



Polymorphisme de l'épine frontale et du diadème oculaire chez *Megabunus diadema* (Fabricius, 1779) (Arachnida, Opiliones)

Frank D'Amico

64260 Billères-en-Ossau (France), Frank.Damico(at)univ-pau.fr

Résumé. - *Megabunus diadema* (Fabricius, 1779) est une espèce européenne, atlantique, dont la distribution est discontinue depuis la Scandinavie jusqu'à la Péninsule ibérique. Considérée jusqu'à présent comme parthénogénétique facultative sur l'ensemble de son aire de distribution, cette espèce possède des populations sexuées, localement caractérisées par un sex-ratio nettement en faveur des mâles. Elle possède un polymorphisme portant sur les épines du bord antérieur du céphalothorax (source historique de confusion taxinomique) et du mamelon oculaire. Ce polymorphisme est décrit pour la première fois ici. L'examen de 615 individus adultes (438 mâles et 177 femelles) de la population de la vallée d'Ossau (Pyrénées) indique que la fréquence d'individus porteurs de l'épine frontale diffère significativement entre sexes (27,12 % vs 17,81 % chez les femelles et les mâles respectivement). Il n'y a pas de dimorphisme sexuel dans le polymorphisme du mamelon oculaire, mesuré par le nombre d'épines du diadème caractéristique de l'espèce, variant de 10 à 15.

Mots-clés. - Dimorphisme sexuel, Pyrénées, épines, ocularium, sélection sexuelle.

Polymorphism of front spine and ocularium crown in Megabunus diadema (Fabricius, 1779) (Arachnida, Opiliones)

Summary. - *Megabunus diadema* (Fabricius, 1779) is an Atlantic and European harvestman species characterized by a discontinuous distribution from Scandinavia to the Iberian Peninsula. Hitherto regarded as asexual, facultative parthenogenetic, this species has however sexual populations locally characterized by a strong bias in favor of males. Polymorphism in the spine of the anterior edge of the cephalothorax (historical source of taxonomic confusion) and ocularium is described here for the first time. The review of 615 adult individuals (438 males and 177 females) of the population of the valley of Ossau (Pyrenees) indicates that the frequency of individuals carrying the characteristic front spine differs significantly between sexes (27,12% vs 17,81% in females and males, respectively). There is no sexual dimorphism in the polymorphism of the ocularium, herein measured by the number of spines on the characteristic ocularium crown of the species, ranging from 10 to 15.

Keywords. - Sexual dimorphism, Pyrénées, spines, ocularium, sexual selection.

Introduction

Megabunus diadema (Fabricius, 1779) est un espèce à répartition typiquement européenne, atlantique (MARTENS, 1978 ; RAMBLA, 1985, 1998 ; STOL, 2005) avec un caractère discontinu depuis la Scandinavie jusqu'à la péninsule ibérique (SIMON, 1879 ; MARTENS, 1978 ; KAURI, 1980 ; RAMBLA, 1980, 1985, 1998 ; FELIU, 1981 ; D'AMICO, 1988 ; D'AMICO & BESSON, 1995 ; FAIN & D'AMICO, 1997 ; AGNARSSON, 1998 ; CAWLEY, 2002 ; IORIO, 2003 ; DELFOSSE, 2004 ; HILLYARD, 2005 ; STOL, 2005, 2007 ; MURANYI, 2008 ; DELFOSSE & IORIO, 2009 ; MERINO-SÁINZ *et al.*, 2013 ; D'AMICO & DANFLOUS, 2015). Avec une reproduction parthénogénétique facultative et un sex-ratio pouvant localement être très dissymétrique (D'AMICO & DANFLOUS, 2015 et références citées dans ce travail), *M. diadema* est un Opilion original. Espèce impossible à confondre, elle est facilement identifiée à n'importe quel stade grâce à son diadème d'épines sur l'ocularium, tant chez le mâle que chez la femelle, plus grande et à l'abdomen plus massif (fig. 1). Pourtant, une certaine variabilité morphologique a engendré dans l'histoire de sa caractérisation taxinomique une certaine confusion: décrite pour la première fois sous l'appellation

