

Christian JUBERTHIE

Laboratoire Souterrain du C.N.R.S., Moulis 09200 Saint-Girons (France)

LES OPILIONS CYPHOPHTHALMES : BIOGEOGRAPHIE, VITESSE D'EVOLUTION,
PERIODES DE COLONISATION DU MILIEU SOUTERRAIN

Les Cyphophthalmes sont un petit groupe d'Opilions renfermant environ 90 espèces, divisé en deux lignées phylétiques, celle des Sironoidea dominante en zone tempérée, et celle des Stylocelloidea exclusive des régions tropicales. Ils ont une répartition mondiale. Les Sironoidea sont représentés par deux familles : les Sironidae et les Pettalidae. Les Sironidae, avec 22 espèces anophthalmes, vivent en majorité dans les zones tempérées boréales, à l'exception de *Marwe coarctata* du Kenya et de *Troglosiro aelleni* de Nouvelle Calédonie. Les Pettalidae avec 41 espèces toutes anophthalmes sauf une, vivent en zone tempérée australe (fig. 4), à l'exception de 2 *Pettalus* de Ceylan. Ce type de répartition est très ancien ; il date du Gondwana, lorsque les continents étaient assemblés en un seul bloc il y a 200 M.A., ou il est même plus ancien.

Du fait de leur ancienneté et de leur faible pouvoir de dispersion, les Cyphophthalmes sont de bons indicateurs biogéographiques ; leur répartition actuelle peut être expliquée en grande partie par la tectonique des plaques ; la séparation des plaques, en permettant de dater la fragmentation des aires de répartition, est une bonne horloge pour estimer leur taux d'évolution.

1 - Exemples de faibles taux d'évolution.

1a. Les *Siro* de part et d'autre de l'Océan Atlantique nord.

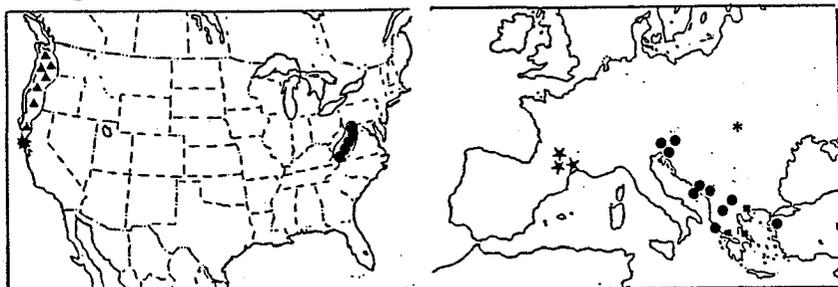


Fig 1. Distribution des Cyphophthalmes du genre *Siro*. a. U.S.A. ●, *Siro exilis*; ▲, *Siro acaroides*; ★, *Siro sonoma*. b. Europe. ★, *Siro rubens*; *, *Siro carpaticus*; ■, *Siro eratoae*; ●, *Siro duricorius* et espèces souterraines.

Le genre *Siro* est représenté par 3 espèces (1) aux USA, *Siro exilis* des Appalaches, *S. acaroides*, *S. sonoma* près de la côte ouest, et par 12 espèces en

(1) Le maintien du genre *Neosiro* Newell pour *Siro kamiakensis*, caractérisé par le tarse IV du mâle subdivisé en 2 articles, semble justifié, contrairement à l'opinion de SHEAR (1980).

Europe (1 en France *Siro rubens*, 1 en Pologne *S. carpaticus*, 1 en Grèce *S. eratoae*, les autres en Yougoslavie et dans la partie ionienne de la Turquie).

Le genre *Siro* est donc fragmenté, depuis l'ouverture de l'Atlantique il y a 200 M.A., en deux ensembles d'espèces l'un nord-américain, l'autre européen. Or les espèces américaines et européennes ne présentent que des divergences morphologiques minimales, ce qui traduit un taux d'évolution extrêmement faible, conclusions auxquelles SHEAR (1980) aboutit également.

