



HAL
open science

Diversité spécifique et morphologique des amblypyges de Guyane Française et d'Amérique du sud du genre **Heterophrynus**

Florian Reveillon

► **To cite this version:**

Florian Reveillon. Diversité spécifique et morphologique des amblypyges de Guyane Française et d'Amérique du sud du genre *Heterophrynus*. Biologie animale. Université Bourgogne Franche-Comté, 2022. Français. NNT : 2022UBFCD023 . tel-04218316

HAL Id: tel-04218316

<https://theses.hal.science/tel-04218316v1>

Submitted on 26 Sep 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE

PREPAREE AU LABORATOIRE CHRONO-ENVIRONNEMENT

Ecole doctorale n°554

Ecole Doctorale Environnement - Santé

Doctorat de Biologie des populations et écologie

Par

Monsieur Réveillon Florian

Diversité spécifique et morphologique des amblypyges de Guyane Française et d'Amérique du sud du genre *Heterophrynus*

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 1^{er} Juillet 2022

Composition du Jury :

Monsieur BRETAGNOLLE, François, Professeur, Université Bourgogne Franche-Comté

Président

Madame BOUSQUET MELOU, Anne, Maitre de conférences HDR, Aix Marseille Université

Rapporteur

Monsieur VOITURON, Yann, Professeur des universités, Université LYON1

Rapporteur

Monsieur BOLLACHE, Loïc, Professeur Université Bourgogne Franche-Comté,

Directeur de thèse

Titre : Diversité spécifique et morphologique des amblypyges de Guyane Française et d'Amérique du sud du genre *Heterophrynus* (Amblypygi, Phryniidae)

Mots clés : Diversité cryptique, Dimorphisme sexuel, Croissance allométrique, *Heterophrynus*

Résumé : La biodiversité est une notion complexe qui peut s'appliquer aux différents niveaux d'organisation du vivant, des écosystèmes, aux espèces jusqu'aux organismes. Au cours de ce travail de doctorat je me suis intéressé aux variations morphologiques et génétiques au sein de plusieurs espèces d'amblypyges du genre *Heterophrynus*, présentes en Amérique du Sud (Arachnida, Amblypygi)

Nous étudions tout d'abord la diversité génétique existant entre des populations et espèces différentes. Nous utilisons pour cela les séquences du COI, gène mitochondrial. Les espèces morphologiques utilisées sont parfaitement discriminées par le COI, mais on note également une forte diversité cryptique chez ces espèces morphologiquement identiques, diversité corrélée à la distance géographique entre les populations.

Dans un second temps j'ai analysé plusieurs sources de variations morphologiques au sein des espèces modèles. En premier je me suis concentré sur la morphologie du prosoma et ses variations développementales, en particulier dans le cadre de l'utilisation de sa largeur comme proxy de taille des individus. Les résultats montrent que si la largeur de la carapace permet d'avoir un bon indice de la taille générale dans la comparaison des individus entre eux, elle n'est pas fiable dans le cas de jeunes individus.

Par la suite j'ai analysé les variations, inter puis intra spécifiques, du dimorphisme sexuel et de l'allométrie de croissance des appendices préhenseurs (pédipalpes) et locomoteurs (pattes locomotrices). Les résultats montrent que les variations interspécifiques observées sur les pédipalpes sont liées à un fort effet de la sélection sexuelle et du régime d'appariement, et que celle observée sur les pattes locomotrices est une résultante de la sélection naturelle. Quant aux variations intraspécifiques, elles dépendent, au contraire des résultats montrant une diversité cryptique, de l'utilisation du micro-habitat et de la taille des individus au sein de ces habitats, mais pas de la population géographique étudiée. Le tout favorisant une grande diversité de forme chez ces arachnides.

Nous concluons sur les perspectives d'étude du comportement et de l'utilisation des micro-habitats par l'espèce *Heterophrynus longicornis*, encore mal connus à ce jour.

Title : Specific and morphologic diversity of amblypygids in French Guiana and South America of the genus *Heterophrynus* (Amblypygi, Phryniidae)

Keywords : Cryptic diversity, Sexual dimorphism, Allometric growth, *Heterophrynus*

Abstract : Biodiversity is a complex notion comprising different levels: ecosystems, species and diversity within species. These last two, are of interest here, as they can appear through various forms: genetical, behavioural, morphologically... This last type of variation can also be very diversified, and can run between species, populations, but also between individuals within a single population, like sexual dimorphism. Diversity has several origins, but is firstly driven by evolution and the main evolutionary forces: natural selection and sexual selection. We're interested here in this diversity within any species of the genera *Heterophrynus* – Great South American whip spiders (Arachnida, Amblypygi) which show variable dimorphism between species.

First, we study the genetic diversity existing between different populations and species. For that, we use COI, a mitochondrial gene, sequences. Morphological species used are perfectly segregated by COI sequences, but we notice also high cryptic diversity within each morphological species. This diversity is highly correlated to geographical distances between populations, but not to their habitat used.

Secondly, we study the morphology of the prosoma and variations on its ontogenic growth. We particularly focus on its shape to validate the use of prosoma width to assess a general body size. Results show that, if the carapace width allows to assess the body size to compare mature individuals' characters, it is not a great indicator for juveniles ones. Last, we study sexual dimorphism and allometric growth inter and intra specific variations on prehensile and locomotor appendices (respectively pedipalps and walking legs). Results show that observed variations on pedipalps are linked to great sexual selection and mating systems, and the observed variations on walking legs are the result of natural selection. Intraspecific variations are due, unlike our geographical results for cryptic diversity, to the microhabitat use and individual size variation within those microhabitats. All of those aspects favor a great morphological diversity in this arachnid order.

We conclude to study perspective of behaviour and microhabitat used by *Heterophrynus longicornis*, a poorly known whip spider species until today

A. Anne et Ambre

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à te remercier Loïc [Bollache] pour ton aide précieuse, ton soutien, ta patience, ta confiance et surtout ton amitié. Il est sûr que sans toi, cette thèse n'aurait pas été la même.

J'aimerais ensuite remercier ceux et celles qui m'ont accompagné et fortement soutenus durant ces trois années, et qui ont aussi souffert de mes absences studieuses : Ma femme Anne, ma fille Ambre, et mes parents Alain et Véro. Vous m'avez tous porté jusqu'à la fin de cette thèse.

Un grand merci à toi aussi Pierre Olivier [Maquart], cher ami, pour ton soutien et tes relectures !

Merci à Clément, Louis et Patrick pour votre aide durant les recherches de localités en Guyane et votre soutien

Merci à vous tous !

Mes remerciements vont également aux personnes avec qui j'ai aimé travailler et qui m'ont soutenu, aidé et apporté leur expertise durant ces années : Sophie Montuire, Rémi Wattier et Leonardo Sousa Carvalho.

Mes remerciements vont encore à Hubert Höfer (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe), Mark L. I. Judson (Museum national d'histoire naturelle, Paris (MNHP)) et Christine Rollard (MNHP) pour leur accueil dans les collections respectives des Musei de Karlsruhe et Paris pour réaliser des mesures.

J'aimerais également remercier toutes les personnes qui nous ont aidées en Guyane : Jean Bernard Coué et Roger pour leur aide et leur amitié. Jean Marie PrevotEAU (Parc Naturel Régional de la Guyane) pour la localisation de sites favorables aux amblypyges, Emmanuel Onno pour son chaleureux accueil dans sa propriété ainsi que pour son aide à la localisation des grottes entourant sa maison, et Philippe Soler (le planeur bleu) pour son aide lors des prospections autour du village de Cacao et la localisation des sites les plus favorables que nous avons pu prospector.

J'aimerais encore remercier Peio Rahola pour le prêt des *Heterophrynus* de sa collection et André Leetz pour sa collection d'Amblypyges pour pouvoir réaliser des mesures et Louis Verrier pour son aide aux mesures au Museum de Karlsruhe. Maria Teixeira Brandao, Rémi Wattier et Alexis Duhoux pour leur aide lors des manip d'extraction d'ADN, de PCR et d'analyse des données génétiques.

Merci à Jordan Cadiot, photographe animalier de talent, pour la permission d'utiliser ses photos afin d'illustrer ce manuscrit.

Enfin, je voudrais remercier Jean Luc Billard et l'entreprise Ynovae qui m'ont permis de faire mon inscription en thèse et m'ont soutenu dans cette voie, Merci également à toute l'équipe de Saint Julien du Sault, Vincent, David, Régis, Gégé, Dom, Justin et les adhérents des différents sites dans lesquels j'ai pu passer, pour leur bonne humeur et les bons moments passés ensemble.

Table des matières

Remerciements.....	VII
Liste des publications et communications	X
Introduction.....	1
La diversité en biologie.....	2
Comment définir l'espèce ?	3
Les variations morphologiques intraspécifiques.....	7
Le dimorphisme sexuel.....	8
Les Amblypyges	16
Le genre <i>Heterophrynus</i>	19
Les Amblypyges comme modèle d'étude :.....	20
Bibliographie :	22
Diversité cryptique chez trois espèces d'Amblypyges (Arachnida, Amblypygi) Sud Américains	29
Bibliographie :	31
Cryptic diversity within three South American whip spider species (Arachnida, Amblypygi)	33
References.....	36
Supplementary Materials and Methods	37
Variations de la forme de la carapace chez les Amblypyges.....	43
Bibliographie :	45
Variations in the carapace shape of whip spiders (Arachnida: Amblypygi)	47
Introduction.....	47
Material and methods.....	48
Results.....	50
Discussion.....	54
Acknowledgements.....	56
References.....	56
Allométrie et Dimorphisme sexuel chez trois espèces d'amblypyges géants (Amblypygi, Phrynidae, Heterophrynus)	59
Bibliographie.....	62

Allometry and sexual dimorphism in three giant whip spider species (<i>Amblypygi</i> , <i>Phrynidae</i> , <i>Heterophrynus</i>)	64
Introduction.....	65
Material and Methods	68
Results.....	71
Discussion.....	73
Conclusion	76
Acknowledgement	77
References.....	77
Figure and table captions	84
Variations de la taille et du dimorphisme sexuel en fonction de la population et du micro habitat chez <i>Heterophrynus longicornis</i> (<i>Amblypygi</i> , <i>Phrynidae</i>)	89
Bibliographie.....	91
Geographical variation in size and sexual dimorphism in the whip spider <i>Heterophrynus longicornis</i> (<i>Amblypygi</i> , <i>Phrynidae</i>)	92
Introduction.....	93
Material and Methods	94
Results.....	97
Discussion.....	98
Bibliography	100
Figure and table captions	103
Conclusion et perspectives.....	109
Perspectives : Croissance, dispersion, utilisation des micro-habitats et comportements sociaux chez <i>Heterophrynus longicornis</i>	112
Bibliographie.....	114
ANNEXES	115

Sauf mention contraire : Photographie et dessins : Florian Réveillon

Liste des publications et communications

Articles scientifiques :

Réveillon, F., Wattier, R., L., Montuire, S., Carvalho, L.S. & Bollache, L. 2020. Cryptic diversity within three South American whip spider species (Arachnida, Amblypygi). *Zool Res.* 41(5):595-598. doi: 10.24272/j.issn.2095-8137.2020.068.

Réveillon, F., Montuire, S., Maquart, P.-O., Fétiveau, C., & Bollache, L. (2022). Variations in the carapace shape of whip spiders (Arachnida: Amblypygi). *Journal of Morphology*, 1–12. <https://doi.org/10.1002/jmor.21485>

Réveillon, F., Carvalho, L.S., Montuire, S., Galipaud, M. & Bollache, L. Allometry and sexual dimorphism in three giant whip spider species (Amblypygi, Phrynididae, *Heterophrynus*). *Canadian Journal of Zoology*. Submitted

Poster :

Réveillon, F., Wattier, R., L., Montuire, S., Carvalho, L.S. & Bollache L. Cryptic diversity within three South American whip spider species (Arachnida, Amblypygi). Journée des doctorants, Dijon, 2019

F. Réveillon – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

Chapitre 1

Introduction



La diversité en biologie

Depuis la fin du XX^{ième} siècle le concept de biodiversité est devenu un élément familier de nos discours et de nos vies en même temps que son déclin s'est affirmé. Plus personne ne peut ignorer aujourd'hui les dangers qui menacent la diversité du vivant sous l'effet des pressions anthropiques diverses. La perte de la biodiversité est de plus en plus documentée et médiatisée, participant à une prise de conscience croissante de ce phénomène parmi la population. Si chacun, du moins en France, est certainement capable de discuter de la notion de biodiversité, elle cache des éléments parfois complexes et difficile à maîtriser pour le profane.

On identifie généralement l'année 1992 comme la date importante pour désigner la biodiversité comme un concept clef de nos politiques de gestion. L'article 2 de la Convention sur la diversité biologique (Signée lors de la Conférence de Rio), définit la diversité biologique comme: « *La variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes.* »

Nous retrouvons, dans cette définition, l'idée de niveaux emboîtés pour définir la biodiversité, ou les biodiversités : La diversité des écosystèmes, la diversité des espèces à l'intérieur des écosystèmes et la diversité existante à l'intérieur de chaque espèce. Si un écosystème était décrit au début du siècle dernier par Tansley (1935) comme « un complexe d'espèces et de facteurs abiotiques », il est aujourd'hui considéré comme un ensemble vivant formé par ces espèces en interrelation entre elles et leur environnement abiotique (Fischesser & Dupuis 1996). La diversité à l'intérieur de chaque espèce (*intra spécifique*), est quant à elle tout aussi complexe : elle est composée en partie d'une diversité génétique, de par la diversité allélique, mais également d'une diversité phénotypique, comportementale et morphologique, résultant de l'expression des différents allèles présents en fonction de l'environnement. Cette diversité phénotypique se traduit alors par des tailles, des formes, des couleurs, des comportements ou des phénologies très variables entre les individus au sein d'une même population et d'une même espèce.

Le concept de biodiversité est souvent réduit à un nombre d'espèces, aisé à comprendre et facilement identifiable pour le grand public, mais comparant la complexité du vivant à une simple valeur quantitative. Pourtant l'espèce est elle-même un concept à manier avec

prudence. Si elle est utile à la mesure de la diversité il me semble important d'en appréhender la complexité pour introduire mon travail de doctorat.

Comment définir l'espèce ?

« Il est surprenant de constater que le concept d'espèce ne pose de problèmes qu'aux spécialistes de la question »

(Pierre, 2002)

Bien que l'homme ait identifié des espèces depuis des millénaires, qu'il ait très vite nommé des « espèces vernaculaires », puis s'est essayé à les ordonner avec l'invention de la classification par Carl von Linné (1735 ; 1758) ; définir la notion d'espèce n'est toujours pas chose facile. De nombreuses définitions ont été proposées et je propose ci-dessous d'exposer les plus utilisées.

Les premières sont des définitions typologiques, à l'instar de celle de Linné. Elles reposent sur des spécimens de référence (l'*Holotype*, et les *Paratypes*) et considèrent des individus morphologiquement proches comme tenant de la même espèce (Darwin 1859). Ces définitions supposent l'utilisation de caractères diagnostiques permettant de distinguer les groupes d'individus en espèce, ces caractères devant être suffisamment stables entre les individus pour les regrouper, mais pas trop de manière à pouvoir distinguer ce que l'on considère comme une espèce par rapport à une autre. La combinaison de différents caractères formant alors la diagnose de l'espèce. Le principal problème de cette définition vient avant tout de nos connaissances et de nos capacités techniques d'observation. Ainsi, les caractères utilisés au siècle dernier ont maintenant été approfondis et sont complétés par d'autres notamment avec les progrès des outils techniques, loupes, microscopes et autres appareils, nous permettant d'accéder à des différences jusqu'alors invisibles. De nombreux groupes autrefois considérés comme une espèce à part entière ont ainsi été séparés en plusieurs espèces. Cependant l'inverse existe également, certaines espèces décrites comme très différentes ont pu, avec les avancées des connaissances, être réunifiées en une seule entité spécifique, ce qui est illustré par les nombreux cas de synonymie lors des révisions taxonomiques.

Un saut conceptuel a été franchi lorsque les scientifiques ont essayé de transposer biologiquement le concept d'espèce typologique. C'est ainsi qu'est née la définition la plus généralement admise en biologie : celle de l'*espèce biologique*. Elle regroupe les organismes en se basant sur leur interfécondité et le degré d'interfécondité de leurs descendants (Mayr 1942). Cependant cette définition ne peut évidemment s'appliquer qu'aux organismes à reproduction sexuée, et n'est pas vérifiable chez certains taxons comme chez les espèces parthénogénétiques (Singh 2012) ou chez les espèces fossiles. Par ailleurs d'autres difficultés apparaissent. S'il est possible de tester dans des conditions contrôlées l'idée de l'espèce biologique pour des petits organismes, comment procéder pour des organismes plus imposants difficile à manipuler. Enfin, les barrières empêchant deux entités biologiques différentes d'avoir une descendance sont multiples. Elles peuvent prendre place avant ou après la formation du zygote. Par exemple, l'isolement reproducteur pré zygotique n'est souvent pas lié à une impossibilité biologique de concevoir une descendance, mais à d'autres causes comme des barrières spatiales ou temporelles qui une fois levées permettent la formation d'hybrides viables. La multiplication des hybrides naturels fertiles entre l'ours brun (*Ursus arctos*) et l'ours blanc (*Ursus maritimus*) sous les effets du changement climatique sont une illustration d'une réalité de l'espèce biologique à nuancer.

Afin d'éviter ce problème, de nouvelles définitions ont vu le jour, revenant à l'échelle fondamentale à laquelle des différences peuvent être observées : L'échelle moléculaire. Il est donc possible de baser cette définition sur l'existence de différences génétiques ou biochimique (MALDI-TOF par exemple). Ainsi, des individus suffisamment différents sur certains gènes ou molécules pourront être considérés comme des espèces différentes.

Dans les dédales des définitions, Singh (2012) n'en dénombre pas moins de 23. Aucune d'entre elles ne pouvant s'appliquer à l'ensemble du vivant, ni à toutes les méthodes de description utilisées par la communauté scientifique. Par ailleurs, la notion d'espèce, peu importe la définition employée, est profondément fixiste. Donner un nom similaire à deux spécimens appartenant à des périodes ou à des populations différentes présuppose que ces deux individus possèdent des caractéristiques semblables. La distinction entre deux espèces ne peut alors prendre la forme que d'une scission franche entre deux entités. Quant à la spéciation, il s'agit d'un phénomène évolutif long et continu, semblant ainsi incompatible avec toute définition d'espèce. Fort de ce constat, pourquoi définir des espèces ?

L'explicitation la plus logique de ce besoin pourrait se résumer en une phrase d'Edward O. Wilson (1998) : "The first step to wisdom is getting things by their right names." « La première étape de la sagesse, c'est d'appeler les choses par leur bons noms »

Ainsi, le besoin de nommer les organismes est la base de toute connaissance en biologie des organismes. Toute communication, apprentissage ou compréhension sur un organisme précis a besoin d'une unité taxonomique, que l'on peut nommer aujourd'hui unité taxonomique opérationnelle (OTU), mais qui, bien souvent, correspond à ce que l'on appelle *l'espèce*. La notion d'espèce apparaît parfois plus comme une nécessité sémantique que comme une réalité biologique.

Afin de répondre à cette nécessité, l'indispensable notion d'espèce doit être sujette à un grand nombre de paramètres. Tout d'abord, il paraît peu probable de pouvoir délimiter précisément le moment où deux populations (d'une même espèce) deviennent au cours de leur histoire évolutive, deux espèces différentes. La distinction entre les deux espèces soeurs, dans l'histoire évolutive, ne peut alors se faire qu'arbitrairement. Un autre paramètre paraît également nécessaire lorsque l'on souhaite prendre en compte l'évolution permanente, qu'elle concerne les organismes ou les méthodes utilisées pour les étudier, il s'agit de la prise en compte du facteur temporel.

L'espèce est un concept arbitraire permettant de considérer comme un seul groupe ou entité, tous les individus constituant une lignée monophylétique suffisamment réduite pour exhiber les mêmes caractères diagnostiques (qu'ils soient morphologiques, génétiques...) choisit à la lumière de nos connaissances et à un instant précis. Il existe cependant un cas particulier, celui dans lequel, en fonction de nos connaissances et compétences en morphologie, des populations d'individus peuvent être considérées comme faisant parti de la même espèce ou non, tout en exprimant suffisamment de différences génétiques ou moléculaires pour être considérées comme des espèces différentes. Ces espèces sont alors appelée espèces cryptiques.

Très tôt, les scientifiques se sont rendu compte de l'existence d'espèces se ressemblant phénotypiquement au point d'être difficilement différenciable. En 1718, *i.e.* avant même la première classification de Linné, William Derham s'est rendu compte de l'existence de plusieurs espèces au sein d'une seule espèce phénotypique de Pouillot (Aves, Passeriformes) (Winker 2005). La première description officielle d'espèces semblables a quant à elle eu lieu en 1768 par Gilbert White, toujours chez le genre *Phylloscopus* (Winker 2005). Jusqu'à

récemment, les termes d'espèces semblables et cryptiques étaient confondus. Les espèces cryptiques sont maintenant définies comme des espèces distinctes classées par erreur et cachées derrière un seul nom. Les espèces semblables sont quant à elles des espèces cryptiques sœurs, i.e. les plus proches phylogénétiquement, et qui n'ont pas encore été distinguées d'un point de vue taxonomique (Bickford *et al.* 2007). L'existence d'espèces cryptiques peut s'expliquer de différentes manières : 1) par une évolution de caractéristiques non visuelles, comme par exemple des signaux conduisant au de choix de partenaires (eg. Les phéromones ou signaux sonores). 2) par des conditions environnementales extrêmes favorisant le maintien d'une forme ou de caractères spécifiques, ou favorisant une convergence évolutive d'espèces distinctes vers ces formes ou caractères (Bickford *et al.* 2007).

Les espèces cryptiques posent d'importants problèmes de conservation : en effet, certaines mesures sont prises pour préserver des espèces en danger d'extinction, mais le mélange de populations supposées mono spécifiques – dans le but d'éviter la dépression de consanguinité par exemple – conduit *in fine* à l'hybridation entre espèces et à la perte de diversité. Ce fut notamment le cas pour l'espèce morphologique de salamandre géante de Chine, *Andrias davidianus* (Blanchard, 1871) (Caudata, Cryptobranchidae), reproduite à grande échelle en Chine afin de préserver les populations sauvages, et dont les spécimens ont été échangés entre fermes d'élevage. Il s'est avéré, suite à des études génétiques postérieures à ces échanges, que cette unique espèce morphologique était en réalité composée d'au moins quatre espèces cryptiques, chacune vivant dans un bassin versant différent (Che *et al.* 2018). Ces espèces ont ainsi été hybridées, et les spécimens hybrides relâchés *in natura*. Une perte de diversité génétique a eu lieu, entraînant par là même une perte de biodiversité, mais également une diminution du potentiel adaptatif des salamandres géantes, fragilisant ainsi ce clade.

“Bad taxonomy can kill.”

(Che *et al.* 2018)

« une mauvaise taxonomie peut tuer »

Les variations morphologiques intraspécifiques

Les variations morphologiques interindividuelles sont les plus visibles et les plus faciles à documenter. Elles peuvent concerner la taille, la forme ou encore la couleur de quelques parties du corps ou du corps entier. Il faut aussi distinguer les variations touchant n'importe quel individu comme les variations de taille entre mâles des variations dépendantes du sexe, encore nommées dimorphisme sexuel. De même, les variations peuvent exister dès la naissance des individus tout comme apparaître au cours de leur croissance.

L'étude des causes des variations reste beaucoup plus intéressante que leur simple description. Très tôt des scientifiques se sont attachés à comprendre l'origine de patrons de variations répétables dans la nature. Au XIX^{ème} siècle, Bergmann (1847) et Allen (1877) décrivent deux règles célèbres qui portent leur nom. La loi de Bergmann stipule que les animaux endothermes sont plus grands dans des climats froids que leur conspécifiques vivants en climats chauds. Il est possible d'expliquer ceci par la production de chaleur plus importante chez les gros animaux, ainsi que par un ratio entre la surface de peau (se refroidissant au contact de l'air extérieur) par rapport au volume (se réchauffant) moins important chez les plus gros animaux, favorisant ainsi la conservation de la chaleur en climat froid. Tandis que celle d'Allen formule que les animaux vivant en climat chaud auront des membres et appendices plus longs que ceux vivant en climat froid. De la même manière que la règle de Bergman, des appendices plus courts permettent une meilleur évacuation de la chaleur sous climat chaud, et ceux plus court une meilleure conservation de la chaleur.

Ces règles sont encore aujourd'hui analysées et confrontées aux données empiriques. Ainsi, Herfindal *et al.* en 2006, ont montré que les variations de masse corporelle le long d'un gradient latitudinal, chez l'original *Alces alces* (Linnaeus, 1758) (Mammalia, Cervidae), ne sont pas uniquement dues aux températures, comme le prédit la règle de Bergmann, mais sont

aussi reliées au régime alimentaire. Les variations peuvent également dépendre des micro-habitats (Kaliontzopoulou *et al.* 2010), du climat (Schäuble 2004) ou encore du degré de socialité des animaux (les espèces eusociales montrent des variations interindividuelles (inter-caste) bien plus importantes que les espèces non sociales) (Tóth & Duffy 2008).

Les variations non liées au sexe peuvent être multiples et dépendent d'un grand nombre de facteurs. Tout d'abord à l'âge et au stade de développement de l'individu. Dans ce cas, la croissance des juvéniles est une première source de variation sur la taille. Dans de nombreux cas, cette croissance n'est pas linéaire, conduisant à des relations allométriques (eg. une croissance plus rapide pour une partie ou un membre que pour le reste du corps). Les variations peuvent encore dépendre du génotype des individus, ou de leurs conditions de développement ontogénique. Il arrive ainsi que ces variations soient plus importantes au sein d'une même population qu'entre des sous espèces différentes. Par exemple, chez les cétoïnes Africaines *Mecynorrhina oberthuri* Fairmaire, 1903 (Coleoptera, Cetoniidae), les différences entre les formes « *unicolor* », (ayant des élytres jaunes unis), et « *decorata* » (ayant des élytres quadrillés de noir), sont plus importantes que celles existant entre les deux sous espèces *M. oberthuri oberthuri* et *M. oberthuri kirchneri* (de légères variations des dessins du pronotum mais vivant surtout à plus de 400 km de distance (Drumont 1998)). Dans d'autres cas, les variations entre des populations différentes sont les plus importantes pouvant conduire à l'apparition de ce l'on nomme des écotypes.

Le dimorphisme sexuel

L'histoire de la systématique regorge d'erreurs de classifications due aux différences entre mâles et femelles d'une même espèce. Linné lui-même s'était trompé, faisant du canard colvert deux espèces différentes, l'une avec un plumage brun tacheté nommée *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758 (Aves, Anatidae), l'autre gris clair avec un cou et une tête vert métallique nommée *Anas boschas*. Les variations liées au sexe des individus, appelées dimorphisme sexuel, constituent une part importante de mon travail de doctorat.

On observe un dimorphisme sexuel chez la majorité des espèces vivantes. Chez les plantes où l'on note par exemple que les fleurs femelles de *Thymus vulgaris* L. sont plus petites que les fleurs hermaphrodites (Thompson *et al.* 2002). Chez les invertébrés, avec la présence de cornes chez les mâles de nombreux *Dynastinae* (Emlen *et al.* 2007 ; Gasca-Álvarez & Amat-García 2010) ou encore un sexe pouvant être plus grand que l'autre (Abbott

& Svensson 2008). Chez les vertébrés, où l'on constate également des dimorphismes de taille ou de forme chez de petits carnivores (Abramov & Puzachenko 2005) et même un dimorphisme sexuel au niveau de la forme du crâne chez *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 [Mammalia, Hominidae] (Bastir *et al* 2011). Les dimorphismes sexuels sont classés en deux grands types, le Dimorphisme Sexuel sur la Taille ou « sexual size dimorphism » (SSD) ; et le Dimorphisme Sexuel sur la Forme ou « sexual shape dimorphism » (SShD).

La morphologie, discipline visant à décrire la forme et l'aspect visuel, n'est plus uniquement la description et la quantification des caractères morphologiques variants. Comme pour la systématique moderne essayant aujourd'hui de définir les relations de phylogénies entre les espèces et l'évolution des caractères (Prat *et al.* 2008), elle essaye de définir les causes des variations (Herfindal *et al.* 2006 ; Kaliontzopoulou *et al.* 2010) et leur mise en place ontogénique (Emlen *et al.* 2007 ; Bever 2008).

Les causes du Dimorphisme sexuel

Darwin (1871) suggère que les mécanismes évolutifs expliquant l'apparition du dimorphisme sexuel peuvent être regroupés en trois types : la sélection sexuelle, la sélection de fécondité, et la sélection naturelle regroupant les causes écologiques.

Cause de variation du dimorphisme : sélection sexuelle

La sélection sexuelle est certainement le mécanisme le plus couramment évoquée pour expliquer l'origine du dimorphisme sexuel. Cette sélection peut se produire à travers soit la sélection intersexuelle, où le sexe sélectif (généralement les femelles) choisi de se reproduire avec certains partenaires plus que d'autres, soit la sélection intrasexuelle où des individus (généralement les mâles) s'affrontent pour accéder à la reproduction.

Dans le cas où la sélection porte sur les mâles, on peut s'attendre, pour un dimorphisme sexuel important, à une taille des mâles variant plus que celle des femelles. Cette idée a été formalisée par Rensch (1950 in Herczeg *et al.* 2010) qui montre que les variations inter-populationnelles dans les taux de dimorphisme sont généralement reliées avec la taille des individus. Ainsi, pour les populations où un dimorphisme de taille est avéré avec des mâles plus grands que les femelles, le taux de dimorphisme sera proportionnel à la taille moyenne des individus. Dans le cas contraire, lorsque ce sont les femelles qui sont plus grandes que les

mâles, le taux de dimorphisme sera inversement proportionnel à la taille moyenne des individus.

Shine & Fitzgerald (1995) prédisent un lien entre la compétition inter-mâles et le SSD : s'il existe une compétition entre les mâles, alors le SSD sera biaisé en leur faveur (les mâles seront plus grands que les femelles) car il y aura un avantage sélectif des grands mâles (Darwin 1871). Si au contraire il n'existe pas de compétition, alors les femelles seront les plus grandes (par processus de sélection naturelle, les plus grandes ont une meilleure aptitude phénotypique reliée à leur plus grande fécondité). Cette prédiction, sur un dimorphisme de taille, peut aussi s'appliquer aux autres types de dimorphisme, comme par exemple la longueur des canines, très corrélée chez les primates au niveau de compétition entre les mâles (Plavcan & Schaik 1992).

L'évolution du dimorphisme sexuel en relation avec la compétition intra sexuelle est appuyée par le fait que ce dimorphisme sexuel soit étroitement relié aux régimes de reproduction des espèces. Ainsi, Dunn *et al* (2001) concluent que les espèces d'oiseaux monogames ou polyandres ont des taux de dimorphisme sexuel assez faibles, alors que les espèces polygynes strictes ou occasionnelles, ou formant des leks, montrent des taux de dimorphisme sexuel bien plus importants (Figure 1). Plavcan (2011), propose également que les niveaux de dimorphismes varient en fonction des régimes d'appariements : il n'observe pas de dimorphisme ou un dimorphisme faible chez les primates monogames ou polyandres, mais un dimorphisme très important chez les espèces polygynes ou promiscuites.

L'intensité de la sélection sexuelle peut aussi varier entre les populations d'une même espèce en fonction de l'intensité de la compétition sexuelle comme l'a montré Schäuble (2004) chez une espèce de grenouille australienne (*Limnodynastes peronii* (Duméril et Bibron, 1841) (Anura, Limnodynastidae)) vivant dans des régions plus ou moins froides et humides. Si les populations bénéficient d'une longue saison de reproduction (plus de temps en période fraîche et humide), alors la compétition intra-sexuelle sera très importante, favorisant alors des individus (les mâles dans ce cas précis) de très grande taille. Dans le cas d'une courte saison de reproduction, alors la compétition n'est pas aussi importante et les mâles ne sont alors pas aussi grands que dans les autres zones. La taille des femelles restant la même pour chaque population, on observe une variation dans les taux de dimorphisme. Ceci étant bien conforme aux prévisions de Lindenfors & Tullberg (1998) (plus la saison de reproduction dure et plus la pression est élevée).

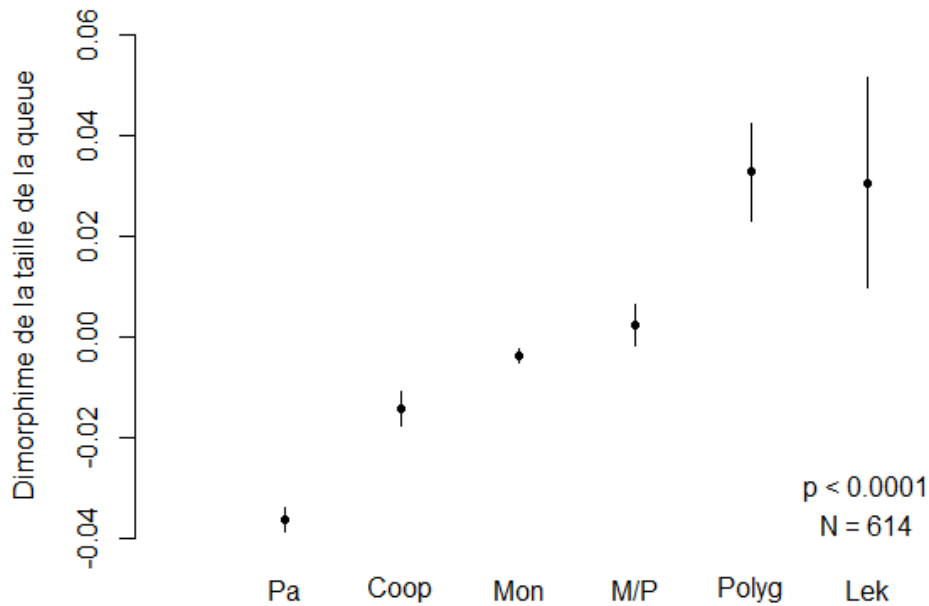


Figure 1 : taux de dimorphisme sexuel chez les oiseaux en relation avec leur régime d'appariement. Pa : polyandrie ; Coop : coopération ; Mon : monogamie ; M/P : généralement monogamie, mais parfois polygynie ; Polyg : polygynie ; lek : lek et promiscuité. Les points représentent les moyennes et les segments les erreurs standards. Selon Dunn et al. 2001

Cause de variation du dimorphisme : sélection de fécondité

Les différences intrinsèques dans le rôle reproducteur des mâles et des femelles peuvent conduire au dimorphisme. La sélection de fécondité porte sur le fait qu'un sexe (généralement les femelles) aura plus intérêt à maximiser ou réguler sa taille pour favoriser sa reproduction (nombre de jeunes produits ou leur survie) ou sa survie. Par exemple, chez les mammifères, c'est généralement la femelle qui, parce qu'elle doit apporter de nombreux soins parentaux, a davantage à investir son énergie dans la reproduction plutôt que dans sa propre croissance.

L'origine du dimorphisme peut aussi résulter de la sélection d'un trait chez l'un des deux sexes. C'est ce qui est par exemple constaté dans une population de *Morelia spilota* (Lacépède, 1804) (Serpentes, Pythonidae) où les individus ne montrent aucune agressivité envers leurs conspécifiques. On remarque que dans cette population les femelles sont deux fois plus grandes et dix fois plus lourdes que les mâles. Cette différence est expliquée uniquement par une sélection sur les plus grosses femelles, pondant plus d'œufs que les autres, aucun choix des mâles pour une taille particulière de femelle n'est constaté, et aucune différence de succès de reproduction n'est constatée entre les mâles de grande ou de petite taille (Pearson et al. 2002).

Autre exemple, chez l'épinoche à neuf épines, *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii, Teleostei) les femelles sont plus grosses que les mâles. C'est alors leur taille qui est sélectionnée car plus elles seront massives, et plus elles auront une progéniture abondante. Il en est de même pour les insectes, pour lesquels les plus grosses femelles ont généralement une fécondité positivement corrélée à leur taille (Preziosi *et al.* 1996 in Amarillo Suarez *et al.* 2011).

Cause de variation du dimorphisme : l'environnement (sélection naturelle).

La sélection naturelle porte sur des facteurs indépendants de la reproduction ou du choix de partenaire, comme la différence de ressources disponibles ou des pressions de sélection pouvant varier avec l'environnement.

Des chercheurs ont pu relier les variations du niveau de dimorphisme sexuel en fonction des habitats utilisés par les individus. Nishikawa et Maly (1996) ont montré une variation du dimorphisme sexuel chez des copépodes en fonction du type de mare : les niveaux de dimorphismes sont beaucoup plus importants dans les mares temporaires, où l'on ne trouve pas de poisson prédateur (à cause de l'assèchement de la mare), que dans les mares permanentes où les prédateurs présents repèrent beaucoup plus rapidement et prédatent plus facilement les grosses femelles (les femelles sont plus grandes que les mâles).

On peut également observer une variation du dimorphisme sexuel causé par une plasticité phénotypique. La taille des mâles chez les lycoses *Lycosa tarantula* (Linnaeus, 1758) (Arachnida, Araneae) dépend de la quantité de nourriture disponible, la taille des femelles adultes, quant à elle, reste fixe. Il y a donc une variation potentielle du dimorphisme dépendant de la quantité de nourriture disponible (Fernandez-Montraveta & Moya-Larano 2007). Chez d'autres espèces, d'insectes cette fois-ci, au contraire, c'est la taille des femelles qui est dépendante de l'environnement et la taille des mâles qui est fixe, le ratio dépend ici encore des variations environnementales (Teder & Tammaru 2005). Les auteurs de cet article insistent sur le fait que même si l'environnement joue un rôle dans les degrés de dimorphisme sexuel, il n'influe en aucun cas sur une direction précise du dimorphisme. Chez quelques espèces d'insectes pour lesquelles les temps de croissance et de maturation sont les mêmes, ce sont les quantités de nourriture disponible et les densités de larves qui influent sur la croissance : plus la compétition pour la nourriture et l'espace sera importante, plus la taille des adultes sera petite et le dimorphisme observé de faible amplitude (Amarillo-Suarez *et al.* 2011). Badyaev *et al.* (2001) décrivent également des différences dans les taux de

dimorphisme sexuel inter-populationnel dues aux variations des processs développementaux (histoires évolutives différentes des populations). On note par exemple une variation du dimorphisme sexuel pour la taille chez *Homo sapiens*, pour les populations où les femmes jouent un grand rôle dans la production de la nourriture (agriculture *etc.*). On observe une baisse du SSD causé par une taille moyenne des femmes plus importante dans ces populations que dans les autres. Cette variation peut être expliqué par un meilleur statut social des femmes dans les populations où elles prennent part à la production des ressources et y ont ainsi un meilleur accès (Holden et Mace 1999).

Chez le thym, *Thymus vulgaris*, les plus petites fleurs ont tendance à plus avorter que les grandes, ce qui favorise à terme les plus grandes fleurs (Thompson *et al.* 2002). D'autres rajoutent aussi à ces éléments la compétition intra et interspécifique (Szuma, 2007).

Une hypothèse alternative proposée pour expliquer l'évolution d'un SD est l'existence d'adaptation différentielle entre mâles et femelles pour des niches écologiques différentes (Shine 1989). Cette explication est avancée dans le cas de toxicités différentes du venin chez *Bothrops jararaca* (Wied-Neuwied, 1824) (Serpentes, Viperidae) (Furtado *et al.* 2006).

Lorsqu'un dimorphisme sexuel est observé, il est légitime de suggérer que le coût de la mise en place de celui-ci ne sera pas le même chez les mâles et chez les femelles. Les jeunes ne se reproduisant pas encore n'ont donc pas intérêt à payer un coût trop important. Cela suggère une mise en place tardive du dimorphisme sexuel pour les espèces où une telle variabilité est observée. C'est effectivement ce qui est observé et décrit dans de nombreuses études où les taux de dimorphisme sexuel des jeunes individus sont très inférieurs à ceux des adultes (Weygoldt 2000 ; Kaliontzopoulou *et al.* 2008 ; Abbott & Svensson 2008). Ainsi, le dimorphisme sexuel portant sur la taille des individus (SSD) peut être dû soit à une croissance plus rapide de l'un des deux sexes, soit à une durée de croissance plus courte (Abbott & Svensson 2008 ; Kaliontzopoulou *et al.* 2008), les deux mécanismes n'étant pas mutuellement exclusif. S'il porte cette fois sur un appendice plus développé chez un des deux sexes (SShD), c'est cette fois-ci une relation allométrique, au cours de la croissance, différente entre les deux sexes qui sera la cause de ce dimorphisme (Weygoldt 2000 ; Ljubicavljjevic *et al.* 2010).

Les trois causes expliquées ci dessus ne sont naturellement pas mutuellement exclusives. Par exemple, Ljubicavljjevic *et al* (2010) soulignent que le dimorphisme sexuel de différentes espèces de lézards serait dû conjointement aux effets de la sélection naturelle et de la sélection sexuelle.

Il est, dans ce dernier exemple, assez aisé de comprendre pourquoi le dimorphisme se met en place, les mâles n'ayant aucun avantage à grandir plus qu'ils ne le sont déjà. On peut cependant se demander pourquoi leur taille n'est pas inévitablement entraînée vers le haut par celle des femelles (les gènes responsables de la grande taille des femelles sont aussi portés par leur fils) et, encore plus étonnamment, pourquoi, pour des espèces où la taille des mâles est sélectionnée (par sélection sexuelle par exemple), observe-t-on une relation d'allométrie pour la taille des femelles en fonction des populations (*i.e.* que la taille des femelles augmente aussi, mais jamais autant que celle des mâles) ? Pourquoi pas une taille constante pour les femelles ? Ou pourquoi pas une augmentation aussi importante que pour la taille des mâles ? (Lindenfors 2002). L'auteur répond à ces questions par les conflits parents-enfants en utilisant comme modèle des espèces de primates. Plus une femelle sera de grande taille, plus elle pourra avoir des petits de grande taille et optimisera ainsi leur survie, ce qui explique l'augmentation de la taille des femelles. Cependant, plus elles seront de grande taille, et plus leur croissance sera longue, réduisant aussi le nombre d'évènements de reproduction possible, et plus l'énergie dépensée par petit sera importante (car de plus grande taille) (Lindenfors 2002). Ce dernier facteur va donc fortement limiter la croissance des femelles. Il est ainsi possible de conclure que, si le dimorphisme sexuel chez ces espèces a pour origine la sélection sexuelle, sa variation a une origine toute autre : la sélection naturelle.

Parmi les espèces animales présentant de fortes variations des niveaux de dimorphisme sexuel, les Amblypyges (Arachnida, Amblypygi), ordre d'arachnides peu étudié, sont un modèle biologique remarquable (Weygoldt 2000).

J'ai rencontré pour la première fois les amblypyges en 2006 dans une grotte de la forêt guyanaise, il s'agissait d'*Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873) (Amblypygi, Phrynidae). En cherchant par la suite des informations sur leur taxonomie et leur biologie, je me suis rendu compte que cet ordre était encore très (trop) peu étudié, hormis quelques publications régulières décrivant de nouvelles espèces. La quasi-totalité des connaissances sur leur biologie, physiologie et systématiques étaient alors compilées en 163 pages dans le seul livre leur étant consacré : « Whip spiders (Chelicerata: Amblypygi) Their Biology, Morphology and Systematics » de Peter Weygoldt (2000). J'ai alors commencé à profondément m'intéresser à ce groupe si particulier, aussi bien par des observations en élevage que d'un point de vue taxonomique..

Après une présentation détaillée des Amblypyges, mon modèle biologique tout au long de cette thèse, j'aborderai dans un premier temps la diversité cryptique chez trois espèces d'*Heterophrynus*. Le chapitre 2 s'attachera à explorer quelques aspects des modifications de la forme du prosoma (céphalothorax) des amblypyges au cours de leur croissance, et l'implication de ces modifications sur les études morphologiques. J'aborderai ensuite l'évolution du dimorphisme sexuel au travers de l'étude de la variation du dimorphisme sexuel et de sa mise en place allométrique chez trois espèces d'*Heterophrynus*. Enfin, ce même axe sera analysé en étudiant les variations du dimorphisme chez des populations d'une seule espèce morphologique, avant de conclure.

Les Amblypyges

Les Amblypyges sont un petit ordre d'Arachnides composé d'un peu plus de 250 espèces connues à l'heure actuelle (Miranda *et al.* 2021). Bien que la phylogénie des arachnides ainsi que les groupes les composant soit encore incertaine et remise en cause (Ballesteros *et al.* 2022), la place qu'occupent les Amblypyges reste relativement fixe parmi les différentes hypothèses proposées. Ainsi, les Amblypyges forment avec les Uropyges et les Palpigrades le groupe des pédipalpes, lui-même formant, avec les Araignées, le groupe des Tetrapulmonés (Fig. 2).

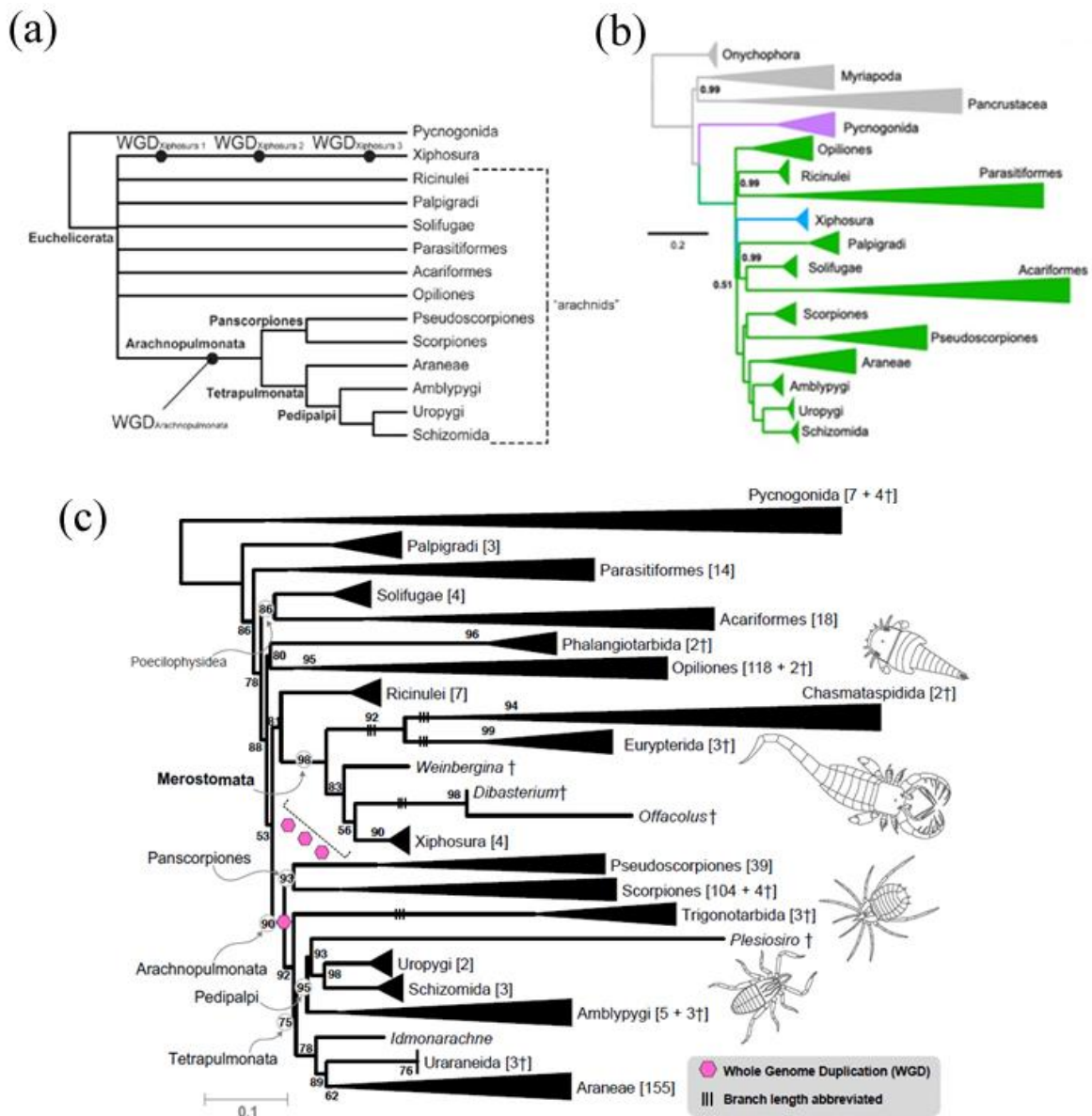


Figure 2 : Arbres phylogénétiques des arachnides. (a) : d'après Ontano *et al.* (2021), basé sur des données génétiques ; (b) d'après Ballesteros *et al.* (2022), basé sur des données génétiques ; (c) d'après Ballesteros *et al.* (2022), basé sur des données morphologiques. Les trois arbres sont issus de la publication de Ballesteros *et al.* (2022)

La taille des Amblypyges est très variable, allant de 0,4cm pour les plus petites espèces comme *Charinus sillami* Réveillon & Maquart, 2015 (Amblypygi, Charinidae) à 5 cm de long pour la plus grande, *Acanthophrynus coronatus* (Butler, 1873) (Amblypygi, Phrynidae). Les Amblypyges arborent des chélicères dentés, mais non venimeux, permettant de dilacérer les proies. Les pédipalpes, transformés en de puissantes pattes ravisseuses, sont utilisés comme armes ravisseuses pour chasser, se défendre ou encore défendre une ressource contre des compétiteurs. Lucifuges et ayant une vue médiocre, leur première paire de pattes, dite *antenniformes*, permet de s'orienter, tandis que les différentes soies, les trichobothries, présentes sur les tarse, renseignent sur la nature de leur environnement immédiat. Enfin, six longues pattes ambulatoires permettent les déplacements de l'animal (Weygoldt 2000) (Fig. 3).