binominale *Phalangium diadema* par FABRICIUS (1779), la nomenclature de l'espèce s'est compliquée avec sa description ultérieure sous deux autres noms : MEADE (1855) à partir d'individus britanniques et irlandais avait cru reconnaître une espèce différente sous le nom de *Megabunus insignis* tandis que SIMON (1881) créait *M. grouvellei* à partir d'un individu des Hautes-Pyrénées. Ces deux espèces ont été placées en synonymie plus tard (THORELL, 1876 ; MARTENS, 1978). Dans la description de *M. grouvellei*, E. Simon insistait sur le « Bord antérieur du céphalothorax pourvu d'une petite pointe blanche aiguë et verticale (au moins deux fois plus petite que chez *M. diadema*) » ainsi que sur le « mamelon fauve, avec le tour des yeux et la pointe des tubercules noirâtres, très grand, plus long que large, faiblement élargi d'avant en arrière, de profil fortement resserré à la base ; chacune de ses carènes formée de 5 très longs tubercules grêles presque égaux et presque équidistants ». Et de conclure que « voisin de *M. diadema* dont il offre entièrement le faciès, il en diffère surtout par les séries denticulées des tibias et des fémurs et par la pointe antérieure du céphalothorax beaucoup plus petite. »

A l'exception de l'étude de STOL (2005) en Norvège, qui a porté sur des mesures de la longueur corporelle, du



doigt mobile de la chélicère, du tarse du pédipalpe et de la longueur de la 1ère épine du mamelon oculaire, aucun auteur n'a cherché à caractériser la variabilité morphologique de cette espèce alors que manifestement, celle de la taille de l'épine frontale et de l'ornementation du diadème mérite quelques investigations. Ceci est d'autant plus important que l'épine frontale n'est pas présente chez tous les individus et que lors de l'étude du sex-ratio (D'AMICO & DANFLOUS, 2015), j'ai observé une forte variation dans le nombre d'épines du mamelon oculaire (fig. 2). Dans ce travail, je décris la variabilité de caractères morphologiques du bord frontal du céphalothorax (présence/absence de l'épine frontale) et du mamelon oculaire (nombre d'épines sur le diadème) au sein d'une population nord-pyrénéenne de *M. diadema*.

Méthodes

La zone d'étude est la vallée d'Ossau (décrite en détail dans : D'AMICO, 1988 ; D'AMICO & BESSON, 1995), où différentes parcelles forestières dominées toutes par la hêtraie-sapinière ont été prospectées. Les individus ont été collectés entre 1988 et 2013 (tab. I), par échantillonnage à vue, en recherchant de façon méthodique ceux-ci sur les substrats favorables (rochers, troncs...).

Les analyses statistiques sur les tableaux de contingence sont faites au moyen du test du Chi-deux (X^2) de Pearson (commande `chisq.test` sous R) et du test exact de Fisher (FISHER, 1935), une alternative au test de Chi-deux lorsque les échantillons sont petits (commande `fisher.test` sous R). Le principe de ce test est de déterminer si la configuration observée dans le tableau de contingence est une situation extrême par rapport aux situations possibles compte tenu des distributions marginales. Compte tenu du faible effectif (<5) pour certaines valeurs du nombre d'épines du mamelon oculaire, la p-value a été calculée par un test de Monte Carlo test (HOPE, 1968) avec 1000 simulations.

Résultats

L'échantillon examiné comporte 615 individus adultes, répartis en 438 mâles et 177 femelles.

Épine frontale

Une épine orne le bord frontal de 17,81 % des mâles et de 27,12 % des femelles. Cette différence est significative ($X^2 = 6,71$, $df = 1$, $p = 0,0112$), le nombre de femelles portant une épine frontale étant significativement plus grande que celle des mâles (test unilatéral, $p = 0,0073$).

Mamelon oculaire

Majoritairement caractérisée par un mamelon oculaire portant un diadème de 10 épines (et décrit comme tel par SIMON, 1879), l'espèce fournit néanmoins des individus portant un plus grand nombre d'épines.

En vallée d'Ossau, ce nombre varie de 10 à 15 (fig. 3), en proportion décroissante, sans qu'aucun individu arborant 14 épines n'ait été observé jusqu'à présent. 94,35% des femelles et 92,47 % des mâles ont un diadème orné de 10 épines, chaque carène portant 5 épines. Il n'existe pas de différence significative dans le polymorphisme du nombre d'épines constituant le diadème du mamelon oculaire quand on compare les deux sexes ($X^2 = 0,688$, $df = 1$, $p = 0,4921$), la fréquence de femelles portant 10 ou plus de 10 épines oculaires n'étant pas significativement plus grande que celle des mâles.