2a - Les *Parasiro*.

Le genre *Parasiro*, caractérisé par la position des tubercules des glandes odorantes et l'absence de processus sensitif à l'extrémité des lobes de l'ovipositeur, s'étend sur la partie orientale des Pyrénées, la Corse et la Sardaigne. C'est un exemple de taux d'évolution faible qui peut être estimé grâce aux événements tectoniques ayant abouti à l'ouverture de la Méditerranée occidentale.

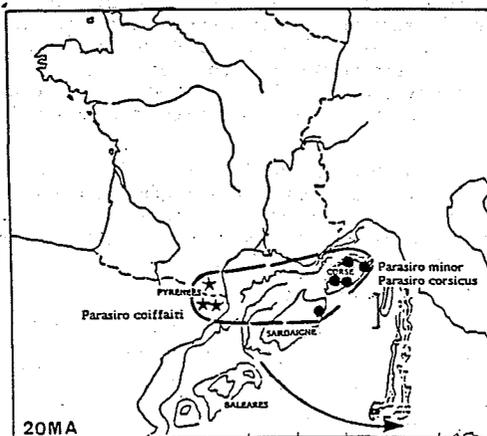


Fig 2. Aire de répartition du genre *Parasiro* et position de la plaque tectonique portant la Corse et la Sardaigne il y a 20 M.A.

Au Miocène, la plaque tectonique qui porte la Corse et la Sardaigne était attachée à la plaque européenne, une chaîne de montagne pyrénéo-provençale occupait le golfe du Lion, l'aire de répartition était contiguë (fig. 2).

A l'Aquitanién, vers 20 M.A., le bassin de Méditerranée occidentale s'ouvre, la plaque corso-sarde se détache de l'Europe et entame sa dérive rotatoire vers l'est. Les populations de *Parasiro* de Corse se trouvent isolées de celles des Pyrénées. En 20 M.A., elles vont diverger en *P. coiffaiti* en Catalogne, et *P. minor* et *P. corsicus* en Corse ; ces espèces ne diffèrent que par des détails minimes : la forme de l'apophyse tarsale, 2 des 4 poils des lobes de l'ovipositeur plus courts chez *P. minor*, la forme des réceptacles séminaux, simples chez *P. minor*, bifides chez *P. coiffaiti*.

Dans la même région biogéographique et sous les mêmes événements tectoniques, les Coléoptères cavernicoles Bathysciinae présentent un taux d'évolution plus élevé en ayant donné naissance à deux genres fort différents, *Sponomus* dans les Pyrénées, *Bathynoscelis* en Sardaigne (JUBERTHIE, 1988 a).

2 - Autres exemples de répartition gondwanienne de part et d'autre de l'Atlantique sud.

2a. Ogoveidae. Ils sont représentés par le genre *Huitaca* de Colombie et le genre *Ogovea* d'Afrique occidentale (île Fernando Po). Ces genres sont morphologiquement assez distincts et les données sont trop succinctes pour déduire un taux d'évolution.

2b. Neogoveidae. Ils sont représentés par les genres sud-américains *Metagovea*, *Neogovea* (Mexique, Colombie, Brésil), et le genre africain *Paragovia* de Fernando Po et de Sierra Leone où une espèce nouvelle est en cours de description (LEGG in litteris). Au vu de la structure du pénis, *Metagovea gabonica* du Gabon n'entre pas dans le genre *Metagovea* et pourrait s'inclure dans le genre *Paragovia* comme le propose SHEAR (1980).

Cette famille présente également une répartition gondwanienne typique. L'époque de la diversification générique est difficile à situer dans le temps, la différenciation des genres sud-américains n'étant pas liée à l'ouverture de l'Atlantique sud, il y a 100 M.A. Une étude des distances génétiques serait donc nécessaire pour situer dans le temps les divergences génériques.

3 - Endémisme des Sironidae dans les Balkans et régions limitrophes, et époques de colonisation du milieu souterrain.