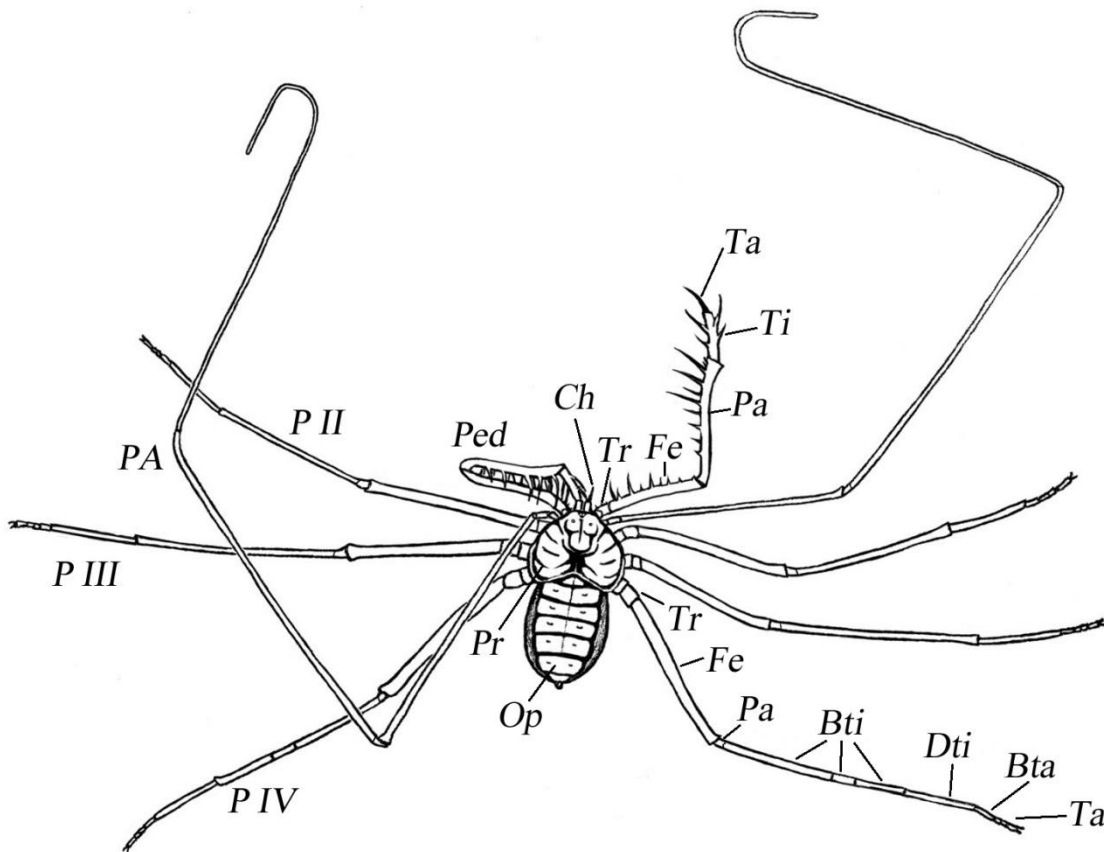


Figure 3 : Anatomie d'un amblypyge : Pr : Prosoma ; Op : Opistosoma ; Ch : Chélicère ; Ped : Pédipalpe ; PA : Patte antenniforme ; P x : Patte marcheuse ; Tr : Trochanter ; Fe : Femur ; Pa : Patelle ; Bti : Basitibia ; Dti : Distitibia ; Ti : Tibia ; Bta : Basitarse ; Ta : Tarse. Modifié à partir de Réveillon 2008.

Ces arthropodes sont présents dans toutes les régions tropicales et sub-tropicales terrestres, ainsi que dans des zones tempérées telles que le bassin méditerranéen (Weygoldt

2000). Les habitats fréquentés sont multiples, allant des forêts tropicales aux milieux désertiques en passant par le feuillage des broméliacées, les termitières ou les grottes (Weygoldt 2000 ; Jocque & Guipponi 2012 ; Réveillon & Maquart 2015 ; Maquart & Réveillon 2016).

Le régime alimentaire des Amblypyges est très varié, en effet, majoritairement insectivores, certaines espèces pratiquent également la nécrophagie (Trujillo *et al.* 2021), capturent de petits vertébrés (Ladle & Velander 2003) tandis que d'autres peuvent accepter des aliments végétaux (Weygoldt 2000)

Parmi les arachnides, les Amblypyges font exception tout particulièrement dans un domaine : celui de la croissance. En effet, ce sont les seuls arachnides qui, pour les deux sexes, effectuent des mues tout au long de leur vie, y compris une fois la maturité sexuelle atteinte. Ce phénomène de croissance continue n'est connu que chez certaines *Araneae*, en particulier les mygalomorphes (*Orthognatha*), mais ne concerne alors que les femelles (Weygoldt 2000).

Les Amblypyges montrent un fort dimorphisme sexuel se caractérisant par une taille des pédipalpes plus importante chez les mâles que chez les femelles (Weygoldt 2000). Ces pédipalpes jouent un rôle important dans les combats ritualisés chez la plupart des espèces. Ainsi, les individus « se menacent » avec un pédipalpe ouvert, celui de l'autre côté est fermé. Les animaux, décalés d'environ la taille d'un corps et demi, sont soit face à face, soit de côté (figure 4) (Weygoldt 2000 ; 2002). Cette position et la distance séparant les deux individus leur permettent alors vraisemblablement de "mesurer" leur taille respective. Lors des parades de reproduction, les deux partenaires ouvrent également leurs pédipalpes (Weygoldt 2000 ; Réveillon 2008). Les individus peuvent alors juger de la taille de leur partenaire. On peut alors penser qu'une variation autour du dimorphisme sexuel associé à l'intensité de la compétition entre mâles est susceptible d'exister.

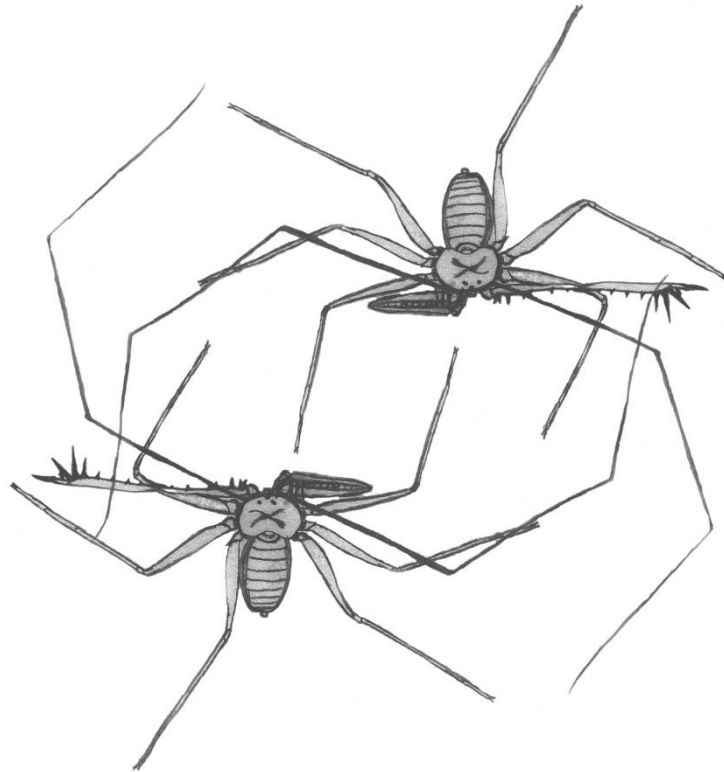


Figure 4 : Représentation d'un duel d'Amblypyges

Le genre *Heterophrynus*

Les espèces du genre *Heterophrynus* sont relativement communes en Amérique du sud, plus précisément en Amazonie (*lato sensu*) et dans les massifs montagneux entourant cette région, du Brésil à la Colombie, de la Bolivie au plateau des Guyanes. Pas moins de 19 espèces ont déjà été décrites, certaines occupant un vaste territoire comme *Heterophrynus longicornis* (Harvey 2003 ; Réveillon *et al.* 2022), présente de la façade Atlantique à l'est du Brésil jusqu'à la frontière avec le Pérou, et d'autres n'étant jusqu'à maintenant connues que des localités types. Elles se rencontrent dans des habitats très variés : des grottes ou cavités, où des dizaines d'individus peuvent être observés ensemble ; des troncs d'arbres dans des milieux forestiers, où l'on ne trouve jamais plus d'un couple d'individus dans le cas de *H. longicornis* et jamais plus d'un individu dans le cas de *Heterophrynus alces* Pocock, 1902 (Dias & Machado 2007), mais parfois des groupes comprenant jusqu'à huit adultes chez *Heterophrynus batesii* (Butler, 1873) (Chapin 2014). Au sein même d'une même espèce, les micro-habitats utilisés peuvent être très variés, comme c'est le cas chez *H. longicornis* (Carvalho *et al.* 2012). Les *Heterophrynus* montrent encore de larges variations interspécifiques du dimorphisme sexuel (Mc Arthur *et al.* 2018). Tous ces éléments en font un excellent modèle pour l'étude de la diversité chez les amblypyges.

Dans le cas des populations forestières d'*H. longicornis*, Weygoldt (2000) a pu remarquer des couples relativement stables dans le temps, où les deux individus pouvaient rester ensemble plus de six mois. Par ailleurs, la femelle amblypyge est connue pour prodiguer de nombreux soins parentaux aux jeunes, entre autres en les portant sur son dos durant leur premier cycle de mue (Weygoldt 2000). Même si les régimes d'appariement n'ont jamais été précisément décrits, il est possible de faire l'hypothèse que les individus vivants sur les troncs d'arbres aient un régime de reproduction proche de la monogamie. En suivant les travaux de Dunn *et al* (2001) et ceux de Shine & Fitzgerald (1995), nous pouvons nous attendre à ce que le taux de dimorphisme sexuel dans une telle population ne soit pas très élevé. Au contraire, pour les populations troglaphiles ou « grégaires », où de très nombreux individus sont susceptibles de se rencontrer fréquemment, augmentant alors très largement la compétition intrasexuelle entre mâles, un taux plus élevé de dimorphisme sexuel est attendu. Cependant, cette hypothèse que nous formulons suppose un pré-requis suffisamment fort pour pouvoir, s'il n'est pas vérifié, la discréditer. Ce pré-requis est le non brassage entre les individus forestiers et les individus troglaphiles, autrement dit une très faible dispersion. Cette faible dispersion a été observée auparavant chez *H. longicornis*, laissant penser que l'hypothèse est tenable (Weygoldt 1977). Il reste cependant que ces travaux mériteraient d'être confirmés par une approche moléculaire, en testant les différences génétiques observées intra et inter populations.

Par ailleurs, il a été observé que les amblypyges forestiers privilégient avant tout les plus gros arbres avec des contreforts imposants, et qu'il existe une corrélation positive entre la taille des amblypyges et le diamètre des arbres utilisés (Dias & Machado 2007). Ainsi, à l'inverse des populations troglaphiles, la compétition entre individus mâles serait plus faible, et les individus sélectionneraient leur habitat (tronc d'arbre) en fonction de leur propre taille.

Les Amblypyges comme modèle d'étude :

Alors que les amblypyges ne constituent qu'un petit groupe d'espèces comparativement à d'autres ordres d'arachnides, ou même de vertébrés, ces animaux montrent suffisamment de variations interspécifiques dans leurs comportements, régimes alimentaires, techniques de chasse ou morphologies pour s'y intéresser plus en détail. De plus, leur importante durée de vie ainsi que leur apparente facilité d'élevage permet de répéter relativement simplement certaines manipulations. Concernant le maintien en captivité de ces animaux, il est aisé car les arachnides se contentent généralement de peu. L'alimentation n'a lieu qu'une fois par

semaine avec des insectes morts ou vivants (grillons ou blattes), Le bac d'élevage doit rester humide en permanence, avec une température avoisinant les 25°C. Ces conditions climatiques stables sont très importantes pour les espèces vivant en grotte ou en forêt tropicale. Une température inférieure à 20°C peut ainsi être fatale. Les espèces provenant de milieux ouverts supportent en revanche beaucoup mieux les variations de température et hygrométrie. Les animaux sont maintenus séparément, hormis pour la reproduction. Leur taille raisonnable permet cependant de limiter la taille des bacs d'élevage, dont les parois et le plafond doivent être recouvertes de supports afin de permettre les déplacements et l'exuviation. Le principal problème relatif à l'utilisation des amblypyges comme modèle biologique réside dans leur identification, en effet, il existe de très nombreuses variations utilisées comme critères morphologiques diagnostiques des espèces. Si la présence d'un arolium (ou non) permet la ségrégation des familles en deux groupes, ou si la spination des pédipalpes permet souvent l'identification des genres, l'identification des espèces morphologiques est plus ardue. Elle passe très souvent par l'étude des génitalia ou par le nombre et l'emplacement des trichobothries du distitibia IV (cf. en annexe trois descriptions d'espèces que j'ai pu réaliser au cours des dernières années (Réveillon & Maquart 2015 ; 2018 ; Maquart *et al.* 2018)). L'obtention de mues voir un individu mort sont ainsi souvent nécessaires.

Dans notre cas, en Guyane française, au Brésil, au Pérou et en Bolivie, les amblypyges ont été relativement bien étudiées, ce qui permet une identification généralement plus simple : En Guyane française les clés que nous avons fournies en 2016 (voir la publication de Maquart & Réveillon 2016 en annexe) permettent ainsi l'identification des quatre espèces présentes, même à partir de spécimens vivants. Au Pérou, seulement deux espèces du genre *Heterophrynus* sont connues, *H. elaphus*, relativement commune, et *H. gorgo* (Wood, 1869), ces deux espèces se distinguant aisément par leurs pédipalpes respectivement trapus ou fins. En Bolivie, uniquement *H. elaphus* est connue (Réveillon *et al.* 2014). Enfin, au Brésil, environ trente espèces d'amblypyges sont aujourd'hui répertoriées. Parmi celles-ci figurent 6 espèces d'*Heterophrynus* (Réveillon *et al.* 2022). Pour ces individus, une identification approfondie de tous les spécimens s'avère donc nécessaire afin d'éviter toute erreur d'identification.

Je propose dans cette thèse de doctorat d'explorer les variations de quelques espèces du genre *Heterophrynus*, nous permettant d'approfondir l'aspect génétique de leur diversité dans un premier temps, puis de comparer les niveaux de dimorphisme sexuel interspécifiques et enfin inter-populationnelles.

Bibliographie :

- Abbott, J. K. & Svensson, E. I.** 2008. Ontogeny of sexual dimorphism and phenotypic integration in heritable morphs. *Evolutionary Ecology*, **22**, 103-121.
- Abramov, A. V. & Puzachenko, A. Y.** 2005. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles spp.* (Carnivora, Mustelidae). *Zoologischer Anzeiger*, **244**, 11-29.
- Amarello, M., Nowak, E. M., Taylor, E. N., Schuett, G. W., Repp, R. A., Rosen, P. C. & Hardy, D. L.** 2010. Potential environmental influences on variation in body size and sexual size dimorphism among Arizona populations of the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Arid Environments*, **74**, 1443-1449.
- Amarillo-Suarez, A. R. Stillwell, R. C. & Fox, C. W.** 2011. Natural selection on body size is mediated by multiple interacting factors: a comparison of beetle populations varying naturally and experimentally in body size. *Ecology and Evolution*, **1**(1), 1–14.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E. & Whittingham, L. A.** 2001. The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. IV. Population divergence in ontogeny. *Evolution*, **55**, 2534-2549.
- Badyaev, A. V. & Martin, T. E.** 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch. *Evolution*, **54**, 987-997.
- Ballesteros, J. A., Santibáñez-López, C. E., Baker, C. M., Benavides, L. R., Cunha, T. J., Gainett, G., Ontano, A. Z., Setton, E. V. W., Arango, C. P., Gavish-Regev, E., Harvey, M. S., Wheeler, W. C., Hormiga, G., Giribet, G. & Sharma, P. P.** 2022. Comprehensive species sampling and sophisticated algorithmic approaches refute the monophyly of Arachnida. *Molecular Biology and Evolution*, **39**(2), msac021,
- Bastir, M., Godoy, P. & Rosas, A.** 2011. Common features of sexual dimorphism in the cranial airways of different Human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, **146**, 414-422.
- Bever, G. S.** 2008. Comparative growth in the postnatal skull of the extant North American turtle *Pseudemystexana* (Testudinoidea : Emydidae). *Acta Zoologica*, **89**, 107-131.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K. & Das, I.** 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **22**(3), 148-155

- Blanckenhorn, W. U., Stillwell, R. C., Young, K. A., Fox, C. W. & Ashton, K. G.** 2006. When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, **60**, 2004-2011.
- Carvalho L. S., Gomes J. O., Neckel-Oliveira S. & Lo-Man-Hung N. F.** 2012. Microhabitat use and intraspecific associations in the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Arachnida: Amblypygi) in forest fragments formed by the Tucuruí Dam lake, Para, Brazil. *J Nat Hist.* **46**, 1263–1272. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.654515>
- Chapin K. J.** 2014. Microhabitat and spatial complexity predict group size of the whip spider *Heterophrynus batesii* in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology.* **30**, 173–177. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000850>.
- Che, J., Zhang, Y., Murphy, R. W., Cunningham, A. A., Papenfuss, T. J., Turvey, S. T., Tapley, B., Xu, C. S. & Wu, S.** 2018. The Chinese giant salamander exemplifies the hidden extinction of cryptic species. *Current Biology.* **28**:10 590–592. doi:10.1016/j.cub.2018.04.004
- Darwin, C.** 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, Londres, John Murray, 502pp.
- Darwin, C.** 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray, 409pp.
- Dias, S. C. & Machado, G.** 2007. Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phrynidæ) in central amazon. *The Journal of Arachnology*, **34**, 540–544.
- Dobson, F. S. & Wigginton, J. D.** 1996. Environmental influences on the sexual dimorphism in body size of western bobcats. *Oecologia*, **108**, 610-616.
- Drumont A.** 1998. Contribution to the study of genus *Mecynorrhinella* Marais & Holm : description of anew subspecies of *Mecynorrhinella oberthuri* (Fairmaire) (Coleoptera, Cetoniidae, Goliathini). *Entomologica Africana*, **3**:2, 23-26.
- Dunn, P. O., Whittingham, L. A. & Pitcher, T. E.** 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, **55**, 161-175.

- Emlen, D. J., Corley Lavine, L. & Ewen-Campen, B.** 2007. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *PNAS*, **104**:1, 8661–8668. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0701209104
- Fernandez-Montraveta, C. & Moya-Larano, J.** 2007. Sex-specific plasticity of growth and maturation size in a spider: implications for sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1689-1699.
- Fischesser, B. & Dupuis Tate, M. F.** 1996. *Le guide illustré de l'écologie*. Cemagref Editions, La Martinière, 319pp. (hal-02574284)
- Fisher, R. A.** 1930. *Sexual reproduction and sexual selection. The Genetical theory of natural selection*. Clarendon press. 272pp.
- Fontaine, P., Gardeur, J. N., Kestemont, P. & Georges, A.** 1997. Influence of feeding level on growth, intraspecific weight variability and sexual growth dimorphism of Eurasian perch *Perca fluviatilis* L. reared in a recirculation system. *Aquaculture*, **157**, 1-9.
- Furtado, M. F. D., Travaglia-Cardoso, S. R. & Rocha, M. M. T.** 2006. Sexual dimorphism in venom of *Bothrops jararaca* (Serpentes :Viperidae). *Toxicon*, **48**, 401-410.
- Gasca-Alvarez, H. J. & Amat-Garcia, G.** 2010. Synopsis and key to the genera of Dynastinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae) of Colombia. *Zookeys*, **34**, 153-192.
- Hallsson, L. R. & Bjorklund, M.** 2012. Selection in a fluctuating environment and the evolution of sexual dimorphism in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 1564-1575.
- Harvey, M. S.** 2003. *Catalogue of the smaller Arachnid orders of the world :Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Salifugae*. Csiro. 385pp.
- Herczeg, G., Gonda, A. & Merila, J.** 2010. Rensch's rule inverted - female-driven gigantism in nine-spined stickleback *Pungitius pungitius*. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 581-588.
- Herfindal, I., Solberg, E. J., Saether, B. E., Hogda, K. A. & Andersen, R.** 2006. Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. *Oecologia*, **150**, 213-224.
- Holden, C. & Mace, R.** 1999. Sexual dimorphism in stature and women's work: A phylogenetic cross-cultural analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, **110**, 27-45.

Hull, D. L. 1978. A matter of individuality. *Philosophy of science*, **3**, 335-360.

Jocque, M. & Giupponi, A. P. D. 2012. *Charinus bromeliaea* sp. n. (Amblypygi: Charinidae); a new species of bromeliad inhabiting whip spider from French Guiana. *Zootaxa*, **3158**, 53-59.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A. & Llorente, G. A. 2008. Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in *Podarcis* lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**, 111-124.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A. & Llorente, G. A. 2010. Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 1234-1244.

Ladle, R. J. & Velandar, K. 2003. Fishing behavior in a giant whip spider. *The Journal of Arachnology* **31**: 154–156

Lindenfors, P. & Tullberg, B. S. 1998. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, **64**, 413-447.

Lindenfors, P. 2002. Sexually antagonistic selection on primate size. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 595-607.

Linné, C. von. 1735. *Systema naturae per regna trianaturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 1ere édition. Laurentii Salvii. 11pp.

Linné, C. von. 1758. *Systema naturae per regna trianaturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10e édition. Laurentii Salvii. 823pp.

Ljubisavljevic, K., Urosevic, A., Aleksic, I. & Ivanovic, A. 2010. Sexual dimorphism of skull shape in a lacertid lizard species (*Podarcis spp.*, *Dalmatolacerta sp.*, *Dinarolacerta sp.*) revealed by geometric morphometrics. *Zoology*, **113**, 168-174.

Maquart P. O. & Réveillon F. 2016. Les amblypyges de Guyane-française (Arachnida: Amblypygi). *Revista Iberica de Aracnologia*. **29**, 27-33

- Maquart, P. O., Réveillon, F. & Cazanove, G. 2018.** Description of *Charon dantei* sp. nov. And first record of *Damon brachialis* Weygoldt 1999 (Amblypygi: Charontidae, Phrynichidae) from La Réunion Island. *Revista Iberica de Aracnologia* **33**, 75-80
- May, R. 1990.** Taxonomy as destiny. *Nature*, **347**, 129–130.
<https://doi.org/10.1038/347129a0>
- Mc Arthur, I. W., de Miranda, G. S., Seiter, M. & Chapin, K. J. 2018.** Global patterns of sexual dimorphism in Amblypygi. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, **273**, 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2018.02.005>
- Miranda, G. S., Giupponi, A. P. L., Prendini, L. & Scharff, N. 2021.** Systematic revision of the pantropical whip spider family Charinidae Quintero, 1986 (Arachnida, Amblypygi). *European Journal of Taxonomy*, **772**, 1–409. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.772.1505>
- Nations Unies, 1992.** *Convention sur la Diversité Biologique*. 30pp.
- Nishikawa, T. S. & Maly, E. J. 1996.** Factors influencing the degree of sexual size dimorphism within and among calanoid copepod species. *Oecologia*, **107**, 490-497.
- Ontano, A. Z., Gainett, G., Aharon, S., Ballesteros, J. A., Benavides, L. R., Corbett, K. F., Gavish-Regev, E., Harvey, M. S., Monsma, S., Santibáñez-López, C. E., Setton, E. V. W., Zehms, J. T., Zeh, J. A., Zeh, D. W. & Sharma, P. P. 2021.** Taxonomic sampling and rare genomic changes overcome long-branch attraction in the phylogenetic placement of pseudoscorpions. *Molecular Biology and Evolution*. **38**(6): 2446–2467.
- Pearson, D., Shine, R. & Williams, A. 2002.** Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia*, **131**, 418-426.
- Plavcan, J. M. 2011.** Understanding dimorphism as a function of changes in male and female traits. *Evolutionary Anthropology*, **20**, 143–155.
- Plavcan, J. M. & Schaik, C. P. 1992.** Intrasexual competition and canine dimorphism in anthropoid primates. *American journal of physical anthropology*, **87**, 461-477.
- Prat, D., Raynal-Roques, A. & Roguenant, A. 2008.** *Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui*. Belin, 448pp.

- Preziosi R. F., Fairbairn D. J., Roff D. A. & Brennan M. J.** 1996. Body size and fecundity in the waterstrider *Aquarius remigis*: a test of Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Oecologia*, **108**, 424–31.
- Rensch, B.** 1950. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, **1**, 58–69.
- Réveillion, F.** 2008. Taxinomie et biologie des Amblypyges (*Arachnida : Amblypygi*). *Le bulletin d'Arthropoda*, **36**, 31-49.
- Réveillion F. & Maquart P. O.** 2015. A new species of *Charinus* Simon, 1892 (Amblypygi, Charinidae) from termites nest in French Guiana. *Zootaxa*, **4032** (2), 190-196. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4032.2.3>
- Réveillion, F. & Maquart, P. O.** 2018. A new species of Charon (Amblypygi: Charontidae) from Orchid Island (Taiwan). *Revista Iberica de Aracnologia*. **32**, 31-36
- Réveillion F., Maquart P. O. & Fétiveau, C.** Les Amblypyges, biologie et systématique. <https://shny.fr/amblypygi/fr/index.html> Consulté le 20/02/2022
- Réveillion, F., Maquart, P. O. & Höfer, H.** 2014. First record of *Heterophrynus elaphus* (Pocock, 1903) (Amblypygi: Phrynidae) for Bolivia. *Revista Iberica de Aracnologia*, **25**, 102
- Schäuble, C. S.** 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**, 39–56.
- Shine, R. & Fitzgerald, M.** 1995. Variation in mating systems and sexual size dimorphism between populations of the Australian python *Morelia spilota* (Serpentes, Pythonidae). *Oecologia*, **103**, 490-498.
- Singh, B. N.** 2012. Concepts of species and modes of speciation. *Current Science*, **103**:7, 784-790.
- Stillwell, R. C. & Fox, C. W.** 2007. Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Oecologia*, **153**, 273-280.
- Szuma, E.** 2007. Geography of dental polymorphism in the red fox *Vulpes vulpes* and its evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90**, 61-84.

- Tansley, A. G.** 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, **16**:3, 307-284
- Teder, T. & Tammaru, T.** 2005. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, **108**, 321-334.
- Thompson, J. D., Rolland, A. G. & Prugnolle, F.** 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 362-372.
- Trujillo, L. A., Gual-Suarez, F., Trujillo, R. E. & Medellín, R. A.** 2021. Arachnids that feed on vertebrate carrion: necrophagy by the whip spider *Paraphrynus raptator* (Amblypygi: Phrynidae) and its relation to the feeding behavior of the woolly false vampire bat *Chrotopterus auritus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Arachnology*, **49**, 407–409. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-20-070>
- Wells, J. C. K.** 2012. Sexual dimorphism in body composition across human populations: Associations with climate and proxies for short- and long-term energy supply. *American Journal of Human Biology*, **24**, 411-419.
- Weygoldt, P.** 1977. Coexistence of two species of whip spiders (Genus *Heterophrynus*) in the neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi). *Oecologia*, **27**(4), 363-370.
- Weygoldt, P.** 2000. *Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi) Their Biology, Morphology and Systematics*. Appollo Books. 163pp.
- Weygoldt, P.** 2002. Fighting, Courtship, and spermatophore morphology of the whip spider *Muscodamon atlanteus* Fage, 1939. (*Phrynichidae*) (*Chelicerata, Amblypygi*). *Zoologischer Anzeiger*, **241**, 245-254.
- Winker, K.** 2005. Sibling species were first recognized by William Derham (1718). *The Auk*, **122**(2), 706-707.
- Zahavi, A.** 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.

Chapitre 2

Diversité cryptique chez trois espèces d'Amblypyges (Arachnida, Amblypygi) Sud Américains



La diversité cryptique, correspondant à la présence de lignées phylogénétiques hautement divergentes mais morphologiquement très proches, a été documentée chez de nombreux taxons (Pfenninger & Schwenk 2007).

Les grands ordres d'araignées comme les araignées sont très étudiés et de nombreux cas d'espèces cryptiques ont été décrits dans ces groupes (Derraik 2002). Pour des ordres moins étudiés comme les amblypyges, ce type d'études fait encore défaut.

Nous avons étudié différentes populations d'amblypyges sud américains du genre *Heterophrynus*, à savoir *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873), *Heterophrynus batesii* (Butler, 1873) et *Heterophrynus alces* Pocock, 1902 représentées par 65 spécimens. Les séquences du Cytochrome Oxydase I (COI) ont été amplifiées par PCR à partir de fragments de pattes antenniformes (cf Réveillion et al 2020 : *Supplementary Materials and Methods*). Les séquences ont été comparées en utilisant trois modèles différents : BIN, bPTP et ABGD.

L'analyse de ces séquences montre l'existence d'une forte diversité cryptique chez les trois espèces nominales étudiées : Les deux haplotypes recensés chez *H. alces* constituent chacun un MOTU (Unité Taxonomique Opérationnelle Moléculaire) d'après les trois modèles. Les modèles BIN et bPTP renvoient trois MOTU pour les trois haplotypes observés chez *H. batesii* tandis que ABGD ne distingue que 2 MOTU. Enfin, trois (ABGD) à quatre (BIN et bPTP) MOTU sont renvoyés dans le cas d'*H. longicornis*. Il est à noter, dans le cas de cette dernière espèce, que les quatre haplotypes recensés en Guyane Française, constituent un seul MOTU selon les trois modèles et ne diffèrent entre eux qu'au maximum de 0,3 %.

De plus, on note que les MOTU déterminés par les modèles BIN et bPTP sont en parfaite adéquation avec les populations inventoriées. *i.e.* que chaque MOTU déterminé correspond à une seule et même localité (population). Dans les cas des MOTU déterminés par le modèle ABGD, les populations regroupées (2 pour *H. batesii* et 2 pour *H. longicornis*) en un seul MOTU sont également les populations se situant à la plus faible distance géographique. De même, on remarque une importante structure géographique des MOTU : Plus la distance géographique séparant les populations est importante, plus la distance génétique séparant les MOTU augmente.

Enfin, les spécimens échantillonnés en Guyane française de l'espèce nominale *H. longicornis* ont été trouvés dans deux principaux biotopes : directement en milieu forestier, au sol ou sur des troncs, ainsi que dans des grottes de plus ou moins grandes tailles. Il est intéressant de

remarquer l'absence de structuration génétique entre ces différents milieux (Figure 1). Ceci laisse supposer des échanges importants d'individus entre les biotopes, ou une très faible fidélité à ces milieux à l'échelle de la vie des individus.

De par son existence au sein de ce genre, il est important de considérer cette diversité cryptique et la distribution spatiale des individus dans les futurs projets de recherche ainsi que dans de potentiels projets de conservation.

Bibliographie :

Bickford, D., Lohman, D. J., Sohdi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K. & Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**(3): 148-155.

Derraik, J. G. B., Closs, G.P., Dickinson, K. J. M., Sirvid, P., Barratt, B. I. P. & Patrick, B. H. 2002. Arthropod nominal species versus taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology*, **16**(4): 1015-1023.

Pfenninger M. & Schwenk K. 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology*, **7**(1): 1–6.

Réveillion F., Wattier R., L., Montuire, S., Carvalho L. S. & Bollache L. 2020. Cryptic diversity within three South American whip spider species (Arachnida, Amblypygi). *Zool Res.* **41**(5):595-598. doi: 10.24272/j.issn.2095-8137.2020.068.

F. Réveillon – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

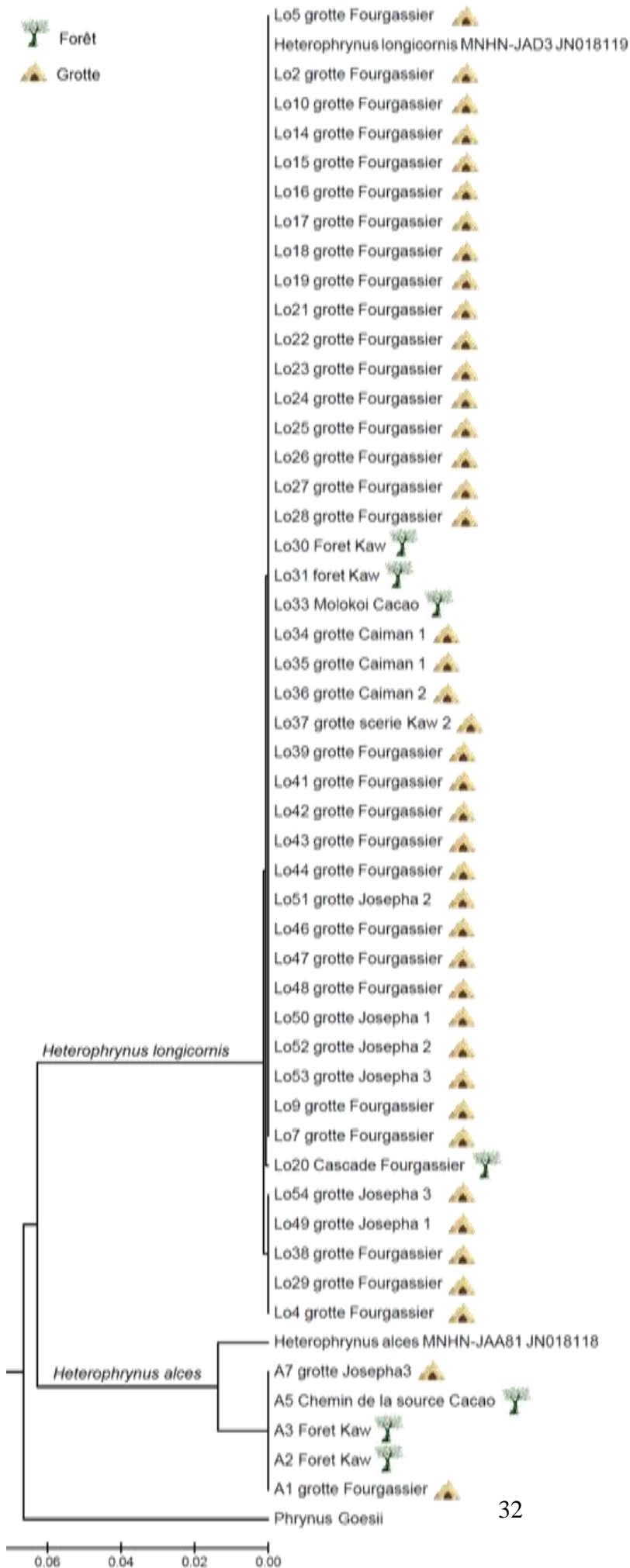


Figure 1 : Arbre phylogénétique construit à partir des séquences COI des spécimens capturés en Guyane Française dans des grottes 🏠 ou en forêt 🌳, ou issus de la banque de donnée genbank.

Cryptic diversity within three South American whip spider species (Arachnida, Amblypygi)

DEAR EDITOR,

Cryptic diversity (CD), the presence of highly divergent phylogenetic lineages within closed morphological species, has been documented for many taxa. Great arachnid orders such as Araneae or Scorpiones are well studied and many cases of CD have been described therein; to date, however, related research on smaller arachnid orders, such as whip spiders (Amblypygi), remains lacking. In the current study, we investigated CD based on cytochrome oxidase 1 (*COI*) in three nominal species of the genus *Heterophrynus* (*H. alces*, *H. batesii*, and *H. longicornis*), represented by 65 specimens. The sequences were compared using three different methods. All three species showed geographically structured CD. Thus, given its existence in this genus, it is important that CD and its spatial distribution be considered in future studies and possible conservation projects.

Cryptic diversity (i.e., a nominal species that includes two or more highly divergent lineages at the DNA level) has been detected in many biomes and taxa (Pfenninger & Schwenk, 2007), and is now a key element in conservation biology (Bickford et al., 2007). Indeed, CD and its geographical patterns are seminal for identifying the true extent of biodiversity, including biodiversity hotspots and taxa that warrant special conservation status (Funk et al., 2011). This is particularly true for invertebrates in tropical regions, which exhibit low mobility and are often used as predictors of conservation priorities (Moritz et al., 2001).

Whip spiders are a small arachnid order (Weygoldt, 2000) characterized by spectacular appendages such as raptorial pedipalps and extremely elongated antenniform first legs. Currently, over 200 species are described within Amblypygi (Miranda et al., 2016), most of which are found in tropical regions of the world. Although studies targeting the phylogeography of Amblypygi are scarce, Prendini et al.

(2005) on *Damon variegatus* (Amblypygi: Phrynichidae) and Esposito et al. (2015) on *Phrynus longipes*, *P. alejandroi*, *P. eucharis* (Amblypygi: Phrynidae) reported at least two highly molecularly divergent lineages within each nominal species, thus suggesting CD. The above studies also showed that such lineages were geographically structured, which has implications for conservation strategies.

The *Heterophrynus* (Amblypygi: Phrynidae) genus of whip spiders includes 16 nominal species endemic to South America (Weygoldt, 2000). The distribution and ecology of each species remain poorly documented except for *H. longicornis* (see Carvalho et al., 2011, 2012; Dias & Machado, 2006) and *H. batesii* (see Chapin, 2014). Like most whip spiders, *Heterophrynus* species are nocturnal and can be found in diverse microhabitats including rocks, caves, large trees with buttresses, burrows, and termite nests (Carvalho et al., 2012; Dias & Machado, 2006). Recently, Lehmann & Friedrich (2018) showed the absence of CD to be associated with very low (average 0.2%) genetic divergence for the *COI* DNA barcode sequence (i.e., 5' part of the mtDNA *COI* gene) among six sympatric specimens of *H. elaphus* from Peru. However, our knowledge of CD in other *Heterophrynus* species remains lacking.

Here, we explored the level of CD in three nominal species of the genus *Heterophrynus* (i.e., *H. alces*, *H. batesii*, and *H. longicornis*) from five populations collected from five geographical areas in South America. Material originated from eight sites in French Guiana and Brazil (Table 1, Figure 1), totaling 65 individuals ascribed to *H. alces* (6), *H. batesii* (4), and *H. longicornis* (55). Specimens were identified by F. Réveillon or L. Sousa Carvalho. All identifications were done using the morphological diagnostic characters proposed by Quintero (1981) and Weygoldt (2000), including pedipalp spination and shape of genitalia. The *COI* DNA barcode sequence (i.e., 5' part of the mtDNA *COI* gene) was used to assess the extent of CD as this marker has been successfully used in insects (Low et al., 2016). Following Kekkonen & Hebert (2014), *COI* was used as a quantifier of diversity and an “efficient start for taxonomic workflow”, targeting the delineation of molecular operational taxonomic units (MOTUs) as a way to propose a testable “species hypotheses” (e.g., Fišer et al., 2018). Detailed methods are available in the

Open Access

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Copyright ©2020 Editorial Office of Zoological Research, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences

Received: 03 April 2020; Accepted: 21 July 2020; Online: 30 July 2020
DOI: 10.24272/j.issn.2095-8137.2020.068

Table 1 Genetic diversity parameters within three *Heterophrynus* morphospecies

Taxa	N	ISO	BIN	BS	Hap	AveD	MaxD	DNN (BIN)
<i>H. alces</i>	5	GF	ADC2276	0.883	1	0	0	4.91 (ACH7023)
	1	GF	ACH7023	0.883	1	N/A	N/A	4.91 (ADC2276)
<i>H. batesii</i>	1	BR Amazonas	ADC0812	0.794	1	N/A	N/A	3.68 (ADC0814)
	1	BR Amazonas	ADC0814	0.794	1	N/A	N/A	3.68 (ADC0812)
<i>H. longicornis</i>	2	BR Amazonas	ADC0813	1.000	1	0	0	17.19 (ACA0762')
	3	BR Piauí	ADC2132	0.742	2	0.12	0.18	3.33 (ADC2133)
	1	BR Piauí	ADC2133	0.783	1	N/A	N/A	3.33 (ADC2132)
	6	BR Ceará	ADC2134	0.911	2	0.06	0.18	8.77 (ADC2132)
	45	GF	ACH7022	0.914	4	0.08	0.53	9.31 (ADF0920')

N: Number of sampled individuals; ISO code for country (BR, Brazil; GF, Guiana French); BIN: Barcode Index Number; BS: Bayesian support in bPTP analysis for same MOTU as BIN; Hap: Number of haplotypes; AveD: average *P* (%) distance within BIN members; MaxD: Maximum *P* (%) distance within BIN members; DNN (BIN): Distance to nearest neighbor and (associated BIN); N/A: Not available; *: Records of *Heterophrynus vesanicus* from Brazil can be found in BOLD, but raw sequence data are not publicly available in BOLD and have not been deposited in GenBank.

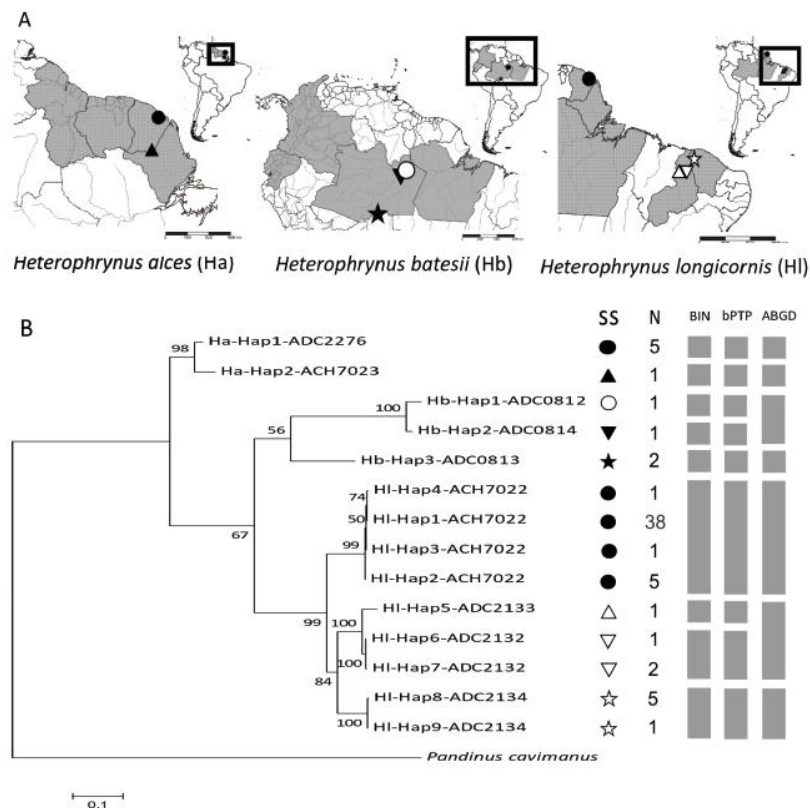


Figure 1 Collection site and phylogenetic position of three Amblypygi species

A: Distribution map and eight sampling sites for three Amblypygi nominal species: *H. alces* (Ha), *H. batesii* (Hb), and *H. longicornis* (Hl). States with recorded presence of a given species are in gray. B: Maximum-likelihood (ML) phylogenetic tree based on haplotypes (Hap) of *COI* sequences (570 nucleotides). Code associated with each haplotype is BOLD BIN code. Bootstrap values are shown at nodes. Scale bar represents 0.1 substitutions per nucleotide position. Columns beside tree represent sampling sites (SS), sampling sizes (N), and clusters recognized by three MOTU delimitation methods (BIN, bPTP, and ABGD). Discrepancies among delineation methods are observed for MOTUs with low divergence (*P*-distance divergence of 3.5%) i.e., ADC0812 and ADC0814; and ADC2132 and ADC2133, respectively.

Supplementary Materials and Methods.

The *COI* barcodes of the 65 individuals of *H. alces* (six sequences), *H. batesii* (four), and *H. longicornis* (55) were

associated with two, three, and nine haplotypes, respectively (Figure 1). The maximum-likelihood (ML) phylogenetic tree (Figure 1) showed that the haplotypes associated with each

nominal species represented monophyletic groups. However, all three MOTU delimitation methods (i.e., Barcode Index Number (BIN), Bayesian implementation of Poisson Tree Processes (bPTP), and Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD)) depicted CD in each nominal species.

For *H. alces*, all three methods were congruent at identifying two MOTUs, each being geographically restricted to northern and southern French Guiana, respectively (Figure 1). The two identified BINs (ADC2276 and ACH7023) presented 4.91% of genetic divergence (*P*-distance, i.e., distance to nearest neighbor, Table 1).

For *H. batesii* and *H. longicornis*, the methods were only partially congruent. Both the BIN and bPTP methods identified three and four MOTUs, respectively, but ABGD identified one MOTU less than the two other methods for each nominal species (Figure 1). It should be noted that each MOTU defined by bPTP and recognized as only one MOTU by ABGD had the lowest Bayesian support (BS) values in bPTP analyses (Table 1). Even based on the most conservative method in the present study (ABGD), CD was still present in both *H. batesii* and *H. longicornis*.

For *H. batesii* and *H. longicornis* nominal species, the two BINs (ADC0812 and ADC0814 and ADC2132 and ADC2133, respectively) shared a similar pattern: i.e., (i) *P*-distance divergence of 3.5% (Table 1) and (ii) association to a single known and very close (≈ 100 km apart) locality in the same state in Brazil (Amazonas and Piauí, respectively) (Figure 1).

In addition, BINs ADC0813 and ACH7022 shared a similar pattern relative to other BINs within their respective nominal species: (i) more distantly related in ML analysis (Figure 1) and (ii) more geographically distant (i.e., ADC0813 is 900 km southward in the same Brazilian state (Amazonas) and ACH7022 is 1 500 km north-eastward in French Guiana) (Figure 1). These two BINs (ADC0813 and ACH7022) shared a third surprising feature. Although one would expect to find the closest BIN to be a BIN of the same nominal species, this was not the case here, as the closest BIN was associated with a fourth *Heterophrynus* nominal species, *Heterophrynus vesanicus* Mello Leitão, 1931 from Brazil (BINs ACA0762 and ADF0920, respectively) (Table 1). Unfortunately, the sequences associated with these BINs are not publicly available in the barcode of life data (BOLD) nor have the associated sequences been deposited in GenBank. While BOLD analysis results of private data are available, the raw data are not, which prevented the inclusion of *H. vesanicus* in the ML tree in Figure 1B.

In addition, for *H. longicornis*, a third Brazilian BIN (ADC2134; from Ubajara, state of Ceará) showed 8.77% genetic divergence from ADC2132 from Castelo do Piauí, state of Piauí (Table 1). Although located in different states in Brazil, both localities are only ~ 170 km apart. This pattern illustrates that CD can increase even at a moderate geographic scale.

Our analysis of 65 individuals ascribed to three nominal species of *Heterophrynus* showed CD even with the most

conservative method of MOTU delimitation (ABGD). It should be noted that even in close localities, moderate genetic divergence was observed, unravelling unexpected CD in both *H. batesii* and *H. longicornis*. Providing a time frame or a full biogeographical scenario explaining the observed pattern are not within the scope of the present paper and are unachievable given current sampling. However, our study identified high intramorphospecific genetic divergence (ca $>10\%$) in the examined *Heterophrynus* specimens. All three nominal species have large geographical distribution areas, spanning many thousands of kilometers (Carvalho et al., 2011), but low dispersal capabilities. Many DNA barcoding analyses have revealed that such nominal species initially considered as widespread should instead be considered as an assemblage of short-range endemics (Magalhães et al., 2014), and should be re-evaluated taxonomically and formally described (e.g., Magalhães et al., 2017). At present, only two Amblypygi species are classified as vulnerable on the red list of endangered species of the IUCN (International Union for the Conservation of Nature), i.e., Seychelles small whip spider, *Charinus seychellarum* (Gerlach, 2014a) and Indian Ocean whip spider, *Phrynichus scaber* (Gerlach, 2014b). Their vulnerable status is partly due to their restricted geographic distribution and habitat degradation.

Our study highlights new elements of an understudied group and shows that the taxonomy of the genus *Heterophrynus* is complex. The fact that the closest BIN for those of *H. batesii* and *H. longicornis* was from *H. vesanicus* and not, as one would expect, one of the BINs already identified in their respective nominal species, is puzzling. Although only based on phenetic distance and not on refined phylogenetic analyses, our results thus challenge the monophyly of both taxa. Alternatively, one could consider *H. vesanicus* sequences as based on a misidentified specimen, possibly the most parsimonious hypothesis. The MOTUs identified in the present study can be considered as a way in which to propose a testable "species hypothesis" (e.g., Fišer et al., 2018). The observed MOTUs still require further evaluation by integrating morphological and molecular data of specimens from other localities throughout their wide geographic distribution. In addition, *Heterophrynus* species are known to use many habitats, and present highly complex microhabitat selection and interaction among individuals (Carvalho et al., 2012; Dias & Machado, 2006). Thus, with the confirmation of the existence of cryptic species, their taxonomy, ecology, and behavior should be re-assessed. Further studies on genetic and morphological discrepancies with integration of geometric morphometry, as exemplified for whip spiders (*Phrynus barbadensis*) by Torres et al. (2018), could provide valuable information for species delimitation and description of new species.

More broadly, the existence of CD in this genus highlights the importance of considering MOTUs and geographical distribution and not species based on morphology in future studies and conservation projects, especially for invertebrates with limited dispersal capacity.