Discussion

Source historique de confusion taxonomique pour SIMON (1879 ; 1881), *Megabunus diadema* livre un polymorphisme portant sur l'épine du bord antérieur du céphalothorax (pouvant être absente ou présente) et sur le diadème du mamelon oculaire (portant généralement 10 épines, mais parfois jusqu'à 15). Décrit pour la première fois ici à partir d'un échantillon conséquent de 615 individus adultes provenant de la vallée d'Ossau (Pyrénées), ce polymorphisme est marqué par une différence sexuelle significative dans la fréquence d'individus porteurs de l'épine frontale (27,12 % vs 17,81 % chez les femelles et les mâles respectivement) mais pas dans le polymorphisme du mamelon oculaire.

STOL (2005) a mesuré le polymorphisme d'autres structures de *M. diadema*, dans une population norvégienne très majoritairement dominée par les femelles de cette espèce : corps, doigt mobile de la chélicère, tarse du pédipalpe et 1ère épine du mamelon oculaire. La taille de ces structures varie selon l'habitat. Sans relever de polymorphisme dans le nombre d'épines du diadème comme je le fais, STOL (2005) relève que la longueur de la 1ère épine du diadème oculaire varie avec l'habitat, comme les autres structures qu'il a mesurées, en étant plus courte dans des habitats forestiers mixtes que dans des massifs forestiers dominés par les conifères. STOL (2005) ne fournit pas d'explication écologique à ce phénomène, ni évolutive, mais n'exclut pas l'hypothèse d'une simple diversité génétique naturelle ; compte tenu du nombre très limité de mâles présents dans les populations norvégiennes qu'il a étudiées (à savoir 3 seulement sur un total de 264 individus), il n'était pas en mesure de lier ces différences à un éventuel dimorphisme sexuel.

S'il existe, l'intérêt évolutif éventuel d'un tel polymorphisme chez cette espèce est inconnu et il pourrait être recherché dans la logique de la sélection sexuelle ou, de façon plus marginale, dans les mécanismes d'échappement vis-à-vis des ectoparasites, très prévalents chez cette espèce (FAIN & D'AMICO, 1997). L'ordre des Opilions est le troisième du point de vue de la richesse spécifique dans la classe des Arachnides, avec plus de 6500 espèces (KURY, 2013) ; le dimorphisme sexuel dans cet ordre s'avère être plutôt diversifié.



Différents auteurs ont listé :

- la présence de glandes sur les appendices (pédipalpes, chélicères, pattes) ou différentes parties du sternum ou de la région anale des mâles,
- des différences dans la taille et de l'armature des appendices (pédipalpes, chélicères, pattes) et l'ocularium,
- des différences dans la forme, la taille, et la coloration de l'organisme (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2007).

La sélection sexuelle pourrait avoir joué un rôle important dans l'évolution de l'ordre et expliquer le grand nombre de formes de dimorphisme sexuel. Récemment, il a été montré que l'armature épineuse des pattes chez les mâles sert clairement de dispositif important dans les processus de sélection intra-sexuelle (WILLEMART *et al.*, 2009). Dans cet esprit, il serait intéressant de chercher à comprendre le rôle du polymorphisme de l'armature céphalique chez *M. diadema* et mesurer par exemple le succès reproducteur des individus, en évaluant l'intérêt de porter ou non une épine frontale.