Fig 3. Répartition des *Siro* et de *Trenteeva* dans les Balkans et les zones limitrophes.

Dix espèces de *Siro* et une de *Trenteeva* forment un ensemble autour de l'espèce *S. duricorius* (fig. 3). Celle-ci, avec ses sous-espèces endogées, est la plus proche de la souche originelle par sa répartition géographique relativement étendue et son mode de vie endogé dans les forêts, les mousses et sous les pierres, en Slovénie, Croatie, Dalmatie, Macédoine, Montenegro, Serbie, en Autriche (Karnten et Steiermark), à Corfou et en Turquie ionienne. Les autres espèces, à l'exception de *S. eratoae*, sont souterraines (3 troglobies, 1 troglophile et 2 sous-espèces troglobies).

Ces espèces ont été générées par isolement géographique sous l'action de facteurs agissant en synergie.

- a. L'érosion karstique (karstification) qui a détruit les biotopes à la surface des montagnes calcaires et fragmenté les habitats humides favorables ;
- b. La colonisation de systèmes souterrains indépendants les uns des autres, entraînant l'isolement des populations ;
- c. L'isolement insulaire de certaines populations dans les îles adriatiques.

L'ensemble de ces processus a contribué à réduire ou à supprimer le flux génique entre populations ce qui a entraîné la différenciation des espèces souterraines (liste, fig. 3,), ainsi que la formation d'une sous-espèce souterraine au Montenegro, *S. d. bolei* (fig. 3, 1a).

Ces espèces présentent des modifications morphologiques minimales par rapport aux espèces endogées, avec cependant une légère tendance à l'allongement des appendices, chez *S. gjorgjevici*. Seule *Trenteeva paradoxa* présente des traits morphologiques (allongement des appendices) caractéristiques des espèces souterraines évoluées. Les autres traits, disparition des yeux, stratégie démographique de type K (les femelles de *Siro* ne déposent qu'un seul œuf rarement 2 à chaque ponte, la durée du développement et de la vie adulte est très longue) ont été acquis très anciennement car ils sont communs aux espèces cavernicoles et à toutes les espèces endogées de Sironidae. Compte tenu du faible taux d'évolution, de leur répartition géographique gondwanienne, le scénario le plus vraisemblable est que ces caractères se sont mis en place à l'époque gondwanienne, lors de la coalescence des continents qui a duré 200 M.A. Les Cyphophthalmes auraient alors colonisé les fissures et les microespaces des horizons profonds du sol et du Milieu Souterrain Superficiel (M.S.S.) sous-jacent. Encore faut-il que ce dernier type de milieu ait été présent sur le Gondwana. Or les restes de glaciations (tillites) retrouvés dans les parties méridionales du Gondwana montrent que des périodes froides et érosives favorables à la formation du M.S.S. ont existé à cette époque. Ultérieurement, ces espèces devenues anophthalmes ont pu redevenir endogées ; en effet, de nos jours, les Sironidae endogés se déplacent dans ces horizons selon les conditions climatiques saisonnières ; par exemple, les *Siro rubens* vivent en période humide dans les mousses et la litière et s'enfoncent en période de sécheresse dans les fissures du sol profond et de la roche.

Les modifications morphologiques légères des espèces souterraines, leur faible taux d'évolution, et les effectifs squelettiques des populations interdisant des analyses isoenzymatiques par électrophorèse pour établir des distances génétiques, ne permettent pas d'estimer directement l'ancienneté des espèces souterraines balkaniques. Il faut donc avoir recours à des critères indirects, que sont les données acquises sur la colonisation du milieu souterrain par les Coléoptères *Speonomus* et les phases de spéciation qu'ils ont présenté au cours du quaternaire dans la région voisine des Pyrénées (JUBERTHIE 1988 a), et sur l'évolution du paléoclimat et des karsts dans les régions périméditerranéennes occidentales.