SCIENTIFIC FIELD SURVEY PERMISSION INFORMATION

Specimen collection protocols were approved by the Institutional Ethical Committee of Animal Experimentation of the University of Burgundy.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data to this article can be found online.

COMPETING INTERESTS

The authors declare that they have no competing interests.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

F.R. and L.B. designed the study. F.R., L.B., and R.W. supervised the analyses. R.W. extracted genomic DNA. F.R. and L.B. wrote the manuscript with the other authors' input. R.W., L.B., and R.W. revised the manuscript. All authors read and approved the final version of the manuscript.

Florian Reveillon^{1,2}, Remi Wattier^{1,3}, Sophie Montuire^{3,4},
Leonardo Sousa Carvalho⁵, Loïc Bollache^{1,2,*}

¹ Université de Bourgogne Franche Comté, Dijon 21000, France

² Laboratoire Chrono-Environnement, UMR CNRS 6249,
Université de Bourgogne Franche-Comté, Besançon Cedex
25030, France

³ Laboratoire Biogeosciences, UMR CNRS 6282, Université de
Bourgogne Franche-Comté, Dijon 21000, France

⁴ EPHE, PSL University, Paris 75014, France

⁵ Universidade Federal do Piauí, Campus Amílcar Ferreira Sobral,
Floriano, Piauí 64800-606, Brazil

*Corresponding author, E-mail: bollache@u-bourgogne.fr

REFERENCES

Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, et al. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**(3): 148–155.

Carvalho LS, Oliveira-Marques FN, Silva PRR. 2011. Arachnida, Amblypygi, *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873): Distribution extension for the state of Piauí northeastern Brazil. *Check List*, **7**(3): 267–269.

Carvalho LS, Gomes JO, Neckel-Oliveira S, Lo-Man-Hung NF. 2012. Microhabitat use and intraspecific associations in the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Arachnida: Amblypygi) in forest fragments formed by the Tucuruí Dam lake, Pará, Brazil. *Journal of Natural History*, **46**(19–20): 1263–1272.

Chapin KJ. 2014. Microhabitat and spatial complexity predict group size of the whip spider *Heterophrynus batesii* in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, **30**(2): 173–177.

Dias SC, Machado G. 2006. Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phryniidae) in central amazon. *The*

Journal of Arachnology, **34**(3): 540–544.

Esposito LA, Bloom T, Caicedo-Quiroga L, Alicea-Serrano AM, Sánchez-Ruiz JA, May-Collado LJ, et al. 2015. Islands within islands: diversification of tailless whip spiders (Amblypygi, *Phrynus*) in Caribbean caves. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **93**: 107–117.

Fišer C, Robinson CT, Malard F. 2018. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, **27**(3): 613–635.

Funk WC, Caminer M, Ron SR. 2011. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**(1734): 1806–1814.

Gerlach J. 2014a. *Charinus seychellarum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014.

Gerlach J. 2014b. *Phrynichus scaber*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014.

Kekkonen M, Hebert PDN. 2014. DNA barcode-based delineation of putative species: efficient start for taxonomic workflows. *Molecular Ecology Resources*, **14**(4): 706–715.

Lehmann T, Friedrich S. 2018. DNA barcoding the smaller arachnid orders from ACP Panguana, Amazonian Peru (Amblypygi, Phryniidae and Schizomida, Hubbardiidae). *Spixiana*, **41**(2): 169–172.

Low VL, Sofian-Azirun M, Norma-Rashid Y. 2016. Playing hide-and-seek with the tiny dragonfly: DNA barcoding discriminates multiple lineages of *Nannophya pygmaea* in Asia. *Journal of Insect Conservation*, **20**(2): 339–343.

Magalhães ILF, Oliveira U, Santos FR, Vidigal THDA, Brescovit AD, Santos AJ. 2014. Strong spatial structure, Pliocene diversification and cryptic diversity in the Neotropical dry forest spider *Sicarius cariri*. *Molecular Ecology*, **23**(21): 5323–5336.

Magalhães ILF, Brescovit AD, Santos AJ. 2017. Phylogeny of sicariidae spiders (araneae: haplogynae), with a monograph on neotropical *sicarius*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **179**(4): 767–864.

Miranda G, Milleri-Pinto M, Gonçalves-Souza T, de Leão Giupponi AP, Scharff N. 2016. A new species of *Charinus* Simon 1892 from Brazil, with notes on behavior (Amblypygi, Charinidae). *ZooKeys*, **621**: 15–36.

Moritz C, Richardson KS, Ferrier S, Monteith GB, Stanicic J, Williams SE, et al. 2001. Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**(1479): 1875–1881.

Pfenninger M, Schwenk K. 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology*, **7**: 121.

Prendini L, Weygoldt P, Wheeler WC. 2005. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms Diversity & Evolution*, **5**(3): 203–236.

Torres R, Atencia PL, Liria J. 2018. Morphogeometric variation in *Phrynus barbadensis* (Pocock, 1893) (Amblypygi: Phryniidae) from Colombia. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **77**(1): 18–23.

Weygoldt P. 2000. Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi): Their Biology, Morphology and Systematics. Stenstrup: Apollo Books, 163.

Supplementary Materials and Methods

The material analyzed in this study originated from eight sites in French Guiana and Brazil (Table 1, Figure 1), totaling 65 individuals ascribed to three nominal morphospecies, i.e., *H. alces* (6), *H. batesii* (4), and *H. longicornis* (55) (Table 1, Figure 1). Samples were either newly collected material as part of the present study (63 individuals) or were already available from GenBank (two sequences) as part of research conducted by Arabi et al. (2012) on Amblypygi phylogeny. Newly captured animals were ascribed to a given nominal species based on the key from Quintero (1981) and Weygoldt (2002). The three studied species use the same habitats. During the day they can be found under rocks, in caves, in large trees with buttresses, and in burrows, where they hide and predate on arthropods, and during the night can be found on rocks and large trees from the floor to 2 m high (Dias & Machado, 2006; Weygoldt, 2000). In French Guiana, to limit our impact on population dynamics in this area known for harboring low density, the terminal parts (1 to 1.5 cm) of the antenniform leg tarsus were removed from live captured individuals before releasing the specimens at the same site, with a complete specimen of each species conserved in the collections at the University of Burgundy. The leg part, which was sufficient for DNA analysis, was situated after the autotomy point on the leg and can regenerate after molting (Weygoldt, 2000). As individuals were released at the same site of capture, they were marked by a small spot of Tipp-Ex® (type correction fluid) on the cuticle before release to avoid sampling them twice. This mark resists the high

hygrometry of the habitats, does not injure the animals, and is removed after molting.

The samples were stored on site in 96% ethanol.

In Brazil, we used entire specimens conserved in the collections of the Universidad Federal do Piauí and the Universidade Federal do Mato Grosso. The specimens were stored in 96% ethanol. The terminal part of an antenniform leg (1 cm) was used for DNA analysis.

Total genomic DNA was extracted following a phenol-chloroform protocol modified from Hillis et al. (1996) using three to six apical segments of an antenniform leg tarsus. Polymerase chain reaction (PCR) DNA amplification targeting the mitochondrial-encoded *COI* gene was performed using a final volume of 30 μ L of 1X buffer (Eppendorf Inc. France), including ca 5 ng genomic DNA, 0.15 U Hotstart DNA polymerase (Eppendorf Inc. France), 200 μ mol/L dNTPs, and 200 nmol/L forward LCO1490 and reverse HCO2198 primers (Folmer et al., 1994). PCR cycling parameters were as follows: initial denaturation for 3 min at 95 °C, followed by 35 cycles of 20 s at 95 °C, 45 s at 40 °C, and 1 min at 65 °C, terminating with a final elongation at 65 °C for 2 min. PCR amplifications were performed with a Dyal DNA Engine BioRad thermocycler (Biorad, France). A 2 μ L aliquot of each PCR product was checked to ensure it was the expected size (ca 710 bp) prior to purification with ExoSAP-IT Express (Thermo Fisher Scientific, France) according to the manufacturer's recommendations. Purified PCR products were sent to Macrogen Europe for sequencing using a BigDye Terminator 3.1 Sequencing kit and electrophoresed using an ABI 3730XL Genetic Analyzer (Applied Biosystems Inc.,

USA).

Newly produced sequences were edited with Genious R10.2.2 (Kearse et al., 2012) and all 63 sequences were deposited in GenBank (accession Nos.: MT899086–MT899148) and BOLD SYSTEMS (project AMBLY) (Ratnasingham & Hebert, 2007). All sequences (including two sequences already published by Arabi et al. (2012) *H. alces* JN018118 and *H. longicornis* JN018119) were aligned using the MAFFT V7 algorithm (Kato & Standley, 2013) and trimmed to a final dataset of 570 bp sequences for Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD), Bayesian implementation of Poisson Tree Processes (bPTP), and maximum-likelihood (ML) analyses (see below).

To explore the number of MOTUs that could represent putative cryptic species within the morphospecies, we applied three different approaches, two based on genetic distance, i.e., ABGD (Puillandre et al., 2012) and Barcode Index Number (BIN) (Ratnasingham & Hebert, 2013), and one based on phylogenetic tree analysis using bPTP (Zhang et al., 2013).

Both BIN and ABGD share the principle of clustering sequences into MOTUs according to their molecular divergence using algorithms to find discontinuities, i.e., barcoding gaps, between clusters. For the ABGD method, we used primary partitions as a basis for group definition, *P*-distance model, and the default value of 0.001 the minimum intraspecific distance. The BIN algorithm is implemented in the Barcode of Life Data system (BOLD; Ratnasingham & Hebert, 2007). Sequences deposited in BOLD or mined by BOLD from GenBank are clustered and each cluster is ascribed a

globally unique and specific identifier (aka BIN). In addition, BINs may be registered and made publicly available through BOLD, allowing tractability and have similar properties as classic taxonomy descriptors (e.g., can be split or synonymized).

The tree-based bPTP method assumes the branch lengths of a non-ultrametric phylogenetic tree to be generated by two independent classes of Poisson events, one corresponding to speciation and one to coalescence (Zhang et al., 2013). Additionally, the Bayesian version of the PTP method adds Bayesian support values (BS) for the delimited “species” (Zhang et al., 2013). For the input tree, we used an ML tree obtained using Mega-X (Kumar et al., 2018) from the haplotype data. The ML analysis was run under a thorough tree search with the HKY+G+I model of substitution i.e., Hasegawa-Kishino-Yano model (HKY, Hasegawa et al., 1985), with a discrete Gamma rate difference among sites (+G) and some sites being evolutionarily invariable (+I). Scorpionidae *Pandinus cavimanus* (GenBank accession number AY156580) was used as an outgroup. The bPTP analysis was performed on the bPTP web server (available at: <http://www.species.h-its.org/ptp/>) with 250 000 MCMC iterations, 10% burn-in, and outgroup exclusion.

REFERENCES

Arabi J, Judson MLI, Deharveng L, Lourenço WR, Cruaud C, Hassanin A. 2012.

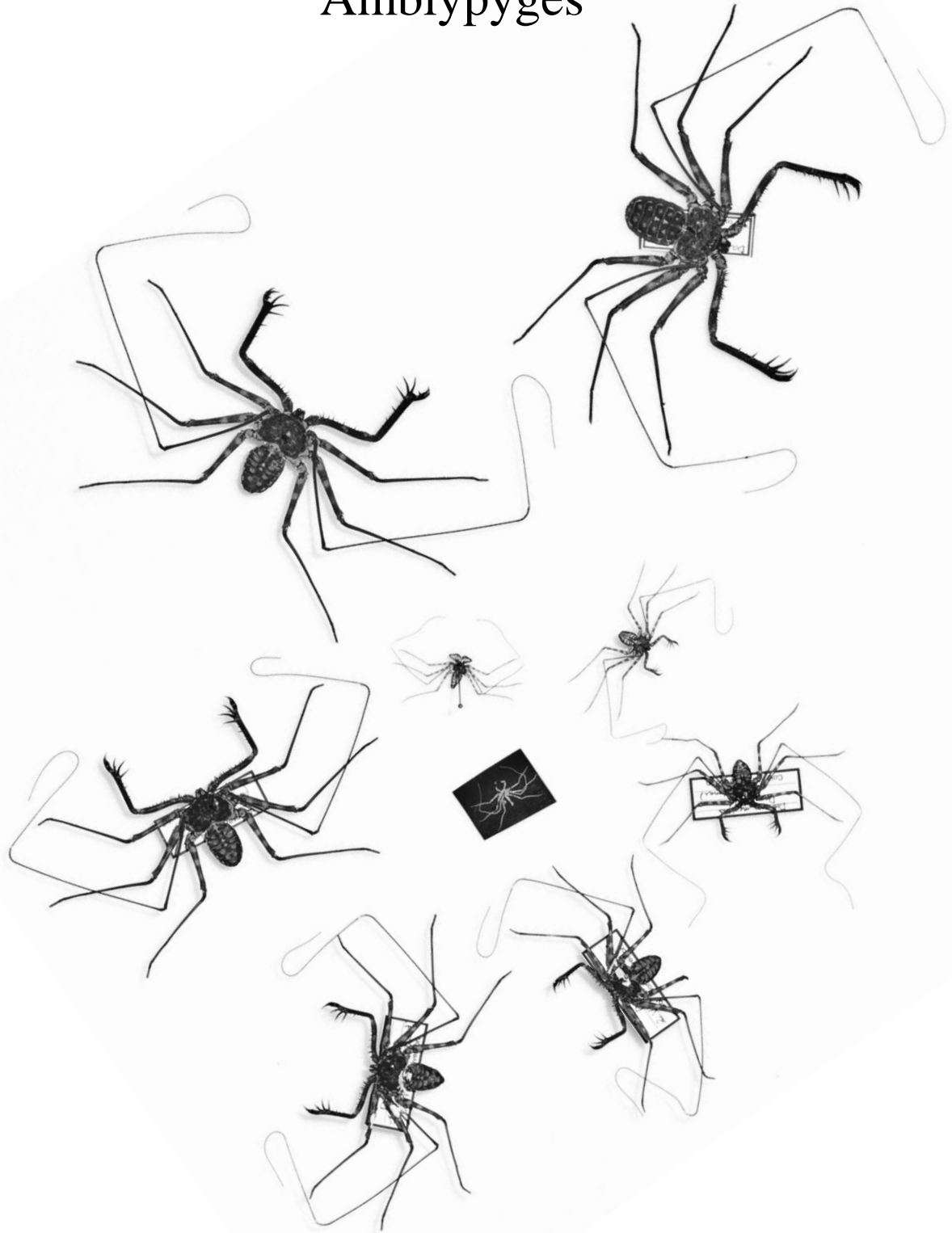
Nucleotide composition of CO1 sequences in chelicerata (arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution*, **74**(1–2): 81–95.

- Dias SC, Machado G. 2006. Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phryniidae) in central amazon. *The Journal of Arachnology*, **34**(3): 540–544.
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**(5): 294–299.
- Hasegawa M, Kishino H, Yano TA. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, **22**(2): 160–174.
- Hillis DM, Mable BK, Larson A, Davis SK, Zimmer EA. 1996. Nucleic acids IV. Sequencing and cloning. *In*: Hillis DM, Moritz C, Mable BK. *Molecular Systematics*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 321–381.
- Katoh K, Standley DM. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, **30**(4): 772–780.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Meintjes P, Drummond A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, **28**(12): 1647–1649.

- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, **35**(6): 1547–1549.
- Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz G. 2012. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, **21**(8): 1864–1877.
- Quintero Jr D. 1981. The amblypygid genus *Phrynus* in the Americas (Amblypygi, Phrynidae). *The Journal of Arachnology*, **9**: 117–166.
- Ratnasingham S, Hebert PDN. 2007. BOLD: the barcode of life data system (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes*, **7**(3): 355–364.
- Ratnasingham S, Hebert PDN. 2013. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system. *PLoS One*, **8**(7): e66213.
- Weygoldt P. 2000. Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi): Their Biology, Morphology and Systematics. Stenstrup: Apollo Books, 163.
- Weygoldt P. 2002. Amblypygi. In: Adis J. Amazonian Arachnida and Myriapoda. Moscow: Pensoft Publishers, 589.
- Zhang JJ, Kapli P, Pavlidis P, Stamatakis A. 2013. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, **29**(22): 2869–2876.

Chapitre 3

Variations de la forme de la carapace chez les Amblypyges



En Biologie, une variable dite explicative telle que la taille des individus est souvent utilisée pour expliquer partiellement les variations inter individuelles observées sur des caractères phénotypiques, qu'ils soient physiologiques, comportementaux ou morphologiques (eg. Galipaud *et al.* 2013 ; Mc Arthur *et al.* 2018 ; Velasco *et al.* 2019). Une telle utilisation de la taille suppose avant tout une certaine stabilité à court terme. Ainsi, on considère que l'utilisation de la taille totale peut être pertinente dans l'étude de mammifères ou des oiseaux dont la taille ne varie que peu au cours de l'année pour un même individu adulte (Sempé *et al.* 1979). Cependant pour d'autres organismes l'utilisation de ces valeurs paraît nettement plus hasardeuse. C'est le cas chez les arthropodes, mangeant peu et irrégulièrement et dont l'influence de l'environnement peut provoquer d'importantes variations en quelques jours ou en quelques heures (à la suite d'un repas par exemple ou à la suite d'un changement de salinité pour les organismes aquatiques) (Moya-Larano *et al.* 2008 ; Schmidt *et al.* 2012). De plus, la position du corps et de ces appendices, la courbure générale de l'animal peut conduire à d'importantes erreurs de mesures. Dans ce cas, l'utilisation de la taille d'une seule partie du corps paraît beaucoup plus appropriée. C'est ainsi que différentes parties de l'exosquelette sont utilisées comme proxy d'une taille générale chez les arthropodes, avec une nette préférence pour la carapace, partie supérieure chitineuse du céphalothorax, prosoma ou thorax (appellation en fonction du groupe taxonomique considéré) (eg. Austad 1983; Emlen 1994 ; Bissaro *et al.* 2013).

Chez la majeure partie des arachnides, l'utilisation – comme estimateur de la taille – de la longueur ou largeur de la carapace ne pose en effet pas de problème particulier, la plupart d'entre eux n'effectuant plus de mue – et donc ne grandissant plus – à l'âge adulte (Weygoldt 2000). Ce n'est pas le cas des amblypyges, seuls arachnides continuant leur croissance par mues une fois la maturité sexuelle atteinte chez les femelles comme chez les mâles (Weygoldt 2000). Il est alors légitime de se demander si l'utilisation de leur carapace en tant qu'estimateur de la taille totale des individus est tout à fait pertinente. En effet, le prosoma ou céphalothorax peut présenter des variations de formes entre individus et une variation de la forme de celui-ci au cours de la croissance engendrerait inévitablement un biais des valeurs. Cependant, même si ce doute existe, aucune étude n'a essayé d'évaluer la déformation du prosoma des individus au cours de leur vie, entre les différentes mues. Une raison principale et qu'il faut disposer pour ce type d'étude d'individus en captivité, dans des conditions contrôlées, dont il est possible d'effectuer des mesures des mêmes caractères au cours de leur croissance.

J'ai donc souhaité répondre à cette question que je considère comme primordiale avant de poursuivre plus en avant les autres études morphologiques comme le dimorphisme sexuel qui seront abordées dans les chapitres suivants. Pour ce faire, nous avons étudié la variabilité des contours des carapaces, obtenu par dessins de spécimens morts ou de mues venant de spécimens d'élevages afin de normaliser les conditions de croissance des individus. Les analyses ont pu porter sur les deux espèces pour lesquelles suffisamment de mues ou individus étaient disponibles : *Damon medius* (Herbst, 1797) (Amblypygi, Phrynichidae) et *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873) (Amblypygi, Phrynidae).

Les résultats montrent une importante variation de la forme de la carapace des amblypyges au cours des premiers stades de développement. Cette variation consiste en une diminution de la longueur relative, et une augmentation de la largeur relative de la carapace. Ainsi, un biais de taille de référence existe effectivement avec une utilisation d'une mesure de largeur de carapace chez les individus les plus jeunes.

Cette variation devient, au fil des mues et de l'âge des individus de moins en moins importante, jusqu'à devenir négligeable une fois la maturité sexuelle atteinte. Cette maturité est caractérisée par la disparition d'une partie blanche à l'articulation tibia – tarse des pattes antenniformes. Ainsi, si l'utilisation de la largeur de la carapace n'est pas possible chez de jeunes individus, sous peine d'une induction de biais dans les résultats, elle est au contraire totalement justifiée chez des individus adultes.

Par ailleurs, je démontre que la forme du prosoma pourrait être un outil pertinent pour la taxonomie des amblypyges, au moins entre certaines grandes familles.

Bibliographie :

- Austad, S. N.** 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behaviour*, **31**(1), 59-73.
- Bissaro, F. G., Gomes-Jr, J. L., & Di Benedetto, A. P. M.** 2013. Morphometric variation in the shape of the cephalothorax of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **93**(3), 683-691. Doi: 10.1017/S0025315417002041

- Emlen, D.** 1994. Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus*. *Proc. R. Soc. Lond. B Bio. Sci.* **256**: 131-136. Doi: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb01642.x
- Galipaud M, Bollache L & Dechaume-Moncharmont F. X.** 2013. Assortative mating by size without a size-based preference: the female-sooner norm as a mate guarding criterion. *Animal Behaviour*, **85**: 35-41.
- McArthur, I. W., de Miranda, G. S., Seiter, M., & Chapin, K. J.** 2018. Global patterns of sexual dimorphism in Amblypygi. *Zoologischer Anzeiger*, **273**: 56-64. Doi: 10.1016/j.jcz.2018.02.005.
- Moya-Laraño J., Macias-Ordonez R., Blanckenhorn W. U. & Fernandez-Montraveta C.** 2008. Analysing body condition: mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology*, **77**: 1099–110. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01433.x
- Schmidt, J. M., Sebastian, P., Wilder, S. M., & Rypstra, A. L.** 2012. The nutritional content of prey affects the foraging of a generalist arthropod predator. *PLoS One*, **7**(11), e49223. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049223>
- Sempé, M., Pédrón, G. & Roy-Pernot, M.P.** 1979. *Auxologie méthode et séquences*. Théraplix. Paris
- Velasco, L. A., Carreño-Aguirre, A. & Toro, B.** 2019. Effect of body size on the energetic physiology of the West Indian top shell *Cittarium pica* (Linnaeus, 1758). *Latin American Journal of Aquatic Research*, **47**(2): 251-259, DOI: 10.3856/vol47-issue2-fulltext-5

Variations in the carapace shape of whip spiders (Arachnida: Amblypygi)

Florian Réveillon^{1,2}  | Sophie Montuire^{3,4} | Pierre-Olivier Maquart⁵ |
Charlotte Fétiveau⁶ | Loïc Bollache^{1,2}

¹Université de Bourgogne Franche Comté, Dijon, France

²Laboratoire Chrono-Environnement, UMR 6249, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Besançon, France

³Biogéosciences, UMR 6282, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

⁴EPHE, PSL University, Dijon, France

⁵Medical and Veterinary Entomology Unit, Institut Pasteur du Cambodge, Phnom Penh, Cambodia

⁶Société d'Histoire Naturelle de l'Yonne, Villefranche, France

Correspondence

Florian Réveillon, Université de Bourgogne Franche Comté, 6 Blvd Gabriel, 21000 Dijon, France.

Email: florian.reveillon@shny.fr

Abstract

Morphological studies often need to reference body size to correctly characterise the shape of organisms. In arthropods, the most commonly used reference for this is the length or width of the carapace, thorax, or the prosoma in the case of chelicerates. However, in the case of animals with unlimited growth, such as whip spiders, this measure could be irrelevant if growth is allometric. In this study, we analyse the ontogenetic modifications in prosoma outline shape in whip spiders during growth and compare the differences in shape between species. Differences are important for the relative prosoma width between species and, in the case of *Damon medius*, during growth in the juvenile stages, whereas the shape remains stable in mature stages. We conclude that a one-dimensional measure (i.e., length or width) suffices for mature specimens of a single species or family, but for larger studies, or when including immature specimens, at least the prosoma area (within the outline shape) should be used as a size estimator.

KEYWORDS

allometry, *Damon*, heterophrynus, morphology, taxonomy

1 | INTRODUCTION

Zoologists are frequently challenged with measuring the overall body size of various organisms, as such measurements affect their scientific questions and hypothesis predictions. For example, Bergmann's (1847) rule and Allen's (1877) rule relate overall body size to morphological variations in comparisons of species or populations with large-scale geographical distributions. In evolutionary ecology or ecophysiology, studies of allometric relationships, variations in sexual dimorphism, and standard measurements of metabolic activity require accurate measurements of overall body size and are expressed as functions of individual body size.

Overall body size, however, is often difficult to measure for several reasons. Sometimes a specimen's complex shape does not allow a single linear measurement, and sometimes measuring is highly variable due to external factors regardless of growth. This issue is

particularly true, for example, for bird-wing length measurements, which are known to decrease as feathers progressively become more worn (Freeman & Jackson, 1990; Rising & Somers, 1989). This issue is also true for arthropods such as spiders, whose abdominal size varies greatly depending on their recent food consumption (Moya-Laraño et al., 2008; Schmidt et al., 2012). In studies using morphological measurements, a single body part measure is frequently used as a proxy when obtaining a measurement of the overall body size of a specimen is impossible (McArthur et al., 2018). However, since the relative size of body parts can be determined by both natural and sexual selection, ideally, the traits chosen to represent overall body size should be those with allometric values equal (or close) to 1 (i.e., isometry; Eberhard et al., 1998). Because allometry is characterised by variation in the shape associated with size variation (Gould, 1966), the measured morphological traits should show stability in their shape during growth when testing the isometry hypothesis is not possible.

With over 220 known species across the world (McArthur et al., 2018), whip spiders are one of the smaller arachnid groups (Harvey, 2003). While the first species, *Phalangium reniforme*, was described in 1758 by Carl von Linné, few species were described before the end of the 19th century. However, the interest in this group continues to grow, as the number of species described and the studies published on whip spider systematic and morphometry increase each year (Chapin & Hebets, 2016; Harvey, 2003; Maquart et al., 2018; McArthur et al., 2018; Miranda & Reboleira, 2019; Réveillon & Maquart, 2018; Réveillon et al., 2020; Weygoldt, 2000; Zhu et al., 2021).

Whip spiders are nocturnal arachnids with a limited vision capacity. Their first pair of walking legs are elongated (antenniform leg) and has a sensory role. Their spined pedipalps are used as raptorial legs for collecting small invertebrates and vertebrates (Ladle, 2009; Schmidt et al., 2021; Seiter et al., 2019). Whip spiders can live up to 10–15 years and are the only arachnids where both sexes moult throughout their entire lifetime. Therefore, they are the only arachnids considered as continuously growing (Weygoldt, 2000).

Measuring overall body size is inappropriate for whip spiders because they are physogastrous, that is, their abdomens expand depending on the state of filling or depletion of their reserves, so their size is directly related to food consumption (Weygoldt, 2000). Therefore, their overall size is generally inferred from their prosoma width (McArthur et al., 2018). Certain dorsal sclerotised body parts are frequently chosen as indicators of overall body size in insects (the thorax; Anichini et al., 2016; McCullough et al., 2015; Svenson et al., 2016), spiders (the carapace “sensu Arachnida,” i.e., the dorsal part of the prosoma; Austad, 1983; Chelini & Hebets, 2016; Dahirel et al., 2018; Iida et al., 2016; Walker & Holwell, 2018), and crustacea (the carapace “sensu Decapoda,” i.e., the superior part of the cephalon and pereion; Bissaro et al., 2013; Leinaas et al., 2016; Yasuda & Koga, 2016). In whip spiders, other body parts may be inappropriate for approximating overall body size. For example, pedipalps generally show positive allometry growth in almost all species (McArthur et al., 2018; Weygoldt, 2000), and legs show strong variation in length due to their autotomy capability and their ability to regenerate limbs after moulting. The regenerated legs are usually shorter than the other ones (Weygoldt, 2000). Different types of measures can be used for the prosoma, for example, linear measures like prosomal dorsal shield width (the most accessible measure) or the prosoma dorsal shield length or area measures, such as those outlining the prosoma shape. The latter measure requires a stereomicroscope and camera or camera lucida, which are generally not accessible during fieldwork.

Linear measures of the prosoma dorsal shield (carapace) may potentially be affected by continuous growth and possible shape variations between moults. With the number of moults and increasing age, the shape of a spider’s carapace may vary, which might bias the estimate of the overall size when it is based on a ratio of linear measurements. The present work aims to identify and characterise the changes in prosoma shape between (1) different families, (2) different species, (3) during the growth of each species, and (4) during the growth of both sexes to test if size proxies can be easily used in fieldwork. Changes in carapace form (size and shape) during ontogeny can occur. If changes occur in shape (outline), the use of length or width

measurements as total size proxies can be inaccurate. If changes occur in three-dimensional shape (volume), the use of area measures to estimate the body size of the animal could also be inaccurate. Due to the relative flatness of whip spiders, we did not test for three-dimensional changes and assume that we can ignore this measure in estimating these spiders’ general size. We hypothesised that the prosoma shape should not change during the lifetime of a single specimen. Thus, using linear measurements, such as length or width, or area measures (using outlining) would be relevant estimators for the total body size of individuals. In addition, we hypothesised that the prosoma could vary between species and therefore could be useful for characterising the different whip spider taxa.

2 | MATERIAL AND METHODS

2.1 | Biological material

In total, 53 specimens were used in this study. They belong to 11 whip spider species from the Americas, Africa, Asia, and Oceania. Following the recommendation of Savoury (1977), who states that exoskeletons left after moulting may be profitably examined, and like T. Huber and Haug (2021), measurements were made on both the exuviae and carcasses of different instars of the same captive specimens (Table 1). All specimens or exuviae were preserved dry.

2.2 | Morphological measures

The outline of the prosoma shape was drawn on paper with a pencil using a camera lucida mounted to a Leica Wild M8 stereomicroscope (Figure 1). The pencil drawings were scanned, and the resulting files were imported into the ImageJ software to align the drawing and Photoshop Elements CS8, to delete crossing out. Following Leroy et al. (2004) and Dommergues et al. (2007), the outline was analysed using complex discrete Fourier’s transform (CDFT) in the MATLAB software. The outline is described by n equally spaced points, whose coordinates x (or $x(k)$) and y (or $y(k)$) were extracted. A sequence of coordinates was obtained and can be expressed as follows:

$$s(k) = [x(k), y(k)], \text{ with } k = 0, 1, 2, \dots, n - 1.$$

These pairs of coordinates can be considered as complex numbers:

$$s(k) = x(k) + jy(k), \text{ with } k = 0, 1, 2, \dots, n - 1.$$

The discrete Fourier transform of the sequence can be expressed as follows:

$$a(u) = \frac{1}{N} \sum_{k=0}^{n-1} s(k) e^{-\frac{2\pi i u k}{n}},$$

with $u = 0, 1, 2, \dots, n - 1$.

TABLE 1 List of the species list with the number of individuals and exuviae used

Family	species	Geographical origin	Population origin	Number of specimens	Number of exuviae
Charontidae	<i>Charon sp 1</i>	Unknown	WC	2	/
Charontidae	<i>Charon sp 2</i>	Unknown	CB	3	3
Phrynichidae	<i>Damon diadema</i> (Simon, 1876)	Unknown	CB	2	5
Phrynichidae	<i>Damon medius</i> (Herbst, 1797)	Togo	CB	14	51
Phrynichidae	<i>Damon tibialis</i> (Simon, 1876)	Sao Tome et Principe	WC	1	/
Phrynichidae	<i>Euphrynichus bacillifer</i> Weygoldt, 1995	Unknown	CB	5	/
Phrynidae	<i>Heterophrynus alces</i> Pocock, 1902	French Guiana	WC	1	1
Phrynidae	<i>Heterophrynus elaphus</i> Pocock, 1903	Peru	WC	1	/
Phrynidae	<i>Heterophrynus gorgo</i> (Wood, 1869)	Peru	WC	1	/
Phrynidae	<i>Heterophrynus longicornis</i> (Butler, 1873)	French Guiana	WC/CB	10	13
Phrynidae	<i>Paraphrynus sp</i> Apazapan	Mexico (Veracruz)	CB	2	3
Phrynidae	<i>Phrynus exsul</i> Harvey, 2002	Indonesia	WC	1	/

Note: All specimen are deposited at the "Société d'Histoire naturelle de l'Yonne" collection, Villefranche, France.

Abbreviations: CB, captive breeding; WC, wild capture.

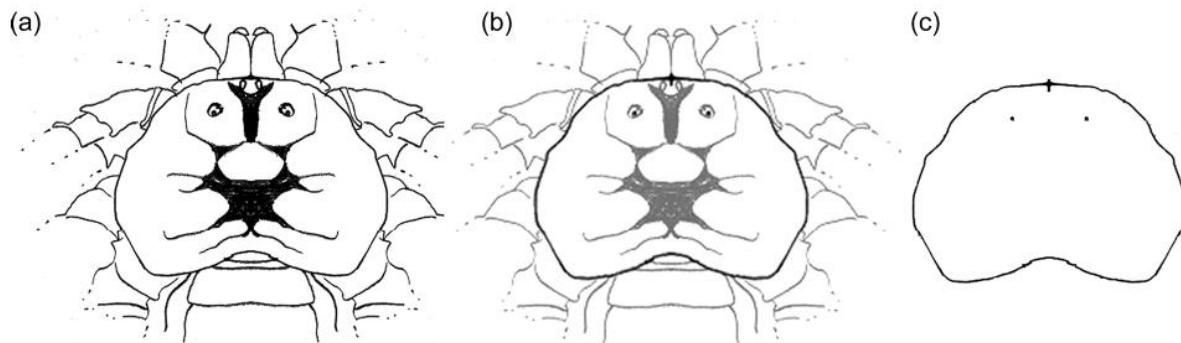


FIGURE 1 Example prosoma drawing and its correspondence on *Damon medius* (Herbst, 1797). (a) Carapace; (b) blurred carapace with superposed shape drawing; and (c) result drawing.

To avoid symmetry problems generated by CDFT, only the right half of the outlines was used. The half outline was regenerated using a sum of cosines and sinus function. Each element (k) was referred to as a "harmonic range." The higher the harmonic range is and the lower the obtained wavelength is, the more detailed the outline shapes were. Coefficients " a " and " b " are associated with the sinus and cosine functions, respectively. The CDFT was calculated using 256 points (n) and 50 harmonics (k). The CDFT was standardised by area to avoid size differences between the drawings and specimens.

2.3 | Statistical analysis

For studying shape modifications of the prosoma, we only used the two species with sufficient sample sizes: *Damon medius*

(Herbst, 1797; Table 2) and *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873; Table 3). We used exuviae and dead animals that were all from a single mother and from the same brood for *D. medius*; for *H. longicornis*, we used exuviae or dead animals from unrelated adults, and samples from the same brood for juveniles. We numbered the stages from "I," which corresponded to the protonympha described by Weygoldt (2000), to "VII" (*D. medius*, by the lack of exuviae in further stages) or to "X" (*H. longicornis*). The initial two (*H. longicornis*) and three (*D. medius*) stages were not included in the study because of poor exuviae conservation.

In this study, morphological disparities of the prosoma outlines were compared using a principal component analysis (PCA) on the coefficients " a " and " b " with the PAST ver. 2.04 software (Hammer et al., 2001). The number of ordered components was selected using the "broken-stick model" with 1000 bootstrap replicates (Jackson, 1993).

TABLE 2 The stage of the exuviae used for the growth study in *Damon medius*, the protonympha described by Weygoldt (2000) corresponds to our Stage I

Specimen	Sex	Stage IV	Stage V	Stage VI	Stage VII	Stage VIII
1	Male	-	X	X	X	X
2	Female	X	X	X	X	X
3	Male	X	-	X	X	X
4	Male	X	-	X	X	-
6	Male	X	X	X	X	-
7	Male	-	X	X	X	-
9	Male	-	X	X	X	X
10	Female	X	X	X	X	X
11	Male	X	-	X	X	X
13	Male	-	-	X	X	X
14	Female	-	-	X	X	X
16	Male	-	X	-	X	X
18	Male	-	X	X	X	-
20	Female	-	-	X	X	X

Note: X, available moult; -, not available moult (destroyed, the animal died, or before the individual arrive in the breeding establishment).

TABLE 3 The stage of the exuviae used for the growth study in *Heterophrynus longicomis*, the protonympha described by Weygoldt (2000) corresponds to our Stage I

Specimen	Sex	Stage III	Stage IV	Stage V	Stage VI	Stage VII	Stage VIII	Stage IX	Stage X
1	-	-	-	-	X	-	-	-	-
2	-	-	-	X	-	-	-	-	-
3	-	-	-	X	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	X	-	-	-	-
5	-	X	-	-	-	-	-	-	-
6	-	X	-	-	-	-	-	-	-
7	-	X	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	X	-	-	-
9	Female	-	-	-	-	-	X	X	X
10	Male	-	-	-	X	X	-	X	X

Note: X, available moult; -, not available moult (destroyed, the animal died, or before the individual arrive in the breeding establishment).

2.4 | Relation between length, width, and area of the dorsal prosomal shield

Regarding carapace variation in *D. medius*, we tested the relationship between carapace width and length using the carapace area. We compared a simple linear regression, the area, and the product of the two linear measures (length \times width) along with their quotient (length/width). The width we used was the maximum width, and the length corresponds to the length measured from the insertion of the chelicerae to the border to the opisthosoma. These measures were obtained using our drawings.

3 | RESULTS

3.1 | Interfamily and interspecific carapace shape variation

Principal component 1 (PC1) describes the length and width of the carapace, and principal component 2 (PC2) describes the complexity defined as the degree of regularity of the outline that can be more or less smooth (Figure 2). The values of PC1 explain 71.8% of the observed variance (95% confident interval with a range of 65.2%–71.6%); PC2

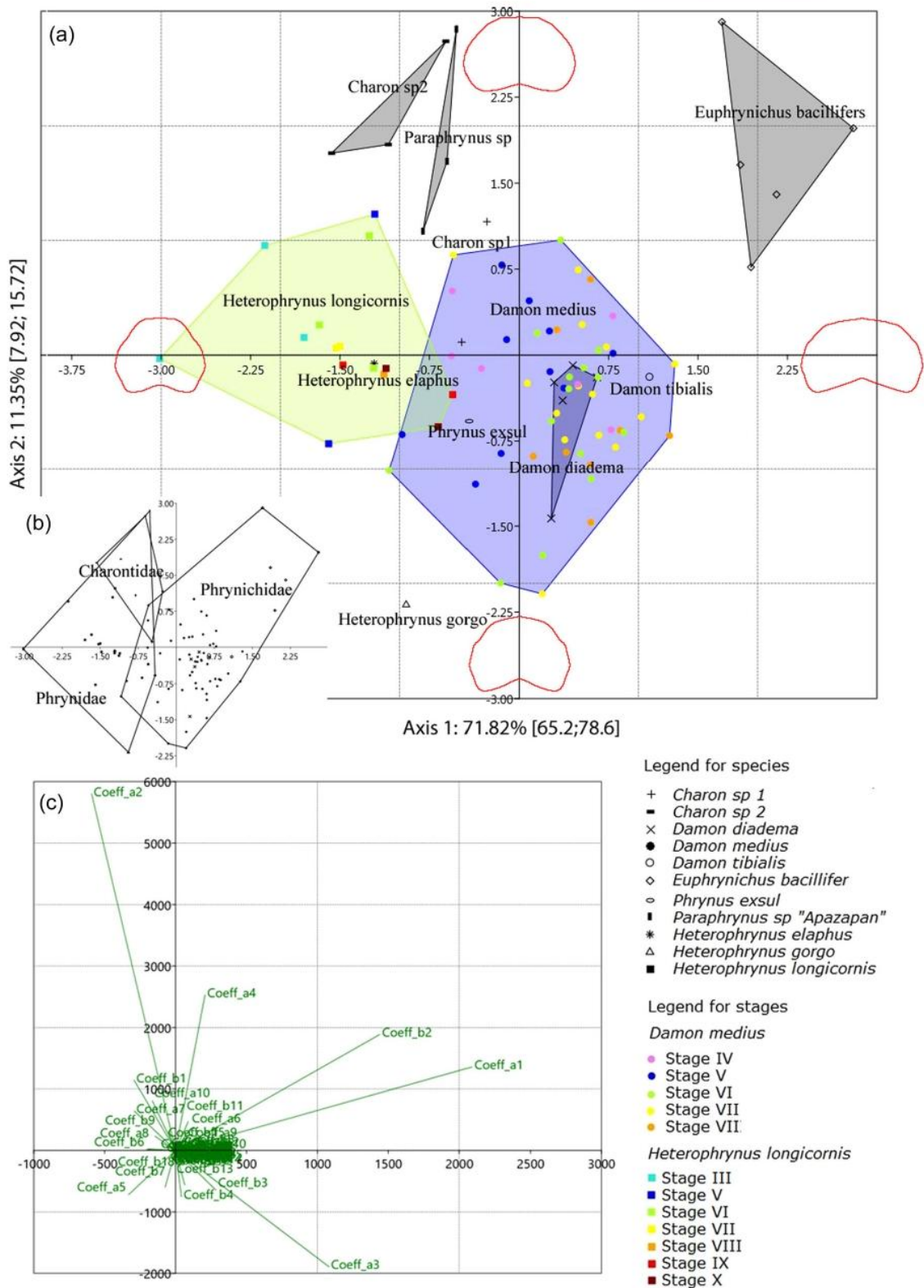


FIGURE 2 (a) PCA results with 1000 bootstraps on the coefficients of the complex discrete Fourier's transform on the different carapace shapes between species, individuals are grouped by species. PC1 describes the length and width of the carapace, and PC2 describes complexity define as the degree of regularity of the outline that can be more or less smooth. The percentages given on each axis refer to the explicative value, the coloured area delimits species; (b) PCA results with individuals grouped by "family"; and (c) biplot lines indicate the direction and importance of each CDFT coefficient on the PCA plot. The first factor loadings are provided in Supporting Information Appendix 1. CDFT, complex discrete Fourier's transform; PC1, principal component 1; PCA, principal component analysis.

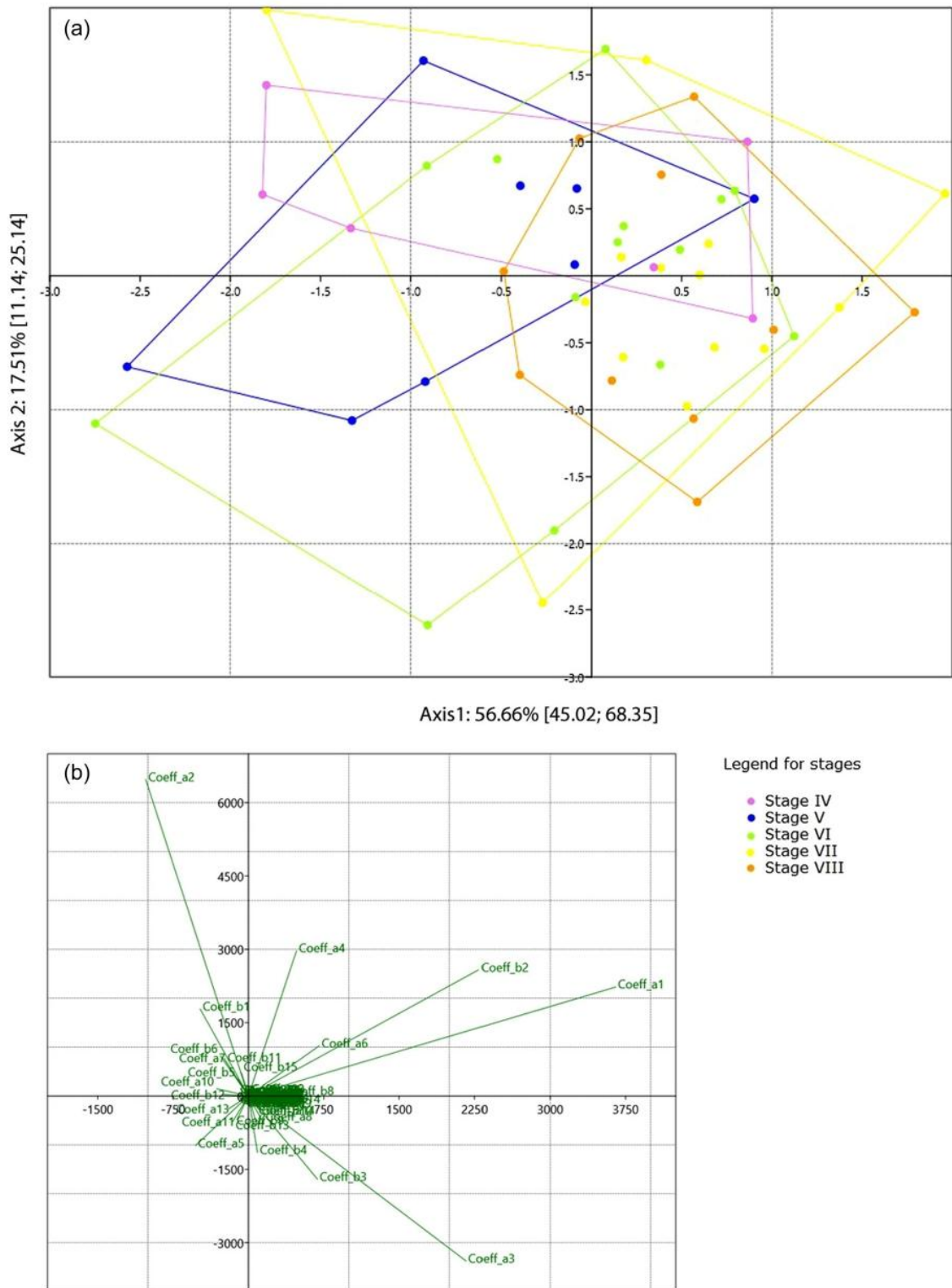


FIGURE 3 (a) PCA with 1000 bootstraps on the coefficients of the complex discrete Fourier's transform of the prosoma shape for *Damon medius* specimens by stage (delimited by coloured polygons). PC1 describes the length and width of the carapace, and PC2 describes the complexity. Axis 1: 56.66% (45.02; 68.35); Axis 2: 17.51% (11.14; 25.14). (b) Biplot lines indicate the direction and importance of each CDFT coefficient on the PCA plot. The first factors are provided in Supporting Information Appendix 2. CDFT, complex discrete Fourier's transform; PC1, principal component 1; PCA, principal component analysis.

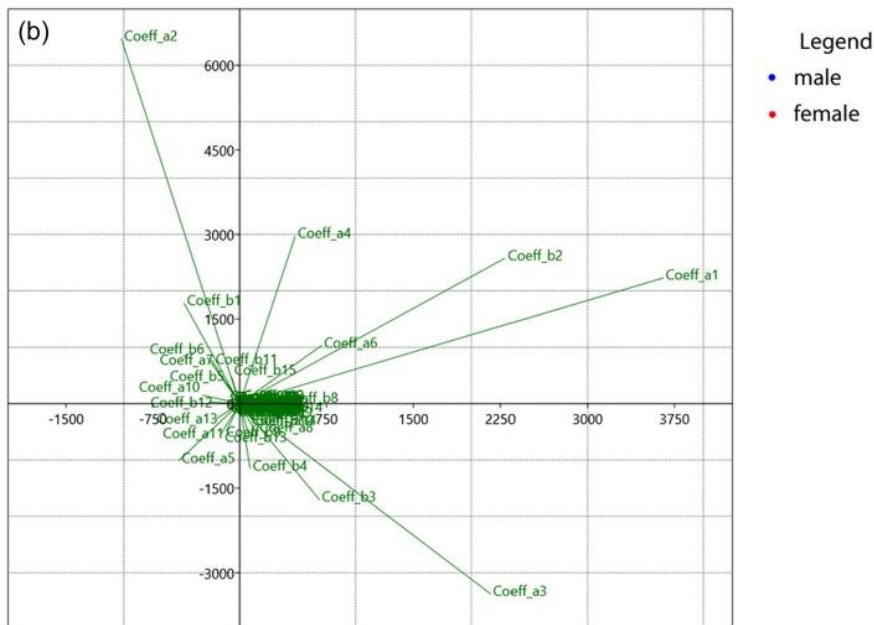
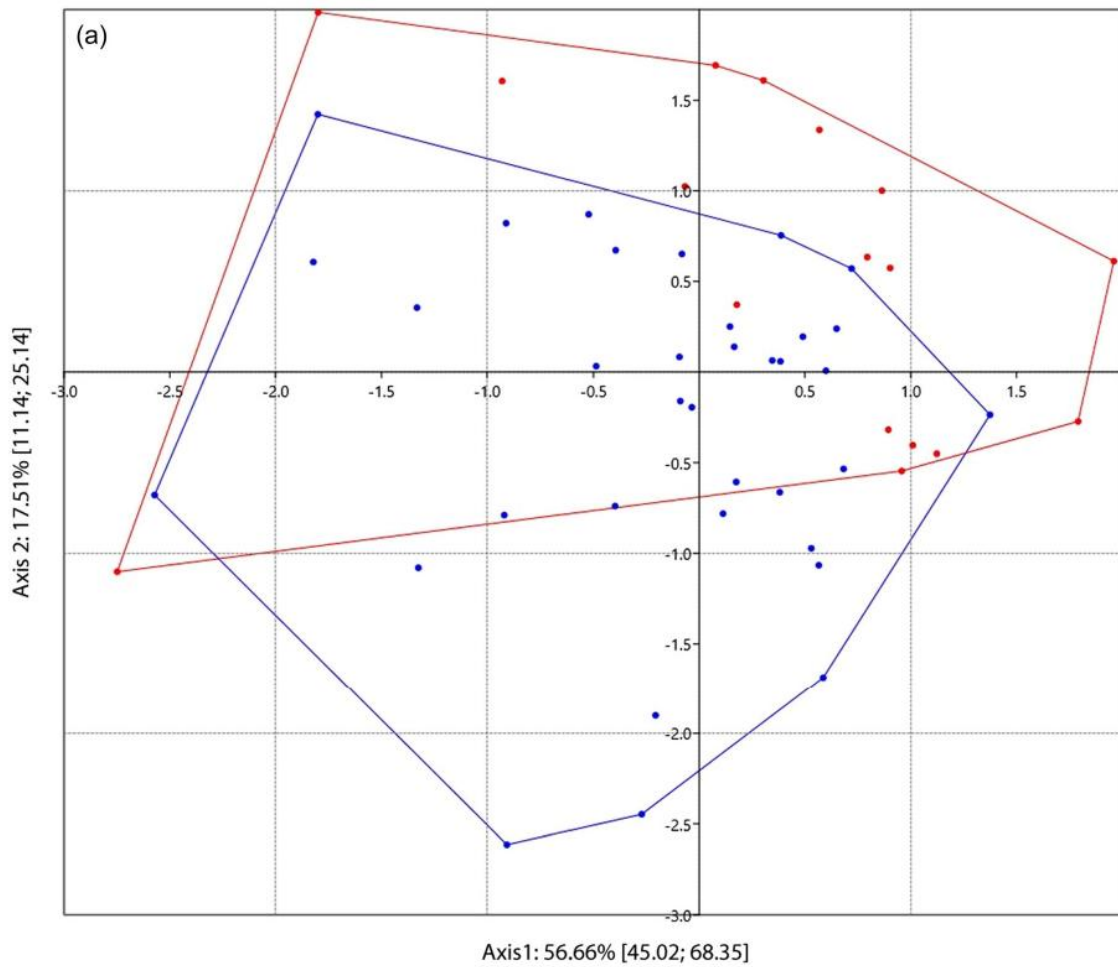


FIGURE 4 (a) PCA with 1000 bootstraps on the coefficients of the complex discrete Fourier's transform of the prosoma shape for *Damon medius* specimens by sex (delimited by coloured polygons). PC1 describes the length and width of the carapace, and PC2 describes the complexity. Axis 1: 56.66% (45.02; 68.35); Axis 2: 17.51% (11.14; 25.14). (b) Biplot lines indicate the direction and importance of each CDFT coefficient on the PCA plot. The first factor loadings are provided in Supporting Information Appendix 2. CDFT, complex discrete Fourier's transform; PC1, principal component 1; PCA, principal component analysis.

explains 11.4% (95% confident interval with a range of 7.9%–15.7%); PC3 explains 6.14% (95% confident interval with a range of 3.84%–8.64%); and PC4 explains 2.91% (95% confident interval with a range of 1.87%–4.15%) of the observed variances.