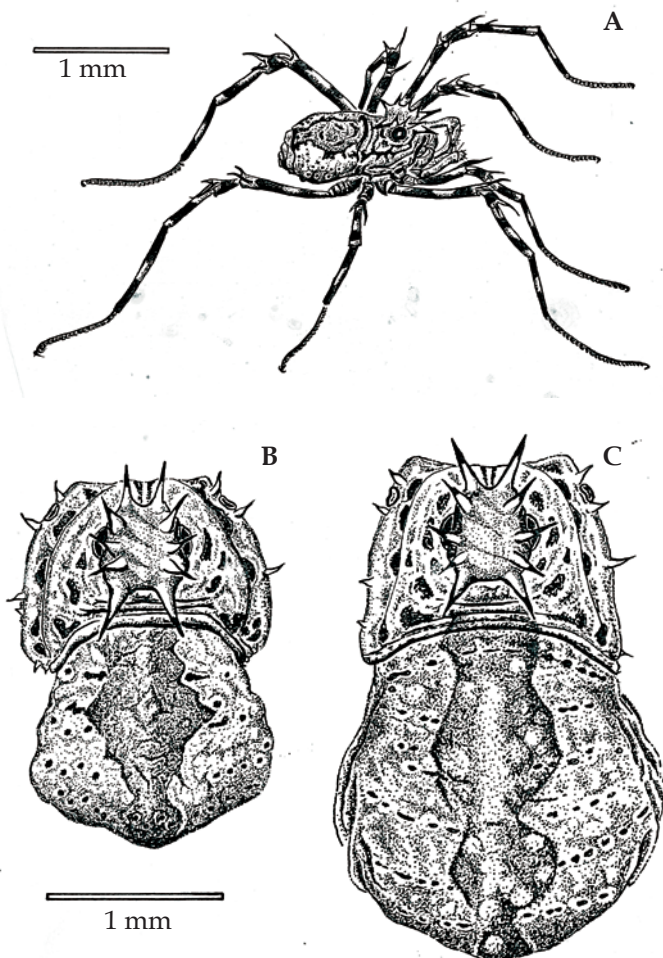


Figure 1. - Morphologie générale de *Megabunus diadema*. A, individu juvénile entier ; B, individu mâle adulte (pattes omises) ; C, individu femelle adulte (pattes omises). Dessins originaux : F. D'Amico

Tableau I. - Indication sur les sites de collecte des 615 individus étudiés, organisée par commune de la vallée d'Ossau

Commune	Latitude	Longitude	Altitude
Arudy	43°06'02.3"	0°27'11.4"	450
Arudy	43°06'19"	0°27'07"	421
Bielle	43°03'14"	0°25'20"	437
Bilhères	43°04'05.7"	0°27'01.6"	955
Bilhères	43°03'34.7"	0°29'30.9"	1014
Bilhères	43°03'36"	0°27'16"	762
Bilhères	43°04'00"	0°29'43"	951
Bilhères	43°04'08"	0°30'23"	1080
Bilhères	43°04'06"	0°27'03"	965
Castet	43°02'13"	0°21'35"	1345
Eaux-Bonnes	42°56'11.4"	0°26'21.1"	995
Eaux-Bonnes	42°57'09.1"	0°19'33.4"	1470
Eaux-Bonnes	42°57'42.6"	0°24'06.8"	1420
Eaux-Bonnes	42°57'57.9"	0°23'39.7"	1150
Eaux-Bonnes	42°57'11.2"	0°19'32.1"	1463
Laruns	42°53'18.5"	0°25'01.9"	1140
Laruns	42°53'56.2"	0°25'14.6"	1190
Laruns	42°51'08.0"	0°27'44.2"	1540
Laruns	42°52'09.6"	0°27'21.2"	1380
Laruns	42°55'48.9"	0°26'58.7"	770
Laruns	42°58'54.7"	0°27'06.1"	1090
Laruns	42°53'52.9"	0°26'13.0"	1190
Laruns	42°55'47.2"	0°27'02.0"	900
Laruns	42°50'22.5"	0°22'38.3"	1510
Laruns	42°51'33.1"	0°23'19.0"	1400
Laruns	42°55'06.9"	0°28'38.7"	1645
Laruns	42°54'52.1"	0°27'37.8"	1450
Laruns	42°53'52.9"	0°26'13.0"	1190
Laruns	42°54'02.4"	0°26'59.3"	1590



	Mâles	Femelles
	82,19 %	72,88 %
	17,81 %	27,12 %

Figure 2. - Distribution de fréquence, en pourcentage, de l'épine frontale chez les mâles (n = 438 individus) et les femelles (n = 177 individus) de *Megabunus diadema* en vallée d'Ossau (France). Dessins: F. D'Amico








		Mâles	Femelles
15 épines		0 %	0,56 %
13 épines		0,68 %	0 %
12 épines		2,97 %	0,56 %
11 épines		3,88 %	4,53 %
10 épines		92,47 %	94,35 %

Figure 3. - Polymorphisme du diadème d'épines du mamelon oculaire, en pourcentage, chez les mâles (n = 438 individus) et les femelles (n = 177 individus) de *Megabunus diadema* en vallée d'Ossau. Dessins : F. D'Amico