On peut ainsi estimer que la colonisation des systèmes souterrains par les Cyphophthalmes balkaniques est récente et date de la fin du Miocène, vers 2, 3 M.A., lors de la première glaciation qui, jointe à la dérive des pôles, s'est traduite par le passage du climat et du couvert forestier tropical au climat tempéré à moyenne altitude et méditerranéen à basse altitude et aux couverts végétaux correspondants. Comme chez les Coléoptères, la spéciation a pu se poursuivre lors des épisodes glaciaires du quaternaire, chaque épisode correspondant à une rupture de l'équilibre écologique.

En conclusion, il y a des arguments pour estimer que les Sironidae ont présenté 2 périodes de colonisation du milieu souterrain séparées par 200 M.A. au moins. Une première phase gondwanienne au cours de laquelle ils ont acquis les stratégies démographiques K et perdu leurs yeux, une seconde phase dans les Balkans notamment durant les 3 derniers M.A. qui s'est traduite par une spéciation par isolement géographique avec fort endémisme sans sélection poussée de caractères adaptatifs, et même purement stochastique dans certains cas, sous l'effet de facteurs historiques paléoclimatiques.

On retrouve ainsi une dissociation entre une phase de colonisation avec adaptation et acquisition des caractères souterrains et une ou plusieurs phases

ultérieures de spéciation à prédominance stochastique décrite chez les Coléoptères du complexe *Speonomus delarouzei* (JUBERTHIE, 1988 a), mais extraordinairement dilaté dans le temps (200 M.A. dans le cas de Sironidae contre 1 M.A. environ pour les Coléoptères *Speonomus*).

4 - Les Pettalidae de l'hémisphère sud et leur endémisme en Australie et Nouvelle-Zélande.

La famille des Pettalidae, créée par SHEAR en 1980 (35 espèces décrites, 6 en cours de description), les *Parapurcellia* sud-africains en étant exclus par JUBERTHIE (1988 b), est un exemple remarquable de répartition gondwaniennne australe avec 1 genre monospécifique chilien (*Chileogovea oedipus*), 2 genres et 3 espèces sud-africaines (*Purcellia* et *Speleosiro*), 1 genre et 2 espèces de Ceylan (*Pettalus*), et 3 genres et 28 espèces décrites d'Australie et de Nlle Zélande (*Rakaia*, *Neopurcellia*, *Austropurcellia*), (fig. 4).

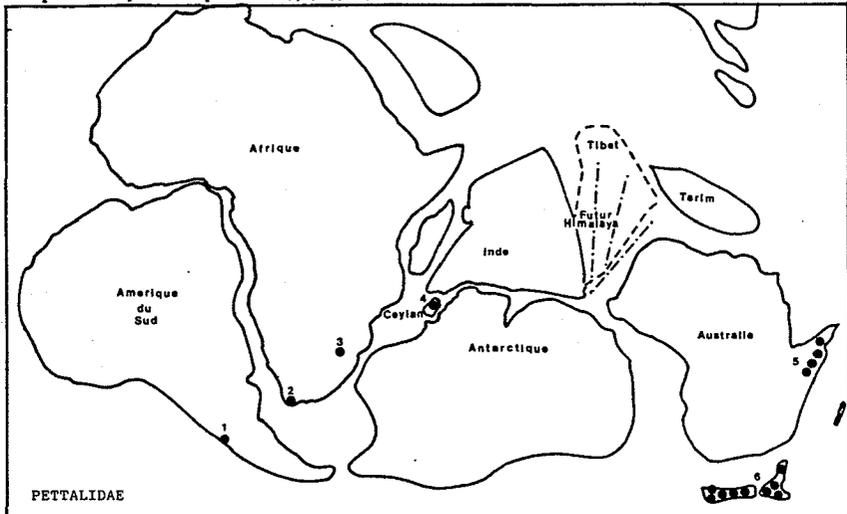


Fig 4. Répartition des Pettalidae actuels sur une reconstitution du Gondwana (100 M.A.).