All families (*Charontidae*, *Phrynichidae*, and *Phrynidae*) have distinctive carapace morphologies (length and width, as described by PC1) although they show overlapping characteristics that limit their identification with certainty (Figure 2b). Some species are identifiable from length and width measurements (Figure 2a). This is the case for *Euphrynichus bacillifer*, *Paraphrynus* sp, and *Charon* sp1. However, within the same genus, it is often impossible to differentiate between two closely related species, such as *H longicornis* and *H elaphus*, or between species within the genus *Damon*. As genera or families are separated along PC1, the length–width ratio varies among genera and families; indeed, a single length or width measure cannot be used as a proxy for overall size in comparative interfamilial studies.

3.2 | Intraspecific and sexual variation of the carapace shape in *D. medius* and *Heterophrynus longicornis*

In *D. medius*, the carapace shape does not change during the growth of individuals. The PCAs (Figures 3 and 4) suggest that the most important deviations are observed during Stages IV–VI. PC1 explains 56.66% of the variation (95% confident interval with a range of 45.02%–68.35%); PC2 explains 17.51% of the variation (95% confident interval with a range of 11.14%–25.14%); PC3 explains 5.98% of the variation (95% confident interval with a range of 3.93%–9.07%); and PC4, the last effective axis, explains 3.93% of the variation (95% confident interval with a range of 2.42%–6.16%). The first two effective axes of the PCA vary regarding the length and width of the carapace shape (PC1) and among variations in the complexity of the carapace (PC2; Figure 3). The described variations are observed only with respect to PC1. Specimens in the seventh stage were considered mature. They later become sexually mature.

Therefore, the changes in prosoma shape only occur during immature stages, but the shape of later exuviae from when the spider is considered an adult remains constant. The shape variation is due to the faster growth of the width of the prosoma relative to the length (Figure 5).

The variation in general shape is not sex-dependent since prosoma shape variation was observed in both sexes (in length or width). We observed a weak variation in axis 2 of the PCA, showing that female prosoma is less complex than male prosoma (Figure 4). Consequently, the general shape of the prosoma is not sexually dimorphic (Figures 3 and 4).

In *H. longicornis*, we observed a similar pattern as found for *D. medius*: changes in prosoma shape occurred during growth for PC1 of the PCA. This axis explains 66.05% of the variation (95% confident interval with a range of 41.58%–83.88%) among adults; and no change for PC2, which explains 12.54% of the variation (95% confident interval with a range of 3.85%–29.57%; Table 3 and Figure 6); the last effective axis (PC3) explains 8.47% of the variation (95% confident interval range 3.29%–19.51%).

In *D. medius*, the quotient 'length/width' displays a nonlinear relation with the carapace area whereas the product of length and width demonstrates a linear relation with the area (simple linear regression, $F_{1, 50} = 22,010$, $R^2 = 0.997$, $p < .001$). The calculated relation is: $\text{Length} \times \text{width} = 1.08 \times \text{Area} + 0.009$.

4 | DISCUSSION

Prosoma, thorax (in insects), or carapace (in crustaceans) are often used to estimate the overall body length of physogastric animals; however, prosoma morphological variations were never studied in Amblypygi. In the present work, we demonstrated that the shape of the dorsal shield of the prosoma was stable at least in mature individuals during their growth and that some differences in prosoma width were significant only between species. Thus, linear measures and surface areas can be measured on the prosoma to estimate the

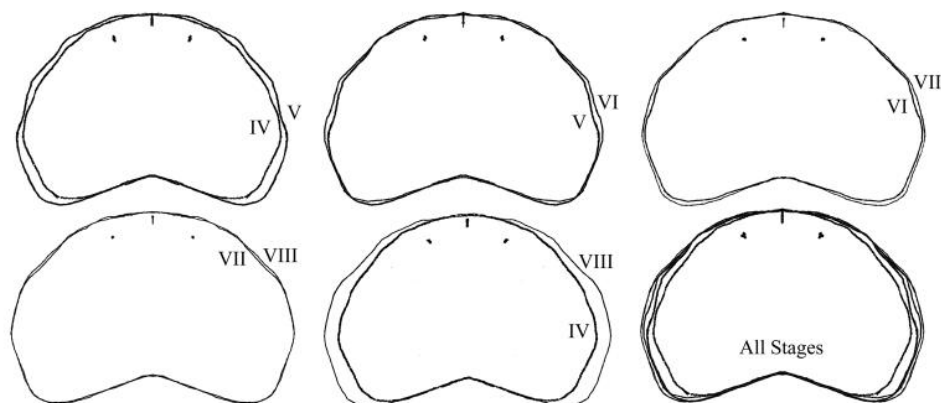


FIGURE 5 Modification of the carapace shape; the drawings were superposed with the same length at their middle part. Roman numbers represent stages. Drawings are from the exuviae of the *Damon medius* specimen "10."

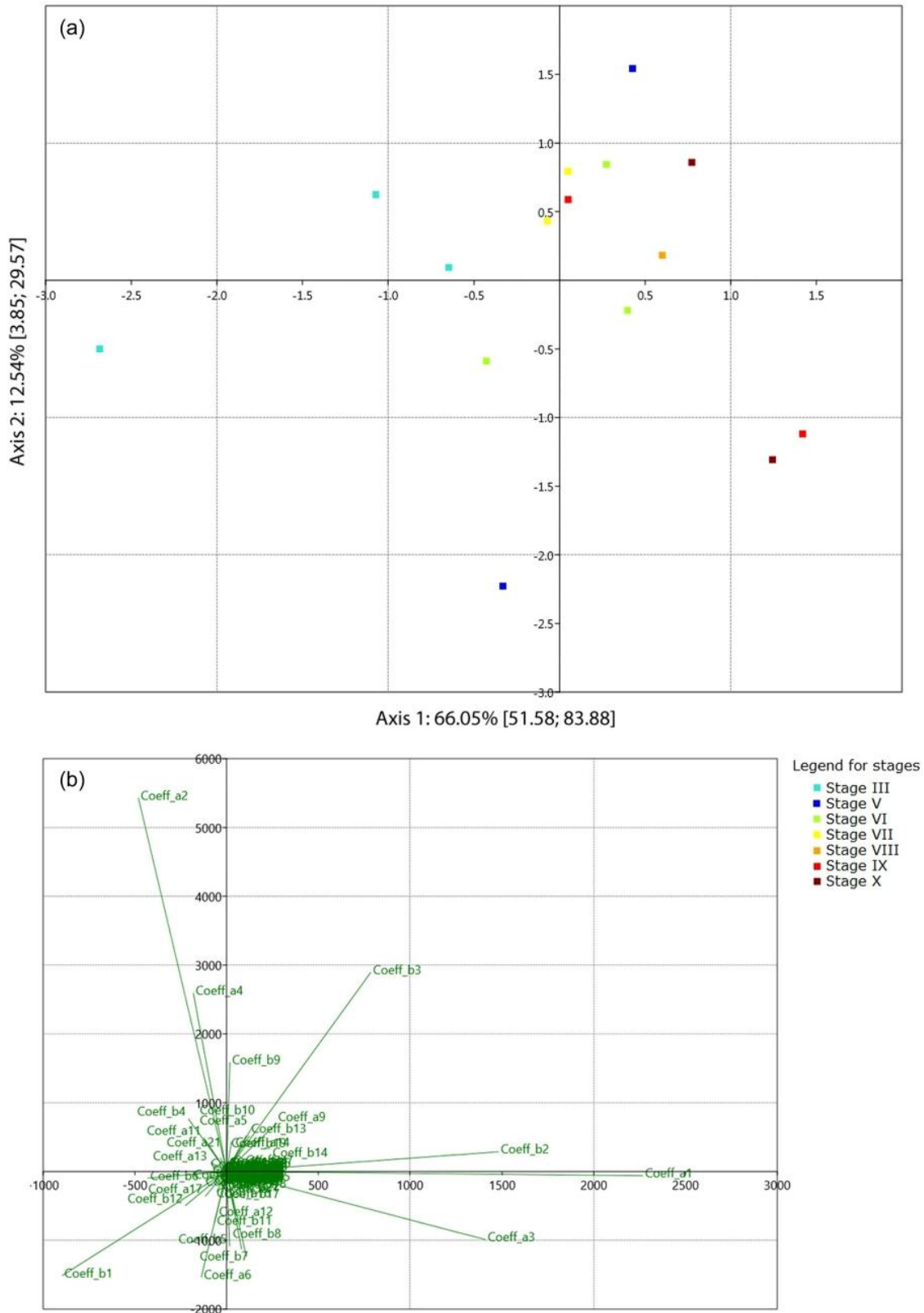


FIGURE 6 (a) PCA with 1000 bootstraps on the coefficients of the complex discrete Fourier's transform of prosoma shape for *Heterophrynus longicornis* specimens; stages are delimited by coloured polygons. PC1 describes the length and width of the carapace, and PC2 describes the complexity. Axis 1: 66.05% (41.58; 83.88); Axis 2: 12.54% (3.85; 29.57). (b) Biplot lines indicate the direction and importance of each CDFT coefficient on the PCA plot. The first factor loadings are provided in Supporting Information Appendix 3. CDFT, complex discrete Fourier's transform; PC1, principal component 1; PCA, principal component analysis.

overall body size of the specimens. However, precautions should be taken concerning immature specimens, whose prosomata are rounder: the prosoma becomes more elongated in later development stages; therefore, only the area should be measured on immature specimens, whilst the width is the easiest to measure in mature specimens. Similar results were previously found for some spider species (Legrand & Morse, 2000), confirming that the area (using prosoma shape) may be used as a metric to quantify an individual's overall body size. Studies on sexual dimorphism represent particular cases requiring the precise estimation of individuals' total body size. In these studies, the use of the area as an estimate of body size can be problematic if the shape of the prosoma itself varies between sexes (McLean et al., 2018, 2020). For instance, in the spider *Donacosa merlini*, Alderweireldt and Jocqué (1991) and Fernández-Montraveta and Marugán-Lobón (2017) showed that the dorsal prosoma shield of males was wider and more anteriorly protruding than that of females. McArthur et al. (2018) found that the width of the dorsal prosoma shield of male amblypygids was smaller than that of females in almost all species studied. Whip spiders are known to be sexually dimorphic for several traits, including the pedipalps and antenniform legs (McArthur et al., 2018; McLean et al., 2020). However, we found no difference in the shape of the prosoma between males and females, confirming that prosoma measurements can also be used in sexual dimorphism studies.

In field studies, or when young live specimens are used, the actual surface area measures could be impossible to access. In such cases, it is possible to use an area calculated using the middle length and maximum width of the carapace as a size estimator.

Overall, the shape of the prosoma varies greatly among species of several genera and could be used as a diagnostic feature. However, we found no clear difference in the general prosoma shape of the families and species characterised by the prosoma alone. Consequently, if the general shape is used for taxonomic purposes, it should be associated with other diagnostic characters. Moreover, many genera are not included in this study. Thus, the observed disjunction between the genus *Euphrynichus* and the other *Phrynichinae* species may be less clear. Our study highlights the need for a more detailed analysis of the shape of the prosoma before using it as a diagnostic tool. For example, Řezáč et al. (2008), in their revision of ladybird spiders (*Eresus* spp.), found that the three species differ with respect to the shape of their copulatory organs and prosoma, and the shape of prosoma is frequently used in the diagnosis classification of spiders (Dimitrov & Ribera, 2005; Machado et al., 2015) and more generally in arthropods (B. A. Huber, 2003).

Our study considered available material provided through breeding. Consequently, of the five known amblypygi families (Weygoldt, 2000), we were unable to study members from *Charinidae* or *Paracharontidae*, the two groups showing the most ancestral features (Weygoldt, 2000). Indeed, further studies have to be conducted to see if the prosoma shape can be used as a pertinent variable for phylogenetic analysis. Thus, in the same way, that C. McLean et al. (2021) evaluated the patterns and drivers of the shape complexity of the pedipalp in the amblypygid, further work will be

required to characterise the variations in the prosoma shape of whip spiders.

Our study is only based on dry specimens, and all our data are thus considered homogeneous. We did not test if carapace shape modification occurs during drying. As long as this will not be tested, we recommend the use of only one conservation method for specimens to compare specimen shape or size proxy. That is, one should only use dry specimens or only alive/fluid conserved specimens, but not both in combination.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Florian Réveillon: Conceptualisation (equal); Investigation (equal); writing – original draft (equal); and writing – review and editing (equal). **Sophie Montuire:** Conceptualisation (equal); methodology (equal); supervision (equal); validation (equal); writing – original draft (equal); and writing – review and editing (equal). **Pierre-Olivier Maquart:** writing – original draft (equal); and writing – review and editing (equal). **Charlotte Fétiveau:** Investigation (equal); writing – original draft (equal); and writing – review and editing (equal). **Loïc Bollache:** Conceptualisation (equal); Investigation (equal); project administration (equal); supervision (equal); validation (equal); writing – original draft (equal); and writing – review and editing (equal).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Rémi Laffont for his help with the data analysis. They would also like to thank Carolin Haug and an anonymous reviewer for their help and comments on the paper.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data sets generated during and/or analysed during the current study are available in the Zenodo repository: drawings used: <https://doi.org/10.5281/zenodo.5169015>, complete tables of factor loadings for the presented PCA: <https://doi.org/10.5281/zenodo.6044253>, and photographs: <https://doi.org/10.5281/zenodo.6044134>. All specimens and exuviae are accessible on request directly in the collections of: Société d'Histoire Naturelle de l'Yonne, Villefranche, France.

ORCID

Florian Réveillon  <https://orcid.org/0000-0003-3468-8555>

REFERENCES

- Alderweireldt, M., & Jocqué, R. (1991). A remarkable new genus of wolf spiders from southwestern Spain (Araneae, Lycosidae). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie*, 61, 103–111.
- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, 1, 108–140.
- Anichini, M., Kuchenreuther, S., & Lehmann, G. U. C. (2016). Allometry of male sound-producing structures indicates sexual selection on wing size and stridulatory teeth density in a bushcricket. *Journal of Zoology*, 301, 271–279. <https://doi.org/10.1111/jzo.12419>
- Austad, S. N. (1983). A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behaviour*, 31, 59–73. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80173-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80173-0)

- Bergmann, C. (1847). Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, 3, 595–708.
- Bissaro, F. G., Gomes-Jr, J. L., & Di Benedetto, A. P. M. (2013). Morphometric variation in the shape of the cephalothorax of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93, 683–691. <https://doi.org/10.1017/S0025315412000409>
- Chapin, K. J., & Hebets, E. A. (2016). The behavioral ecology of amblypygids. *Journal of Arachnology*, 44, 1–15. <https://doi.org/10.1636/V15-62.1>
- Chelini, M. C., & Hebets, E. A. (2016). Absence of mate choice and postcopulatory benefits in a species with extreme sexual size dimorphism. *Ethology*, 122, 95–104. <https://doi.org/10.1111/eth.12449>
- Dahirel, M., De Cock, M., Vantieghem, P., & Bonte, D. (2018). Urbanization driven changes in web building and body size in an orb web spider. *Journal of Animal Ecology*, 88, 79–91. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12909>
- Dimitrov, D., & Ribera, C. (2005). Description of Ossinissa, a new pholcid genus from the Canary Islands (Araneae: Pholcidae). *Zootaxa*, 982, 1–13.
- Dommergues, C. H., Dommergues, J. L., & Verrecchia, E. P. (2007). The discrete cosine transform, a Fourier-related method for morphometric analysis of open contours. *Mathematical Geology*, 39, 749–763. <https://doi.org/10.1007/s11004-007-9124-6>
- Eberhard, W. G., Huber, B. A., Briceño, R. D., Salas, I., & Rodriguez, V. (1998). One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution*, 52, 415–431.
- Fernández-Montraveta, C., & Marugán-Lobón, J. (2017). Geometric morphometrics reveals sex differential shape allometry in a spider. *PeerJ*, 5, e3617. <https://doi.org/10.7717/peerj.3617>
- Freeman, S., & Jackson, W. M. (1990). Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *The Auk*, 107, 69–74. <https://doi.org/10.1093/auk/107.1.69>
- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41, 587–640.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis (version 2.15). *Palaeontologia Electronica*, 4, 9.
- Harvey, M. S. (2003). *Catalogue of the smaller Arachnid orders of the world: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Salifugae* (p. 385). Csiro.
- Huber, B. A. (2003). Rapid evolution and species-specificity of arthropod genitalia: Fact or artifact? *Organisms Diversity & Evolution*, 3, 63–71.
- Huber, T., & Haug, C. (2021). Morphological changes during the post-embryonic ontogeny of mesothelid spiders and aspects of character evolution in early spiders. *Development Genes and Evolution*, 231, 47–56. <https://doi.org/10.1007/s00427-021-00675-y>
- Iida, H., Kohno, K., & Takeda, M. (2016). Seasonal fluctuations in offspring body size in the wolf spider, *Pardosa astrigera* (Araneae: Lycosidae). *Applied Entomology and Zoology*, 51, 125–131. <https://doi.org/10.1007/s13355-015-0381-4>
- Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology*, 74, 2204–2214. <https://doi.org/10.2307/1939574>
- Ladle, R. J. (2009). Fishing behavior in a giant whip spider. *Journal of Arachnology*, 31, 154–156.
- Legrand, R. S., & Morse, D. H. (2000). Factors driving extreme sexual size dimorphism of a sit-and-wait predator under low density. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 643–664. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01283.x>
- Leinaas, H. P., Jalal, M., Gabrielsen, T. M., & Hessen, D. O. (2016). Inter- and intraspecific variation in body- and genome size in calanoid copepods from temperate and arctic waters. *Ecology and Evolution*, 6, 5585–5595. <https://doi.org/10.1002/ece3.2302>
- Leroy, A. S., Montuire, S., & Marchand, D. (2004). Analysis of teeth outlines: A morphometric tool for distinguishing three species of Crocidurinae (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in France. *Journal of Natural History*, 38, 259–267. <https://doi.org/10.1080/0022293021000036497>
- Machado, M., Teixeira, R. A., & Lise, A. A. (2015). Taxonomic notes on the crab spider genus *Tobias* Simon, 1895 (Araneae, Thomisidae, Stephanopinae). *Zootaxa*, 4034, 565–576. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4034.3.8>
- Maquart, P. O., Réveillon, F., & Cazanove, G. (2018). Description of a new species of whip spider (Chelicerata: Amblypygi) from Reunion Island: *Charon dantei* sp. nov. and first record of *Damon brachialis* Weygoldt 1999. *Revista Ibérica de Aracnología*, 33, 75–80.
- McArthur, I. W., deMiranda, G. S., Seiter, M., & Chapin, K. J. (2018). Global patterns of sexual dimorphism in Amblypygi. *Zoologischer Anzeiger*, 273, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2018.02.005>
- McCullough, E. L., Ledger, K. J., O'Brien, D. M., & Emlen, D. J. (2015). Variation in the allometry of exaggerated rhinoceros beetle horns. *Animal Behaviour*, 109, 133–140. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.08.013>
- McLean, C. J., Garwood, R. J., & Brassey, C. A. (2018). Sexual dimorphism in the Arachnid orders. *PeerJ*, 6, e5751. <https://doi.org/10.7717/peerj.5751>
- McLean, C. J., Garwood, R. J., & Brassey, C. A. (2020). Sexual dimorphism in the size and shape of the raptorial pedipalps of giant whip spiders (Arachnida: Amblypygi). *Journal of Zoology*, 310, 45–54. <https://doi.org/10.1111/jzo.12726>
- McLean, C., Garwood, R., & Brassey, C. (2021). Assessing the patterns and drivers of shape complexity in the amblypygid pedipalp using elliptical Fourier analysis. *Ecology and Evolution*, 11, 10709–10719. <https://doi.org/10.22541/au.161349101.13487593/v1>
- Miranda, G. S., & Reboleira, A. S. (2019). Amblypygids of Timor Leste: First records of the order from the country with the description of a remarkable new species of *Sarax* (Arachnida, Amblypygi, Charinidae). *ZooKeys*, 820, 1–12. <https://doi.org/10.3897/zookeys.820.30139>
- Moya-Laraño, J., Macías-Ordóñez, R., Blanckenhorn, W. U., & Fernández-Montraveta, C. (2008). Analysing body condition: Mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology*, 77, 1099–1110. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01433.x>
- Réveillon, F., & Maquart, P. O. (2018). A new species of *Charon* (Amblypygi: Charontidae) from Orchid Island (Taiwan). *Revista Ibérica de Aracnología*, 32, 31–36.
- Reveillon, F., Wattier, R., Montuire, S., Carvalho, L. S., & Bollache, L. (2020). Cryptic diversity within three South American whip spider species (Arachnida, Amblypygi). *Zoological Research*, 41, 595. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2020.068>
- Řezáč, M., Pekár, S., & Johannesen, J. (2008). Taxonomic review and phylogenetic analysis of central European *Eresus* species (Araneae: Eresidae). *Zoologica Scripta*, 37, 263–287.
- Rising, J. D., & Somers, K. M. (1989). The measurement of overall body size in birds. *The Auk*, 106, 666–674.
- Savory, T. H. (1977). *Arachnida* (2nd ed., p. 340). Academic Press.
- Schmidt, M., Melzer, R. M., & Bicknell, R. D. (2021). Kinematics of whip spiders pedipalps: A 3D comparative morpho-functional approach. *Integrative Zoology*, 17, 156–167. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12591>
- Schmidt, J. M., Sebastian, P., Wilder, S. M., & Rypstra, A. L. (2012). The nutritional content of prey affects the foraging of a generalist arthropod predator. *PLoS One*, 7, e49223. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049223>
- Seiter, M., Lemell, P., Gredler, R., & Wolff, J. O. (2019). Strike kinematics in the whip spider *Charon* sp. (Amblypygi: Charontidae). *The Journal of Arachnology*, 47, 260–265. <https://doi.org/10.1636/JoA-5-18-089>

- Svenson, G. J., Brannoch, S. K., Rodrigues, H. M., O'Hanlon, J. C., & Wieland, F. (2016). Selection for predation, not female fecundity, explains sexual size dimorphism in the orchid mantises. *Scientific Reports*, 6, 37753. <https://doi.org/10.1038/srep37753>
- Walker, L. A., & Holwell, G. I. (2018). The role of exaggerated male chelicerae in male–male contests in New Zealand sheet-web spiders. *Animal Behaviour*, 139, 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.02.020>
- Weygoldt, P. (2000). *Whip spiders (Chelicerata: Amblypygi) their biology, morphology and systematics* (p. 163). Apollo Books.
- Yasuda, C. I., & Koga, T. (2016). Importance of weapon size in all stages of male–male contests in the hermit crab *Pagurus minutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 2175–2183. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2221-0>
- Zhu, X.-Y., Wu, S.-Y., Liu, Y. J., Reardon, C. R., Roman-Palacios, C., Li, Z., & He, Z.-Q. (2021). A new species of whip-spider, *Weygoldtia hainanensis* sp. nov., from Hainan, China (Arachnida: Amblypygi:

Charinidae). *Zootaxa*, 5082, 65–76. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5082.1.6>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Réveillon, F., Montuire, S., Maquart, P.-O., Fétiveau, C., & Bollache, L. (2022). Variations in the carapace shape of whip spiders (Arachnida: Amblypygi). *Journal of Morphology*, 1–12. <https://doi.org/10.1002/jmor.21485>

Chapitre 4

Allométrie et Dimorphisme sexuel chez trois espèces d'amblypyges géants (*Amblypygi*, Phrynidae, *Heterophrynus*)



Le dimorphisme sexuel chez les amblypyges est généralement décrit par une taille relative des pédipalpes plus importante chez les males que chez les femelles. Les espèces du genre sud américain *Heterophrynus* sont connues pour présenter des niveaux très variables de dimorphisme sexuel, allant d'un dimorphisme quasi nul chez *Heterophrynus alces* Pocock, 1902 ou *Heterophrynus elaphus* Pocock, 1903, à des niveaux de dimorphisme très importants chez *Heterophrynus batesii* (Butler, 1873) ou *Heterophrynus javieri* Seiter & Gredler, 2020. Malheureusement la quantification précise des niveaux de dimorphisme est encore trop rare. Je me propose ici, chez des espèces ayant des habitats ou comportements différents, de (1) quantifier les variations des taux de dimorphisme sexuel existant entre différents appendices (Pédipalpes et pattes locomotrices), ainsi que (2) d'étudier les relations allométriques y conduisant.

Pour ce faire, nous avons mesuré des spécimens de trois espèces :

- *Heterophrynus batesii*, décrite comme ayant un fort dimorphisme sexuel (Weygoldt 2000) et rencontrée en groupe de 2 à 8 spécimens sur un même tronc d'arbre (Chapin 2014).
- *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873), est quant à elle connue comme montrant un dimorphisme faible à modéré (Weygoldt 1977; Chapin 2011). Cette espèce montre également un comportement social relativement tolérant envers les conspécifiques. Ainsi, les animaux vivant en forêt sont généralement rencontrés par couple adulte (un mâle et une femelle uniquement partageant le même arbre), accompagnés éventuellement de jeunes (Weygoldt 1977; Dias & Machado 2006; Carvalho *et al.* 2012).
- *Heterophrynus elaphus*, grande espèce aux relativement petits pédipalpes, ne montre que

peu ou pas de dimorphisme sexuel. Bien que peu d'informations sur le comportement de cette espèce soient disponibles, de récentes observations décrivent ces animaux comme solitaires (Mathias Dezetter, com. Pers.).

Un dimorphisme sexuel est confirmé pour de nombreux appendices étudiés, cependant, seuls les pédipalpes présentent une allométrie de croissance positive (hyperallométrie) chez les trois espèces. Une allométrie est également présente pour les trois paires de pattes locomotrices de *H. longicornis*, mais significativement identique pour les deux sexes, et dans le cas de deux paires de pattes chez *H. elaphus*. Enfin, une isométrie significative est décelable dans le cas des pattes locomotrices de *H. batesii*.

Le dimorphisme observé sur les pédipalpes semble lié aux régimes d'appariement de chacune des espèces :

- Chez *H. batesii*, les groupes sociaux composés d'un mâle et plusieurs femelles sur un même tronc laissent supposer un régime polygyne, favorisant d'après Dunn *et al.* (2001) un fort dimorphisme sexuel engendré par un mécanisme de sélection (intra) sexuel important, ce qui correspond à nos observations.
- Chez *H. longicornis*, les populations forestières semblent, d'après les observations de Weygoldt (2000), monogames. Cependant, cette monogamie ne semble pas stable sur des durées très importantes. De plus, cette description de régime ne correspond pas à nos observations *in natura* en Guyane française : Les densités d'individus rencontrés en grotte sont très importantes avec 52 individus capturés dans la plus grande cavité. Les mâles y ont été rencontrés chacun dans une crevasse de 1 à 4m², laissant supposer une forte compétition intra-sexuelle pour le contrôle d'un territoire. Ce cas de figure peut alors correspondre à une espèce fortement monogame, mais potentiellement polygame, régime décrit par Dunn *et al.* (2001) comme conduisant à un faible taux de

dimorphisme, ce qui est de nouveau observé sur les pédipalpes.

- Chez *H. elaphus*, les connaissances sur la biologie de l'espèce ne sont pas suffisantes pour affirmer un quelconque régime d'appariement. Cependant, toujours en utilisant la relation entre le dimorphisme et les régimes d'appariement décrite par Dunn *et al.* (2001), nous pouvons faire l'hypothèse à partir du très faible dimorphisme observé, que cette espèce aurait un régime « monogame », ou du moins peu de relations sociales, d'où une faible action de la sélection sexuelle sur la taille des pédipalpes, ce qui semble correspondre au mode de vie de cette espèce.

Enfin l'absence de dimorphisme sexuel de la majorité des pattes marcheuses correspond davantage à un effet de la sélection naturelle, favorisant l'allométrie chez les espèces ayant de plus forts intérêts aux déplacements (les espèces plutôt monogames), et l'isométrie chez les espèces favorisant la conservation d'un territoire sur lequel toutes les ressources (alimentaires et reproductives) sont présentes (cas d'*H. batesii*).

Bibliographie

- Carvalho, L. S., Oliveira-Marques, F. N. & Silva P. R. R.** 2011. Arachnida, Amblypygi, *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873), State of Piauí, northeastern Brazil: distribution extension. *Check List*, **7**: 267–269. <https://doi.org/10.15560/7.3.267>
- Chapin, K. J.** 2011. Ecology and Natural History of the Tree-inhabiting Social Amblypygid *Heterophrynus batesii* (Butler, 1873; Amblypygi: Phrynidæ) in Eastern Amazonian Ecuador. Thesis for: MS - Biology Advisor: W. David Sissom
- Chapin, K. J.** 2014. Microhabitat and spatial complexity predict group size of the whip spider *Heterophrynus batesii* in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, **30**: 173–177. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000850>.
- Dias, S. C. & Machado, G.** 2006. Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phrynidæ) in central amazon. *Journal of Arachnology*, **34**: 540–544. <https://doi.org/10.1636/St05-82.1>

- Dunn, P. O., Whittingham, L. A. & Pitcher, T. E.** 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, **55**, 161-175.
- Weygoldt, P.** 1977. Coexistence of two species of whip spiders (Genus *Heterophrynus*) in the neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi). *Oecologia*, **27**: 363-370. <https://doi.org/10.1007/BF00345569>.
- Weygoldt, P.** 2000. *Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi). Their Biology, Morphology and Systematics*. Apollo Books, DK5771 Stenstrup, Kirkeby Sand 19, 164 pp.

Allometry and sexual dimorphism in three giant whip spider species (*Amblypygi*, Phrynididae, *Heterophrynus*)

Réveillion F^{1,6}, Carvalho LS³, Montuire S^{2,4}, Galipaud M⁵, Bollache L^{1,6}.

¹ Université de Bourgogne Franche Comté, Dijon Cedex, France

² Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, EPHE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, 21000, Dijon, France

³ Universidade Federal do Piauí, Campus Amílcar Ferreira Sobral, Floriano, Piauí, Brazil

⁴ EPHE, PSL University, 75014, Paris, France

⁵ Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zurich, Zurich, Switzerland

⁶ Laboratoire Chrono-environnement, UMR CNRS 6249 Besançon, France

Abstract:

Amblypygids show high levels of sexual dimorphism, especially larger pedipalps in males compared to females. This study examines the divergence of allometry rates leading to this sexual dimorphism, and the causes of such dimorphism in pedipalps and walking legs for three *Heterophrynus* species: *H. batesii*, *H. longicornis*, and *H. elaphus*. Dimorphism is observed in all studied appendices, but higher allometric rates are shown in males more than females for only the pedipalps (for all three species), and the first legs (for only *H. elaphus*), with higher dimorphism in pedipalp for *H. batesii* and lower in *H. elaphus*. The sexual shape dimorphism rate with respect to pedipalps appears to be linked to the mating system: larger differences appear linked with the polygamous system; moderate differences, with the monogamous-like systems; and smaller differences, with the solitary species. The development of the walking legs seems more linked to natural selection and mate search than to sexual selection relative to pedipalps.

Keywords: Sexual Size Dimorphism, Sexual Shape Dimorphism, Allometry, Selection, Amblypygi, *Heterophrynus*.

Introduction

Sexual size dimorphism is widespread in animals and varies greatly among species and sometimes populations (Emlen & Nijhout 2000; Fairbairn, Blanckenhorn & Székely 2007; Emlen 2008). It refers both to when males and females differ in their general size (the so-called *stricto sensu* sexual size dimorphism; SSD) and also to when appendices or body parts are more developed in one sex than the other (the so-called sexual shape dimorphism; SShD). The former case appears when the two sexes differ in their growth rates and developmental time (Abbott & Svensson 2008;), while the second is the result of differences in allometric growth, that is faster or less growth of a body part or appendage between the sexes (Ljubisavljevic et al. 2010).

Two main explanations, namely sexual selection and niche divergence, have been proposed to describe the evolution of sexual size dimorphism. Sexual selection favours traits associated with male reproductive success, either through intrasexual competition between males or by female mate choice (Trivers 1976; Andersson 1994). According to the second hypothesis based on niche divergence, differences between sexes are often attributed to intersexual resource partitioning that facilitates individual survival, growth, and reproduction, which leads to an increase in fitness in a given environment (Shine 1989). For example, sex differences in feeding habits and in associated feeding structures are widespread among animals and may contribute to the evolution of sexual dimorphism (Houston & Shine 1993). The two mechanisms are not mutually exclusive, and both might actually account for observed sexual size dimorphism. Thus, ecological factors like predation (e.g., Bulbert et al. 2015) or competition (e.g., Funke & Huber 2005) may constrain or amplify the initial sexually selected difference.

Whereas the predictions of the sexual selection hypothesis can be derived from measuring the role of the size of the selected traits regarding mating success (e.g., Trivers 1976), the niche divergence hypothesis requires information on dietary divergence between sexes that is often missing to predict the degree of sexual size dimorphism (Shine 1989). Some hypotheses can be made to distinguish the results of both processes. For example, if selection has occurred due to the divergent use of food resources between the sexes, then we can expect to detect changes in the relative shape or

F. Réveillion – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

size of the trophic apparatus traits (Brown, Madsen & Shine. 2017). Conversely, if both sexes use the same ecological niche and consume the same resources, the sexual differences in the shape or size of the trophic structures should only result from sexual selection (Shine 1989). It is therefore relevant to compare closely related species with a common geographic distribution but with different characteristics in social behaviour, habitat, and resources consumed to interpret whether morphological differences between the sexes result from sexual selection or from the use of different niches.

Amblypygi is a spectacular order of arachnid, also known as whip spiders, that comprises over 250 species that are widely distributed in the warmer tropical regions (McArthur et al. 2018). The genus *Heterophrynus* Pocock, 1894 includes 19 species endemic to South America (Chirivi-Joya, Moreno-González & Fagua 2020; Seiter & Gredler 2020), which are among the largest whip spiders in the world. As with most species of whip spider, individuals are nocturnal and can be found in a large diversity of habitats including tree trunks, leaf litter, termite nests, under rocks, and inside caves (Dias & Machado 2006; Carvalho, Oliveira-Marques & Silva 2011; Carvalho et al. 2012; Réveillion & Maquart 2015; Giupponi & Miranda 2016) and predate on arthropods and small vertebrates (Weygoldt 2000; Owen & Cokendolpher 2006; Wilzen & Aznar-González 2016; Prous et al. 2017).

Whip spiders have a dorso-ventrally flattened body with well-developed pedipalps bearing spines that are used for capturing prey and a long first pair of antenniform legs with sensory functions (Weygoldt 2000). In numerous amblypygid species, sexual dimorphism has typically been found to be male-biased elongated pedipalps (Weygoldt 2000; McArthur et al. 2018; McLean, Garwood & Brassey 2018). These pedipalps are also used in agonistic interactions between males during courtship and territory contests (Weygoldt 1977; Fowler-Finn & Hebets 2006; Segovia, Gainett & Willemart 2020). Although regularly evoked in the literature (Weygoldt 2000; Chapin 2011, McArthur et al. 2018, McLean, Garwood & Brassey 2018; 2020; 2021; Seiter et al. 2022), quantification of allometry and sexual dimorphism among and between amblypygid species and the causes of such sexual dimorphism remains poorly documented. In addition, sexual dimorphism on other appendages like walking legs, traits not directly involved in aggressive behaviour (Fowler-Finn & Hebets, 2006) has

not yet been analysed.

Some hypotheses have been proposed to explain the evolution of the larger male pedipalp. In whip spiders, fecundation is realised via spermatophore. Before sperm transfer, individuals of both sexes engage in a courtship for several hours involving the antenniform legs, with male leg vibrations; then the male extends its pedipalps and strokes the female's distal pedipalp with its chelicerae (Santer & Hebets 2011; Chapin & Hebets 2016). In addition, the male uses its pedipalps during male-male competition (Fowler-Finn & Hebets 2006). Contests between males consist of a series of ritualised displays during which males face each other with pedipalps unfolded performing jerky movements (Weygoldt 2000; Chapin & Hebets 2016). In some cases, contests can degenerate into the ultimate stage of physical contact, where the two individuals push each other with pedipalps: the loser can be cannibalised (Weygoldt 2000; Fowler-Finn & Hebets 2006; Chapin & Hill-Lindsay 2016; Chapin & Reed-Guy 2017).

Several authors have hypothesised that male-male competition drives the evolution of pedipalp sexual dimorphism in whip spiders (Weygoldt 2000; McArthur et al. 2018; McLean, Garwood & Brassey 2020), but quantifying sexual dimorphism remains poorly documented. Because mating strategies and the level of aggressiveness towards congeners are known to vary markedly between whip spider species, we expect to have a varying magnitude of sexual dimorphism between species depending on their mating behaviour and reproductive strategies.

In the present study, we investigated three *Heterophrynus* species known to have relatively different social behaviours (Weygoldt 1977; Dias & Machado 2006; Carvalho et al. 2011; 2012). The first, *Heterophrynus elaphus* Pocock, 1903, is described as not being dimorphic or sparsely dimorphic, with males not being noticeably larger than females (Weygoldt 2002; Chirivi-Joya et al. 2020). This species inhabits rocks or tree trunks in rainforests (Armas, Palomino & Del Castillo-Espinoza 2016) and is found generally without conspecifics (Mathias Dezetter, com. Pers.). The second species, *Heterophrynus batesii* (Butler, 1873), shows prominent sexual dimorphism (Weygoldt 2000) and is known to often aggregate in small groups of 2–8 animals on tree trunks (Chapin 2014). Authors have explained these phenomena either via the resource-based aggregations hypothesis (i.e., the specimens

could be aggregating around favourable resources or environmental conditions) or by group-living-based aggregations via kin selection and extended parental care (Chapin 2011; Chapin 2014). Furthermore, in *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873), the third species studied herein, males and females exhibit a low degree of sexual dimorphism in their pedipalps (Weygoldt 1977; Chapin 2011). Specimens of *H. longicornis* are mainly found on tree trunks, where they can be found alone or in groups, thus exhibiting a low degree of general aggressiveness (Weygoldt 1977; Dias & Machado 2006; Carvalho et al. 2012). Group formation and group size seem context dependent and strongly influenced by the size and complexity of the habitat (Chapin 2014).

The objectives of our study were as follows. We firstly aimed to quantify and compare the sexual dimorphism and developmental allometry between the pedipalps and walking legs for the three *Heterophrynus* species. We secondly aimed to compare their level of sexual dimorphism with other Amblypygi species and to explore the potential causes of their sexual differences according to their ecology and social behaviour. We expected that the trait could be isometric for both sexes when the selection pressure is the same for juveniles and adults of both sexes (null hypothesis) or that the allometry rate for both sexes is the same when the selection pressure during growth is the same between males and females.

If the selection pressure is different between the two sexes, we should find higher allometry for one sex that could result in sexual selection and/or niche divergence. In the case of sexual selection, we expect to find more divergence in the allometric rate of traits linked to the mating process (i.e., pedipalps). We expected that a higher level of competition or selection results in a higher allometric rate for this trait. By contrast, niche divergence could lead to different allometric rates between both sexes for all traits.

Material and Methods

Data collection and morphological measurements

We collected and measured 117 individuals (36 females, prosoma width range = 6.01–17.14 mm; and 81 males, prosoma width range = 6.7–15.87 mm) of *H. longicornis*; 85 individuals (30 females, prosoma width range = 3.78–16.93 mm; and 55 males, prosoma width range = 6.55–17.62

F. Réveillion – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

mm) of *H. batesii*; and 22 individuals (9 females, prosoma width range = 10.84–16.9 mm; and 13 males, prosoma width range = 14.2–17.24 mm) of *H. elaphus* (see Appendix 1).

All specimens were captured by hand either in caves or directly on trees in French Guiana, Brazil, Peru, and Bolivia. All live individuals from French Guiana were released after having been examined. Dead individuals from French Guiana, Brazil, Peru, and Bolivia belonged to the following scientific collections: Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil (UFMG; curator A.J. Santos); Coleção de História Natural da Universidade Federal do Piauí, Florianópolis, Piauí, Brazil (CHNUFPI; curator J.F. Vilela); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazil (MPEG; curator A.B. Bonaldo); State Museum of Natural History Karlsruhe (SMNK; curator Huber Höfer); Muséum National d'Histoire Naturelle Paris (MNHP; curator Mark Judson); and the personal collections of Pompeu Rahola and André Leetz.

Five traits were measured using a digital calliper (Mitutoyo, absolute digimatic calliper CD-15CX; ± 0.01 mm): (1) maximum prosoma width, as a surrogate of total body size (McArthur et al. 2018); (2) pedipalp patella length (PP), described as a sexually dimorphic trait; (3–5) femur length of legs II–IV (respectively FII, FIII, and FIV), which the spiders use for locomotion and agonistic interactions (Fowler-Finn & Hebets 2006). For each trait, the maximum width or length was measured. Whip spiders were sexed by observing their genitalia.

Statistical analyses

Allometry analysis

We compared total body size, estimated using the prosoma width, between the measured individuals using two-factor ANOVAs, with the species and sex of each individual used as factors. The homogeneity of variance between males and females for each species was tested using Levene's test. For each species, variance in the body size of the measured males and females was not different (*H. longicornis* Levene test $F = 0.07$, $p = 0.7883$; *H. batesii* Levene's test $F = 2.40$, $p = 0.1254$; *H. elaphus* Levene's test $F = 0.77$, $p = 0.3895$).

Allometric slopes were determined for all measured traits and for all Amblypygi species. For our allometric modelling, the prosoma width (X) and the other traits (Y) were related in the equation: $Y = c * X^b$, where c is a constant, and b is the allometric coefficient. After performing a log10

transformation to normalise the distribution of all traits (Kerkhoff & Enquist 2009; Packard 2009), our equation was made linear: $\log Y = \log c + b \log X$. The scaling exponent (b) is equivalent to the slope of the fitted line (Falster 2006). The relationships between prosoma width and pedipalp and leg femora lengths for each sex of each of the three whip spider species were tested using linear regressions. Then, allometric relationships between prosoma width and the other measured traits were analysed using a standardised major axis (SMA) regression to test against the null hypothesis of isometry. The SMA regression method was used because it assumes no direction of the relationship between traits and reflects the variance in both directions (Warton et al. 2006; Smith 2009; Stillwell et al. 2016). Thus, positive allometry corresponds statistically to a slope b that is significantly higher than 1; negative allometry corresponds statistically to a slope b that is significantly lower than 1; and isometry would correspond to proportional scaling, where the slope b is not statistically different than 1 (Anichini, Kuchenreuther & Lehmann 2016). To calculate the SMA regression and compare it to 1 and -1, we used the function “slope.test” from the SMATR package (Falster, Warton & Wright 2006; Warton & Ormerod 2007; Warton et al. 2012) in R 2.15.2. (R Core Team). For all statistics, the significance level used was 5%.

Sexual dimorphism analyses

We analysed sexual dimorphism using an ANCOVA with sex as the factor, prosoma width as the independent variable, and the different traits (PP, FII, FIII, and FIV) as dependent variables. The size of the traits and prosoma width were log transformed to linearise the relationship. Then, we looked for three potential results: (1) No difference in size and allometry exists between the sexes; that is, there is no sexual dimorphism; (2) same slope with different intercepts; that is, there is evidence of sexual dimorphism without differences in the allometry between males and females; (3) differences in slopes indicate the existence of sexual dimorphism, which increases or decreases with the size of individuals. To compare SSD rates between species and our results with previous studies (i.e., McArthur et al. 2018), we calculated an index of SSD as $\ln(M/F)$ using the metric recommended by Smith (1999). Note that $\ln(M/F)$ is numerically equivalent to $\ln(M) - \ln(F)$, where M and F refer to male and female mean sizes.

The size of the appendices provides information about the level of SSD, but in cases of

animals that grow throughout their entire lifespan, the observed difference between the two sexes could also result from a simple age difference between the two groups sampled. We therefore completed our analysis using another index, the SShD, which is derived from the SSD (Cheng & Kuntner 2015). This index is calculated in the same way as the SSD but uses the relative size of the appendices. Individual size was estimated using the prosoma width. To calculate this width, we used the following: $SShD = \ln((TM/SM)/(TF/SF))$, where TM and TF are the trait size means measured for males and females, respectively; and SM and SF represent the total size (here, the prosoma width) means of males and females, respectively. We can compare the level of sexual dimorphism among the studied traits independently of any size bias due to the age of individuals.

Results

The body size of the measured individuals was strongly affected by their species ($F_{2,221} = 10.86$, $p < 0.0001$), their sex ($F_{1,222} = 7.97$, $p = 0.0052$), and by the interaction between the two factors ($F_{2,221} = 2.90$, $p = 0.0469$). The *H. elaphus* specimens measured in our study (mean size = 15.34 ± 0.47 , range of body size 10.84–17.54) were significantly larger than the *H. longicornis* specimens (mean size = 12.81 ± 0.20 , range of body size 6.01–17.17; TukeyHSD, diff = 2.53 mm, $p < 0.01$) and *H. batesii* specimens (mean size = 13.24 ± 0.24 , range of body size 3.78–17.62; TukeyHSD, diff = 2.53 mm, $p < 0.01$). There was no difference between *H. longicornis* and *H. batesii* (TukeyHSD, diff = 0.004 mm, $p = 1$). Male *H. batesii* were larger than females (TukeyHSD, diff = 2.03 mm, $p < 0.01$), whereas there were no significant differences between both sexes in *H. elaphus* (TukeyHSD, diff[M-F] = 1.75 mm, $p = 0.82$) and *H. longicornis* (TukeyHSD, diff[M-F] = 0.04 mm, $p = 1$).

Males and females of *H. longicornis* did not significantly differ in total body size ($t = -0.08$, $df = 116$, $p = 0.93$). However, in the two other species, the males were significantly larger than the females (*H. batesii*: $t = 2.52$, $df = 84$, $p = 0.0152$; *H. elaphus*: $t = 2.78$, $df = 21$, $p = 0.0167$).

Allometry analysis

All species show allometry for at least one appendix, and allometry varies between species, sexes, and appendices (Table 1). *H. longicornis* shows allometric growth in all its appendices, with greater growth in the pedipalps than the legs. The growth of the pedipalps is also greater in males than

in females, but growth is the same for both sexes for the walking legs (slope 95% confidence interval [CI] range 1.38–1.59 for female PP; 1.70–1.91 for male PP; 1.01–1.43 for female femora; and 1.18–1.45 for male femora). In *H. batesii*, only pedipalps showed allometric growth. This growth is also greater for males (slope 95% CI range 1.54–1.91 for female pedipalps; 2.16–2.66 for male pedipalps; 0.82–1.05 for female femora; and 0.86–1.12 for male femora). In the last species, *H. elaphus*, allometric growth was only found for female pedipalps (slope 95% CI range 1.25–1.90), female FII (slope 95% CI range 1.17–1.75), and male FIV (slope 95% CI range 1.09–2.15). The other appendices of this species do not show significant allometric growth (slope 95% CI range 0.71–2.29; Table 1).

