabilis* et le nombre d'œufs pondus à chaque fois est moindre (1-2 au lieu de 2-3), ce qui pourrait constituer l'indice d'une évolution «cavernicole».

Développement postembryonnaire

Bien qu'aucun élevage contrôlé n'ai été réussi, l'examen de populations naturelles suffisamment variées permet maintenant d'affirmer qu'il n'existe que trois types d'immatures sûrs, correspondant à deux stades du développement, avec cependant une incertitude pour *Prokoenenia wheeleri* chez laquelle le premier stade serait peut-être dédoublé, mais sur la foi de 2 spécimens seulement, contre 90 correspondant au premier stade typique. Les immatures ont été désignés le plus souvent, dans les travaux récents, par *A*, *B*, *C* (plus rarement par $L_{1, 2, 3}$). *A* possède au plus un pli transversal nu à l'emplacement du premier volet génital; son sexe n'est pas reconnaissable; il est dépourvu de vésicules coxales chez *Prokoenenia* (*A1*); le stade douteux de ce genre (*A2*) en serait muni. *B* et *C* ont un premier volet génital pileux et correspondent respectivement à la femelle et au mâle juvéniles; *C* est en règle générale moins abondant que *B* et il est inconnu chez certains genres (*Koeneniodes*, par exemple) ou espèces (*florenciae* entre autres). Le tableau II résume l'état de nos connaissances.

Genres	Immat. <i>A</i>		Immat. <i>B</i>	Immat. <i>C</i>	Adulte ♀	Adulte ♂
	<i>A1</i>	? <i>A2</i>				
<i>Prokoenenia</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Eukoenenia</i>	+		+	+	+	+
<i>Koeneniodes</i>	+		+	—	+	—
<i>Allokoenenia</i>	—		+	—	+	—
<i>Leptokoenenia</i>	+		—	—	+	+

Tableau II

Conclusion

Le développement contracté (on n'a jamais constaté non plus de mues surnuméraires⁹) parle en faveur de l'évolution avancée d'un groupe qui, plus que la plupart des autres Arachnides, paraît figé dans sa morphologie et son écologie, cette dernière dominée par des exigences hygrométriques et thermiques qui ne sont réalisées que dans les fissures plus ou moins profondes du sol. L'origine marine littorale des Palpigrades, appuyée maintenant par la découverte des *Leptokoenia*, est pour SAVORY (1974) une hypothèse tout-à-fait raisonnable, les fissures du domaine continental ayant été progressivement conquises, quand elles présentaient les mêmes garanties d'hygrométrie et de température constante (HAMMEN 1977).

Bibliographie

Une bibliographie générale des Palpigrades, à jour jusqu'en 1978, est incluse dans :

ROWLAND, J.M. & SISSON, W.D., 1980. — Report on a fossil palpigrade from the Tertiary of Arizona and a review of the morphology and systematics of the order (Arachnida, Palpigradida). — *J. Arachnol.*, **8** : 69-86.

On y ajoutera les références suivantes :

ALBERTI, G., 1979. — Zur Feinstruktur der Spermien und Spermioctogenese von *Prokoenia wheeleri* (Rucker, 1901) (Palpigradi, Arachnida). — *Zoomorphologie*, **94** : 111-120.

BENEDICT, E.M., PALMER, J.E., BARNHART, P.L. & GRUBER, E.H., 1980. — A status report on a long term ecosystem study of Malheur Cave Harney County, Oregon. — *N.S.S. Bull. (Quart. J. nat. speleol. Soc.)*, **42** (2) : 28.

CANALS, M. & VIÑAS, R., 1969. — Atlas 68. — *Espeleóleg.* Barcelona, **8** : 325-332.

CONDÉ, B., 1957. — Un Campodéidé troglobie de l'Inde. — *Notes biospéol.*, **2** : 101-105.

CONDÉ, B., 1979a. — Palpigrades de Grèce, de Guyane et du Kenya. — *Revue suisse Zool.*, **86** (1) : 167-179.

CONDÉ, B., 1979b. — Premiers Palpigrades du Gabon. — *Ann. Sci. nat., Zoologie*, 13^e s. (1) : 57-62.

CONDÉ, B., 1979c. — Palpigrades d'Europe méridionale et d'Asie tropicale. — *Revue suisse Zool.*, **86** (4) : 901-912.

CONDÉ, B., 1980. — Palpigrades de Papouasie et des Pyrénées. — *Revue suisse Zool.*, **87** (3) : 761-769.

CONDÉ, B., 1981a. — Données nouvelles sur *Eukoenia lawrencei* Remy (Arachnides Palpigrades). — *Revue suisse Zool.*, **88** (2) : 447-454.

9. Leur existence a été néanmoins supposée par REMY (1948 : 256) pour expliquer l'augmentation du nombre des phanères glandulaires (31) au sternite VI d'un mâle de l'Hérault déterminé ?*mirabilis*.

- CONDÉ, B., 1981b. — Le Palpigrade des serres du Muséum: *Koenenia buxtoni* Berland. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4^e s., 3, sec. A, n°1 : 181-186.
- CONDÉ, B., 1981c. — Palpigrades des Canaries, de Papouasie et des Philippines. — *Revue suisse Zool.*, **88** (4) : 941-951.
- CONDÉ, B. & JUBERTHIE, C., 1982. — *Eukoenia orghidani* n. sp., palpigrade cavernicole de Cuba. — *Rés. Exp. biosp. cub.-roum. Cuba*, **3** : 95-101.