Bibliographie

- AGNARSSON I. 1998. Íslenskar langfætlur og drekar. *Fjölrít Náttúrufræðistofnunar*, **35**: 1-36.
- CAWLEY M. 2002. A review of the Irish harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Bulletin of the Irish Biogeographical Society*, **26**: 106-137.
- D'AMICO F. 1988. Les opilions de la vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques; France). Note préliminaire. *Documents d'Ecologie Pyrénéenne*, **5**: 145-156.
- D'AMICO F. & BESSON J.P. 1995. Les Opilions dans les écosystèmes montagnards pyrénéens. I. Les Opilions de la haute vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques; France). *Pirineos*, **145**: 93-102.
- D'AMICO F. & DANFLOUS S. 2015. Northern Pyrenean populations of *Megabunus diadema* (Fabricius, 1779), considered a facultative parthenogenetic harvestmen (Arachnida: Opiliones), are characterized by highly male-biased sex ratios. (soumis)
- DELFOSE E. & IORIO E. 2009. Contribution à la connaissance des Opilions de France métropolitaine (Arachnida : Opiliones). I. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **37** (1): 99-106.
- DELFOSE E. 2004. Catalogue préliminaire des Opilions de France métropolitaine (Arachnida: Opiliones). *Le bulletin de Phyllie*. **20**: 34-52.
- FAIN A. & D'AMICO F. 1997. Observations on the larval mites (Acari) parasitic on Opiliones from the French Pyrenees. *International Journal of Acarology*, **23** (1): 39-48.
- FELIÙ J. 1981. *Contribución al conocimiento de los Opiliones de Navarra*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Navarra.
- FISHER R.A. 1935. The logic of inductive inference. *Journal of the Royal Statistical Society Series A*, **98**: 39-54.
- HOPE A.C.A. 1968. A simplified Monte Carlo significance test procedure. *Journal of the Royal Statistical Society Serie B*, **30**: 582-598.
- HILLYARD P.D. 2005. *Harvestmen*. Synopses of the British Fauna (New Series). No. 4 (Third edition). The Linnean Society of London & The Estuarine and Coastal Sciences Association, 167 pp.
- IORIO E. 2003. Première contribution à l'inventaire des Opilions (Arachnida) de Moselle (57). *Bulletin de Phyllie*, **16**: 33-37.
- KAURI H. 1980. Terrestrial invertebrates of the Faroe Islands: II. Harvestspiders. *Fauna norvegica*, (B), **27** (1-2): 72-75.
- KURY A.B. 2013. Order Opiliones Sundevall, 1833. in: Zhang Z.Q. (Ed.) *Animal Biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*, **3703** (1): 27-33.
- MARTENS J. 1978. *Weberknechte, Opiliones*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Mainz. 465 pp.
- MERINO-SÁINZ I., FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ F.A. & PRIETO C.E. 2013. Nuevos datos sobre *Megabunus diadema* (Fabricius, 1779) (Opiliones: Phalangiidae). *Revista Ibérica de Aracnología*, **22**: 102-106.
- MURANYI D. 2008. The first species of the genus *Megabunus* Meade, 1855 (Opiliones: Phalangiidae) in the Balkan region. *Opuscula Zoologica*, **39**: 53-63.
- PINTO-DA-ROCHA R., MACHADO G. & GIRIBET G. 2007. *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 597 pp.
- RAMBLA M. 1980. Contribución al conocimiento de la fauna cavernícola del País Vasco. Arachnida, Opiliones. *Kobie*, **10**: 529-533.
- RAMBLA M. 1985. Artrópodos epigeos del macizo de San Juan de la Peña (Jaca, Huesca). IV. Opiliones. *Pirineos*, **124** (1): 87-168.
- RAMBLA M. 1998. Opiliones (Arachnida) presentes en la fauna aragonesa. *Catalogus de la entomofauna aragonesa*, **17**: 3-7.
- SIMON E. 1879. *Les Arachnides de France*. T. 7. *Ordres des Chernetes, Scorpiones et Opiliones*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, pp. 1-332, pl. 17-24. [Opiliones pp. 116-332, pl. 21-24].
- SIMON E. 1881. Arachnides nouveaux ou rares de la faune française. *Bulletin de la Société Zoologique de France, Paris*, **6**: 82-91.
- STOL I. 2005. Ecology and body size of the parthenogenetic *Megabunus diadema* (Fabricius, 1779) (Opiliones: Phalangiidae) at Karmøy, Western Norway. *Fauna norvegica*, **25**: 39-44.
- STOL I. 2007. Checklist of Nordic Opiliones. *Norwegian Journal of Entomology*, **54**: 23-26.
- WILLEMART R.H., OSSES F., CHELINIC M.C., MACÍAS-ORDÓÑEZ R. & MACHADO G. 2009. Sexually dimorphic legs in a neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones): Ornament or weapon? *Behavioural Processes*, **80** (1): 51-59

Date de réception : 24 février 2015

Date d'acceptation : 09 mars 2015