Sexual dimorphism analysis

We found a significant effect for sex for all traits measured and for each species. Sexual dimorphism in males was always larger than in females (Table 2). The sexual dimorphism and the allometric relations between males and females suggest that, for *H. longicornis* and *H. batesii*, sexual dimorphism becomes more intense as they grow, which is the opposite of what is seen in *H. elaphus*, whose sexual dimorphism tends to decrease with growth (Tables 1–2).

In addition to sex and the increase in pedipalp length occurring as individuals grow, we also found a statistically significant difference in pedipalp size depending on the species for males ($F = 275.16$, $p < 0.0001$) and females ($F = 85.88$ $p < 0.0001$; see Figure 1). *H. batesii* has consistently larger pedipalps than the other two species for both males and females; the pedipalp size of *H. batesii* is followed by *H. longicornis* and *H. elaphus*.

Regarding trait size, the pedipalp was the most dimorphic trait, with a SSD of 0.124 for *H. longicornis* and 0.512 for *H. batesii*. Statistically significant sexual size dimorphism was observed for the three species. However, *H. longicornis* and *H. batesii* showed very low levels of SSD with respect to their walking legs (Table 2). A higher SSD was observed for the pedipalps ($SSD = 0.264$) and the FII ($SSD = 0.341$) of *H. elaphus*. There was no significant sexual dimorphism in the walking-leg growth of any of the three species except for the FII of *H. elaphus*.

The values of the SSD index for the prosoma, pedipalps, and FIV of *H. longicornis* were near the average of the SSD and within the 95% CI calculated across 36 species (Table 3). In contrast, *H.*

batesii and *H. elaphus* have significantly larger SSDs for the same body parts (Table 3). Interestingly, in *H. batesii*, our measurement of the SSD for the pedipalp ($SSD = 0.512$) was extremely pronounced. This SSD value was similar to our estimation ($SSD = 0.478$) calculated for *H. batesii* from data from McArthur et al. (2018), which underlines that *H. batesii* indeed has the more dimorphic pedipalp among the three *Heterophrynus* species evaluated.

Regarding the SShD, the most dimorphic species with respect to the pedipalps was *H. batesii*, for which the pedipalp was the most dimorphic trait ($SShD = 0.421$; Table 2). *H. longicornis* and *H. elaphus* show an equivalent level of shape dimorphism but lower than for *H. batesii* ($SShD = 0.121$ and $SShD = 0.149$, respectively). On the other hand, regarding walking legs, level of dimorphism was higher in *H. elaphus* ($SShD$ range = 0.118 to 0.226) than in *H. longicornis* ($SShD$ range = 0.068 to 0.080), which is higher than *H. batesii* ($SShD$ range = 0.040 to 0.054).

Discussion

As expected, we have highlighted variable levels of sexual dimorphism and allometry between the three species of giant whip spiders. Moderate sexual dimorphism, as observed in *H. longicornis* and *H. elaphus*, where the sexes differ in size by 10% or less, commonly occurs in numerous animal species (Fairbairn et al. 2007). By contrast, *H. batesii* clearly exhibits strong sexual dimorphism in the pedipalps.

The results regarding *H. elaphus* should be considered with respect to the size range used for our measurements. Unlike the two other species, we were only able to measure exceptionally large *H. elaphus* individuals from collections. This could have created a bias leading us to overestimate or underestimate the levels of dimorphism. However, when we recalculate the SSD for pedipalps in *H. longicornis* and *H. batesii* using the same size range as that for *H. elaphus*, we found a slight difference in the SSD values obtained (0.151 and 0.438 against 0.124 and 0.512). Thus, despite the small number of *H. elaphus* individuals, we can consider the results for this species as generally accurate. *H. batesii* showed the most sexual dimorphism in the pedipalps, whereas *H. longicornis* and *H. elaphus* displayed equally less but still significant dimorphism in the pedipalps.

Role of sexual selection on pedipalp size

Considering the role of pedipalps in male-male competition, selection is expected to favour males with larger pedipalps relative to their conspecifics, especially when intrasexual selection is more intense. Indeed, Emlen and Oring (1977) predicted that, as the potential for multiple mate monopolisation increases, intrasexual selection becomes more intense, and the tendency for therefore polygyny increases. Thus, knowledge of the mating systems should allow one to predict the degree of sexual dimorphism (Boonstra, Gilbert & Krebs 1993). In polygynous species, one male has access to multiple mates, and selection should cause strong sexual dimorphism. By contrast, in monogamous mating systems, where one male may access only one female, dimorphism should be less evident. Such evidence was found in birds with plumage dimorphism related to the degree of polygyny (Dunn, Whittingham & Pitcher 2001).

In *H. batesii*, *in natura*, observed groups of individuals look like to a polygynous mating system (Chapin 2014), with probably a strong male-male competition for females, which would explain the high degree of dimorphism of their pedipalps (SSD and SShD). Conversely, in *H. longicornis*, the lower degree of SSD and SShD could be explained by a lower level of intrasexual competition between males. With *H. elaphus*, we observed a low degree of SShD but an intermediate degree of SSD. However, the lack of ecological information regarding this species merely allows us to conjecture as to why. Recent observations (Dezetter, com pers) in Peru revealed that many *H. elaphus* were observed alone on big rocks or in caves. Regarding the low level of SShD, we hypothesise that *H. elaphus* is a solitary species or its representatives live in pairs with a weak level of male-male competition. These hypotheses are still pending confirmation based on detailed and controlled ecological studies.

Overall, if our study suggests that the traditional explanations for sexual dimorphism based on the number of social mates per individual appear to explain the sexual dimorphism in the pedipalps of whip spiders, our knowledge of the reproductive strategies of the three species in the wild is too weak to be assertive. Other considerations can explain pedipalp elongation in males and females, including territorial contest, cannibalism, and prey capture.

Role of intra-specific competition and prey type

In whip spiders, territorial behaviour and competition are observed in almost all studied species (Weygoldt 2002; Dias & Machado 2006; Fowler-Finn & Hebets 2006; Carvalho et al. 2012; Porto et al. 2013; Chapin & Hebets 2016), and these behaviours are not known to differ between sexes. This reflects the need of each individual to defend a valuable resource such as refuges (Weygoldt 2000; Chapin 2015). Because outcomes of agonistic interactions are predicted in part by pedipalp size (Fowler-Finn & Hebets 2006), positive allometry in the observed pedipalps of each species can be explained, at least in part, by this selection pressure that advantages individuals with larger pedipalps during fights. Thus, large pedipalps would prove advantageous in territorial contests. A similar advantage of larger pedipalps could be to limit the risk of cannibalism, which is a frequently noted occurrence among whip spiders (Weygoldt 2000; Chapin & Hebets 2016) and is more common among adults than juveniles, at least in some species (Chapin & Hill-Lindsay 2016). Thus, pedipalp size, independent of sex, could be related to the number of agonistic interactions which is the case of *H. batesii* adults live more frequently in groups than the two other studied species.

Amblypygids are not venomous animals, but as was shown in mantis shrimps (Claverie, Chan & Patek 2010), the shape of the raptorial appendages is related to the ability to capture prey. Species with large and smooth chelae catch smaller prey, while species with short and strong chelae “knock out” and hold onto larger prey (Claverie et al. 2010). The diet of *Heterophrynus* species usually consists of insects and other arthropods, but small vertebrates like *Anolis* lizards and frogs may also be predated (Weygoldt 2000; Kok 1998; Chapin 2011; Wilzen & González-de-Rueda 2016). Variations in pedipalps among whip spider species include the size, shape, and number of spines (Weygoldt 1996; McLean et al. 2020). The availability of prey of variable size and behaviour in habitats could explain the difference in the size and shape of pedipalps among the three species in our study, regardless of sexual dimorphism. Knowledge of the diet of different species is unfortunately scarce and needs to be completed to explore this hypothesis.

On the other hand, Fowler-Finn and Hebets (2016) described the role of elevation display as a form agonistic behaviour in *Phrynus marginemaculatus* Kock, 1841, which this species does with its walking legs. This behaviour is not described by Weygoldt (2002) in *Musicodamon atlanteus* Fage,

1939. Although we do not know if this behaviour is shared by all whip spider species, we could not observe if elevation display is an agonistic behaviour in the three studied species. The lack of differences between the species with respect to their walking legs' growth dimorphism confirms their weak role in conflicts between individuals

Role of natural selection on the walking legs

Like many other organisms, whip spiders show preferences for specific microhabitats around a single refuge, such as cracks or crevices in cave walls or tropical tree buttresses, with possible movement between the sites used to capture prey (Weygoldt 2000). Thus, one hypothesis that explains differences in leg size may come from differences in the frequency of movement of individuals of *H. longicornis* compared to individuals of the two other species. In addition, if walking legs do not appear to be directly involved in courtship behaviours (Chapin & Hebets 2016), their difference in size between males and females can be explained by the role that males have in the reproductive process, namely wandering in search of females available for reproduction. In many spider species, males have relatively longer legs than females. This difference has been hypothesised as an adapted morphology for searching for mates but also could confer an advantage in antagonistic interactions among males (Uhl et al. 2004; Foellmer & Fairbairn 2005).

In almost all walking legs, we observe isometric growth or low hyperallometry. In addition, *H. batesii* has the lower SShD level in its walking legs, *H. longicornis*, show an intermediate level of SShD and *H. elaphus* has the highest level of SShD. However, without information about the spatial scale of movement, their frequency and the distance travel in a day for each of the three species it is difficult to conclude on a relationship between the level of SShD in the walking legs and the intensity of their movements.

Conclusion

Overall, we can hypothesise that the differences in pedipalp length among species are like due to ecological conditions and prey availability, whereas the differences in sexual dimorphism in the pedipalps could be due to the spiders' different mating systems. Alternatively, these characteristics might be explained by phylogenetic constraints. To test the hypothesis of a causal relationship

between mating systems and the degree of dimorphism, a phylogenetic analysis of the genus *Heterophrynus* and other whip spiders is still required. Furthermore, the hypotheses discussed in this work are based on the scarce biological information available for each species. Detailed studies on the ecology and natural history of this species would significantly improve the interpretation of this study's results. The dimorphism seen in the walking legs is also explained by natural selection, namely as an adaptation related to their need to move more, especially to find mates, and by sexual selection insofar as this dimorphism relates to the agonistic behaviour of males.

Acknowledgement

We thank Alexandre B. Bonaldo (MPEG), Adalberto J. Santos (UFMG), Pompeu Rahola, and André Leetz for loaning us their specimens. We also thank Mark Judson (MHNP) and the State Museum of Natural History Karlsruhe (SMNK) Arachnid curator: Dr. Hubert Höfer for their welcome and provision of specimens.

References

- Abbott JK, Svensson EI (2008) Ontogeny of sexual dimorphism and phenotypic integration in heritable morphs. *Evolutionary Ecology* **22**:103-121. <https://doi.org/10.1007/s10682-007-9161-0>
- Andersson M (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Anichini M, Kuchenreuther S, Lehmann GUC (2017) Allometry of male sound-producing structures indicates sexual selection on wing size and stridulatory teeth density in a bushcricket. *Journal of Zoology* **301**(4), 271-279. <https://doi.org/10.1111/jzo.12419>
- Armas L De, Palomino A, Del Castillo-Espinoza M (2016) Amblypygios de los departamentos Cusco y Madre de Dios, Perú, con la descripción de un nuevo *Charinus* (Amblypygi: Charinidae, Phryniidae). *Revista Ibérica de Aracnología* **28**:45–50
- Boonstra R, Gilbert BS, Krebs CJ (1993) Mating systems and sexual dimorphism in mass in microtines. *Journal of Mammalogy*, **74**(1):224-229. <https://doi.org/10.2307/1381924>

- Brown GP, Madsen TR, Shine R (2017) Resource availability and sexual size dimorphism: differential effects of prey abundance on the growth rates of tropical snakes. *Functional Ecology*, **31**(8):1592-1599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12877>
- Bulbert MW, O'Hanlon JC Zappettini S, Zhang S, Li D (2015) Sexually selected UV signals in the tropical ornate jumping spider, *Cosmophasis umbratica* may incur costs from predation. *Ecology and Evolution* **5**(4):914–920. DOI 10.1002/ece3.1419.
- Carvalho LS, Oliveira-Marques FN, Silva PRR (2011) Arachnida, Amblypygi, *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873), State of Piauí, northeastern Brazil: distribution extension. *Check List* **7**:267–269. <https://doi.org/10.15560/7.3.267>
- Carvalho LS, Gomes JO, Neckel-Oliveira S, Lo-Man-Hung NF (2012) Microhabitat use and intraspecific associations in the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Arachnida: Amblypygi) in forest fragments formed by the Tucuruí Dam lake, Para, Brazil. *J Nat Hist*. **46**:1263–1272. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.654515>
- Chapin KJ (2011) Ecology and Natural History of the Tree-inhabiting Social Amblypygid *Heterophrynus batesii* (Butler 1873; Amblypygi: Phrynidae) in Eastern Amazonian Ecuador. Thesis for: MS - Biology Advisor: W. David Sissom
- Chapin KJ (2014) Microhabitat and spatial complexity predict group size of the whip spider *Heterophrynus batesii* in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* **30**:173–177. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000850>.
- Chapin KJ (2015) Cave-epigeal behavioral variation of the whip spider *Phrynus longipes* (Arachnida: Amblypygi) evidenced by activity, vigilance, and aggression. *Journal of Arachnology* **43**:214–219. <https://doi.org/10.1636/ arac-43-02-214-219.1>
- Chapin KJ, Hebets EA (2016) The behavioral ecology of amblypygids. *The Journal of arachnology* **44**:1-14. <https://doi.org/10.1636/V15-62.1>
- Chapin KJ, Hill-Lindsay S (2016) Territoriality evidenced by asymmetric resource value in the whip spider *Phrynus longipes*. *Behav. Process.* **122**:110–115. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.11.014>

F. Réveillion – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

- Chapin KJ, Reed-Guy S (2017) Territoriality mediates atypical size-symmetric cannibalism in the Amblypygi *Phrynus longipes*. *Ethology* **123**:772–777. <https://doi.org/10.1111/eth.12647>
- Cheng RC, Kuntner M (2015) Disentangling the size and shape components of sexual dimorphism. *Evolutionary Biology*, **42**(2):223-234. <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9313-z>
- Chirivi-Joya D, Moreno-González JA, Fagua G (2020) Two new species of the whip-spider genus *Heterophrynus* (Arachnida: Amblypygi) with complementary information of four species. *Zootaxa* **4803**(1):001–041. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4803.1.1>
- Claverie T, Chan E, Patek SN (2010) Modularity and scaling in fast movements: power amplification in mantis shrimp. *Evolution* **65**(2):443–461. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01133.x>
- Dias SC, Machado G (2006) Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phrynidae) in central amazon. *Journal of Arachnology* **34**:540–544. <https://doi.org/10.1636/St05-82.1>
- Dunn PO, Whittingham LA, Pitcher TE (2001) Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, **55**(1):161-175. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01281.x>.
- Emlen DJ (2008) The evolution of animal weapons. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **39**:387–413. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173502>
- Emlen DJ, Nijhout HF (2000) The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annu Rev Entomol* **45**:661–708. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.661>
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197**(4300):215-223. <https://doi.org/10.1126/science.327542>
- Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T (Eds.). (2007) *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199208784.001.0001>.
- Falster D, Warton DI, Wright IJ (2006) User's guide to SMATR: standardised major axis tests and routines version 2.0. 10pp.

- Foellmer MW, Fairbairn DJ (2005) Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia*, **142**(4):653-662. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1756-3>
- Fowler-Finn KD, Hebets EA (2006) An examination of agonistic interactions in the whip spider *Phrynus marginemaculatus* (Arachnida, Amblypygi). *Journal of Arachnology* **34**:62–76. <https://doi.org/10.1636/S04-104.1>
- Funke S, Huber BA (2005) Allometry of genitalia and fighting structures in *Linyphia triangularis* (Araneae, Linyphiidae). *Journal of Arachnology* **33**(3):870–872. <https://doi.org/10.1636/s04-16.1>.
- Giupponi APL, Miranda GS (2016) Eight New Species of *Charinus* Simon, 1892 (Arachnida: Amblypygi: Charinidae) Endemic for the Brazilian Amazon, with Notes on Their Conservational Status. *PLoS ONE* **11**(2):e0148277. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148277>
- Houston D, Shine R (1993) Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *Journal of animal Ecology* **62**:737-748. <https://doi.org/10.2307/5393>
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2009) Multiplicative by nature: Why logarithmic transformation is necessary in allometry. *Journal of Theoretical Biology*, **257**(3):519-521. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.12.026>
- Kok P (1998) *Anolis nitens chrysolepis* (goldenscale anole) predation. *Herpetological Review*, **29**1:41.
- Ljubisavljevic K, Urosevic A, Aleksic I, Ivanovic A (2010) Sexual dimorphism of skull shape in a lacertid lizard species (*Podarcis spp.*, *Dalmatolacerta sp.*, *Dinarolacerta sp.*) revealed by geometric morphometrics. *Zoology*, **113**:168-174. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.09.003>
- McArthur IW, de Miranda GS, Seiter M, Chapin KJ (2018) Global patterns of sexual dimorphism in Amblypygi. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* **273**:56-64. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2018.02.005>
- McLean CJ, Garwood RJ, Brassey CA (2018) Sexual dimorphism in the Arachnid orders. *PeerJ* **11**, 6:e5751 <https://doi.org/10.7717/peerj.5751>

- McLean CJ, Garwood RJ, Brassey CA (2020) Sexual dimorphism in the size and shape of the raptorial pedipalps of Giant Whip Spiders (Arachnida: Amblypygi). *Journal of Zoology*, 310(1):45-54. <https://doi.org/10.1111/jzo.12726>
- McLean, C., Garwood, R., & Brassey, C. (2021). Assessing the patterns and drivers of shape complexity in the amblypygid pedipalp. *Ecology and evolution*, 11(15), 10709-10719.
- Owen JL, Cokendolpher JC (2006) Tailless whipscorpion (*Phrynus longipes*) feeds on Antillean Crested Hummingbird (*Orthorhyncus cristatus*). *The Wilson Journal of Ornithology*, **118**:422–423. <https://doi.org/10.1676/05-062.1>
- Packard GC (2009) On the use of logarithmic transformations in allometric research. *J. Theor. Biol.* **257**:515–518. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.10.016>
- Porto TJ, Cardoso Peixoto PE (2013) Experimental evidence of habitat selection and territoriality in the Amazonian whip spider *Heterophrynus longicornis* (Arachnida, Amblypygi). *Journal of Ethology* **31**:299–304. <https://doi.org/10.1007/s10164-013-0379-8>
- Prous X, Pietrobon T, Ribeiro MS, Zampaulo R de A (2017) Bat necrophagy by a whip-spider (Arachnida, Amblypygi, Phrynidae) in a cave in the eastern Brazilian Amazon. *Acta Amazonica* **47**(4):365-368 <https://doi.org/10.1590/1809-4392201700993>
- Réveillion F, Maquart PO (2015) A new species of *Charinus* Simon, 1892 (Amblypygi, Charinidae) from termite nests in French Guiana. *Zootaxa* **4032**(2):190-196. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4032.2.3>
- Santer RD, Hebets EA (2011) The sensory and behavioural biology of whip spiders (Arachnida, Amblypygi). Pp. 1–64. In *Advances in Insect Physiology*, Vol **41**: Spider Physiology and Behaviour. (S.J. Simpson, J. Casas, eds.). Elsevier, London.
- Segovia JMG, Gainett G, Willemart RH (2020) Predatory behavior and sensory morphology of the whip spider *Charinus asturius* (Arachnida: Amblypygi). *Journal of Ethology* **38**:273–280. <https://doi.org/10.1007/s10164-020-00648-0>
- Seiter M, Gredler R (2020) Review of the reproductive behavior and spermatophore morphology in the whip spider genus *Heterophrynus* Pocock, 1894 (Arachnida, Amblypygi), with description

- of new data and a new species, *Zoologischer Anzeiger* **287**:1-13. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.05.001>.
- Seiter, M., Strobl, L., Schwaha, T., Prendini, L., & Schramm, F. D. (2022). Morphometry of the pedipalp patella provides new characters for species-level taxonomy in whip spiders (Arachnida, Amblypygi): A test case with description of a new species of *Phrynus*. *Zoologischer Anzeiger* **298**: 10-28.
- Shine R (1989) Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, **64**(4):419-461. <https://doi.org/10.1086/416458>
- Smith RJ (1999) Statistics of sexual size dimorphism. *J Hum Evol* **36**:423–459. <https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0281>
- Smith RJ (2009) Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. *Am. J. Phys. Anthropol.* **140**:476–486. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21090>
- Stillwell RC, Shingleton AW, Dworkin I, Frankino WA (2016) Tipping the scales: evolution of the allometric slope independent of average trait size. *Evolution* **70**:433– 444. <https://doi.org/10.1111/evo.12865>
- Trivers RL (1976) Sexual selection and resource-accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*, **30**:253-269. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1976.tb00908.x>
- Uhl G, Schmitt S, Schäfer MA, Blanckenhorn W (2004) Food and sex-specific growth strategies in a spider. *Evolutionary Ecology Research*, **6**(4):523-540.
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S (2012) smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods Ecol. Evol.* **3**:257–259. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>
- Warton DI, Ormerod J (2007) Smatr: (Standardised) major axis estimation and testing routines. R package version, 2.1.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol. Rev.* **81**:259–291. <https://doi.org/10.1017/S1464793106007007>
- Weygoldt P (1977) Coexistence of two species of whip spiders (Genus *Heterophrynus*) in the

F. Réveillion – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi). *Oecologia* **27**:363-370.
<https://doi.org/10.1007/BF00345569>.

Weygoldt P (1996) Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **34**(4):185-202. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1996.tb00825.x>

Weygoldt P (2000) *Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi). Their Biology, Morphology and Systematics*. - Apollo Books, DK5771 Stenstrup, Kirkeby Sand 19, 164 pp.

Weygoldt P (2002) Amblypygi. In: Adis J (Ed.), *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow, Russia, pp. 293–302.

Wizen G, Aznar-González J (2016) *Pristimantis achatinus* (Cachabi Robber Frog). Predation. *Herpetological Review* **47**:440–441.

Figure and table captions

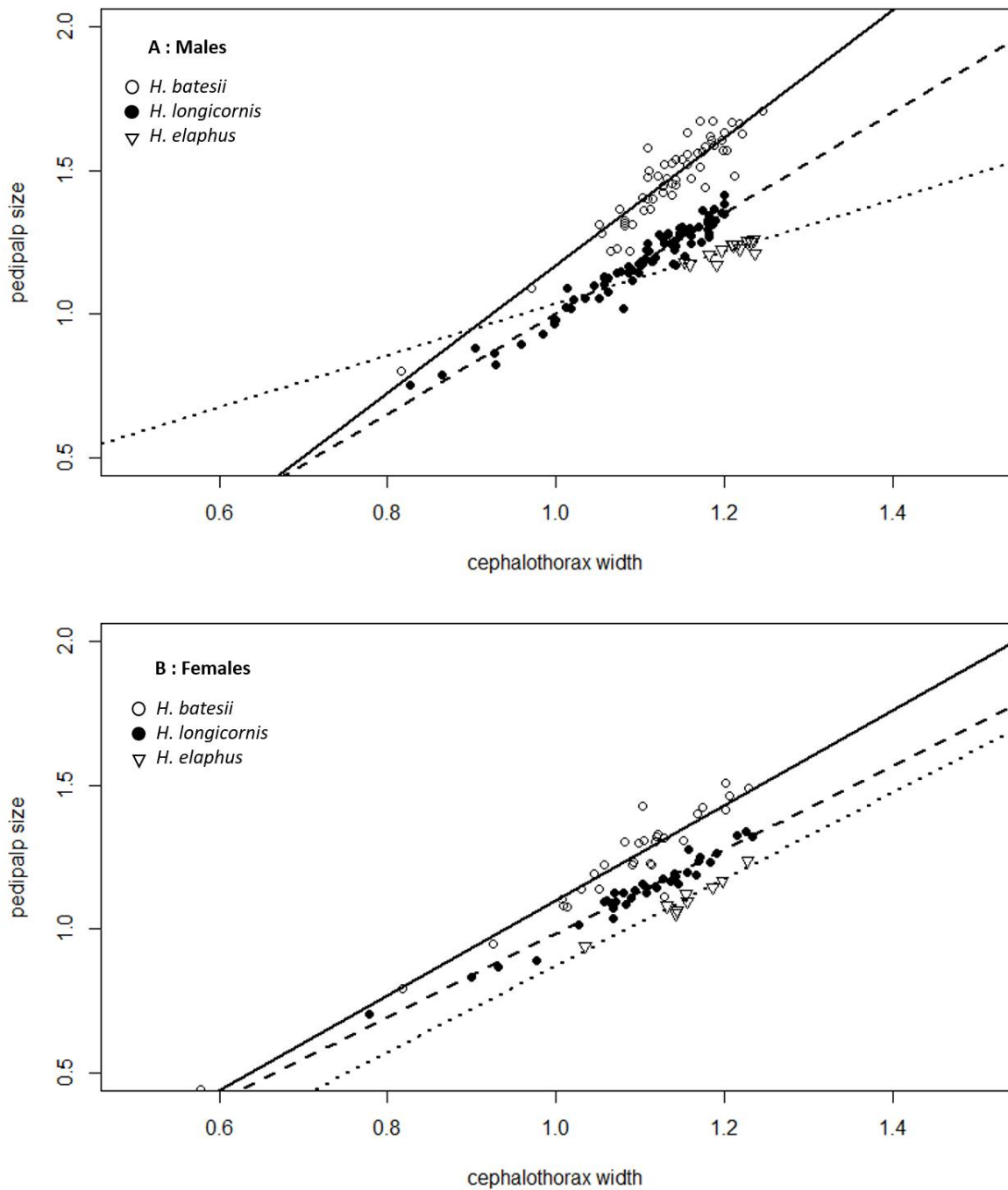


Figure 1: Relationship between log of the prosoma width and log of the pedipalp size among the *Heterophrynus batesii* (empty circles), *H. longicornis* (filled circles) and *H. elaphus* (empty inverted triangles) for the males (A) and females (B).

Table 1: Results of the regressions between prosoma width and pedipalp, and femora for each sex in the three whip spider species. The equation adopted: $\log Y = \text{intercept} + \text{slope} * \log X$. F: F-value (Fisher test for linear regression); d.f., degree of freedom (Fisher test for linear regression); P, P-value linear regression; R², coefficient of determination; CI, confidence interval of the slope at 95%; PSMA, P-value for SMA, testing for a deviation of the slope from -1 or 1; SE, standard error on the slope. P-values in bold highlight significant linear regressions. P_{sma}-values in bold highlight significant allometry.

Species	F	d.f.	P	R ²	slope	95%CI	P _{sma}	SE
<i>H. longicornis</i>								
Pedipalp ♀	890.9	34	< 0.001	0.96	1.48	1.38 – 1.59	< 0.001	0.06
Pedipalp ♂	1267	79	< 0.001	0.94	1.80	1.70 – 1.91	< 0.001	0.08
2 nd femur ♀	379	34	< 0.001	0.92	1.21	1.09 – 1.34	< 0.001	0.07
2 nd femur ♂	866.2	79	< 0.001	0.92	1.35	1.26 – 1.45	< 0.001	0.07
3 rd femur ♀	331.7	34	< 0.001	0.91	1.16	1.03 – 1.29	0.008	0.08
3 rd femur ♂	559.9	79	< 0.001	0.88	1.31	1.20 – 1.42	< 0.001	0.09
4 th femur ♀	107.7	34	< 0.001	0.76	1.20	1.01 – 1.43	0.03	0.13
4 th femur ♂	438.6	79	< 0.001	0.85	1.30	1.18 – 1.42	< 0.001	0.09
<i>H. batesii</i>								
Pedipalp ♀	355.3	28	< 0.001	0.93	1.71	1.54 – 1.91	< 0.001	0.14
Pedipalp ♂	317.8	53	< 0.001	0.86	2.40	2.16 – 2.66	< 0.001	0.14
2 nd femur ♀	647.6	28	< 0.001	0.96	0.96	0.89 – 1.05	0.34	0.06
2 nd femur ♂	508.6	53	< 0.001	0.91	1.02	0.94 – 1.12	0.58	0.05
3 rd femur ♀	584.9	28	< 0.001	0.95	0.94	0.86 – 1.03	0.14	0.06
3 rd femur ♂	477.5	53	< 0.001	0.90	0.99	0.90 – 1.08	0.81	0.05
4 th femur ♀	453.5	28	< 0.001	0.94	0.91	0.82 – 1.01	0.05	0.07
4 th femur ♂	429.9	53	< 0.001	0.89	0.94	0.86 – 1.04	0.2	0.05
<i>H. elaphus</i>								
Pedipalp ♀	124.8	7	< 0.001	0.95	1.54	1.25 – 1.90	0.001	0.05
Pedipalp ♂	20.36	11	< 0.001	0.65	1.12	0.76 – 1.64	0.55	0.04
2 nd femur ♀	133	7	< 0.001	0.95	1.43	1.17 – 1.75	0.003	0.04
2 nd femur ♂	12.92	11	0.004	0.54	1.10	0.71 – 1.69	0.65	0.05
3 rd femur ♀	73.8	7	< 0.001	0.91	1.27	0.97 – 1.65	0.06	0.05
3 rd femur ♂	6.48	11	0.02	0.37	1.38	0.83 – 2.29	0.2	0.07
4 th femur ♀	38.92	7	< 0.001	0.85	1.16	0.82 – 1.64	0.34	0.06
4 th femur ♂	29.88	11	< 0.001	0.73	1.53	1.09 – 2.15	0.01	0.05

Table 2: Results of ANCOVA on sex difference in relative size of different traits of three species of whip spider. The factor was sex, the covariate was prosoma width, and the dependent variable was pedipalp patella or femora of the walking legs. The table provides F values and associated probability (p) levels, the slope variation is the interaction between the two covariate prosoma width and the sexes, i.e. the linear models slopes, in bold significant p-values. SSD index was calculated as $\ln(M/F)$ equivalent to $\ln(M) - \ln(F)$ for each trait. SShD index was calculated as $\ln(M/F)$ equivalent to $\ln(M) - \ln(F)$ for each trait weighted by animal size (prosoma width) to avoid capture bias.

segment	Sexual dimorphism		Slope variation		SSD	SShD
	F	p	F	p		
<i>H. longicornis</i>						
Pedipalp	43.75	<0.001	15.2	<0.001	0.124	0.121
2 nd femur	25.6	<0.001	3.3	0.07	0.083	0.080
3 rd femur	19.2	<0.001	2.2	0.14	0.081	0.078
4 th femur	9.5	0.002	1.8	0.17	0.071	0.068
<i>H. batesii</i>						
Pedipalp	62.34	<0.001	14	<0.001	0.512	0.421
2 nd femur	23.2	<0.001	0.3	0.59	0.167	0.054
3 rd femur	21.2	<0.001	0.119	0.73	0.164	0.047
4 th femur	17	<0.001	0.005	0.94	0.157	0.040
<i>H. elaphus</i>						
Pedipalp	19.53	<0.001	6.2	0.02	0.264	0.149
2 nd femur	57.1	<0.001	5.5	0.03	0.341	0.226
3 rd femur	10.2	0.005	1.1	0.30	0.233	0.118
4 th femur	14.8	0.001	0.6	0.43	0.242	0.126

Table 3: SSD comparison with results calculated from MacArthur et al. (2018). We estimated SSD mean and the 95% confidence interval for the prosoma width, pedipalp and 4th walking leg across 36 species, and SSD value for *H. batesii*.

Species	Prosoma	Pedipalp	4 th femur
<i>H. longicornis</i>	0.003	0.124	0.071
<i>H. batesii</i>	0.110	0.512	0.157
<i>H. elaphus</i>	0.115	0.264	0.242
Data from MacArthur et al. (2018)			
<i>H. batesii</i> (Ecuador)	0.068	0.478	0.126
SSD Mean (36 sp)	-0.001	0.187	0.042
95% C.I (36 sp)	[-0.003, 0.029]	[0.120, 0.254]	[0.001, 0.084]

F. Réveillon – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

Appendix I: *Specimens Origins*

Species	Total number (M/F)	Males range	Females range	Males number	Females number	Collection
<i>Heterophrynus batesii</i>	100 (60/40)	6.55;17.62	3.78;16.93	44	26	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazil (MPEG)
				10	2	State Museum of Natural History Karlsruhe (SMNK)
				5	10	Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil (UFMG)
				1	2	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN)
<i>Heterophrynus longicornis</i>	117 (81/36)	6.7;15.87	6.01;17.14	37	11	Coleção de História Natural da Universidade Federal do Piauí, Floriano, Piauí, Brazil (UFPI)
				32	21	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazil (MPEG)
				5	1	State Museum of Natural History Karlsruhe (SMNK)
				5	2	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN)
				1	0	University of Burgundy (uB)
				1	0	Coll. André Leetz
<i>Heterophrynus elaphus</i>	22 (13/9)	14.20;17.24	10.84;16.90	9	1	Coll. P. Rahola
				4	8	State Museum of Natural History Karlsruhe (SMNK)

Chapitre 5

Variations de la taille et du dimorphisme sexuel en fonction de la population et du micro habitat chez *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phrynidæ)



Photo Jordan Cadiot

F. Réveillon – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

Heterophrynus longicornis (Butler, 1873) est une espèce présente dans une grande partie du bassin amazonien, comprenant la moitié nord du Brésil ainsi que le plateau des Guyanes. Cette espèce se trouve dans une grande diversité d'habitats, allant de savanes herbeuses aux grottes, en passant par les sous bois et arbres creux (Weygoldt 1977; Carvalho *et al.* 2012). Cette diversité d'habitats, additionnée à l'importance de l'aire de répartition de ces animaux est susceptible d'être accompagnée d'une grande variation de forme. C'est l'étude de cette variation entre individus issus de populations géographiques au sein d'une même espèce qui est l'objet de ce dernier chapitre.

Nous avons étudié particulièrement les variations de taille et de dimorphisme sexuel existantes entre différentes populations et habitats. Cinq populations ont ainsi été échantillonnées : trois populations forestières originaires de Guyane française ainsi que du Para et de Piauí au Brésil. Une quatrième population a pu être échantillonnée dans une grotte de taille importante. Enfin, un cinquième groupe a été constitué plus artificiellement en rassemblant les données de spécimens échantillonnés dans un ensemble de petites cavités de la Guyane française.

Le dimorphisme sexuel a été étudié grâce aux mesures relatives du pédipalpe ainsi que son taux d'allométrie croissance. Ces mesures, en plus de la taille générale des animaux, ont été comparées pour toutes les populations considérées.

La croissance des appendices n'est pas significativement influencée par la population géographique ou le micro habitat utilisé par les animaux. Le taux de dimorphisme sexuel n'est également pas influencé par ces facteurs. En revanche, la taille des animaux échantillonnés montre une forte dépendance à l'habitat utilisé. En effet, si aucune différence géographique n'est décelable entre les populations forestières ou les populations troglodytes, les individus des populations troglodytes sont significativement plus grands que dans les populations

forestières. Ainsi, il est possible que les grands individus soient contre-sélectionnés en milieu forestier avec notamment des pressions de prédation suffisamment importantes pour limiter significativement la durée de vie des animaux dans ces milieux. La présence d'individus plus âgés et donc plus grands serait ainsi réduite en forêt. A l'inverse, dans les cavités naturelles, les individus disposent de nombreux abris et de cachettes, ainsi que des ressources de nourriture abondantes comme des orthoptères. Ils pourraient connaître un meilleur taux de survie et une plus grande probabilité d'atteindre de grande taille. Une autre possibilité complémentaire pourrait être que les individus dans les cavités se déplaceraient sur des distances beaucoup plus faibles pour la recherche de partenaires reproducteurs que dans les zones forestières les exposant moins aux risques de prédatations.

Bibliographie

- Carvalho L. S., Gomes J. O., Neckel-Oliveira S. & Lo-Man-Hung N. F.** 2012. Microhabitat use and intraspecific associations in the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Arachnida: Amblypygi) in forest fragments formed by the Tucuruí Dam lake, Para, Brazil. *J Nat Hist*, **46**:1263–1272. Doi: 10.1080/00222933.2012.654515
- Weygoldt P.** 1977. Coexistence of two species of whip spiders (Genus *Heterophrynus*) in the neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi). *Oecologia*, **27** : 363-370.

Geographical variation in size and sexual dimorphism in the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phryniidae)

Réveillion F^{1,2}, Carvalho LS³, Montuire S^{4,5}, Bollache L^{1,2}.

¹ Université de Bourgogne Franche Comté, Dijon Cedex, France

² Laboratoire Chrono-environnement, UMR CNRS 6249 Besançon, France

³ Universidade Federal do Piauí, Campus Amílcar Ferreira Sobral, Floriano, Piauí, Brazil

⁴ Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, EPHE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, 21000, Dijon, France

⁵ EPHE, PSL University, 75014, Paris, France

Keywords: Sexual Size Dimorphism, Sexual Shape dimorphism, Allometry, selection, Amblypygi, *Heterophrynus longicornis*.

Abstract:

Heterophrynus longicornis is one of the biggest whip spider species of the world. This species occurs in a very large territory including the Amazon basin to Guianas. It also inhabit in various microhabitats. Whereas research were done to quantify sexual dimorphism of this species, very few is known about the variations in it between different populations or microhabitats in this dimorphism, and the evolution causes of this potential variations. We analysed here the dimorphism rates of Sexual dimorphism observed on pedipalps between 5 different populations from French Guiana to Brazil, representing two microhabitats: forest and caves. if no variation considering the rate of allometric growth between the five populations, so the evolutionary forces are equal between all populations.

Introduction

Geographical variations in phenotypic traits among populations are widespread in the animal kingdom and has long stimulated the interest of ecologists (Endler 1977). One of the most popular examples is the body size variation in endotherms with latitude when body size of organism is larger at higher latitudes (Bergmann's rule) (Blackburn et al. 1999). However, geographic variations are not limited to simple body size and have also been shown to other morphological measures such as color, shape, and degree of sexual dimorphism (Mc Coy et al. 1994, Schäuble 2004, Stillwell et al. 2007) or behavioral traits in relation to predation and foraging (Herczeg & Välimäki 2011). Intraspecific variation in phenotypes can occur through numerous mechanisms including local adaptation or phenotypic plasticity, which can reflect micro-geographic adaptation or divergent selection (Richardson et al. 2014). In return, researchers have also been investigated the ecological effects of intraspecific variation (Des Roches et al. 2018) showing for example that intraspecific variation may in return influence community structure and ecosystem function (Violle et al. 2012, Wong et al. 2019).

Amblypygi is a spectacular order of arachnid also known as whip spiders that comprises over 220 species widely distributed in the warmer tropical regions of the world (McArthur et al 2018). Among the genus *Heterophrynus*, including 19 species endemic to South America (Chiviri-Hoya et al. 2020 ; Seiter & Gredler 2020), *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873) (*Amblypygi*, *Phrynidae*) is among the largest whip spider, distributed to the Amazon basin and adjacent area in South America. As for the most species of whip spider, individuals are nocturnal and can be found in large diversity of environments including of surface like dwelling under rocks, under the barks and on the hollows of large trees and in the natural cave where they predate on arthropods on the walls (Weygoldt 2000, Dias and Machado 2006, Carvalho et al 2012).

Whip spider have a dorso-ventrally flattened body with well-developed pedipalps bearing

spines that are used for prey capture, and a long first pair of legs with sensory function. In some species, including *H. longicornis*, males have elongated pedipalps as compared to females (Weygoldt 2000; Chapin 2011, 2014; Mc Arthur et al 2018) which might play a role in courtship and territory contests (Weygoldt 2000; Fowler-Finn & Hebets 2006). Although this sexual dimorphism was regularly described in the literature (Weygoldt 2000; Chapin 2011, 2014; Mc Arthur et al 2018) nothing is known about sexual dimorphism variations between populations or microhabitat use. In addition, Réveillion et al (2019) have showed recently that *Heterophrynus longicornis* is a cryptic species with high genetic divergence between geographic populations, living in habitats with different characteristics and selection pressures. Objectives of this study were to investigate and compare the geographic variations in body size and sexual size dimorphism of *H. longicornis* from 3 distinct populations living in cave or surface in French Guiana and Brasil.

Material and Methods

Data collecting and morphological measurements

Specimens were captured in French Guiana and in two brasilian states: Para and Piaui (Fig 1). They were captured during prospections on forests and caves, without the utilization of trap. Prospections were done on day for caves, and on night for forest.

Two traits were measured using digital calliper (Mitutoyo, absolute digimatic calliper CD-15CX) (± 0.01 mm): (1) maximum prosoma width, a standard surrogate of total body size as in spiders (Hormiga, Scharff & Coddington 2000; McArthur *et al.* 2018); (2) pedipalp patella length, described as sexually dimorphic trait used for prey capture and in agonistic interactions between males during courtship and territory contests (Fig 2);

Alive individuals captured in French Guiana were marked by a small spot of Tipp-Ex (type correction fluid) applied on the cuticle for identification and to avoid measuring them twice.

All individuals were released in the same place they were captured and measured (Table 1: specimens “*in situ*”).

Statistical analyses were conducted using the software R 2.15.2. The significant level was 5%.

Due to the ontologic changes of the prosoma shape during the first stages of specimens (Réveillion et al. in press a), specimens with prosoma width inferior to 10.4mm were removed from the samples.

Statistical analyses

Prosoma Size

We compared total body size, estimated by the prosoma width, between individuals measured using three-factor ANOVAs, with microhabitat, locality (state) and sex of each individual as factors. Post hoc test were performed with Tuckey test. The homogeneity of variance between populations and between males and females for each population was tested using Levene's test. For all populations, variances in body size were not significantly different (Levene test $F=1,17$, $p=0.32$) For each population, variances in body size of males and females measured were not different with the exception of French Guiana large cave population (cave F Guiana Levene test $F=3.33$, $p=0.0754$; Large cave F Guiana Levene test $F=6.57$, $p=0.02$; Small caves F Guiana Levene test $F=0$, $p=0.9984$; forest F Guiana Levene test $F=0.051$, $p=0.8289$; French Guiana Levene test $F=0.454$, $p=0.5036$; Para Levene test $F=0.79$, $p=0.3783$; Piaui Levene test $F=0.30$, $p=0.5874$). For French Guiana large cave population, variance of females is 1.59, and male is 3.93, so variance is 2.47 times bigger for males than females, this is less than 4 times, more the large number of individuals (33), the ANOVA performed after are sufficiently robust to support this variation.

Allometry analysis

Allometric slopes were determined for all measured traits and for all Amblypygi species. In our allometric relationship, the prosoma width (X) and the pedipalp patella length (Y) are related by the equation: $Y = c * X^b$ with “c” a constant and “b” the allometric coefficient.

After Log10 transformation to normalize their distribution (Kerkhoff & Enquist, 2009; Packard, 2009), Log10-transformed measurements of these traits were plotted against the Log10-transformed prosoma width such that our equation became linear: $\log y = \log c + b \log x$. The scaling exponent (b) is equivalent to the slope of the fitted line (Falster, 2006). First, the relationships between prosoma width and pedipalp patella lengths for each sex in the three whip spider species were tested using linear regressions. Second, allometric relationships between prosoma width and others traits measured were analysed using standardized major axis (SMA) regression to test against the null hypothesis of isometry. SMA regression method was used because it assumes no direction of the relationship between traits and reflects the variances in both directions (Warton et al., 2006; Smith, 2009; Stillwell et al., 2016). Thus, positive allometry, corresponds statistically to a slope b significantly higher than 1, negative allometry, corresponds statistically to a slope b significantly lower than 1, and isometry would correspond to proportional scaling, where the slope b is not statistically different than 1 (Anichini et al., 2016). For calculating the SMA regression and compare it to 1 or -1, we used the function “slope.test” on the package SMATR (Falster, Warton & Wright, 2006; Warton & Ormerod, 2007; Warton et al., 2012) in R 2.15.2. (R Core Team). Allometry variations between microhabitat use and localities were tested for each sex with ANCOVA with microhabitat or locality as factor, prosoma width as the independent variable, and pedipalp patella length as dependent variable

Sexual dimorphism analyses

We analysed sexual dimorphism using ANCOVA with sex as factor, prosoma width as the independent variable, and pedipalp patella length as dependent variable. The trait size and prosoma width were log transform to linearize the relationship. Then, we could observe three potential results: (1) no difference between in size and allometry between the sexes, i.e. no sexual dimorphism; (2) Same slope with different intercepts), i.e. evidence for sexual

dimorphism, without difference in the allometry between males and females; (3) differences in slopes indicating the existence of sexual dimorphism which increases or decreases with the size of the individuals.

To compare our results with previous studies and complete the statistics, we calculated an index of sexual size dimorphism (SSD) as $\ln(M/F)$ using the metric recommended by Smith (1999) And an index of sexual shape dimorphism (SShD as $\ln((TM/SM)/(TF/SF))$ with TM and TF being the trait size mean measured respectively for males and females, and SM and SF the total size (here prosoma width) mean of respectively males and females, derived from the SSD by Réveillion et al (in press b).

For all statistics, the significant level used was 5%.

Results

We collected and measured 157 individuals *H. longicornis*: 58 from French Guiana, 55 from Pará (Brasil), and 44 from Piauí (Brasil). Some individuals were captured in other places but were not included in the analyzes because of their small numbers (table 1).

Prosoma Size

The body size of individuals measured was strongly affected by their population ($F_4 = 8.345$, $p < 0.0001$) but not their sex ($F_1 = 1.683$, $p = 0.2$). Specimens from French Guiana Caves are not significantly different in size (Tukey test, difference = 0.28, $p = 0.99$). Also, there is no difference between forest populations (French Guiana – Para: Tukey test, difference = 1.34, $p = 0.18$; French Guiana – Piaui: Tukey test, difference = 0.6, $p = 0.87$; Piaui – Para: Tukey test, difference = -0.74, $p = 0.21$). A high size difference significantly appear when comparing microhabitats, with bigger specimens in caves than forest (t test, $t=4.9$, $df=133$, $p<0.001$) (Fig. 3).

Allometry analysis

Except for females from French Guiana, all populations show positive allometry on pedipalp

length, with variation between sexes (Table 2). The lack of significative allometry for Females from French Guiana is more link to the lack of specimens (3) than of a real absence of such allometry. Males show higher allometry than females slope 95% Confidence Interval – C.I. – range 1.18 – 1.94 for female pedipalps; 1.11 – 2.52 for male pedipalps; Table 2). There is no significant variation on male allometry between microhabitat use ($F=0.3$, $p=0.86$) or geographical population ($F=0.25$, $p=0.78$) (Table 2). Same results is show for females (respectively $F=0.3$, $p=0.87$ for microhabitat and $F=0.11$, $p=0.9$ for population) (Table 2).

Sexual dimorphism analysis

We found a significant sexual dimorphism in pedipalps, with males always larger than females pedipalp except for French Guiana forest and small caves, but the lack of specimens (9) is a most probable hypothesis than a biological reality (Table 2).

Considering pedipalps size, the SSD vary among 0.091 in Piaui and 0.292 in French Guiana forest, with bigger pedipalps observe also in Para (0.248) and medium size in French Guiana caves. The SSD for all forest populations is 0.186. This index is correlated with SSD for the prosoma width (Correlation coefficient = 0.64, 95% confident interval [-0.35, 0.96], $p=0.17$), with highest index of SSD on pedipalp corresponding with highest general SSD (on prosoma). This is confirmed by the SShD index (SShD range = 0.131 – 0.180), much more stable between the populations and microhabitats (Table 3).

Discussion

We do not detect any variation of allometry between microhabitat use or locality of the specimens analysed. The observed SSD between populations or habitat results more of general size variations than divergeance of allometry rate. Réveillion et al. (2019) show the existence of cryptic diversity in the morphological species *Heterophrynus longicornis*. This diversity appears between localities, with higher divergence when there is higher geographical

distance between populations. So, genetical divergence is not link to divergence in allometry rates, Thus, we can conclude that selection pressures are affecting pedipalp development by the same way in all the studied populations.

There was no size selection when the individuals were capture (apart for to young specimens), therefore, there is a divergence in general size between the two microhabitats, with larger specimens in caves than forests. Also, in French Guiana, there is no genetic divergence in COI between the two studied microhabitats (Réveillion, 2013), so the observed size dimorphism between cave and forest does not result from population divergence and selecting process but more from greater survival or lesser predation rates in cave than in forest.

In French Guiana, genetic data suggest flow between caves and forest. Many specimens where found in caves, with more than 40 specimens in the same cave, many males were in the deep cave, each one in his rift, and females near the entrance of the cave. Specimens in forest were smaller than in cave. It suggests various hypothesis: (1) forest specimens, when they are enough sized, and aged, go into caves to take/fight for a territory and stay in it. (2), the flow of specimens is both ways and big specimens only survive in caves. (3) Young disperse, favoring gene flow, and adult, when they own their territory, don't move anymore. The different predatory pressure favoring older specimens in caves than in forest. It would be interesting to test this three hypothesis to increase our knowledge about the behaviour of this fantastic species.