La fragmentation du Gondwana, commencée pour la partie australe vers 100 M.A., et la dérive vers le nord de la plaque tectonique portant l'Inde et Sri Lanka commencée il y a 80 M.A., ont isolé les genres de Pettalidae sur 4 continents et fait remonter en zone tropicale les *Pettalus* de Ceylan.

Deux des 3 genres (*Rakaia* et *Neopurcellia*) sont communs à la Nlle Zélande et à l'Australie (Queensland tropical) ; ils se sont maintenus ainsi séparés depuis 80 M.A. En revanche, au sein de chaque genre, en Nlle Zélande pour *Rakaia* (20 espèces), en Australie pour *Neopurcellia* (6 espèces) la différenciation spécifique est élevée et se traduit par un très fort endémisme dans les parties montagneuses. La corona analis des *Neopurcellia* australiens est un bon exemple de différenciation poussée de caractères plésiomorphes, dont l'allongement des poils des scapulae portées par le clapet anal et le tergite IX de la corona analis est un cas démonstratif. Cette région apparaît donc comme le plus grand centre de diversification des Pettalidae actuels, tant pour le nombre des espèces que pour les traits morphologiques.

5 - Conclusions.

Les Cyphophthalmes Sironoïdea actuels, très certainement partiellement inventoriés, ne représentent probablement que les restes d'une faune gondwaniennne plus diversifiée, bien que l'absence de fossiles ne permettent pas d'en acquérir la

certitude.

Dans le cas des *Siro* et des *Parasiro* la disjonction des plaques tectoniques permet de dater la fragmentation des populations au sein d'un même genre, et conduit à conclure à un taux d'évolution très faible respectivement depuis 200 MA et 20 MA.

Localement cependant, la lignée des *Sironoidea* a présenté des phases de microspéciation, l'une dans les Balkans liée à la colonisation et à l'isolement des populations dans des systèmes souterrains indépendants, l'autre en Australie et Nouvelle Zélande en zone de montagne sous des contraintes écologiques ou géographiques non déterminées.

Enfin, les *Cyphophthalmes Sironidae* ont présenté dans l'hémisphère nord, deux périodes de colonisation du milieu souterrain (grottes et MSS) ; la première gondwanienne il y a 200 MA, adaptative (acquisition de stratégie démographique K) et régressive (perte des yeux), la seconde récente, il y a 2,3 MA et moins, en majeure partie stochastique et non adaptative, liée à des événements historiques et paléoclimatiques ayant provoqué l'isolement sous terre des populations balkaniques à l'origine endogées.

Bibliographie

- HADZI, J. - 1973 - *Opiliones*. In : *Catalogus faunae Jugoslaviae*, III, 4, p. 3-23. Slovenska Akad., Ljubljana.
- JUBERTHIE, C. - 1988 a - Paleoenvironnement and speciation in the cave beetles complex *Speonomus delarouzei* (Coleoptera, Bathysciinae). *Int. J. Speleol.*, 17, sous presse.
- JUBERTHIE, C. - 1988 b - Description of *Rakaia daviesae* n. sp. (Opiliones, Cyphophthalmi) from Australia. *Bull. Queensland Mus.*, sous presse.
- SHEAR, W. - 1980 - A review of the *Cyphophthalmi* of the United States and Mexico, with a proposed reclassification of the Suborder (Arachnida, Opiliones). *Amer. Mus. Novitates*, 2705, p. 1-34.
- SHEAR, W. - 1985 - *Marwe coarctata*, a remarkable new *Cyphophthalmid* from a limestone cave in Kenya (Arachnida, Opiliones). *Amer. Mus. Novitates*, 2830, p. 1-6.

Jocqué: Est-ce que la vitesse d'évolution se montre aussi bien dans la différenciation que dans la diversification, la spéciation?

Jubertie: Oui, les deux sont vraisemblablement liées, bien que les exemples d'opilions et carabiques se sont pas tout a fait comparables. Les premiers sont dans un habitat refuge, tandis que les autres ont colonisé une niche vide et s'y ont diversifiés.