Bibliography

- Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N. 1999. Geographic gra-dients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165–174.
- Blanckenhorn, W. U., R. C. Stillwell, K. A. Young, C. W. Fox, and K. G. Ashton. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60:2004–2011.
- Carvalho LS, Gomes JO, Neckel-Oliveira S, Lo-Man-Hung NF (2012) Microhabitat use and intraspecific associations in the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Arachnida: Amblypygi) in forest fragments formed by the Tucuruí Dam lake, Para, Brazil. *J Nat Hist.* **46**:1263–1272. Doi: 10.1080/00222933.2012.654515
- Chapin KJ & Hebets EA. 2016. The behavioral ecology of amblypygids. *The Journal of arachnology* 44: 1-14.
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer JA & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature ecology & evolution*, 2(1), 57-64. Doi: [10.1038/s41559-017-0402-5](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5).
- Dias, S. C., & Machado, G. (2006). Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phrynidæ) in Central Amazon. *The journal of Arachnology*, 34(3), 540-544. Doi: [10.1636/St05-82.1](https://doi.org/10.1636/St05-82.1)
- Endler, J. 1977. Geographic Variation, Speciation and Clines. *Princeton University Press, Princeton.*
- Herczeg, G., & Välimäki, K. (2011). Intraspecific variation in behaviour: effects of evolutionary history, ontogenetic experience and sex. *Journal of evolutionary biology*, 24(11), 2434-2444. Doi: [10.1111/j.1420-9101.2011.02371.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02371.x)

- McCoy JK, Fox SF & Baird TA. 1994. Geographic variation in sexual dimorphism in the collared lizard *Crotaphytus collaris* (Sauria: Crotaphytidae). *The Southwestern Naturalist*. 39 : 328-335
- Michael DR, Banks SC, Piggott MP, Cunningham RB, Crane M, MacGregor C, McBurney L, Lindenmayer DB. 2014. Geographical variation in body size and sexual size dimorphism in an Australian lizard, Boulenger's Skink (*Morethia boulengeri*). *PLoSOne*. 22; 9:e109830. Doi: 10.1371/journal.pone.0109830.
- Réveillion, F. (2013). *Variation du dimorphisme sexuel en fonction du microhabitat chez les amblypyges du genre Heterophrynus*. M.D. Thesis. 29pp.
- Réveillion, F., Montuire, S., Maquart, P.O., Fétiveau, C. & Bollache, L. in press (a). Variations in carapace shape of Whip Spiders (Arachnida: Amblypygi).
- Réveillion, F., Carvalho, L.S., Montuire, S., Galipaud, M. & Bollache, L. submitted (b). Allometry and sexual dimorphism in three giant whip spider species (Amblypygi, Phrynidae, *Heterophrynus*).
- Richardson, J. L., Urban, M. C., Bolnick, D. I. & Skelly, D. K. 2014. Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. *Trends Ecol. Evol.* **29**, 165–176. Doi: [10.1016/j.tree.2014.01.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.002)
- SCHÄUBLE, C. S. (2004). Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(1), 39-56.
- Stillwell RG, Morse GE & Fox CW. 2007. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *The American Naturalist*. 170: 358–369. doi: 10.1086/520118

- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(4), 244-252. Doi: [10.1016/j.tree.2011.11.014](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014)
- Weygoldt P. 1977. Coexistence of two species of whip spiders (Genus *Heterophrynus*) in the neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi). *Oecologia* 27 : 363-370.
- Wong, M. K., Guénard, B., & Lewis, O. T. (2019). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, 94(3), 999-1022. Doi: 10.1111/brv.12488

Figure and table captions



Figure 1: Map of *Heterophrynus* repartition (in grey) in south America, and localities of specimens capture: circle: French Guiana; Triangle: Para; Square: Piaui.

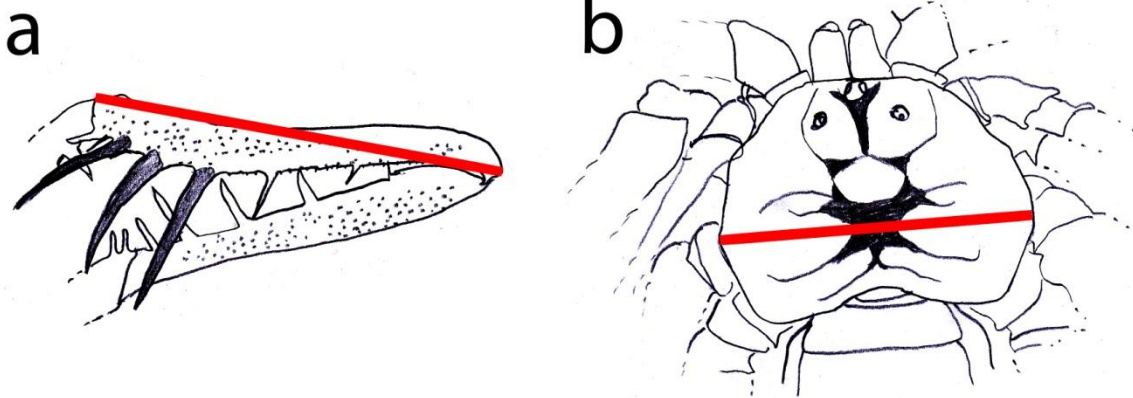


Figure 2: measurements taken to this study. a: left pedipalp of *H. longicornis*. pedipalp patella length (red) b: prosoma, prosoma width (red)

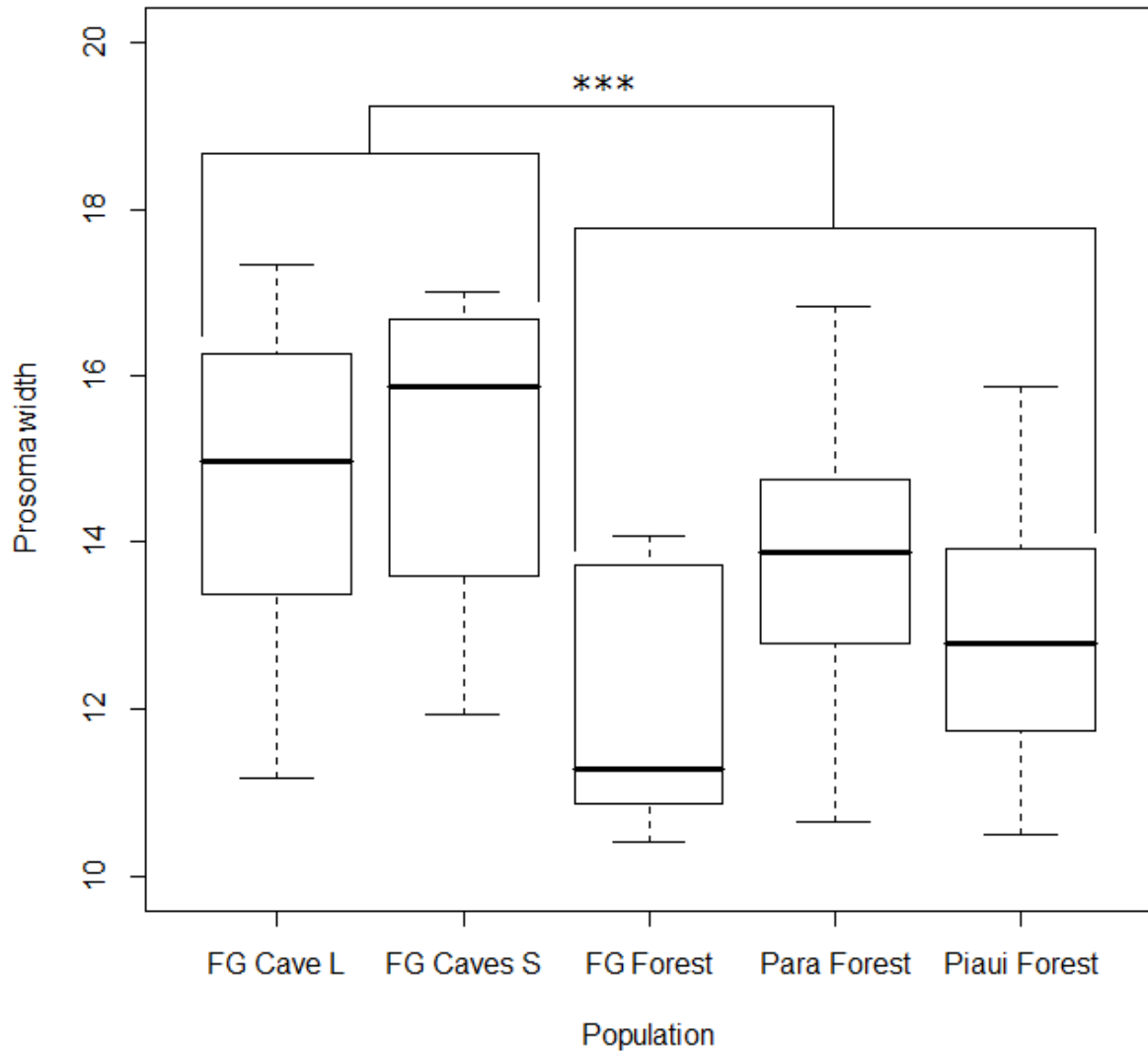


Figure 3: Variation of prosoma width between different populations and two microhabitats. Boxplot represents from bottom to top : the extreme of the lower whisker, the lower hinge, the median, the upper hinge and the extreme of the upper whisker; FG Cave L: Large cave in French Guiana; FG Cave S: Small caves in French Guiana; FG Forest: French Guiana forest; ***: $p < 0.001$ (t test).

F. Réveillon – Diversité chez les Amblypyges du genre *Heterophrynus*

Table 1: data of the specimens used for this study.

<i>number</i>	<i>ecosystem</i>	<i>locality</i>	<i>collection</i>
			In situ (5)
			A. Leetz (2)
9	Forest	French Guiana	MNHP (1)
			"Planeur bleu" (1)
48	Cave	French Guiana	In situ
			MPEG (54)
55	Forest	Pará, Brésil	MNHP (1)
44	Forest	Piauí, Brésil	UFPI

Table 2: Results of the regressions between pedipalp patella length and prosoma width for each sex in the three whip spider species. The equation adopted: $\log Y = \text{intercept} + \text{slope} \cdot \log X$. F: F-value (Fisher test for linear regression); d.f., degree of freedom (Fisher test for linear regression); P, P-value linear regression; R², coefficient of determination; CI, confidence interval of the slope at 95%; PSMA, P-value for SMA, testing for a deviation of the slope from -1 or 1; SE, standard error on the slope. P-values in bold highlight significant linear regressions. P_{sma}-values in bold highlight significant allometry.

Species	F	d.f.	P	R ²	slope	95%CI	P _{sma}	SE
<i>Cave</i>								
Pedipalp ♀	814.4	14	<0.001	0.98	1.43	1.32 – 1.54	<0.001	0.01
Pedipalp ♂	919.4	25	<0.001	0.97	1.77	1.65 – 1.88	<0.001	0.02
<i>Forest</i>								
Pedipalp ♀	294.8	29	<0.001	0.91	1.51	1.34 – 1.69	<0.001	0.02
Pedipalp ♂	671.8	61	<0.001	0.92	1.80	1.68 – 1.95	<0.001	0.03
<i>French Guiana Large Cave</i>								
Pedipalp ♀	390.3	9	<0.001	0.98	1.35	1.21 – 1.51	<0.001	0.01
Pedipalp ♂	914.7	20	<0.001	0.98	1.79	1.67 – 1.92	<0.001	0.02
<i>French Guiana Small Caves</i>								
Pedipalp ♀	13.1	3	<0.001	0.99	1.50	1.31 – 1.70	0.002	0.01
Pedipalp ♂	62.64	3	0.004	0.95	1.63	1.11 – 2.39	0.02	0.02
<i>French Guiana Forest</i>								
Pedipalp ♀	33.65	1	0.10	0.97	1.44	0.31 – 6.54	0.272	0.02
Pedipalp ♂	151.4	3	0.001	0.98	1.95	1.51 – 2.52	0.003	0.02
<i>French Guiana</i>								
Pedipalp ♀	1288	17	<0.001	0.99	1.50	1.42 – 1.60	<0.001	0.01
Pedipalp ♂	1205	30	<0.001	0.98	1.81	1.70 – 1.92	<0.001	0.02
<i>Para Forest</i>								
Pedipalp ♀	126.7	17	<0.001	0.88	1.53	1.28 – 1.83	<0.001	0.03
Pedipalp ♂	126.2	28	<0.001	0.81	2.03	1.71 – 2.39	<0.001	0.03
<i>Piaui Forest</i>								
Pedipalp ♀	82.89	7	<0.001	0.92	1.52	1.18 – 1.94	<0.001	0.02
Pedipalp ♂	631.9	26	<0.001	0.96	1.73	1.59 – 1.87	<0.001	0.02

Table 3: Results of ANCOVA on sex difference in relative size of pedipalp patella on *Heterophrynus longicornis*. The factor was sex, the covariate was prosoma width, and the dependent variable was pedipalp patella. The table provides F values and associated probability (p) levels, the slope variation is the interaction between the two covariate prosoma width and the sexes, i.e. the linear models slopes, in bold significant p-values. SSD index was calculated as $\ln(M/F)$ equivalent to $\ln(M) - \ln(F)$ for each trait. SShD index was calculated as $\ln((TM/SM)/(TF/SF))$ equivalent to $\ln(TM/SM) - \ln(TF/SF)$ for each trait weighted by animal size (prosoma width) to avoid capture bias.

segment	Sexual dimorphism		Slope variation		SSD	SSD	SShD
	F	p	F	p	prosoma	Pedipalp	
<i>Cave</i>							
Pedipalp	184.08	<0.001	10.71	0.0022	-0.0034	0.153	0.157
<i>Forest</i>							
Pedipalp	102.41	<0.001	6.91	0.01	0.0352	0.186	0.158
<i>French Guiana Large Cave</i>							
Pedipalp	18.66	<0.001	11.26	0.002	0.0002	0.156	0.156
<i>French Guiana Small Caves</i>							
Pedipalp	32.96	0.001	0.21	0.66	-0.0047	0.156	0.161
<i>French Guiana Forest</i>							
Pedipalp	5.37	0.08	3.45	0.14	0.1129	0.292	0.179
<i>French Guiana</i>							
Pedipalp	174.78	<0.001	14.685	<0.001	0.0124	0.170	0.158
<i>Para</i>							
Pedipalp	33	<0.001	3.3	0.074	0.0689	0.248	0.180
<i>Piaui</i>							
Pedipalp	73.81	<0.001	2.37	0.13	-0.0257	0.091	0.131

Chapitre 6

Conclusion et perspectives



Mon travail de thèse a été initié lors de mes deux années de master au cours des années 2011 à 2013. C'est à cette période que j'ai commencé à explorer plus en profondeur le groupe des Amblypyges en commençant par plusieurs notes sur la taxonomie, la répartition et descriptions de nouvelles espèces que je présente en annexe (Reveillion et al. 2014, Reveillion & Maquart 2015, Maquart & Reveillion 2016, Maquart et al. 2016, Reveillion & Maquart 2018, Maquart et al. 2018). Mon travail de doctorat trouve ces racines dans mon intérêt pour la taxonomie et dans ces travaux peu valorisés mais si important pour décrire la diversité qui nous entoure. Naturellement, j'ai été amené à m'interroger assez rapidement sur le sens de ce travail ce qui m'a conduit à approfondir certaines questions autour de la variation génétique et surtout de la variation morphologique que l'on observe chez les espèces du genre *Heterophrynus*.

Je me suis intéressé à la diversité cryptique existant dans le genre *Heterophrynus*, et plus particulièrement chez trois espèces : *Heterophrynus batesii*, *Heterophrynus alces* et *Heterophrynus longicornis*. Cette diversité est étudiée en se basant sur les séquences du COI de différentes populations venant du Brésil et de Guyane française. Les résultats montrent une très forte diversité cryptique liée à la distance géographique entre les populations, résultats en adéquation avec les faibles capacités de dispersion des amblypyges. Seule une très faible diversité n'a au contraire pu être mise en évidence entre des micro-habitats utilisés au sein d'un territoire géographique plus restreint, à savoir les grottes et la forêt guyanaise. Ce résultat montre de forts échanges d'individus entre les deux micro-habitats.

J'ai ensuite pu commencer à étudier la diversité morphologique des amblypyges. Tout d'abord les modifications de forme au cours de la croissance du prosoma ont été quantifiées dans le chapitre trois. Une forte modification de la forme générale de la carapace est présente lors des premiers stades de croissance, elle s'estompe au fil des mues et s'arrête pour les animaux adultes. Cette importante modification de la largeur et de la longueur du prosoma pose un problème certain quant à leur utilisation comme proxy de taille générale pour les amblypyges. Il convient ainsi d'éviter leur utilisation chez les jeunes spécimens n'ayant pas encore atteint leur maturité.

Par la suite j'ai analysé les variations du dimorphisme sexuel entre trois espèces : *Heterophrynus batesii*, *Heterophrynus longicornis* et *Heterophrynus elaphus*. Je me suis intéressé particulièrement aux pattes locomotrices et aux pédipalpes, de part les variations dans leurs taux de dimorphisme et d'allométrie de croissance. Si chacune des espèces montre

un dimorphisme sexuel sur la taille des pédipalpes, les taux de dimorphisme varient considérablement et semblent potentiellement liés aux relations sociales et aux régimes d'appariement des animaux : *H. batesii*, montrant un fort comportement social, les adultes vivant en groupe de plusieurs individus et ayant un régime supposé polygyne, montre le plus fort dimorphisme. *H. longicornis* vit généralement en couple, éventuellement avec des jeunes, ayant ainsi un régime d'appariement supposé monogame sur des durées de quelques mois, montre un dimorphisme intermédiaire. Enfin *H. elaphus*, espèce solitaire dont les couples ne semblent se former qu'à l'occasion de l'accouplement, montre un faible taux de dimorphisme. Les pattes locomotrices, quant à elles, ne montrent une allométrie de croissance que dans le cas de *H. longicornis* (toutes les pattes) et une paire pour chacun des sexes dans le cas de *H. elaphus*. Cependant, si un dimorphisme est détecté sur les pattes locomotrices, aucune différence n'est présente dans les taux d'allométrie de croissance de ces appendices. Le dimorphisme visible sur les pattes locomotrices est donc plus une résultante d'un SSD général que d'une sélection sexuelle particulière sur la taille des pattes. Le dimorphisme sexuel chez les trois espèces étudiées est ainsi lié à la fois à une sélection sexuelle liée aux régimes d'appariement et au degré de sociabilité dans le cas des pédipalpes, mais aussi à la sélection naturelle dans le cas des pattes locomotrices.

Enfin, nous nous intéressons aux variations de dimorphismes présentes des diverses populations et micro-habitats de *H. longicornis*. Nous utilisons ici les données de taille générale et de taille des pédipalpes. Compte tenu du fort cryptisme spécifique observé chez cette espèce au premier chapitre, nous nous attendons à une différence de dimorphisme entre les populations, mais pas entre les micro-habitats. Or, les résultats obtenus montrent strictement l'inverse de cette attente : le dimorphisme est sensiblement le même entre des populations éloignées géographiquement, mais significativement différent entre les micro-habitats. De plus, cette différence n'est pas liée à des variations des taux d'allométrie de croissance mais à une différence de taille générale des individus. Les plus grands individus se trouvant dans les grottes et les plus petits en forêt. Cette différence dans les tailles des individus pourrait ainsi être la conséquence d'une forte contre sélection des plus grands individus en milieu forestier.

Les amblypyges du genre *Heterophrynus* exhibent une grande diversité, qu'elle soit comportementale, spécifique, populationnelle ou morphologique. Ainsi, les espèces de ce genre montrent un fort cryptisme spécifique sur le plan génétique, ils montrent aussi une forte variation dans leur dimorphisme sexuel, mais, contre toute attente, sont peu divergeant dans

leur dimorphisme sexuel interpopulationnel. Nous pouvons en conclure que si les forces évolutives agissant sur les pédipalpes sont liées à la sélection sexuelle et aux régimes d'appariement, celles agissant sur la taille du corps et des pattes locomotrices seraient liées à la sélection naturelle. Les pressions de sélection agissant sur les populations géographiquement éloignées seraient donc assez proches.

Perspectives : Croissance, dispersion, utilisation des micro-habitats et comportements sociaux chez *Heterophrynus longicornis*

Mes résultats obtenus au cours de ce travail original, mais aussi mes travaux précédents présentés en annexes me confortent dans l'idée que les amblypyges forment un groupe particulièrement intéressant et pertinent pour aborder des questions à l'interface entre l'écologie évolutive, l'écologie comportementale et la biologie de la conservation. Ainsi, les fortes variations de la taille des *H. longicornis* en fonction du micro-habitat interrogé et offre des perspectives sérieuses. Bien que l'on puisse penser que les animaux ont une croissance équivalente en forêt et en grotte, dépendant de leur âge, il est possible que la présence de proies ou d'un élément abiotique (absence de jour dans les grottes, favorisant une alimentation à toute heure par exemple) ait une conséquence sur une croissance plus ou moins rapide des animaux, conduisant à des tailles potentiellement très variables pour des spécimens d'âge équivalent. Il apparaît alors intéressant de tester cette hypothèse dans des conditions contrôlées. En corrolaire à cette première hypothèse, le test des préférences d'habitat des individus entre milieu forestier et grotte en fonction de leur âge, ou de l'éviction des plus petits spécimens par les plus imposants paraît également intéressant dans l'étude de l'utilisation des deux principaux habitats utilisés.

Des recherches sur les choix de partenaires chez cette même espèce, *H. longicornis*, paraissent également nécessaires. En effet, Dias et Machado (2006) concluent sur une corrélation entre la taille des arbres et la taille des individus s'y trouvant et Weygoldt (1977) rencontre généralement un couple par arbre. Il est alors envisageable qu'une homogamie pour la taille existe chez cette espèce liée à une ségrégation spatiale en fonction de la taille des individus. Les individus plus grands préférant les arbres plus imposants, et les individus de

taille moindre les arbres moins larges, l'homogamie ne résulterait pas d'un choix entre les partenaires sexuels mais d'un mécanisme passif (Crespi 1989). L'étude de la formation des paires dans les cavités peut apporter, par une comparaison avec les individus dans les milieux forestiers, des pistes sérieuses pour répondre à certaines questions. Comment s'effectue alors les choix de partenaire en milieu forestier avec quelques individus sur les troncs des arbres et au sein des grottes où plusieurs dizaines d'individus sont présents ? Quelle est la réalité de l'intensité de la compétition entre les mâles dans les différents habitats et les conséquences pour les femelles. Existe-t-il des risques de copulations multiples ? Des études génétiques afin de déterminer la paternité des jeunes auraient alors tout leur intérêt.

Enfin, lors de la recherche de spécimens de *H. longicornis* en Guyane française, une donnée m'a particulièrement frappée : l'importante densité de population dans la plus grande grotte inventoriée et l'apparente ségrégation spéciale s'y mettant en place : *i.e.* que très peu de petits individus ont été identifiés dans la grotte, les mâles, tous de grande taille, se trouvaient chacun dans leur propre « mini cavité » (sorte de niche de 1 à 4 m² environ) au plafond de la grotte principale. De plus, ils se trouvaient majoritairement vers le milieu et le fond de la grotte. Au contraire, les femelles se trouvaient majoritairement proches des entrées et étaient pour la plupart gravides ou porteuses de sacs d'œufs. Nous n'avons pas pu aller plus loin que ces simples observations durant cette thèse et ne connaissions pas, à l'époque, les résultats en découlant.

Si les différences de taille entre les deux micro-habitats ont effectivement été mises en évidence et que l'unicité de la population de *H. longicornis* entre les grottes et la forêt semble maintenant acquise, le fonctionnement précis du ou des régimes reproductif(s) chez *H. longicornis* dans les régions disposants de milieux forestiers et cavernicoles laisse de nombreuses questions en suspens. Le passage entre chacun des milieux est-il très important ? Les individus grandissent-ils plus rapidement en grotte ou la ségrégation s'opère-t-elle entre les grottes et la forêt se fait-elle sur la taille, de la même manière qu'elle s'effectue sur les arbres ? Dans ce dernier cas, quelle peut être l'implication du potentiel changement d'habitat au cours de la vie des individus sur leur biologie et écologie ?

Enfin, la ségrégation spatiale, qu'elle concerne les localisations des individus en fonction de leur sexe ou de leur taille, laisse planer l'hypothèse de régimes d'appariement variants considérablement entre le milieu forestier, supposé monogame, et les grottes. Les grottes pourraient-elles servir de lieux de rassemblement des grands mâles, venus parader dans un

même lieu pour des femelles cherchant un partenaire reproductif comme c'est le cas avec les leks observés chez les oiseaux ?

Pour répondre à ces questions, des études génétiques seront nécessaires mais également des suivis sur le long terme des populations de grottes. En parallèle, l'élevage d'individus en conditions semi-naturelles, offrant plusieurs micro-habitats, pourraient être envisagées pour répondre à des questions sur le choix de partenaires sexuels et la compétition entre mâles nécessitant des observations fines et répétées.

Bibliographie

Crespi, B. J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal behaviour*, **38**(6), 980-1000.

ANNEXES

Réveillion, F., Maquart, P. O. & Höfer, H. 2014. First record of *Heterophrynus elaphus* (Pocock, 1903) (Amblypygi: Phrynidae) for Bolivia. *Revista Iberica de Aracnologia*, **25**, 102

Réveillion F. & Maquart P. O. 2015. A new species of *Charinus* Simon, 1892 (Amblypygi, Charinidae) from termites nest in French Guiana. *Zootaxa*. **4032** (2), 190-196.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4032.2.3>

Maquart, P.O., Réveillion, F. & Girod, C. 2016. First record of *Etiennesus africanus* (Arachnida, Uropygi) in Mali and Burkina Faso. *Revista Iberica de Aracnologia*. **29**: 79-80.

Maquart P. O. & Réveillion F. 2016. Les amblypyges de Guyane-française (Arachnida: Amblypygi). *Revista Iberica de Aracnologia*. **29**, 27-33

Maquart P.O., Réveillion F., Prendini L., Burger M., Fisher, B.L. & van Noort S. 2016. New distribution records for African whip spiders (Arachnida: Amblypygi). *African entomology*. **24**(1): 245-246.

Réveillion, F. & Maquart, P. O. 2018. A new species of *Charon* (Amblypygi: Charontidae) from Orchid Island (Taiwan). *Revista Iberica de Aracnologia*. **32**, 31-36

Maquart, P. O., Réveillion, F. & Cazanove, G. 2018. Description of *Charon dantei* sp. nov. And first record of *Damon brachialis* Weygoldt 1999 (Amblypygi: Charontidae, Phrynichidae) from La Réunion Island. *Revista Iberica de Aracnologia*. **33**, 75-80

First record of *Heterophrynus elaphus* (Pocock, 1903) (Amblypygi: Phrynidae) for Bolivia

Florian Réveillon¹, Pierre Olivier Maquart² & Hubert Höfer³

¹ CEREP, Musées de Sens, 5 rue Rigault, 89100 Sens, France – florian.reveillon@sfr.fr

² 52 chemin du fief du Magny, 85210 Sainte-Hermine, France – pierreoliviermaquart@yahoo.fr

³ Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstr. 13, D-76133 Karlsruhe, Germany

Abstract: New geographical data for *Heterophrynus elaphus* (Amblypygi, Phrynidae) represent the first Bolivian record of a whip spider.

Key words: Amblypygi, Phrynidae, Heterophryninae, whip spider, *Heterophrynus elaphus*, first record, Bolivia.

Primera cita de Bolivia de *Heterophrynus elaphus* (Pocock, 1903) (Amblypygi: Phrynidae)

Resumen: Una nueva localidad para *Heterophrynus elaphus* (Amblypygi, Phrynidae) representa el primer registro boliviano de ambliplígidos.

Palabras clave: Amblypygi, Phrynidae, Heterophryninae, ambliplígido, *Heterophrynus elaphus*, primera cita, Bolivia.

Due to their prevalent occurrence in tropical and subtropical regions, their cryptic and nocturnal behavior and low abundance, whip spider (Amblypygi) are not among the frequently collected and studied arthropods. Therefore the distribution of many species is not known (Harvey, 2002, 2007). However, in many museum or university collections around the world, (often unidentified) specimens of these arachnids can be found. Visiting and revising the collections can even reveal new species (Pocock, 1894) and certainly improve the data basis for the distribution of single species.

At the collections of the State Museum of Natural History Karlsruhe 40 vouchers of several South American species are deposited, originating from the studies of the former curator and arachnologist Prof. Beck and his collaborators (Beck, 1972; Beck & Görke, 1974, under *Admetus pumilio* C.L. Koch). Among this material are several specimens of *Heterophrynus elaphus* (Pocock, 1903) from Bolivia. This species was, to date, only known from Peru (Harvey, 2003). Moreover, to date no amblypygid species was recorded from Bolivia (Harvey, 2003), so this is the first published record of a whip spider from Bolivia and a new geographical record for *H. elaphus*.

For identification of the specimens we have used the key in Weygoldt (2002).

MATERIAL EXAMINED: 2♂♂, 3♀♀: Bolivia, Beni, Prov. Ballivian, Rurrenabaque (Lat. 14.442157, Long. -67.529867, WGS84); Eduardo Forno leg., 12/I/1982, manual sampling at night,

from secondary forest, humid, on stones covered with moss and lichens. Voucher SMNK-AMBLY 0046 deposited at Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Germany.

Bibliography

- BECK, L. 1972. Zur Tagesperiodik der Laufaktivität von *Admetus pumilio* C. L. Koch (Arachnida, Amblypygi) aus dem neotropischen Regenwald II. *Oecologia*, **9**: 65-102.
- BECK, L. & K. GÖRKE 1974. Tagesperiodik, Revierverhalten und Beutefang der Geißelspinne *Admetus pumilio* C.L. Koch im Freiland. *Zeitung für Tierpsychologie*, **35**: 173-186.
- HARVEY, M. S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? *Journal of Arachnology*, **30**: 357-372.
- HARVEY, M. S. 2003. *Catalogue of the smaller Arachnid orders of the world: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae*. CSIRO. 385 pp.
- HARVEY, M. S. 2007. The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from Linnaeus to the present (1758 to 2007). *Zootaxa*, **1668**: 1-766.
- POCOCK, R. I. 1894. Notes on the Pedipalpi of the Family Tarantulidae contained in the Collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, **14**(6): 273-298.
- WEYGOLDT, P. 2002. Amblypygi. Pp. 293-302 in J. Adis (ed.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft Publ., Sofia, Moscow.



<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4032.2.3>

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:8B2FDFF8-3013-4869-B511-E3912264ECEB>

A new species of *Charinus* Simon, 1892 (Amblypygi, Charinidae) from termite nests in French Guiana

F. RÉVEILLION^{1,2,4} & P.O. MAQUART³

¹UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon, France. E-mail: florian.reveillon@sfr.fr

²Musées de Sens, 5 rue Rigault, F-89100 Sens, France

³52 chemin du fief du magny, F-85210 Sainte-Hermine, France. E-mail: pierreoliviermaquart@yahoo.fr

⁴Corresponding author

Abstract: The genus *Charinus* is represented by 51 species, distributed in all tropical regions. Their small size allows them to use a wide range of micro-habitats, from caves, litter to insect nests. The new species *C. sillami* sp. nov. was found into termite nests of three different species: *Neocapritermes taracua*, *Spinitermes* sp. and *Embiratermes neotenicus*. Only *Paracharon caecus* (Paleoamblypygi: Paracharontidae) was previously known to be associated with Isoptera. Eleven species of *Charinus* were previously known from Northern South America. *Charinus sillami* sp. nov. is the second species of the genus occurring in French Guiana. An updated key of Northern South-American species is provided.

Key words: taxonomy, whip spider, systematic, termites, *Charinus sillami*

Introduction

Whip spiders are secretive animals that feed on small animals they can capture with their spiny pedipalps. They live in dark habitats like caves, tree trunks or insect nests (termites or ants) (Weygoldt, 2000).

The genus *Charinus* is characterized by a small size (usually less than a centimeter) and the presence of pulvilli at the leg tip. It is the largest genus of Amblypygi (Weygoldt, 2000) with 51 species (Miranda & Giupponi, 2011; Jocque & Giupponi, 2012; Vasconcelos *et al.* 2013; Vasconcelos *et al.* 2014). Its small size allows it to use a wide range of micro habitat from caves (like *C. troglobius* Baptista and Giupponi, 2002) to litter (*C. seychellarum* Kraepelin, 1898) including man-modified environment (*C. vulgaris* Miranda & Giupponi, 2011). The eleven known species in Northern South America are *C. bordoni* (Ravelo, 1977) (Venezuela), *C. camachoi* (González-Sponga, 1998) (Venezuela), *C. gertschi* Goodnight & Goodnight, 1964 (British Guiana and Surinam), *C. insularis* Banks, 1902 (Ecuador, Galapagos Islands), *C. koepcke* Weygoldt, 1972 (Peru), *C. pardillalensis* (González-Sponga, 1998) (Venezuela), *C. platnicki* (Quintero, 1986) (Surinam), *C. quintero* Weygoldt, 2002 (Guyana), *C. tronchonii* (Ravelo, 1975), *C. vulgaris* Miranda & Giupponi, 2011 (Brazil), and the last one—the first species occurring in French Guiana—*Charinus bromeliaea* Jocque and Giupponi 2012. That last species was found in bromeliceae plants near inselbergs. Recent captures have shown that this species can be found also on the ground, foraging on the litter (Courtial & Pétilon, pers. comm.).

In Amblypygi, only *Paracharon caecus* (Paleoamblypygi: Paracharontidae) was previously known to be associated with Isoptera (Hansen, 1921), but recently four specimens (1 male and 3 females) of *Charinus sillami* sp. nov. were captured in several termite nests in the *Barrage de Petit Saut* [*Petit saut* Dam] (French Guiana) belonging to two different genera of termites: *Neocapritermes taracua* Krishna & Araujo, 1968 and *Spinitermes* sp. (Isoptera, Termitidae). Two other specimens (1 male and 1 female) were found in the same locality than the first ones, but in nests of *Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) (Isoptera, Termitidae). The specimens were caught alive and one of the authors tried to breed them. Due to the stress of the travel and the dryness, they died soon after the reception of the specimens.

Material and methods

The specimens were stored in 70% ethanol. The studies, drawings and measurements were realized with a *camera lucida* on a Leica Wild M8 binocular microscope. The alive depicted specimens were taken in picture with an Eos 450 D Canon DSLR and a 100 mm macro F/2.8 L IS UMS Canon lens, lightened with a 580 EXII Canon Cobra flash. The designation terms follow Weygoldt (2000), *i. e.* the tibial pedipalp spines are counted from distally to proximally, and proximally to distally for the femur. Ventral spines are noted in Roman numbers and dorsal spines in Arabic numbers. The first letter of the name of the segment is placed before the number of the spine. The surface sculpture follows the terms of Harris (1979). The terms used in the description of the male genitalia follows Giupponi & Kury (2013).

Depositories

BMNH	Natural History Museum, London, UK. (Janet Beccaloni).
AMNH	American Museum of Natural History, New York, USA (Lorenzo Prendini).
CFR	Personal Collection of Florian Réveillon; Dijon, France.
CPOM	Personal Collection of Pierre-Olivier Maquart, Sainte-Hermine, France.
CRU	Collections of Rennes 1 University, Rennes, France (Cyril Courtial).

Additional material. *Charinus bromeliaea*: 1 female, Guyane Française, Réserve Nationale de la Trinité, Crique Aya, 21-22/X/2009, pitfall trap, Courtial C., Pétilon J. [CRU].

Results

Taxonomic description

Charinidae Quintero, 1986

Charinus Simon, 1892

Identification key for the *Charinus* species from Northern South America (modified from Jocque and Giupponi, 2012)

1	Basitibia of the fourth leg divided into 4 articles (tibia with five) and carapace with or without median eye tubercle	2
-	Basitibia divided into 3 articles.	4
-	Basitibia divided into 2 articles (tibia with three)	7
2	Female gonopods with small vestigial claws	<i>C. koepcke</i>
-	Female gonopods without small vestigial claws.	3
3	3 and 5 spines on the upper side of the femur and tibia (respectively), 3 and 2 spines on the lower side of the femur and the tibia (respectively). Animal occurs in the Galapagos Islands	<i>C. insularis</i>
-	5 and 7 spines on the upper side of the femur and tibia (respectively), 5 and 4 spines on the lower side of the femur and the tibia (respectively). Animal occurs in the Guianas	<i>C. gertschi</i>
4	Total body length maximum 6.0 mm	5
-	Total body length exceeding 8.0 mm	6
5	Meso- and meta-sternum are flattened plates	<i>C. pardillalensis</i>
-	Meso- and meta-sternum in the shape of a small granule.	<i>C. camachoi</i>
6	Pedipalpal femur with 2 dorsal and 2 ventral spines and distitibia of leg IV with 16 trichobothria	<i>C. bordoni</i>
-	Pedipalpal femur with 3 dorsal and 3 ventral spines and distitibia of leg IV with 15 trichobothria	<i>C. tronchoni</i>
-	Pedipalpal femur with 3 dorsal and 2 ventral spines and distitibia of leg IV with 16 or 17 trichobothria	<i>C. vulgaris</i>
7	Carapace without median eye tubercle	<i>C. quinteroi</i>
-	Carapace with a small median eye tubercle	8
8	Color dark brown, distitibial spine of pedipalp about 1/4 the size of the medial spine basitibia, distitibia of leg IV with 2 + 16 trichobothria	<i>C. platnicki</i>
-	Color light brown, distitibial spine of pedipalp about 2/3 the size of the medial spine, basitibia of leg IV with just 1 trichobothria.	9
9	Pedipalp distitibia dorsally densely hairy; Pedipalp tibia with 4 spines in its dorsal side and a setiferous tubercle; First femoral	

- spine on pedipalp just 1.3 times longer than the second one. *C. sillami* sp. nov.
- Pedipalp distitibia dorsally sparsely hairy; Pedipalp tibia dorsally with 5 spines; First femoral spine on pedipalp 2 times longer than the second one. *C. bromeliaea*

***Charinus sillami* sp. nov. Réveillon & Maquart**

Diagnosis. Pedipalp: distitibia dorsally densely hairy; tibia bearing dorsally 4 spines and one proximal setae. Cephalothorax shrinking anteriorly, fovea deep and surrounded by high rounded bumps. *C. sillami* differs from *C. platniki* by of the presence of just one trichobotria in the basitibia of leg IV instead of two; from *C. quinteroi*, *C. troglobius* and *C. vulgaris* by the presence of a median eye tubercle; from *C. koepcke*, *C. insularis* and *C. gertschi* by the presence of a basitibia IV divided into just 2 articles instead of 4 articles, and from *C. pardillalensis*, *C. camachoi*, *C. bordoni*, *C. tronchoni* and *C. vulgaris* which have 3 articles. The new species can be distinguished from the only other known species from French Guiana (*C. bromeliaea*) by shape of the cephalothorax, anteriorly shrinking in the new species, instead of wider in *C. bromeliaea*, the place of the angle formed by the fovea, which is located approximately at 2/3 of the length of the cephalothorax in *C. sillami*, instead of 4/5 in *C. bromeliaea* (Figure 1 c & f); the amount of setae on the distitibia of the pedipalp, which is dorsally densely hairy, instead of sparsely hairy; the number of spines on the pedipalp tibia, which bears 4 spines and a setiferous tubercle (present in juveniles and adults of both sexes), contrary to 5 spines on *C. bromeliaea* (Figures 1 a & e); the number of spines on the basitarsus, 1 spine on the ventral side in the new species and 2 on *C. bromeliaea*; and the size of the first dorsal femoral spine, 1.3 times bigger than the second in *C. sillami* instead of 2 times in *C. bromeliaea* (Figures 1b & 1e).

Etymology. The species name is dedicated to David Sillam-Dussès, who caught and kindly gave us the specimens.

Description. female holotype **Pedipalp: Femur:** bearing dorsally 3 spines (F1>F2>F3), median spine (F2) almost 3/4 of proximal (F1) and the distal (F3) 3/4 of median spine (Figure 2c); ventrally with 3 spines on primary series (FI>FII>FIII), basal ventral spine (FI) curved inwards, bearing a setae, second spine (FII) almost 2/3 of basal spine, distal spine (FIII) as long as 2/3 of median spine; one paratype female, and the male bears a small fourth one; **Tibia:** bearing dorsally 4 spines and a well defined setiferous tubercle, T1<T2>T3>T4; T1=1/4 T2, T3=3/4 T2, T4=1/2 T3; bearing ventrally two large spines decreasing in size, TII=2/3 TI, and followed by a setiferous tubercle; **Basitibia:** bearing dorsally 2 large spines with the basal spine about 2/3 length of distal spine, bearing also one spine ventrally; **Distitibia:** long; Dorsally: densely hairy, bearing two spines, basal spines about half of distal spine; Ventral side inermous; **Cephalothorax** (Figures 1c, d & h): Anteriorly shrinking; anterior border of the prosoma with dented aspect, peripheric groove well defined, wider from the posterior margin to the lateral eyes, then continues thinner anteriorly; anteriorly with smooth impressions, but posteriorly with a deeply impressed fovea which is surrounded by rounded bumps. The base of the bumps are separated in two by a thin groove, the posterior part dies into the peripheric groove. The fovea is located at 1/3 of the cephalothorax length. **Sternum:** consisting of 3 sclerotized parts: tritosternum with a round base and projecting anteriorly between pedipalp coxa in an elongated, forked tubercle, a little over 3 times longer than wide, with 2 apical (1 on each prong of the fork), 2 middle and 2 basal setae; middle piece about 2/3 length of tritosternum, rounded, convex, anteriorly with 2 strong setae, and 2 setulae laterally and 1 posteriorly; third sclerite rounded and convex, about the same size as second sclerite, with 2 large setae positioned centrally.

Abdomen: oblong with delicate almost indistinguishable punctuations.

Chelicera: bearing four internal teeth. Proximal one very big (about 2 times longer than wider), 2 median teeth-spines like- about half size of proximal one; distal teeth about 2/3 of proximal teeth, bifid, with distal cusp larger (Figure 1g). Claw with 5 teeth.

Legs with many setae; length of I>III>IV>II, tibia I with 23 articles, tarsus I with 37 articles. **Leg IV, basitibia:** divided into 2 pseudo-articles, one trichobothria on the first pseudo-article, and one at the last one; **distitibia:** 3 basal trichobothria and 13 distal (*sf* with 5 trichobothria, *sc* with 5, and the 3 terminal (*tf*, *tm* and *tc*) (Figure 2). **Basitibia-distitibia length:** BT1>DT>BT2; distitarsus tetramerous. **Genitalia:** Posterior margin of the genital operculum rounded with few setae. Female gonopods rounded, sucker-like and small. Without finger like appendage and with few setae along its posterior edge.

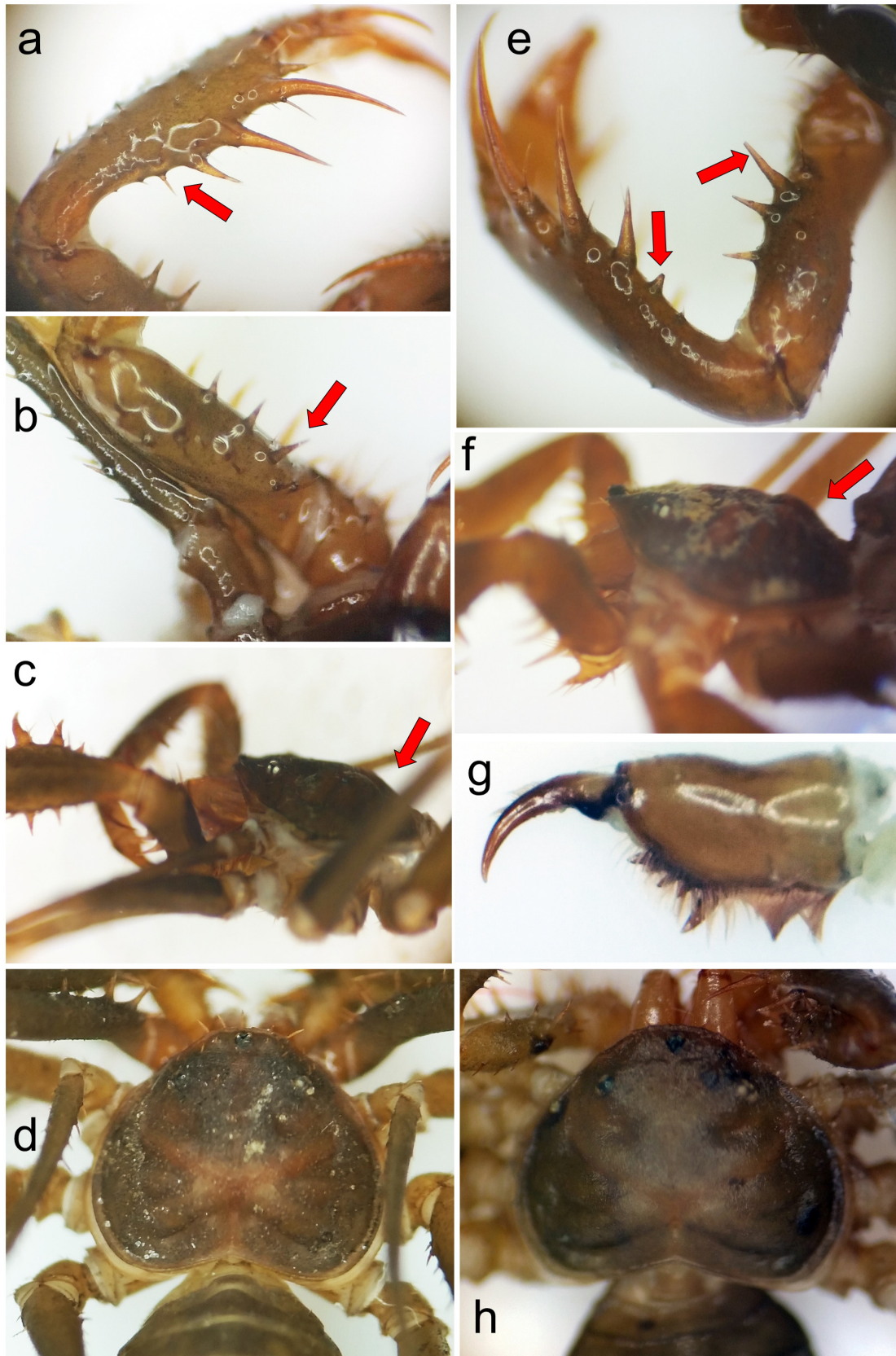


FIGURE 1. Differences between *C. sillami* and *C. bromeliaea*; a–d and g–h, holotype of *C. sillami*: **a:** *C. sillami*, left pedipalp tibia; **b:** *C. sillami*, left pedipalp femur; **c:** *C. sillami*, cephalothorax; **d:** *C. sillami* (male paratype), cephalothorax; **e:** *C. bromeliaea*, pedipalp tibia and femur; **f:** *C. bromeliaea*, cephalothorax; **g:** *C. sillami*, chelicerae; **h:** *C. sillami* (female paratype), cephalothorax; the arrows point the differences between *C. sillami* and *C. bromeliaea*.

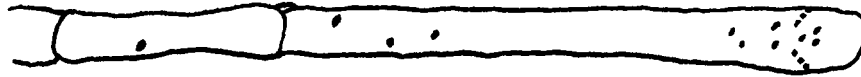


FIGURE 2. *C. sillami*: details of the tibia IV with location of trichobotria.

Color: alive: Cephalothorax and pedipalps: brownish with chelicerae and the tip of the pedipalp spines reddish. Legs: brownish with lighter articulations. Abdomen: dark-brown, with apical black stripe. Ethanol: same colors than alive but fader (Figure 3).

Measurements (in mm). Holotype: Cephalothorax: length: 2.62, width: 3.71; Pedipalp: femur: 2.57, tibia: 2.17, basitarsus: 0.88, distitarsus: 0.48, tarsal claw: 0.39.



FIGURE 3. *C. sillami*: living male and female specimens.

Description of the male. Same as female, except that it possesses elongated pedipalps, which bear on the tibia, ventrally two spines and a fade setiferous tubercle, and a fourth spine (half the size of the third one) on the ventral side of the pedipalp femur (like one of the female paratypes).

Male gonopods: soft structure V shaped with sclerotized regions in its base. LoL1 larger than LoD and LoD larger than LoL2. LoL1 and LoL2 with sclerotised region on their inner surface. Pi and LaM almost of the same size.

Measurements (in mm). Paratype male: Cephalothorax: length: 2.42, width: 3.20; Pedipalp: femur: 3.95, tibia: 4.45, basitarsus: 0.95, distitarsus and tarsal claw: 1.20.

Distribution records. North of French Guiana.

Type material. **HOLOTYPE** ♀: Guyane Française, 97315, Barrage de Petit Saut, III/2013, into a nest of *Neocapritermes taracua*. D. Sillam-Dussès leg. [BMNH]. **PARATYPES:** 1♀1♂ same data as the holotype. [Female in AMNH, Male in BMNH]. 1♀ same data as the holotype, but in *Spinitermes* sp. nests. [CPOM]. 1♀1♂ Guyane Française, 97315, Barrage de Petit Saut, III/2014, in *Embriatermes neotenicus* nests. [CFR].

Discussion

Like most of Charinidae, *Charinus sillami* does not support dryness (Weygoldt 2000). We were unable to breed them in order to understand their ethology. The only known case of association with Isoptera was made by Hansen (1921) with *Paracharon caecus* Hansen, 1921, which lives into termite nest in Guinea Bissau. *P. caecus* is extremely rare, very few observations were made, but due to the blindness of the species, its stout and hairy pedipalps, several authors (Hansen, 1921; Delle-Cave 1986; Weygoldt 1996) inferred that it is strongly associated with termites, and might use their nest, not only for resting, but also as a place to live in. Because *C. sillami* does not show any of the above cited features (blindness, stout and/or hairy pedipalps), their relationship with termites remains unclear. In addition, the fact that they were found in the nests of three different species—which limits the possibility of a chemical mimicry—tilts the balance for a facultative presence. The catch was made during the day and the catcher did not observe any agonistic sign against amblypygi by the termites. A recent observation, made in Guinea (Serengbara), have shown that *Damon medius* (Herbst, 1797; Phrynichidae) can be found inside cathedral termite nest, and was observed by night going out and hunting on the construction (Vanderbergh, per. com.). Similar observations were made in Formicidae nests. LeClerc *et al.* (1987) have shown that *Phrynus gervaisii* (Pocock, 1894), can rest during the day at the entrance of the nests of the giant tropical ant *Paraponera clavata* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae) which is known to inflict a very painful sting. Pérez *et al.* (1999) have even shown that the presence of *Phrynus gervaisii* (Pocock, 1894) decrease the mortality rate of the nests of *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775).

Peter Weygoldt (2000; 2002) reported the case of *Charinus platnicki* (Quintero 1986) which was found in nests of *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) and *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758).

It would be very interesting to study how whip spiders deal with their hosts to be able to live among them without having them initiating any agonistic behaviour.

Acknowledgements

We are grateful to David Sillam-Dussès who collected the specimens while inventorying termite nests- and to David Carmignac who took care of the living animals until we could recover them. We also thank Sophie Montuire for her hospitality when we needed her *camera lucida*. We thank Christian Vanderbergh for communicating us his observation in Guinea. We also thank the GRETIA in Rennes, and especially Cyril Courtial and Julien Pétilion, who loaned us one female specimen of *Charinus bromeliaea* which enabled us to compare properly both species. We are grateful to one reviewer who greatly improved the diagnosis.

References

- Delle-Cave, L. (1986) Biospeleology of the Somaliland Amblypygi (Arachnida, Chelicerata) of the caves of Showli Berdi and Mugdile (Bardera, Somaliland). *REDIA Giornale di Zoologia*, 69, 143–170.
- Giupponi, A.P.L. & Kury, A.B. (2013) Two new species of *Heterophrynus* Pocock, 1894 from Colombia with distribution notes and a new synonymy (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae). *Zootaxa*, 3647 (2), 327–342.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3647.2.5>
- Hansen, H.J. (1921) The Pedipalpi, Ricinulei, and Opiliones (exc. O. Laniatores) collected by Mr. Leonardo Fea in tropical West Africa and adjacent Islands. *Studies on arthropoda*, 1, 1–55.
- Harris, R.A. (1979) A glossary of surface sculpturing. *Occasional papers in entomology*, 28, 1–31.
- Jocque, M. & Giupponi, A.P.L. (2012) *Charinus bromeliaea* sp. n. (Amblypygi: Charinidae); a new species of bromeliad inhabiting whip spider from French Guiana. *Zootaxa*, 3158, 53–59.
- LeClerc, M.G., McClain, D.C., Black, H.L. & Jorgensen, C.D. (1987) An inquiline relationship between the tailless whip-scorpion *Phrynus gervaisii* and the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *The Journal of Arachnology*, 15, 129–130.
- Miranda, G.S. & Giupponi, A.P.L. (2011) A new synanthropic species of *Charinus* Simon, 1892 from Brazilian Amazonia and notes on the genus (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Zootaxa*, 2980, 61–68.
- Pérez, R., Condir, R. & Lao, S. (1999) Distribución, mortalidad y asociación con plantas, de nidos de *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae) en la isla de Barro Colorado, Panamá. *Revista de biología tropical*, 47 (4), 697–709.
- Vasconcelos, A.C.O., Giupponi, A.P.L. & Ferreira, R.L. (2013) A new species of *Charinus* Simon, 1892 from northeastern Brazil with comments on the potential distribution of the genus in Central and South Americas (Arachnida: Amblypygi:

- Charinidae). *Zootaxa*, 3737 (4), 488–500.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3737.4.9>
- Vasconcelos, A.C.O., Giupponi, A.P.L. & Ferreira R.L. (2014) A new species of *Charinus* from Minas Gerais State, Brazil, with comment on its sexual dimorphism (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Journal of Arachnology*, 42 (2), 155–162.
<http://dx.doi.org/10.1636/H14-01.1>
- Weygoldt, P. (1996) Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi). *Journal of Zoological Systematics and Evolution Research*, 34, 185–202.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0469.1996.tb00825.x>
- Weygoldt, P. (2000) *Whip spiders (Chelicerata: Amblypygi) their biology, morphology and systematics*. Appollo Books, Stenstrup, Kirkeby Sand, 163 pp.
- Weygoldt, P. (2002) Amblypygi. In: Adis, J. (Ed.), *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft Publishes, Sofia, pp. 293–302.

First record of *Etiennus africanus* (Arachnida, Thelyphonida) in Mali and Burkina Faso

P.O. Maquart^{1*}, F. Réveillon² & C. Girod³

¹ 52 Chemin du Fief du Magny, 85210, Sainte-Hermine, France. — pierreoliviermaquart@yahoo.fr

² Société d'Histoire Naturelle de l'Yonne, 59 Rue de la République, 89150 St Valérien, France.

³ 1 Rue des Roches, 69700 Echallas, France. *Corresponding author.

Abstract: *Etiennus africanus* (Hentschel, 1899), the only known Thelyphonida occurring in Africa, was previously known only from the western tip of the African continent. New records from Burkina Faso and Mali suggest that this species might occur along the wet areas along the Sahelian region.

Key words: Thelyphonida, *Mastigoproctus*, vinegaroon, whip scorpion, biodiversity, Mali, Burkina Faso.

Primer registro de *Etiennus africanus* (Arachnida, Thelyphonidae) en Malí y Burkina Faso

Resumen: *Etiennus africanus* (Hentschel, 1899), el único Thelyphonida presente en África, era conocido previamente sólo del extremo occidental del continente africano. Nuevos registros de Burkina Faso y Malí sugieren que esta especie podría estar presente a lo largo de las zonas húmedas de la región saheliana.

Palabras clave: Thelyphonida, *Mastigoproctus*, vinagrillo, escorpión látigo, biodiversidad, Malí, Burkina Faso.

The arachnid order Thelyphonida is comprised of 106 described species and 5 subspecies, in 18 genera (8 of which are monotypic) in a single family (Haupt 1996, 2004; Harvey 2002, 2003, 2007; Viquez & Armas, 2005, 2006, 2007; Armas & Viquez, 2007; Giupponi & Vasconcelos, 2008). Most of them occur in South-Eastern Asia, or in South-America. Their size range varies from about 20 mm for the South-American genus *Tellyphonellus* to more than 57 mm for the genus *Mastigoproctus* (Punzo, 2006). On the African continent, only *Etiennus africanus* (Hentschel, 1899) is known. It was thought for a long time that this species might have been introduced through commercial shipping with South-East Asia and belonged to the Asian genus *Hypoctonus*, and settled in Africa since then (Cooke & Shadab, 1973), however Heurtault (1984) demonstrated that this species was native from Africa and created the mono-specific genus *Etiennus* to transfer this species. Huff & Prendini (2009) confirmed the taxonomic position of the species, and suggested that it might be a Gondwana relict, recording it from Senegal, Gambia, Guinea Bissau, and Guinea. That geographical distribution might suggest that this species prefers semi-moist areas along the Sahelian region.

In 2013, we collected two specimens of Thelyphonida in south-western Burkina Faso, in Banfora region. The area belongs to the West Sudanian Savannah (Olson *et al.*, 2001). However the collection location was a very moist environment near water streams. Furthermore, another specimen, collected in South Mali, was given to us by T. Gadbugi and turned out to be also this species. All specimens fit exactly into the precise redescription given by Huff & Prendini (2009). In particular, the median longitudinal suture (which is autapomorphic for the genus) was clearly visible on our specimens, as were the ommatoids. The specimens did not show any significant difference with the description given by these authors, especially in overall length, number and location of trichobothria and spurs. Overall size of our specimens was comprised between 33 and 36 mm. All these characters lead us to conclude that our specimens indeed belong to *Etiennus africanus*.

These new records are located about 640 kilometers south-east to the easternmost known point for this species (Fig. 1). Several oral records (Gadbugi T., com. pers.) suggest that this species might also occur in northern Ghana, and in Togo, meaning that the species has a wider distribution area in the West Sudan Savannah ecoregion along the frontier with the Sahel region.

MATERIAL EXAMINED: 2♀♀: **Burkina Faso**, Banfora region, “Lamonodougou”, VI/2013. 1♀ in Coll. Maquart P.O., 1♀ in Coll.

Girod C.; 1♂: **Mali**: Bougouni, VI/2014. Gadbugi T. Leg. Coll: Maquart P.O.

Acknowledgments

The authors would like to thank Thierry Gadbugi for the specimen he provided, and the editor, and the reviewers whose comments helped to improve this article.

Bibliography

- ARMAS, L.F. DE. & C. VÍQUEZ 2007. *Mastigoproctus liochirus* Pocock, 1900, is a junior synonym of *Mimoscorpis pugnator* (Butler, 1872) (Arachnida: Thelyphonida). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **40**: 507-509(*).
- COOKE, J.A.L. & M.U. SHADAB 1973. Whipscorpions (Arachnida: Thelyphonida) from Africa. *American Museum Novitates*, **2526**: 1-11.
- GIUPPONI, A.P.L. & E.G. VASCONCELOS 2008. Nova espécie de *Thelyphonellus* Pocock, 1894 da Colombia (Arachnida: Thelyphonida: Thelyphonidae). *Revista Ibérica de Aracnología*, **16**: 17-22(*).
- HARVEY, M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? *Journal of Arachnology*, **30**: 357-372.
- HARVEY, M.S. 2003. *Catalogue of the smaller arachnid orders of the world: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricimulei and Solifugae*. Canberra: CSIRO Publishing.
- HARVEY, M.S. 2007. The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from Linnaeus to the present (1758 to 2007). In Z.-Q. Zhang and W.A. Shear (editors), *Linnaeus tercentenary: progress in invertebrate taxonomy*. *Zootaxa*, **1668**: 363-380.
- HAUPT, J. & D. SONG 1996. Revision of East Asian whip scorpions (Arachnida Uropygi Thelyphonida). I. China and Japan. *Arthropoda Selecta*, **5**(3/4): 43-52.
- HAUPT, J. & F. MÜLLER 2004. New products of defense secretion in South East Asian whip scorpions (Arachnida: Uropygi: Thelyphonida). *Zeitschrift für Naturforschung*, **59c**: 579-581.
- HENTSCHEL, E. 1899. Zur geographischen Verbreitung der Thelyphoniden. *Zoologischer Anzeiger*, **22**: 429-431.
- HEURTAULT, J. 1984. Identité d'*Hypoctonus africanus* Hentschel et d'*Hypoctonus clarki* Cooke & Shadab (Arachnides, Uropyges). *Revue arachnologique*, **5**(4): 115-123.



Fig. 1. Known repartition of *Etienneus africanus* in West-Africa after Huff & Prendini, 2009 (●). New localities (○). Map realised with <http://www.simplemappr.net>

HUFF, J.C. & L. PRENDINI 2009. On the African Whip-Scorpion, *Etienneus africanus* (Hentschel, 1899) (Telyphonida: Telyphonidae), with a redescription based on new material from Guinea-Bissau and Senegal. *American Museum Novitates*, **3658**: 1-16.

OLSON, D. M., E. DINESRSTEIN, E.D. WIKRAMANAYAKE, N.D. BURGESS, G.V.N. POWELL, E.C. UNDERWOOD, J.A. D'AMICO, I. ITOUA, H.E. STRAND, J.C. MORRISON, C.J. LOUCKS, T.F. ALLNUTT, T.H. RICKETTS, Y. KURA, J.F. LAMOREUX, W.W. WETTENGEL, P. HEDAO & K.R. KASSEM 2001. Terrestrial eco-regions of the World: a new map of life on Earth. *Bioscience*, **51**(11): 933-938.

PUNZO, F. 2006. Types of shelter sites used by the giant whipscorpion *Mastigoproctus giganteus* (Arachnida, Uropygi) in a habitat characterized by hard adobe soils. *The Journal of Arachnology*, **34**: 266-268.

VIQUEZ, C. & L.F. DE ARMAS 2005. Dos nuevos géneros de vinagrillos de Centroamérica y las Antillas (Arachnida: Telyphonida). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **37**: 95-98(*).

VIQUEZ, C. & L.F. DE ARMAS 2006. Un nuevo género y dos nuevas especies de vinagrillos centroamericanos (Arachnida: Telyphonida). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **38**: 37-41(*).

VIQUEZ, C. & L.F. DE ARMAS 2007. A new species of *Mastigoproctus* Pocock, 1894 (Telyphonida: Telyphonidae) from Venezuela. *Zootaxa*, **1463**: 39-45.

(*). Available on www.sea-entomologia.or

LES AMBLYPYGES DE GUYANE-FRANÇAISE (ARACHNIDA: AMBLYPYGI)

Pierre-Olivier Maquart^{1,2} & Florian Réveillon²

¹ 52 chemin du fief du Magny, 85210 Sainte-Hermine, France. pierreoliviermaquart@yahoo.fr

² Société d'Histoire naturelle de l'Yonne, 59 rue de la République, 89150 St Valérien, France. florian.reveillon@sfr.fr

Résumé: Jusqu'en 2012, une seule grande espèce arboricole et cavernicole d'amblypyge était connue de Guyane Française: *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873). La présence de deux espèces récemment décrites et de petite taille, *Charinus bromeliaea* Jocque & Giupponi, 2012 et *Charinus sillami* Réveillon & Maquart, 2015, ainsi que la découverte d'*Heterophrynus alces* Pocock, 1902 portent le nombre total d'espèces à 4. Leur biologie, leur répartition et une clé de détermination sont précisées dans le présent travail afin de faciliter l'identification de ces animaux trop peu étudiés.

Mots clés: Amblypygi, *Heterophrynus*, *Charinus*, identification, Guyane.

Whip spiders (Arachnida: Amblypygi) of French Guiana

Abstract: Until 2012, only one, large, amblypygid species was known from French Guiana, *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873). The recent description of two, very small species, *Charinus bromeliaea* Jocque & Giupponi, 2012 and *C. sillami* Réveillon & Maquart, 2015, and the discovery of *Heterophrynus alces* Pocock, 1902 elevate the number of known species to 4. While the separation of *Heterophrynus* species is easy, as *H. alces* has stouter pedipalps than *H. longicornis*, the differences between the species of *Charinus* are rather subtle and mostly involve the pedipalp spines, with *C. bromeliaea* bearing 5 spines on the dorsal side of its pedipalps and *C. sillami* only 4. The two genera differ widely as to behaviour and habitat range: *Heterophrynus* can be found on trees and in caves, from ground level up to 1.5 – 2 m. *Charinus* can be found foraging in the ground, inside bromeliads (for *Charinus bromeliaea*) and inside the nests of several termite species such as *Spinitermes* sp. and *Embiratermes neotenicus* for *Charinus sillami*. The present paper aims to improve the knowledge of these undercollected and understudied animals and make their identification easier.

Key words: Amblypygi, *Heterophrynus*, *Charinus*, identification, French Guiana.

Introduction

Les amblypyges sont un petit ordre d'arachnides avec environ 200 espèces recensées. En Amérique du Sud, 5 genres sont représentés. En Guyane Française, seulement 2 genres sont connus: *Heterophrynus* et *Charinus* (Harvey, 2003; Jocque & Giupponi, 2012; Réveillon & Maquart, 2015).

Arachnides lucifuges, et inoffensives, les amblypyges possèdent un corps large et fortement aplati, leur permettant de se cacher la journée sous des écorces, sous les pierres, dans des anfractuosités de rochers, voir sous les feuilles. Chassant à l'aide de leurs puissants pédipalpes et se repérant grâce à leur première paire de pattes très allongées -appelées pattes antenniformes- les amblypyges peuvent être totalement aveugles, tel que *Paracharon caecus* Hansen, 1921 (Weygoldt, 2000), ou bien avoir des yeux plus ou moins développés, ayant surtout un rôle de photodétection. Distribuées dans les régions tropicales et sub-tropicales, certaines espèces se trouvent jusqu'en Turquie et en Grèce (tel que *Charinus ioanniticus* [Kritscher, 1959]). Les amblypyges sont connues pour utiliser énormément de micro-habitats, comme les troncs d'arbres, les grottes, voir la litière. Certaines espèces sont très anthropophiles, telles que *Charinus vulgaris* Miranda & Giupponi, 2011, ou *Damon variegatus* C. L. Koch, 1850 qui peuvent être trouvables en plein centre-ville, tandis que d'autres, au contraire, sont tout à fait troglobies tels que *Charinus troglobius* Baptista & Giupponi, 2002, *Charinus omanensis* Delle Cave, Gardner & Weygoldt, 2009, ou *Paraphrynus grubbsi* Cokendolpher & Sissom, 2001 (Baptista & Giupponi, 2002; Delle Cave *et al.*, 2009; Cokendolpher & Sissom, 2001).

Avec plus de 96% de son territoire recouvert par la forêt, La Guyane est le département Français le plus boisé, et sa forêt est parmi la moins fragmentée au monde. Peu d'expéditions d'envergure ont été mandatés pour étudier l'écosystème guyanais, parmi les plus notables, il y eu les expéditions du Radeau des Cimes en 1986-1989-1996 qui eurent pour objectif d'échantillonner la faune et la flore de la canopée. Cependant, aucune nouvelle espèce d'amblypyge ne fût décrite suite à ces missions. Suite à de multiples séjours en Guyane Française (2005, 2006, 2007, 2008, 2012, 2013) Florian Réveillon a pu collecter beaucoup de matériel, et a travaillé dans le cadre de son Master, sur la génétique des populations d'*Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873) en Guyane Française et au Brésil (Réveillon, 2013). Il est à noter que malgré une très grande diversité de micro-habitats, seulement trois espèces sont connues sur ce territoire. Une quatrième y est très fréquente, et n'était pas décrite dans la littérature: *Heterophrynus alces* Pocock, 1902. De nombreuses découvertes sont donc à prévoir sur ce territoire. Une clé de détermination ainsi que des considérations écologiques seront précisées afin de pouvoir faire le point sur les connaissances actuelles de cet ordre en Guyane Française.

Matériel et méthodes

Les photographies présentées ont été réalisées par Florian Réveillon avec un Eos 5DII Canon DSLR utilisant un objectif 100 mm macro F/2.8 L IS UMS Canon, ainsi qu'un flash 580 EXII Canon Cobra. Les termes employés suivent les

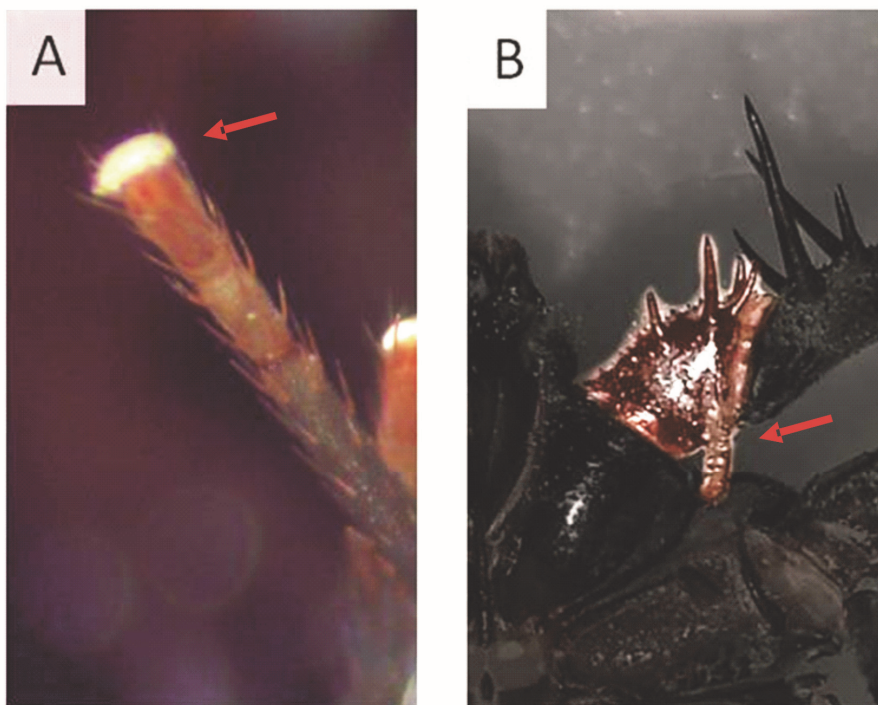


Fig. 1: A: extrémité des tarsi montrant les pulvilli, très développés chez les *Charinus*; B: vue ventrale du trochanter d'*Heterophrynus* montrant l'apophyse dirigée vers l'arrière.

désignations de Weygoldt (2000), *i. e.* les épines du tibia du pédipalpe sont comptés de la plus distale à la plus proximale et de proximale à distale pour le fémur. Les épines situées sur la face ventrale sont notées en chiffres Romains, tandis que celles situées sur la partie dorsale, sont notées en chiffres Arabes. La première lettre du nom du segment est placée après le numéro d'épine. Les termes employés pour décrire la sculpture de l'exosquelette se réfèrent à la publication d'Harris (1979). Toutes les étiquettes sont rédigées au format Verbatim.

Institutions:

CFR: Collection de Florian Réveillon, Saint-Valérien, France.

CPOM: Collection de Pierre-Olivier Maquart, Sainte-Hermine, France.

CUR: Collection de l'Université de Rennes 1, Rennes, France.

CGRETIA: Collection du Gretia (Groupe d'Etude des Invertébrés Armoriciens), Rennes, France.

Systématique et bionomie

Le genre *Heterophrynus* est caractérisé par la présence de trois épines distales nettes sur les tibias des pédipalpes (Fig. 2B, F) ainsi que –ventralement– par la présence d'une apophyse projetée vers l'arrière sur le trochanter du pédipalpe (Fig. 1B). Ce genre Sud-Américain, est constitué de 16 espèces distribuées depuis la forêt Amazonienne, jusqu'à la côte Pacifique, en passant par les forêts Andines (Giupponi & Kury, 2013). Habituellement de grande taille, l'envergure des pattes antenniformes –chez *Heterophrynus longicornis*– peut dépasser les 60 centimètres. Le dimorphisme sexuel est caractérisé chez certaines espèces par une élongation des pédipalpes du mâle par rapport à ceux de la femelle chez les gros individus, cependant, la forme des plaques génitales reste le meilleur moyen de sexer ces arachnides (Fig. 2C, D, G, H). Leur grande taille peut leur permettre de chasser des grosses

proies telles que des petits mammifères voir de pécher comme cela a été montré chez *H. cheiracanthus* (Ladle & Velander, 2003), ce comportement semble commun aux Amblypyges de grande taille, dont l'alimentation est souvent opportuniste. L'un des auteurs élevant *Damon medius* (Herbst, 1797), un Amblypyge Togolais, a pu observer ce comportement en captivité: l'amblypyge pêchait régulièrement les guppies qui étaient introduits dans son aqua-terrarium (Maquart P.O., Pers. Comm.).

Le genre *Charinus* est caractérisé par la présence de pulvilli très développés à l'extrémité de ses tarsi (Fig. 1A) ainsi qu'une petite taille (5-15mm). Alors que le plateau Guyanais abrite 4 espèces, seules *C. bromeliaea* Jocque & Giupponi, 2012 et *C. sillami* Réveillon & Maquart, 2015 ont été décrites de Guyane Française. Le dimorphisme sexuel est très faible au niveau des plaques génitales, mais peut être particulièrement prononcé sur les pédipalpes, notamment chez *C. sillami*, où celles du mâle sont beaucoup plus allongées que celles de la femelle (Fig. 3A, B). La majorité des individus de *C. bromeliaea* ont été trouvés dans des broméliacées du genre *Achmea*, cependant, d'autres individus ont été trouvés dans la litière grâce à l'utilisation de pièges barbers (Courtial C. com. pers.). *C. sillami* a été capturé à l'intérieur de termitières de *Neocapritermes taracua* Krishna & Araujo, 1968, d'*Embiratermes neotenicus* (Holmgren, 1906) et de *Spinitermes sp* (Isoptera, Termitidae). L'espèce n'a pu être étudiée que sur la base de quelques individus, Il serait donc hâtif de conclure qu'elle soit exclusivement termitophile. Au vue de la forte spéciation pouvant avoir lieu dans ce genre – connu pour exploiter de nombreux micro-habitats tels que la litière forestière, les grottes, voire l'intérieur des fourmilières (Weygoldt, 2000; Miranda & Giupponi, 2011). Il est fort probable que d'autres espèces soient présentes sur ce territoire.

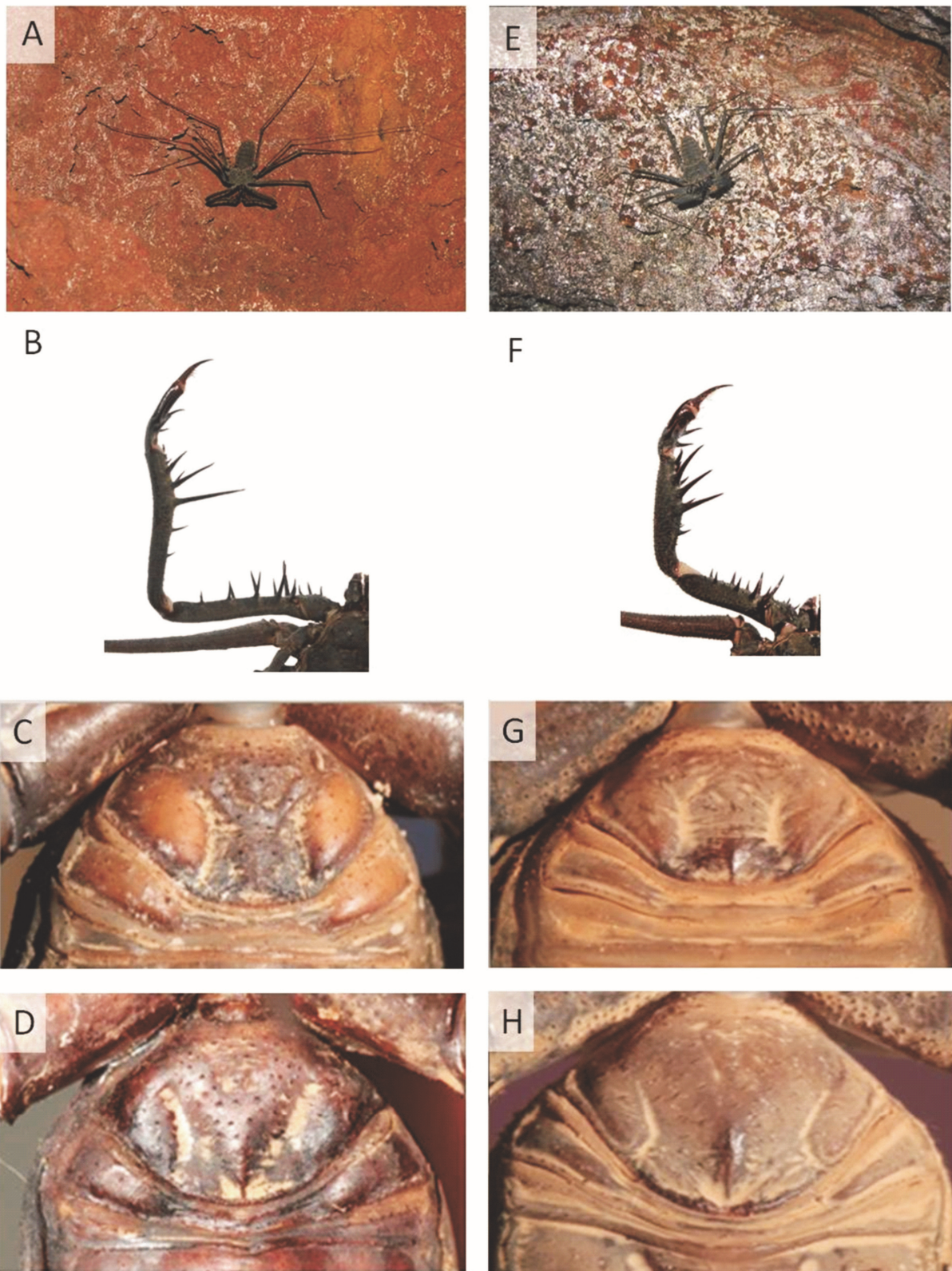


Fig. 2: A–D: *Heterophrynus longicornis*: A: habitus femelle; B: pédipalpe male; C: plaque génitale femelle, vue ventrale; D: plaque génitale male, vue ventrale; E–H: *Heterophrynus alces*: E: habitus femelle; F: pédipalpe male; G: plaque génitale femelle, vue ventrale; H: plaque génitale male, vue ventrale.

Clé de détermination des espèces Guyanaises:

1. Pattes marcheuses possédant des puvilli imposants à l'extrémité des tarsi (Fig.1A); Trochanters des pédipalpes ne possédant pas une apophyse ventrale dirigée vers le côté postérieur; petite taille 2
- Pattes marcheuses ne possédant pas de puvilli; Trochanters des pédipalpes possédant une apophyse ventrale dirigée vers le côté postérieur (Fig.1B); grande taille..... 3

2. Tibia du pédipalpe avec 5 épines sur la partie dorsale; Disitibia de la patte IV avec 14 trichobothries *C. bromeliae*
- Tibia du pédipalpe avec 4 épines sur la partie dorsale, avec présence d'un tubercule sétifère; Disitibia de la patte IV avec 16 trichobothries sur la face dorsale; Tibia du pédipalpe plus grand que la largeur du céphalothorax *C. sillami*
3. Pédipalpes allongés; partie dorsale du tibia du pédipalpe possédant 7 épines, dont deux secondaires précédant les 3 grandes épines primaires coté proximal; partie dorsale du fémur du pédipalpe avec 5 épines *H. longicornis*
- Pédipalpes trapus; partie dorsale du tibia du pédipalpe possédant 6 épines, dont une secondaire précédant les trois grandes épines primaires coté proximal; partie dorsale du fémur du pédipalpe avec 4 épines *H. alces*

Heterophrynus alces Pocock, 1902

REFERENCE ORIGINALE: POCK, R.I. 1902. A contribution to the systematic of the Pedipalpi. *Annals and Magazine of Natural History* (7)9: 157–165.

MATERIEL EXAMINE: 3 ♂♂, 3 ♀♀: Guyane Française, Réserve de la Trinité, Crique Aya, 22/X/2009 [CUR]; 1 ♂♂: Guyane Française, Cacao, bouche de canalisation, chemin de la source, 2012 [CFR].

BREVE DESCRIPTION: Amblypyge trapue, de grande taille (céphalothorax pouvant mesurer jusqu'à 10mm de longueur chez les spécimens adultes) (Fig. 2E). **Pédipalpes** courts et robustes (Fig. 2F); **Trochanter:** 3 grandes épines sur la marge antéro-ventrale, 1 épine sur la marge antéro-dorsale, et une apophyse dirigée vers l'arrière sur la face ventrale; **Fémur:** 4 épines sur la marge antéro-dorsale, la proximale est trifide, présence de 6 épines sur la marge antéro-ventrale, la FII étant nettement plus courte que la FI et la FIII, et étant situé au-dessus de la marge antéro-ventrale; **Tibia:** 6 épines sur la marge antéro-dorsale, 2 sont présentes sur la partie distal des 3 épines primaires, et 1 sur la partie proximal, présence de 6 épines sur la marge antéro-ventrale, la TV est très réduite en taille; **Basitarse:** 2 grandes épines dorsales, suivies par 1 petite, présence de 2 épines ventrales; **Distitarse:** griffe terminale soudée, présence d'une épine au-dessus de l'organe de nettoyage, ainsi qu'une ligne de soies sur sa marge ventrale, présence de nombreuses soies sur les marges antéro-dorsales et antéro-ventrales, allant de la base du distitarse jusqu'à quasiment l'apex de la griffe terminale; **Céphalothorax:** légèrement plus large que long, convexe sur sa partie antérieure, concave sur sa postérieure. 3 globes oculaires, le médian avec 2 yeux, les latéraux avec 3 yeux chacun; **Sternum:** seul le tritosternum est sclérifiées, et est en forme d'épine projetée vers l'avant, il comporte de nombreuses soies. **Pattes:** **Patte IV, basitibia:** divisé en 3 pseudo articles, une trichobothrie (bt) sur le dernier pseudo article; **distitibia:** possède 25 trichobothries (1 bf, 2 bc, 1 sbf, 1 stf, 8 sf, 9 sc, 1 tm, 1 tf, 1 tc).

REPARTITION: Brésil, Guyana, Suriname, Guyane Française **Nov. Loc.** (Guipponi & Kury, 2013, Harvey, 2003)

BIONOMIE: Durant la nuit, cette espèce se trouve préférentiellement dans les grottes ou sur les arbres dans une zone comprise entre 0,2 et 1 mètre au-dessus du sol. Lorsqu'elle est dérangée, elle part souvent se réfugier dans une crevasse, voir

sous les feuilles dans la litière. Durant la journée, elle se cache dans les crevasses de l'arbre, derrière des écorces, ou dans des arbres creux. Lorsqu'elle occupe des arbres sains, on peut la trouver sous les feuilles de la litière, voir sous la base des racines. Généralement, un arbre n'est occupé que par un individu, mais les deux sexes peuvent être rencontrés sur le même arbre de façon occasionnelle (Weygoldt, 1977). Cette espèce semble présente sur tout le territoire Guyanais, essentiellement en sous-bois. Les individus peuvent rester sur le même tronc pendant plusieurs semaines voire plusieurs mois (Weygoldt, 2002). Le dimorphisme sexuel est présenté en Fig. 2G, H.

Heterophrynus longicornis (Butler, 1873)

REFERENCE ORIGINALE: BUTLER, A.G. 1873. A monographic revision of the genus *Phrynus*, with descriptions of four remarkable new species. *Annals and Magazine of Natural History* (4) 12: 117–125.

MATERIEL EXAMINE: 1 ♂: Guyane Française, Saint Laurent du Maroni, 18/VII/2007, Chasse à vue de nuit [CPOM]; 1 ♀: Guyane Française, Montagne de Kaw, Grotte de la scierie, VII/1991; 2 ♂♂ 4 juvéniles: Guyane Française, Saint Elie, Sinnamary, P.K.16, 1997 [CUR]; 2 ♀♀, 1 ♂: Guyane Française, Montagne de Kaw, Grotte de la scierie, 2007 [CFR].

BREVE DESCRIPTION: Amblypyge de taille imposante (céphalothorax pouvant mesurer jusqu'à 14mm de longueur chez les spécimens adultes) (Fig. 2A). **Pédipalpes** allongés (Fig. 2E); **Trochanter:** 3 grandes épines sur la marge antéro-ventrale, 1 épine sur la marge antéro-dorsale, et une apophyse dirigée vers l'arrière sur la face ventrale; **Fémur:** 5 épines sur la marge antéro-dorsale, la proximale étant bifide, 5 épines sur la marge antéro-ventrale; **Tibia:** 7 épines sur la marge antéro-dorsale, 2 sont situées du côté distal des 3 épines primaires, et 2 du côté proximal, présence de 6 épines sur la marge antéro-ventrale; **Basitarse:** 2 grandes épines dorsales et 2 épines ventrales; **Distitarse:** griffe terminale soudée, présence de lignes de soies sur les marges dorsale et ventrale de l'organe de nettoyage, nombreuses soies sur les marges antéro-dorsale et antéro-ventrale, allant de la base du distitarse jusqu'à quasiment l'apex de la griffe terminale; **Céphalothorax:** légèrement plus large que long, convexe sur sa partie antérieure, concave sur sa partie postérieure. 3 globes oculaires, le médian avec 2 yeux, les latéraux avec 3 yeux chacun; **Sternum:** en 3 parties sclérifiées, le tritosternum est en forme d'épine projetée vers l'avant, comportant de nombreuses soies, les deux autres parties sont de petite taille, la partie médiane est divisée en deux dans le sens de la longueur, la dernière partie est en un seul morceau. **Pattes:** **Patte IV, basitibia:** divisé en 3 pseudo articles, et possède une trichobothrie (bt) sur le dernier pseudo-article; **distitibia:** 26 trichobothries (1 bf, 1 bc, 1 sbf, 1 sbc, 9 sf, 10 sc, 1 tm, 1 tf, 1 tc).

REPARTITION: Brésil, Guyane Française (Guipponi & Kury, 2013; Harvey 2003)

BIONOMIE: Cette espèce occupe généralement, dans les grottes ou sur les arbres, une strate comprise entre 1.5 et 2 mètres au-dessus du sol. Dans la plupart des cas, l'arbre est partagé par les deux sexes, qui se tolèrent très bien. De même les juvéniles peuvent coexister avec les parents sans craindre le cannibalisme qui n'apparaît que très rarement. Certains gros arbres peuvent même être colonisés par plusieurs spécimens. La circonférence de l'arbre est souvent

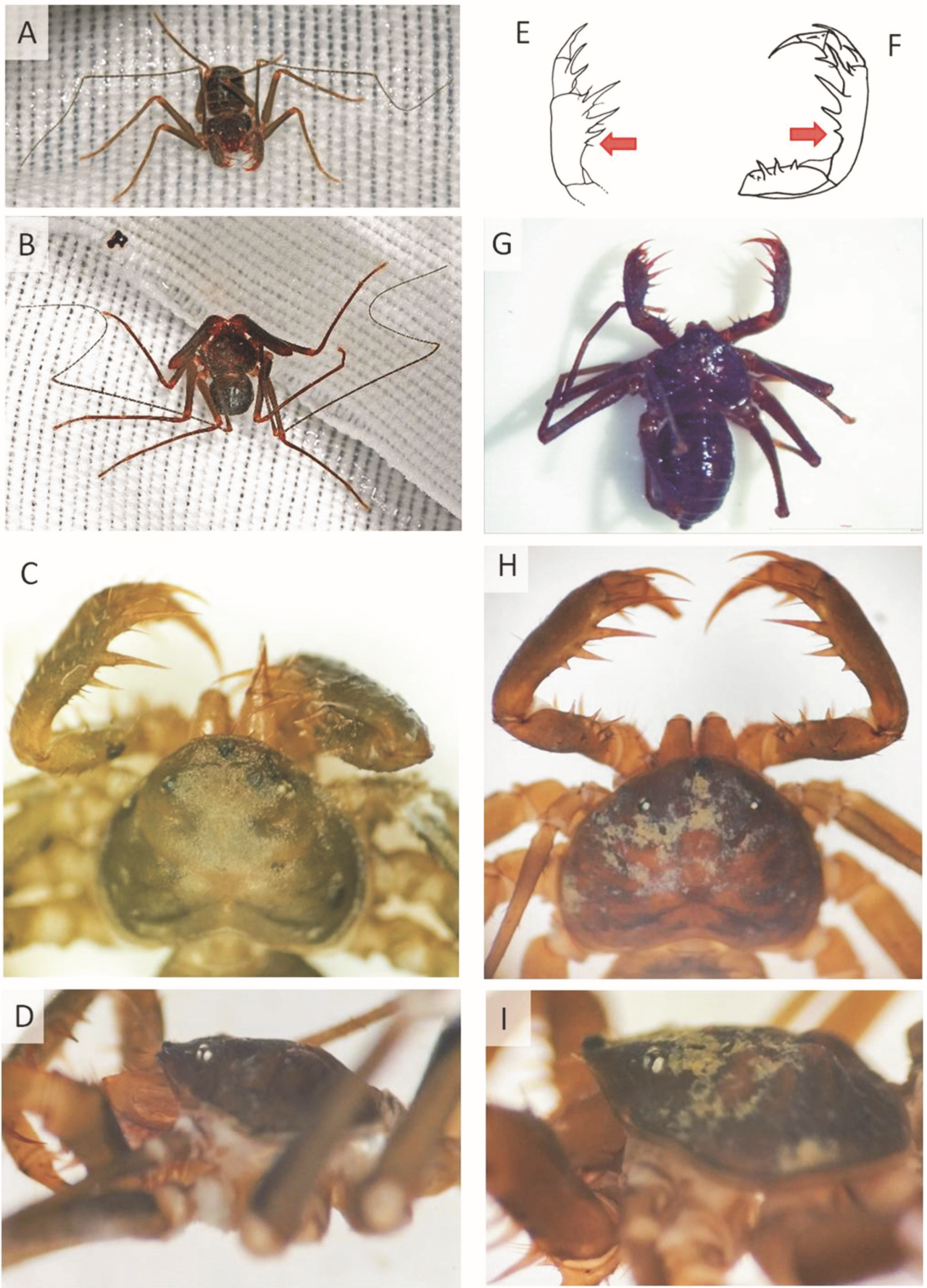


Fig 3: A–E: *Charinus sillami*: A: habitus femelle; B: habitus male; C: céphalothorax et pédipalpes, vue dorsale; D: céphalothorax, vue latérale; E: pédipalpe gauche, tibia, métatarse et tarse, vue dorsale; F–I: *Charinus bromeliaea*: F: pédipalpe droit, vue dorsale; G: habitus femelle; H: céphalothorax et pédipalpes, vue dorsale; I: céphalothorax, vue latérale. Les flèches indiquent le tubercule sétifère typique de *C. sillami* et l'épine chez *C. bromeliaea*.

corrélée positivement à la taille des individus (Dias & Machado, 2007). Les Amblypyges se trouvent fréquemment aussi bien dans le cœur de la forêt que sur les bordures forestières. D'après Carvalho *et al.* (2012) *H. longicornis* préfère les arbres d'un diamètre compris entre 10 et 50 cm, hébergeant souvent une termitière. Certains spécimens peuvent utiliser les terriers des petits mammifères situés à la base de l'arbre pour se cacher durant la journée. Lorsqu'ils se cachent dans une cavité, ils se tiennent généralement près de l'entrée et peuvent ainsi –avec leurs pattes antenniformes– contrôler l'accès de l'entrée de leur cachette. S'ils viennent à être dérangés, ils n'iront jamais se cacher dans une crevasse contrairement à *H. alces*, mais iront se loger au plus profond de la cavité. (Weygoldt, 1977). Tout comme *H. alces*, les individus peuvent rester sur le même tronc pendant plusieurs semaines voire plusieurs mois (Weygoldt, 2002). Le dimorphisme sexuel des plaques génitales est présenté en Fig. 2C, D.

***Charinus bromeliaea* Jocque & Guipponi, 2012**

REFERENCE ORIGINALE: JOCQUE M. & GIUPPONI A.P. DE L. 2012. *Charinus bromeliae* sp. n. (Amblypygi: Charinidae); a new species of bromeliad inhabiting whip spider from French Guyana. *Zootaxa*, 3158: 53-59.

MATERIEL EXAMINE: 1♀: Guyane Française, Réserve Nationale de la Trinité, Crique Aya, 21-22/X/2009, pitfall trap, Courtial C., Pétillon J. [CGRETIA]. Conservée en alcool à 70°.

BREVE DESCRIPTION: amblypyge de très petite taille, (céphalothorax pouvant mesurer jusqu'à 2,12mm chez les spécimens adultes) (Fig. 3G). **Pédipalpes** courts et robustes (Fig. 3H); **Fémur:** Porte 2 ou 3 épines dorsalement (I>II>III), épine basale presque 2 fois plus grande que celle du milieu, qui est elle-même 2 fois plus grande que l'épine distale. Ventralement il porte 3 épines (I>II>III), l'épine basale est recourbée vers l'intérieur et considérablement plus longue que l'épine médiane, l'épine distale fait la moitié de l'épine médiane. **Tibia:** porte 5 épines dorsales I<II>III>IV>V; l'épine IV fait 1/3 de l'épine III, l'épine V fait environ 1/3 de l'épine IV. **Basitarse:** porte 2 grosses épines dorsales, l'épine distale est légèrement plus longue que la basale; ventralement, il comporte 2 petites épines, l'apicale faisant environ 1/4 de l'épine proximale dorsale; **Distitarse:** long, avec 2 épines incurvées dans sa moitié basale, l'épine basale fait 2/3 de la distale et elle fait 1/4 de la taille du distitarse; **Céphalothorax:** aplatis, plus large que long (ratio légèrement supérieur à 4/5) avec une dépression postérieure (opposée aux yeux tuberculaires médians) de laquelle un fin sillon médian commence et fini dans une dépression entre la paire bosselée en arrière du tubercule oculaire (Fig. 3I). Les coins de la marge antérieure s'étendent vers l'arrière en une partie large et arrondie, les yeux médians et latéraux sont réduits par rapport à la moyenne du genre. Le processus frontal est très développé, plus long que large avec un apex émoussé; **Sternum:** constitué de 3 parties sclérosées: tritosternum avec une base ronde projeté antérieurement entre les coxa des palpes, en un tubercule fourchu, légèrement 3 fois plus long que large, avec deux setae apicales, deux médianes et deux basales. La partie centrale est arrondie, convexe, et porte antérieurement 2 grosses setae, 2 setulae latéralement et une postérieurement; Le troisième sclérite est arrondi et convexe, légèrement plus petit –ou aussi gros– que le second sclérite, avec 2 grosses setae positionnées centralement. **Chélicère:** porte 4 dents internes: la

dent distale est bifide, la première extrémité est plus large que la seconde, la quatrième est deux fois plus long que les autres, et beaucoup plus large; la taille relative est comme suit (de l'extrémité à la base): IV>Ia>Ib>III=II. **Pattes:** présence de pulvilli à l'extrémité des pattes II, III et IV; **Patte IV, basitibia:** avec 2 pseudo-articles, 1 trichobothrie situé sur le dernier pseudoarticle; **distitibia:** avec 1 trichobothrie basale, 3 médianes et 11 trichobothries distales.

REPARTITION: Guyane Française, autour des Inselbergs (Jocque & Guipponi, 2012)

BIONOMIE: *Charinus bromeliaea* a été découverte dans des broméliacées à Savanne Roche Virginie et une cinquième femelle a été capturée par pitfall trap dans la réserve de la Trinité, à la crique Aya, également autour d'un inselberg. Cette espèce semble donc se trouver à la base des inselbergs, connus pour abriter une faune tout à fait particulière (Porembski & Barthlott, 2000). Il serait intéressant de poursuivre les efforts de capture autour de ces formations rocheuses particulières afin de pouvoir définir son aire de répartition exacte. Une étude approfondie de ses capacités de dispersion pourrait permettre potentiellement d'isoler différentes populations, voire différentes sous-espèces.

***Charinus sillami* Réveillon & Maquart, 2015**

REFERENCE ORIGINALE: REVEILLION F. & MAQUART P.O. 2015. A new species of *Charinus* Simon, 1892 (Amblypygi, Charinidae) from termites nest in French Guiana. *Zootaxa*, 4032 (2): 190-196. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.403.2.2.3>

MATERIEL EXAMINE: holotype ♀: Guyane Française, 97315, Barrage de Petit Saut, III/2013, Into a nest of *Neocapritermes taracua*. D. Sillam-Dussès leg. [Coll. *British Museum of Natural History*]. **Paratypes:** 1♀1♂ même datas que l'holotype. [Femelle coll. de l'*American Museum of Natural History*, Male coll. du *British Museum of Natural History*]. 1♀ même data que l'holotype mais trouvé dans un nid de *Spinitermes* sp [CPOM]. 1♀1♂ Guyane Française, 97315, Barrage de Petit Saut, III/2014, dans un nid d'*Embiratermes neotenicus*. [CFR].

BREVE DESCRIPTION: Amblypyge de très petite taille (céphalothorax pouvant mesurer jusqu'à 2,6 mm chez les spécimens adultes), (Fig. 3A, B). **Pédipalpes** courts et robustes (Fig. 3C); **Fémur:** porte dorsalement 3 épines (F1>F2>F3), épine médiane (F2) faisant presque les 3/4 de l'épine proximale (F1) et la distale (F3) fait 3/4 de l'épine médiane; ventralement avec 3 épines (FI>FII>FIII), l'épine ventrale, basale (FI) est incurvée vers l'intérieur et porte un setae, la seconde épine (FII) fait quasiment les 2/3 de l'épine basale, l'épine distale (FIII) est aussi longue que les 2/3 de l'épine médiane; un des paratypes femelles ainsi que l'un des males de la série typique portent une quatrième épine; **Tibia:** porte 4 épines dorsalement et un processus sétifère très prononcé, T1<T2>T3>T4; T1=1/4 T2, T3=3/4 T2, T4=1/2 T3; ventralement il porte 2 larges épines dont la taille décroît, TII=2/3 TI et suivies par un processus sétifère; **Basitarse:** porte dorsalement 2 larges épines avec l'épine basale faisant environ 2/3 de l'épine distale, il y a également une épine ventralement; **Distitarse:** long, dorsalement, porte des soies très denses et 2 épines, l'épine basale fait la moitié de la distale, la partie ventrale est inerme; **Céphalothorax:** se resserrant antérieurement, bordure antérieure du prosoma avec un aspect dentée, sillon périphérique bien défini, plus large dans sa partie postérieure

jusqu'aux yeux latéraux, puis continue en se resserrant antérieurement; la partie antérieure est légèrement bosselée, mais la partie postérieure possède une fovea très marquée, et encadrée par 2 grosses bosselures (Fig. 3D). La fovea est située au 1/3 basal du céphalothorax **Sternum**: consiste en 3 parties sclérifiées, le tritosternum possède une base arrondie, et se projette antérieurement entre les coxa des pédipalpes and un tubercule fourchu, environ 3 fois plus long que large, avec 2 setae apicales, deux médianes et deux basales; la pièce médiane fait les 2/3 du tritosternum, est arrondie et convexe, et possède antérieurement 2 setae, 2 setulae latéralement et une postérieurement; le troisième sclérite est arrondi et convexe, et fait la même taille que le second sclérite, avec deux larges setae en son centre. **Chélicère**: Porte 4 dents internes, la dent proximale est très large (2 fois plus large que longue), 2 dents médianes fines –ressemblant à des épines- d'environ la moitié de la taille de la dent proximale; la dent distale fait environ 2/3 de la dent proximale, est bifide, et sa pointe distale est large. **Pattes**: présence de pulvilli à l'extrémité des pattes II, III et IV; **Patte IV**, **basitibia**: divisé en 2 pseudo-articles, avec une trichobothrie sur le premier pseudo-article, et un sur le dernier; **distitibia**: 3 trichobothries basales et 13 distales (*sf* avec 5 trichobothries, *Sc* avec 5, et 3 sur les segments *ff*, *tm*, et *tc*).

REPARTITION: Guyane Française, dans des nids de termites (Réveillon & Maquart, 2015).

BIONOMIE: L'espèce a été décrite à partir de 6 spécimens capturés à l'intérieur de termitières de *Spinitermes sp* et de *Neocapritermes taracua*. Les données sont pour l'instant trop maigres pour conclure que l'espèce serait strictement termitophile (Réveillon & Maquart, 2015). La seule autre espèce d'amblypyge termitophile connue, *Paracharon caecus* Hansen, 1921, décrite uniquement de Guinée-Bissau, présente des adaptations évolutives fortes: elle est totalement aveugle, et tandis qu'elle est très trapue, ses pédipalpes sont extrêmement poilus.

Discussion

La Guyane Française reste un territoire peu prospecté, néanmoins de récents efforts entomologiques ont été mis en place pour promouvoir l'étude de sa biodiversité, nous pouvons citer par exemple la création de la SEAG (Société Entomologique Antilles-Guyane) en avril 2007 qui œuvre dans ce domaine. De nombreux efforts de prospections –en particulier autour de milieux spécifiques tels que des inselbergs- mais également des études morphométriques, phylogéniques et comportementales sont encore à réaliser afin d'enrichir les connaissances autour de cet ordre fascinant sur le territoire Guyanais.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Cyril Courtial du GRETIA, sans qui ils n'auraient pu examiner le spécimen mâle de *Charinus bromeliaea* ainsi que leur fournir de précieuses données concernant le spécimen. Ils tiennent également à remercier Dr Julien Pétilion pour leur avoir permis d'examiner des spécimens d'amblypyges capturés en Guyane Française, et stockés dans les collections de l'Université de Rennes Les auteurs tiennent également à remercier les rapporteurs pour leur relecture et commentaires constructifs.

Bibliographie

- BAPTISTA, R.L.C. & A.P. DE L. GUIPPONNI 2002. A new troglomorphic *Charinus* from Brazil (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Revista Iberica de Aracnologia*, **8**: 105-110. Available on: www.sea-entomologia.org
- CARVALHO, L.S., J.O. GOMES, N.F. LO-MAN-HUNG & S. NECKEL 2012. Microhabitat use and intraspecific associations in the whip spider *Heterophrymus longicornis* (Arachnida: Amblypygi) in the forest fragments formed by the Tucuruí Dam lake, Parà, Brazil. *Journal of Natural History*, **46**: 1263-1272.
- COKENDOLPHER, J. & W.D. SISSOM 2001. A new troglitic *Paraphrymus* from Oaxaca, Mexico (Amblypygi, Phryniidae). *Texas Memorial Museum, Speleological Monographs*. 5. Pp: 17-23.
- DELLE CAVE, L., A. GARDNER & P. WEYGOLDT 2009. A new troglomorphic whip spider of the genus *Charinus* from the Sultanate of Oman (Amblypygi: Charinidae). *Fauna of Arabia*, **24**. Pp: 129-134.
- DIAS S. C. & G. MACHADO 2007. Microhabitats use by the whip spider *Heterophrymus longicornis* (Amblypygi, Phryniidae) in central amazon. *The Journal of Arachnology*, **34**: 540-544.
- GIUPPONI A.P.D. & A. KURY 2013. Two new species of *Heterophrymus* Pocock, 1894 from Colombia with distribution notes and a new synonymy (Arachnida: Amblypygi: Phryniidae). *Zootaxa*, **3647**(2): 329-342.
- HARRIS, R.A. 1979. A glossary of surface sculpturing. *Occasional papers in entomology*, **28**: 1-31.
- HARVEY, M.S. 2003. *Catalogue of the smaller arachnid orders of the world, Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae*. CSIRO Publishing, Collingwood, Vic., 385 pp.
- JOCQUE, M. & A.P. DE L. GIUPPONI 2012. *Charinus bromeliaea* sp. n. (Amblypygi: Charinidae); a new species of bromeliad inhabiting whip spider from French Guyana. *Zootaxa*, **3158**: 53-59.
- LADLE, R.J. & K. VELANDER 2003. Fishing behavior in a giant whip spider. *The Journal of Arachnology*, **31**: 154-156.
- MIRANDA, (DE) G.S. & A.P.D. GUIPPONI 2011. A new synanthropic species of *Charnius* Simon, 1892 from Brazilian Amazonia and notes on the genus (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Zootaxa*, **2980**: 61-68.
- REVEILLION, F. 2013. Variation du dimorphisme sexuel en fonction du microhabitat chez les amblypyges du genre *Heterophrymus*. Rapport de Master 2. Université de Dijon, France. 43 pp.
- REVEILLION F. & P.O. MAQUART 2015. A new species of *Charinus* Simon, 1892 (Amblypygi, Charinidae) from termites nest in French Guiana. *Zootaxa*, **4032**(2): 190-196. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4032.2.3>
- POREMBSKI S. & W. BARTHLOTT 2000. *Inselbergs. Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer. Berlin. Germany.
- WEYGOLDT, P. 1977. Coexistence of two species of whip spiders (genus *Heterophrymus*) in the neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi). *Oecologia*, **27**: 363-370.
- WEYGOLDT, P. 2000. *Whip spider (Chelicerata: Amblypygi), Their Biology, Morphology and Systematics*. Apollo Books. Stensstrup, Denmark.
- WEYGOLDT, P. 2002. Chapter 4.2: Amblypygi in *Amazonian arachnida and myriapoda*. 293-302. Editor: Joachim Adis. Pensoft publisher Sona Moscow.

New distribution records for African whip spiders (Arachnida: Amblypygi)

P.O. Maquart^{1*}, F. Réveillon², L. Prendini³, M. Burger⁴, B.L. Fisher⁵ & S. van Noort^{6,7}

¹52 Chemin du Fief duMagny, 85210 Sainte Hermine, France

²CEREP, Conservation des Musées de Sens, 5 Rue Rigault, 89100 Sens, France

³American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street New York, NY 10024-5192, U.S.A.

⁴Biodiversity and Conservation Biology Department, University of the Western Cape, Private Bag X17, Bellville, 7535 South Africa

⁵Department of Entomology, California Academy of Sciences, Golden Gate Park, 55 Music Concourse Drive, San Francisco, CA, 94118, U.S.A.

⁶Department of Natural History, Iziko South African Museum, P.O. Box 61, Cape Town, 8000 South Africa

⁷Department of Biological Sciences, University of Cape Town, Private Bag X3, Rondebosch, 7701 South Africa

During a biodiversity survey of Monts Doudou in southwestern Gabon in February and March 2000 (Fisher 2004), a female whip spider (Amblypygi), *Phrynichus exophthalmus* Whittick, 1940, carrying her offspring (Fig. 1) was collected. It is the first record of this species from Gabon. The species is widespread in central Africa and has been recorded from Cameroon (type locality), the Democratic Republic of Congo, Kenya, the Republic of Congo, Rwanda, and Tanzania (Weygoldt 1998; Harvey 2003). A juvenile male, deposited in the collection of the California Academy of Sciences (CASC), was

*Author for correspondence. E-mail: pierreoliviermaquart@yahoo.fr

collected from Angola (Caconda). This new record indicates that the distribution of this species extends farther south. However, a single record from South Africa, deposited in the collection of the South African Museum (SAMC) remains dubious (Weygoldt 1998).

The other species known from Gabon, *Damon johnstonii*, is a common central African species. It is known from Cameroon (type locality), the Democratic Republic of Congo, Equatorial Guinea (including Bioko Island), Gabon, southern Nigeria, and the Republic of Congo (Weygoldt 1999; Harvey 2003; Prendini *et al.* 2005). It is newly



Fig. 1. *Phrynichus exophthalmus* female carrying offspring, from the Réserve des Monts Doudou, Ogooué-Maritime Province, Gabon. (Photograph: S. van Noort.)

reported from the Central African Republic based on a specimen collected during an expedition to the Parc National Dzanga-Ndoki in the Sangha-Mbaéré Prefecture.

Material examined

Phrynychus exophthalmus Whittick, 1940. ANGOLA: Caconda, 2 mi. N, 7.XII.1966, 1650 m, E.S. Ross & K. Lorenzen, 1 juv. ♂ (CASC CASENT 9057869). GABON: Province de l'Ogooué-Maritime: Réserve des Monts Doudou: Monts Doudou, 24.3 km 307° NW Doussala, 02°13.35'S 10°24.35'E, 350 m, 05/03/2000, M. Burger, lowland rainforest next to stream on tree trunk at night, 1♀ (SAMC C6596). DEMOCRATIC REPUBLIC OF CONGO: Walikale, 39 km S, 25.XII.1957, 700 m, E.S. Ross & R.E. Leech, 1♂ (CASC CASENT 9057879).

Damon johnstonii (Pocock, 1894). CENTRAL AFRICAN REPUBLIC: Prefecture Sangha-Mbaéré: Bayanga, 02°54'42"N 16°15'36"E, 20.V.2001, B.L. Fisher, 340 m, disturbed rainforest, ECD34 on low vegetation, 1♂ (CASC CASENT 9057889); Réserve Spéciale de Forêt Dense de Dzanga-Sangha: 12.7 km 326° NW Bayanga, 03°00.27'N 16°11.55'E, 420 m, 10–11.V.2001, B.L. Fisher, lowland rainforest, 1♀, 44 first instars (CASC CASENT 9057873); EQUATORIAL GUINEA: Bioko, 8 km W Luba,

03°27'56"N 08°29'42"E, 14.X.1998, M. Boko, D.K. Dabney, R.W. Tomos, D. Ubick & J.V. Vindum, at night, 1♀ (CASC CASENT 9057985). GABON: Province du haut Ogooué: Ranch de la Lekabi, Grotte de Djibilong, 01°21'45"S 13°27'46"E, 5♂, 2♀ (F. Réveillon personal collection). REPUBLIC OF CONGO: Parc National d'Odzala: Domaine de chasse de Mbomo, Campement M'Boko, 00°36'N 14°54'E, 15.XII.1996, P. Deleporte, caught in toilets, 1♀ (P. Deleporte personal collection).

ACKNOWLEDGEMENTS

Fieldwork in the Central African Republic and Gabon was supported by WWF-US and WWF-CARPO. Collection and export permits for the Gabon Monts Doudou expedition in 2000 were granted by E.M. Kombila, Directeur de la Faune et de la Chasse, Libreville. The Ministers of Water, Forests and the Environment and the High Commissioners for tertiary Education and Research of the Central African Republic granted permission to conduct the survey and export the material as part of the WWF-US CAR expedition in 2001. We would also like to thank P. Deleporte who kindly allowed us to include material and data from his personal collection.

REFERENCES

- FISHER, B.L. (Ed.). 2004. *Monts Doudou, Gabon. A Floral and Faunal Inventory with Reference to Elevational Variation*. Memoirs of the California Academy of Sciences 28, California Academy of Sciences, San Francisco, CA, U.S.A.
- HARVEY, M.S. 2003. *Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- PRENDINI, L. WEYGOLDT, P. & WHEELER, W.C. 2005. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms, Diversity & Evolution* 5: 203–236
- WEYGOLDT, P. 1998. Revision of the species of *Phrynychus* Karsh, 1879 and *Euphrynychus* Weygoldt, 1995 (Chelicerata, Amblypygi). *Zoologica, Stuttgart* 47:1–65.
- WEYGOLDT, P. 1999. Revision of the genus *Damon* C.L. Koch, 1850 (Chelicerata: Amblypygi: Phrynychidae). *Zoologica, Stuttgart* 150: 1–45.

Accepted 28 August 2015

A NEW SPECIES OF *CHARON* (AMBLYPYGI: CHARONTIDAE) FROM ORCHID ISLAND (TAIWAN)

F. Réveillion¹ & P.O. Maquart^{1,2}

¹ Société d'Histoire Naturelle de l'Yonne, 59 rue de la république, 89150 St Valérien, France. florian.reveillion@sfr.fr

² 52 chemin du fief du magny, 85210 Sainte Hermine, France. pierreoliviermaquart@yahoo.fr

Abstract: Lanyu Island, also known as Orchid Island, is a small volcanic islet off the south-eastern coast of Taiwan. It is part of the Luzon volcanic arc and shares its floral kingdom with Luzon Island (Philippines). Lanyu, Lutaó Island and the south-eastern coast of Taiwan are a link between the Holarctic and Palearctic floral kingdoms. This particularity reflects on its fauna, which has a high endemism rate. A new species of *Charon* from Lanyu Island is herein described which differs from the other known species by the number of trichobothria on the distitibia of the leg IV and by the pedipalp spination. This record highlights the peculiar biota inhabiting Lanyu island and its closer links to the Luzon's arc rather than to Taiwan's main island.

Key words: Amblypygi, Charontidae, whip spiders, systematics, new species, Lanyu Island, Taiwan.

Una especie nueva de *Charon* (Amblypygi: Charontidae) de la Isla de las Orquídeas (Taiwán)

Resumen: La isla de Lanyu, también conocida como Isla de las Orquídeas, es un pequeño islote volcánico frente a la costa sur-este de Taiwán. Es parte del arco volcánico de Luzón y se inscribe en el mismo reino florístico que la isla de Luzón (Filipinas). Lanyu, la isla de Lutaó y la costa suroriental de Taiwán forman un nexo entre los reinos florísticos Holártico y Paleártico. Esta particularidad se refleja en su fauna, que tiene un alto número de endemismos. Aquí se describe una especie nueva de *Charon* de la isla de Lanyu, que difiere de las otras especies conocidas por el número de tricobotrios de las distitibias del cuarto par de patas y por la espinación de los pedipalpos. Esta especie ilustra la peculiaridad de la biocenosis de Lanyu y su conexión con el arco de Luzón, más estrecha que con la isla principal de Taiwán.

Palabras clave: Amblypygi, Charontidae, amblipigios, systematics, especie nueva, isla de Lanyu, Taiwán.

Taxonomy/Taxonomía: *Charon ambreae*, sp. n.

Introduction

Lanyu Island, also known as the Orchid island, is a small volcanic islet of 48.5 km² (Takhtajan 1986) off the Southeastern coast of Taiwan Island (Fig. 1). Lanyu and Lutaó Islands are separated from Taiwan by deep oceanic trenches, and the two islands plus the coastal range of Taiwan, represent the northern part of the Luzon volcanic arc.

Taiwan has two recognized floristic kingdoms: the southernmost portion (Hengchun peninsula) and two islets to the east of Taiwan (Lanyu and Lutaó), which belongs to the Paleotropical kingdom and the rest of Taiwan belonging to the Holarctic kingdom (Takhtajan 1986). The first group may be considered collectively to represent the eastern section of the zone of confluence between the so-called East Asian floristic region and the Malesian floristic region (Hsieh, 2002). Lanyu island, possesses the northernmost tropical forest in East Asia (Chen & Tso, 2004; Chao *et al.*, 2010). It is composed of a high proportion of tropical-related species (66–73%; Liu & Lin, 1978) and have relatively dense vegetation layer.

Previous expeditions focusing on the diversity of selected groups (mainly vertebrates and flowering plants), spider diversity (Chen & Tso, 2004; Yoshida *et al.*, 2000) and termites (Li *et al.*, 2008) have revealed that Orchid Island's fauna and flora contain components that are unseen in Taiwan but are common in the Philippines (Shen, 1998). During any of these expeditions, whip spiders were found, but were never studied (Rahmadi *et al.*, 2011).

In the Luzon archipelago, which main land is about 350 km off the Taiwanese coast, only *Sarax brachydactylus* (Simon, 1892) and *Charon grayi* (Gervais, 1842) are known (Harvey 2003; Rahmadi *et al.*, 2011).

The genus *Charon* consists of five species known in the Indo-Pacific Region (Harvey, 2003; Harvey & West, 1998; Rahmadi *et al.*, 2011). Three are known from Northern- and Northeastern Australia and Christmas island: *Charon gervaisi* Harvey & West, 1998, *Charon oenpelli* Harvey & West, 1998, and *Charon trebax* Harvey & West, 1998. *Charon forsteri* Dunn, 1949 is known from the Solomon islands and the fifth species, *Charon grayi* (Gervais, 1842) is known from Indonesia (Java, Maluku, Sumbawa), Malaysia, Palau, Papua New Guinea, Philippines, Singapore and Solomon islands (Harvey, 2003) and seems to be a species complex (Harvey & West, 1998; Weygoldt, 2002). As it was discussed in Harvey & West (1998), *Charon* species' need a detailed taxonomic and phylogenetic study, but the species described in the current contribution differs greatly enough, both morphologically and geographically, from the other known species of the genus to be described as new.

This new species appears to be very common on the island. Within 17 days, 4 specimens (in addition to the collected material) were observed on several locations (Fig. 4) (Bourgeois, com. pers. 2017). Specimens were observed in anthropic areas (restaurant wall, and old abandoned traditional habitations) as well as in the primary forest on large rocks.

Material and Methods

Pictures were taken with an EOS 5D II Canon DSLR and a 100 mm macro F/2.8 L IS UMS Canon lens, lightened with a 580 EXII Canon Cobra flash. The designation terms for the pedipalps segments follow Harvey and West (1998), i.e. coxa, trochanter, femur, patella, tibia and tarsus. The counting of

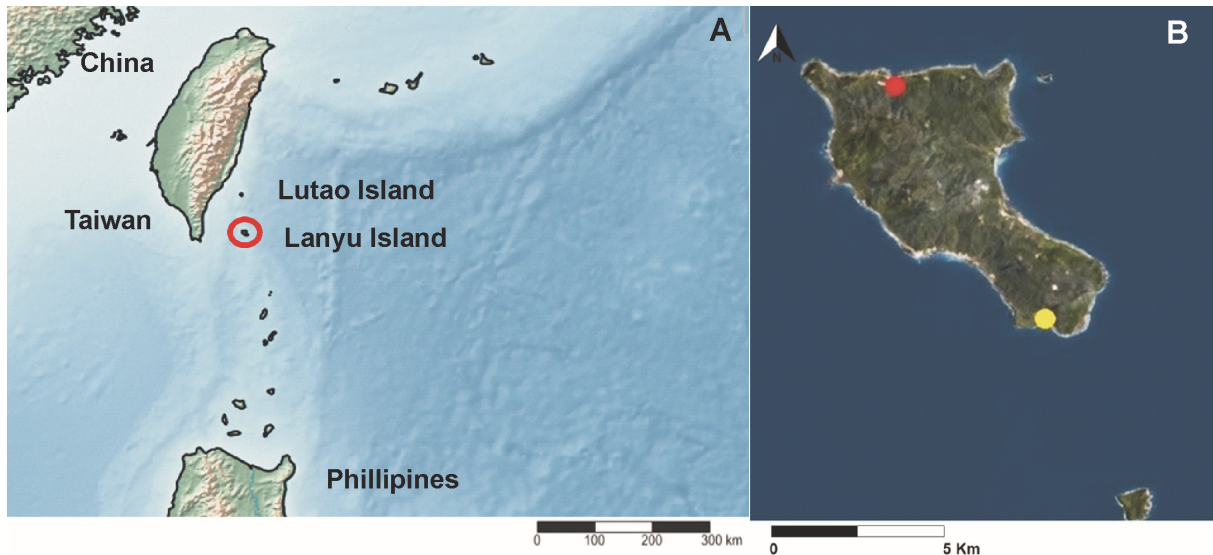


Fig.1A: Location of Lanyu Island in the Pacific Ocean. **1B:** Map of Lanyu Island with collecting sites. Holotype locality (yellow circle: 22°00'21.6"N, 121°34'52"E), paratype locality red circle (location: 22°04'46.5"N 121°31'54.8"E). Source: 1A, made with www.simplemappr.net. 1B, modified from Géoportail (<https://www.geoportail.gouv.fr/>).

spines follows Weygoldt (2000), *i. e.* the spines on the pedipalp patella are counted distally to proximally, and proximally to distally for the femur. Spermatophore organ names follows Giupponi & Kury (2013). Ventral spines are written in Roman numbers and dorsal spines in Arabic numbers. The first letter of the name of the segment is placed before the number of the spine. The surface sculpture follows the terms of Harris (1979). All labels were written in verbatim format, *i.e.* written as on the label.

The GPS coordinates were obtained using Google maps, and follows the WGS 84 system. All specimens are stored in 70% Alcohol, and held in the collections of the National Museum of Natural Science (NMNS) in Taiwan.

Results

Family Charontidae Simon, 1892

Genus *Charon* Karsh, 1879

GENUS DIAGNOSIS: Tarsi II-IV with arolium; Cleaning organ with a row of setae proximally, inner or median row of the chelicera bearing four denticules; Antero dorsal margin of the pedipalp tibia with two large spines of almost equal size followed distally by one spine (which can be reduced during post embryonic growth) and pedipalp tarsus undivided (Harvey & West 1998; Rahmadi *et al.* 2011; Weygoldt 2000)

KEY TO THE SPECIES OF *CHARON*:

1. Basitibia IV with three segments; distitibia IV with 20 trichobothria..... *Charon trebax* Harvey and West 1998
- Basitibia IV with four segments; distitibia IV with more than 20 trichobothria..... 2
2. Pedipalp tibia with two spines in its dorsal margin; distitibia IV with 22-25 trichobothria..... 3
- Pedipalp tibia with three spines in its dorsal margin; distitibia IV with more than 25 trichobothria..... 4
3. Pedipalp patella with four antero dorsal and four antero ventral large spines ; distitibia IV with 25 trichobothria. *Charon forsteri* (Dunn 1949)

- Pedipalp patella with five large antero dorsal and six large antero ventral spines ; distitibia IV with 22 trichobothria *Charon ambreae* n. sp.
- 4. Ventral margin of the pedipalp tibia with three spines; distitibia IV with 26 trichobothria; eyes reduced in size. *Charon oenpelli* Harvey & West 1998
- Ventral margin of the pedipalp tibia with two spines; distitibia IV with more than 30 trichobothria; well develop eyes 5
- 5. Pedipalp patella with eight antero dorsal spines and eight antero ventral spines ; distitibia IV with 36 trichobothria *Charon grayi* (Gervais 1842)
- Pedipalp patella with six antero dorsal spines and six antero ventral spines ; distitibia IV with 30..... *Charon gervaisi* Harvey & West 1998.

Charon ambreae sp. nov.

Fig. 2-4

DIAGNOSIS: *Charon ambreae* differs from all other species of the genus by having 22 trichobothria on the distitibia IV and by the presence of five major spines on the antero dorsal margin of the pedipalp patella. It differs from *C. grayi*, *C. gervaisi* and *C. trebax* by having two spines on the dorsal side of the pedipalp tibia, while the new species have three; and it differs from *C. oenpelli* by having two spines on the ventral side of its pedipalp tibia.

TYPE MATERIAL: Holotype: 1♂: Lanyu Island, 2015, 22°00'21.6'' N, 121°34'52'' E. Lee J.- D. *leg.* (NMNS). Paratype: 1♀: Lanyu Island, Terrace of a restaurant, 22°04'42.6"N 121°31'52.1"E, vi.2015, Bourgeois A. *leg.* (NMNS).

DESCRIPTION MALE HOLOTYPE, habitus in Figs. 2A and B. **Carapace:** reniform, eye tubercles black, median eyes and tubercle well developed; lateral eyes well developed. Anterior margin of carapace with 20 setae. Fovea deeply impressed, surrounded by round bumps. Fovea located at 1/3 of the carapace length; carapace granulated on the anterior part; from the fovea to the lateral eye tubercles granulated stripes separating well-defined smooth areas on the rest of the carapace.

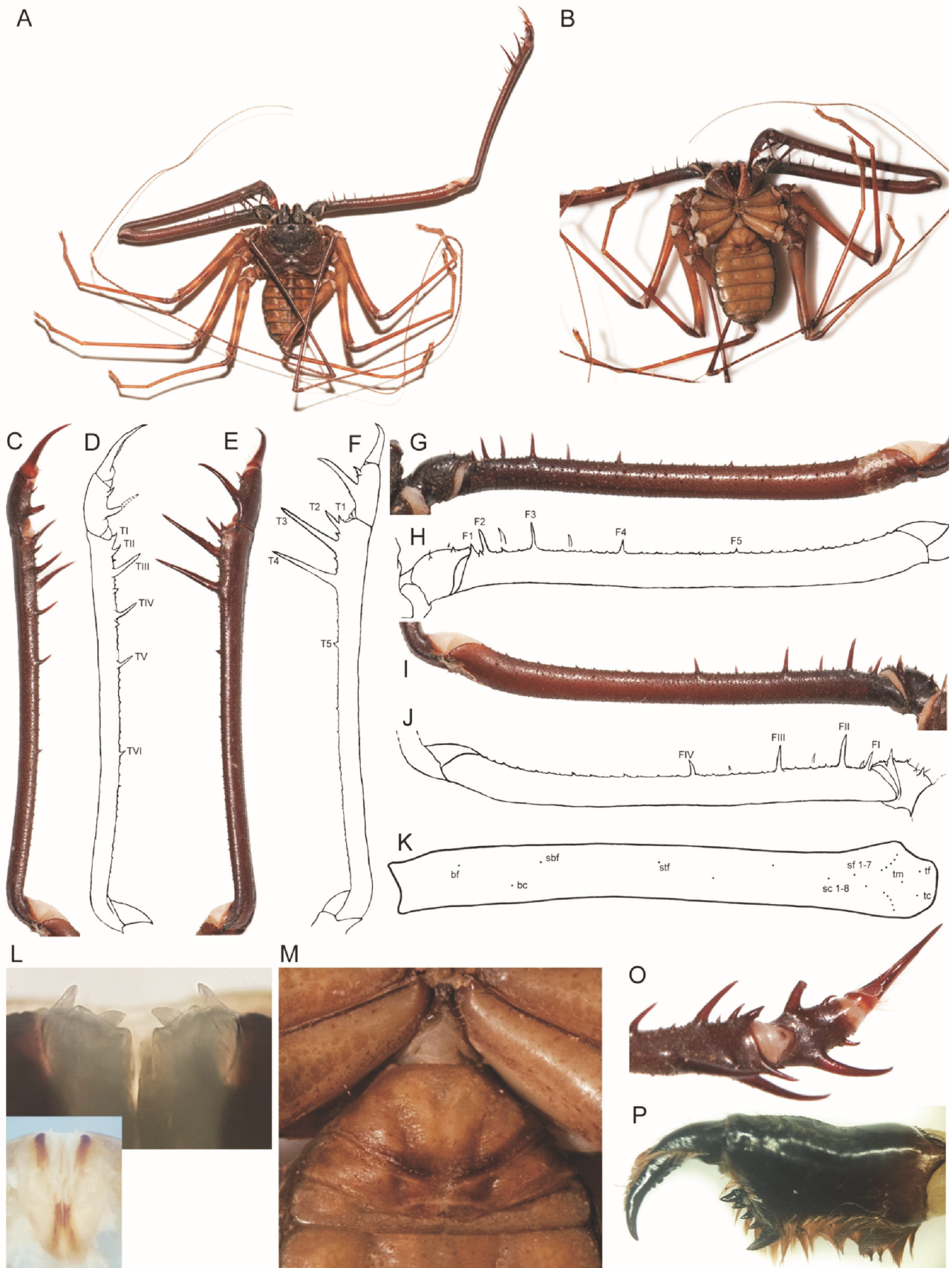


Fig. 2: male holotype: **A:** Habitus dorsal, **B:** Habitus ventral; **C – J:** right pedipalp: **C – F:** Tibia, metatarsus and tarsus: **C – D:** ventral side; **E – F:** Dorsal side; **G – J:** Femur: **G – H:** dorsal side; **I – J:** ventral side; **K:** distitibia of leg IV with details on the location of the trichothorie (dots); **L:** Male gonopods; **M:** details of second sternite; **O:** Pedipalp metatarsus, tarsus and claw, inner side; **P:** Chelicera.

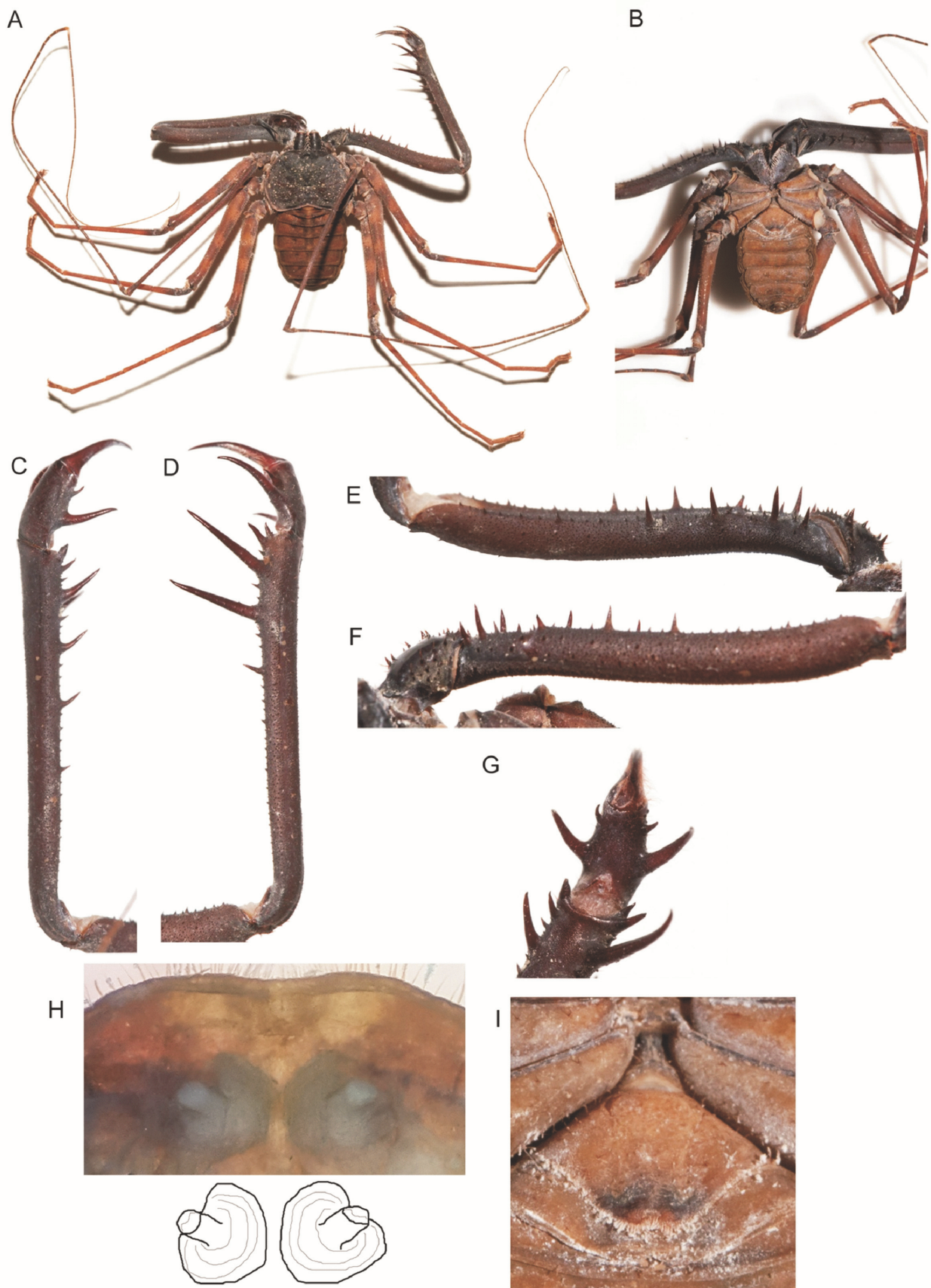


Fig. 3: Female paratype: Habitus, **A:** dorsal side; **B:** ventral side; **C – G:** right pedipalp: **C – D:** Tibia, metatarsus and tarsus: **C:** ventral side; **D:** Dorsal side; **E – F:** Femur: **E:** dorsal side; **F:** ventral side; **G:** Pedipalp metatarsus, tarsus and claw, inner side; **H:** Female gonopods; **I:** details of second sternite.

Fig. 4: Large female specimen observed on a rock escarpment at 3 meters high in the south of the Island. Picture courtesy of Alexis Bourgeois.



Sternum: tritosternum with a rounded base, projecting anteriorly between pedipalp coxa in an elongated, forked, tubercle a little over five times longer than wider, with many setae; second sternite about half the width of tritosternum, rounded, convex, anteriorly with two strong setae positioned centrally; third sternite rounded and convex, about the same size as second sternite, with two large setae positioned centrally.

Chelicera: basal segment: densely hairy on its anterior margin; bearing four internal teeth on antero lateral margin. Proximal tooth very large (about two times longer than wider), two median teeth – spine-like – about half size of proximal one; distal tooth about 2/3 of proximal tooth, trifid, with the median cusp larger. An external tooth on retro lateral margin, located in front of the distal internal tooth, measuring half of the median internal teeth, as long as wide (Fig. 2P). Claws bearing seven teeth. **Pedipalp:** Fig. 2 C-K. **Trochanter:** one spine and four spinelets on the antero ventral margin; one large spine and five spinelets on the latero ventral margin; four spinelets and four setiferous tubercles on the antero dorsal margin. **Femur:** Granulated, five major spines dorsally ($F2=F3>F1=F4>F5$); one little spine between F2 and F3 and many spinelets in between. Proximal spine F1 almost 1/2 the size of F2, distal spine F5 almost 1/2 the size of F4; ventrally bearing four large spines ($FII>FIII>FI>FIV$), presence of a fifth spine (FV) between the FIV and the distal margin, smaller spines at the base of FI and many spinelets; basal ventral spine (FI) almost 1/2 of second spine (FII); FIII almost 3/4 of FII, distal spine (FIV) around 1/2 of FIII, FI almost 3/4 of FIII.

Patella: Granulated, five dorsal large spines, one extra small spine between P2 and P3, and another between P3 and P4; many spinelets; primary spine P3 and P4 very large ($P5<P1<P2<P3=P4$; $TP5=3/4P1$, $P1=1/3 P2$, $P2=1/3 P3$); six large ventral spines ($PVI = 1/2 PI = PII$, $PI = 1/3 PIII$, $PIV = 1/2 PIII$, $PV = 2/3 PIV$) with an extra small spine between PII and PIII, and one between PIII and PIV; many spinelets. **Tibia:** bearing two dorsal spines, distal one bifid at the base; distal spine about 1/4 the proximal; two ventral spines, distal about 1/4 the proximal. **Tarsus:** elongate; dorsally densely hairy, including long setae above the cleaning organ; Ventral side of the distal claw densely hairy, inermous below the cleaning organ (Fig. 2O);

Abdomen: granulated and oblong, second sternite illustrated in Fig 2M.

Legs presence of many setae; length of $I>III>II>IV$; tibia I with 25 articles, tarsus I with 44 articles. Tarsi II, III, IV with four articles, bearing arolium at their terminal end; **Leg IV: basitibia:** divided into four pseudo-articles; **distitibia:** with 22 trichobothria (one bf, one bc, one sbf, one stf, seven sf, eight sc, one tm, one tf, one tc). (Fig. 2K). **Basitibia-distitibia length:** $BT1>DT>BT3>BT2>BT4$.

Genitalia: male holotype: Brown sclerotized regions on the distal end of the fistula. The LoL1 and the LoL2 sharp, the LoL1 being half of the size of the LoL2, posterodorsal LoD smaller than LoL1 and blunt. Spermatophore organ covered ventrally by the genital operculum. (Fig. 2L).

Color: in alcohol: Cephalothorax black in granulated zones and crimson on smooth area; Pedipalps and legs: brownish with three, transversal, light-brown stripes on the walking leg femora; Chelicera dark brown; Abdomen: light-brown, with longitudinal, median black stripe (Fig. 2A & B). Live: same as before but darker. Live habitus presented in Fig. 4.

Measurements (in mm): male holotype: Cephalothorax: length: 8.8, width: 11.9; Pedipalp: femur: 25, tibia: 26.3, basitarsus: 4.2, distitarsus and tarsal claw: 4.7.

Female paratype: Cephalothorax: length: 8.8, width: 11.3; Pedipalp: femur: 16.4, tibia: 18.2, basitarsus: 3.9, distitarsus and tarsal claw: 4.8.

FEMALE DESCRIPTION: Same as male, but with shorter pedipalps. Genitalia: gonopods rounded, with finger-like appendice projected backward. The distal side part of the appendice invaginated. Posterior margin of sternite with many hard setae. Illustrations in Fig. 3 A-I.

ETYMOLOGY: The species name is dedicated to Ambre Réveillon, daughter of the first author.

Discussion

The presence of this new species of *Charon*, highlight the influence of the Malesian floristic region (Hsieh, 2002) in the colonization of this small volcanic island. This supports the hypothesis suggested by Kano (1933, 1936) and Hidetoshi (1991) that the fauna is more related to the Philippines' rather than with the main island of Taiwan. A clear geographical and ecological separation is observable in several taxa, such as amphibians, reptiles and spiders. A genetic analysis conducted on rice frog (*Rana limnocharis* Gravenhorst, 1829) showed that there was significant genetic variations between the populations on the eastern part of Taiwan (including Lanyu and Lutao Island) and the ones of Taiwan main island (and Penghu island) (Toda *et al.*, 1998). The presence of high central mountainous formations (reaching up to 4000 meters) running from the northern to the southern ends along the major axis of Taiwan helps to separate these ecozones. Another worth citing exemple is the case of the grass lizards from the genus *Takydromus*, where this montaneous range acts similarly,

isolating closely related species (Lin *et al.*, 2002), and separating populations from Lanyu to Taiwan main's land

During glaciations events throughout the Pleistocene, and more recently at the end of the late Dali glaciation (15 000 years B.C.), Taiwan was probably connected to China's main land, allowing a potential colonisation by land (Huang, 1984; Shih *et al.*, 2005). However, being part of the Luzon volcanic arc, Lanyu and Lutaos Islands dating from the mid-Miocene to the Pliocene and are surrounded by water ranging from 500 to 2000 m in depth (Bowin *et al.*, 1978; Page & Suppe, 1981). Therefore, even at the height of the late Pleistocene glaciations, in which sea level was between 110 and 155 m lower than present levels (Huang, 1984; Liu & Ding, 1984; Zhang, 1984) it is highly unlikely that a land-bridge would have been created. Therefore, some form of over water dispersal remains the only plausible mechanism of colonization. (Creer *et al.*, 2001). Therefore, the presence of *Charon* in this island can be plausibly explained by rafting, like what probably happened to the freshwater crab species *Geothelphusa lanyu* that inhabit the island (Shih *et al.*, 2005), or as the alleged case of colonisation by the Bamboo viper – *Trimeresurus stejnegeri* (Smidt, 1925) (Creer *et al.*, 2001). We can suppose that this new species, or maybe other-related species, might be present in Lutaos island, along with the Hengchun Peninsula as they are related to the same area of confluence of two floristic regions (the so-called East Asian floristic region and the Malesian floristic region) (Hsieh, 2002). Further prospection should be made in those regions to have a better understanding on the Amblypygi fauna and ecology.

Acknowledgements

The authors would like to express their gratitude to Alexis Bourgeois and Otto Lee to have caught and let us examined the specimens after their expeditions on Lanyu island. The authors would also like to thank the editor, Michael Seiter and Mark Harvey for their precious comments which helped to improve this manuscript.

References

- CHAO, W.C., G-Z.M. SONG, K-J. J. CHAO, C.-C. LIAO, S-W. FAN, S-H. WU, T-H, HSIEH, I-F. SUN, Y-L. KUO, & C-F. HSIEH 2010. Lowland rainforests in southern Taiwan and Lanyu, at the northern border of Paleotropics and under the influence of monsoon winds. *Plant Ecology*, **210**: 1-17.
- CHEN, K-C. & I-M. TSO 2004. Spider diversity on orchid island, Taiwan: a comparison between habitats receiving different degrees of human disturbance. *Zoological studies*, **43**(3): 598-611.
- CREER, S., A. MALHOTRA, R.S. THORPE & W-H. CHOU 2001. Multiple causation of phylogeographical pattern as revealed by nested clade analysis of the bamboo viper (*Trimeresurus stejnegeri*) within Taiwan. *Molecular Ecology*, **10**: 1967-1981.
- GIUPPONI, A. & A. KURY 2013. Two new species of Heterophrynus Pocock, 1894 from Colombia with distribution notes and a new synonymy (Arachnida: Amblypygi: Phryniidae). *Zootaxa*, **3647**(2): 329-342.
- HARRIS, R.A. 1979. A glossary of surface sculpturing. *Occasional papers in entomology*, **28**: 1-31.
- HARVEY, M. & P. WEST 1998. New species of *Charon* (Amblypygi, Charontidae) from Northern Australia and Christmas Island. *The Journal of Arachnology*, **26**: 273-284.
- HARVEY, M. 2003. Catalogue of the smaller arachnid orders of the world: *Amblypygi*, *Uropygi*, *Schizomida*, *Palpigradi*, *Ricinulei* and *Solifugae*. CSIRO Publishing, Melbourne. 131pp.
- HIDETOSHI, O. 1991. Taxonomic status of *Mabuya multicarinata* (Gray, 1845) (Scincidae: Squamata: Reptilia) from Taiwan, with comments on the Herpetofauna of Lanyu Island. *Bulletin of the college of Science*, **51**: 11-18.
- HSIEH, C.-F. 2002. Composition, Endemism and Phytogeographical Affinities of the Taiwan Flora. *Taiwania*, **47**(4): 298-310.
- HUANG, J. 1984. Change of sea-level since the late Pleistocene in China. In: *The Evolution of the East Asian Environment* (ed. Whyte RO), pp. 309-319. Center of Asian Studies, University of Hong Kong.
- KANO, T. 1933. Biogeographical studies on Kotosho. 2. *Geological Review of Japan*, **9**(6): 475-491.
- KANO, T. 1936. Some problems concerning the biogeography of Kotosho, near Formosa, 7. *Geological Review of Japan*, **12**: 1107-1133.
- LI H.-F., R.H. SCHEFFRAHN, N.-Y. SU, N. KANZAKI & R.-L. YANG 2008. Survey of the termites (Isoptera: Kalotermitidae, Rhinotermitidae) of Lanyu Island, Taiwan. *Florida Entomologist*, **91**(3): 472-473.
- LIN S-M., C.A. CHEN & K-Y. LUE 2002. Molecular phylogeny and biogeography of the great lizards genus *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) of East-Asia. *Molecular phylogenetics and Evolution*, **22**(2): 276-288.
- LIU, T.-S. & T.-T. LIN 1978. Studies on the vegetation and flora of Lanyu. *Annals of Taiwan Museum*. **21**: 1-80.
- LIU, D. & M. DING 1984. The characteristics and evolution of the paleoenvironment of China since the late Tertiary. In: *The Evolution of the East Asian Environment* (ed. Whyte RO), pp. 11-40. Center of Asian Studies, University of Hong Kong.
- RAHMADI, C., M. HARVEY & J-I. KOJIMA 2011. The status of the whip spider subgenus *Neocharon* (Amblypygi: Charontidae) and the distribution of the genera *Charon* and *Stygophrynus*. *The Journal of Arachnology*, **39**: 223-229.
- SHEN, C.F. 1998. The biogeography of Taiwan: 2. Some preliminary thoughts and studies. *Annals of Taiwan Museum*, **40**: 361-450.
- SHIH H.-T., G.-X. CHEN & L.-M. WANG 2005. A new species of freshwater crab (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from Dongyin Island, Matsu, Taiwan, defined by morphological and molecular characters, with notes on its biogeography. *Journal of Natural History*, **39**(31): 2901-2911.
- TAKHTAJAN, A. 1986. *Floristic regions of the world*. Berkeley Press. 522 pp.
- TODA M., M. NISHIDA, M. MATSUI, K-Y. LUE & H. OTA 1998. Genetic variation in the indian rice frog, *Rana limnocharis* (Amphibia: Anura) in Taiwan, as revealed by allozyme data. *Herpetologica*, **54**(1): 73-82.
- WEYGOLDT, P. 2000. *Whip spider (Chelicerata: Amblypygi), Their Biology, Morphology and Systematics*. Apollo Books. Stenstrup, Denmark. 160 pp.
- WEYGOLDT, P. 2002. Sperm transfert and spermatophore morphology of the whip spiders *Sarax buxtoni*, *S. brachydactylus* (Charinidae) *Charon* cf. *grayi* and *Stygophrynus brevispina* nov. spec. (Charontidae) (Chelicerata, Amblypygi). *Zoologischer anzeiger*, **241**: 131-148.
- YOSHIA, H., I-M. TSO & L.L. SEVERINGHAUS 2000. The spider family Theridiidae (arachnida: Araneae) from Orchid Island, Taiwan: description of six new and one newly recorded species. *Zoological studies*, **39**(2): 123-132.
- ZHANG, L. 1984. Reconstruction of the climate of the late Pleistocene ice age in east China. In: *The Evolution of the East Asian Environment* (ed. RO, Whyte), pp. 252-270 Center of Asian Studies, University of Hong Kong.

DESCRIPTION OF *CHARON DANTEI* SP. NOV. AND FIRST RECORD OF *DAMON BRACHIALIS* WEYGOLDT 1999 (AMBLYPYGI: CHARONTIDAE, PHRYNICHIDAE) FROM LA RÉUNION ISLAND

P. O. Maquart^{1, 2}, F. Réveillon² & G. Cazanove³

¹ 52 chemin du fief du magny, 85210 Sainte Hermine, France. pierreoliviermaquart@yahoo.fr

² Société d'Histoire Naturelle de l'Yonne, 20 rue de Joigny Villefranche 89120 Charny Orée de Puisaye, France. florian.reveillon@sfr.fr

³ Muséum d'histoire naturelle, 1, rue Poivre, 97400 Saint Denis La Réunion

Abstract: *Charon dantei* sp. nov. is described from La Réunion island in the Mascarene archipelago and the presence of *Damon brachialis* Weygoldt, 1999 is also recorded for the first time from this island territory. While *D. brachialis* appears to have been introduced, it remains unclear if *C. dantei* is native to this island, or if it is an alien species. Both species appear to be very rare: of *C. dantei* only six specimens have been caught in 39 years, while in the case of *D. brachialis* only one specimen was captured, but several others were observed. This is the first report of amblypygids from the Mascarene archipelago.

Key words: Amblypygi, Charontidae, Phrynichidae, whip spiders, systematics, Mascarene archipelago.

Descripción de *Charon dantei* sp. nov. y primera cita de *Damon brachialis* Weygoldt 1999 (Amblypygi: Charontidae, Phrynichidae) de la isla Reunión

Resumen: Se describe *Charon dantei* sp. nov. de la isla Reunión, en el archipiélago de las Mascareñas, y se registra también, por primera vez, la presencia de *Damon brachialis* Weygoldt, 1999 en este territorio insular. Mientras *D. brachialis* parece ser una especie introducida, no está claro si *C. dantei* también lo es o por el contrario es nativo de la isla. Ambas especies parecen ser muy escasas: de *C. dantei* se han recogido sólo 6 especímenes en 39 años, mientras que de *D. brachialis* se ha recogido sólo uno pero se han observado varios más. Es la primera vez que se registran amblopígidios de las Islas Mascareñas.

Palabras clave: Amblypygi, Charontidae, Phrynichidae, amblopígidios, sistemática, Islas Mascareñas.

Taxonomy/Taxonomía: *Charon dantei* sp. n.

Introduction

The Mascarene archipelago in the Indian Ocean has, to date, received relatively little attention despite its classification as one of the world's major biodiversity hotspots (Myers *et al.*, 2000). La Réunion is the biggest island of that chain. Appeared 2.3 million years ago from a volcanic activity (Gomy, 2000), it was never connected to any other emerged land. As the youngest island, La Réunion has a landscape shaped by ongoing volcanic activity (Gillot & Nativel, 1982; 1989) and characterized by a steep altitudinal gradient and a great variety of habitats. Two volcanoes dominate La Réunion: the extinct Piton des Neiges (3070 m) and the active Piton de la Fournaise (2631 m) (Strasberg *et al.*, 2005). The island is dissected by three huge caldera-like valleys (*cirques*) created by heavy rainfall erosion, with very deep gorges culminating in narrow outlets to the ocean. This geological barrier helps to separate the island in two different climates: the dominant wind blowing from east to west, the eastern part receives around nine meters of rainfall per year contrary to the western side which receive between 500 and 1500 mm per year (Strasberg *et al.*, 2005). Together, climatic and geological variables conspire to create a complex of some 19 habitat types on La Réunion, within which species diversity and endemism broadly differ (Strasberg *et al.*, 2005; Chintauan-Marquier *et al.*, 2016; Martire & Rochat, 2008).

Environmental gradients and discontinuities across the island offer considerable opportunity for adaptive divergence and thought to have led to a great differentiation within taxa such as the bird species *Zosterops borbonicus* (Forster, 1781) (Mila *et al.*, 2010), or the mosquito species *Anopheles arabiensis* (Patton, 1905) (Morlais *et al.*, 2005) and *Aedes al-*

bopictus (Skuse, 1894) (Paupy *et al.*, 2001). The Mascarene biota has been long separated from Madagascar, since the Seychelles and Mascarene are related more to the Asian fauna than to the Afrotropical (Hugel, 2012; Martire & Rochat, 2008).

Whip spiders were not known from the Mascarenes' fauna. Close to this archipelago, only three species were known from Madagascar (Harvey, 2003): *Charinus madagascariensis* (Fage, 1954), *Euphrynichus bacilifer* (Weygoldt, 1995) and *Phrynichus madagascariensis* (Weygoldt, 1998) and two species were known from Seychelles Island (Simon, 1892; Harvey, 2003; Weygoldt, 2010): *Phrynichus scaber* (Gervais, 1844) and *Charinus seychellarum* (Kraepelin, 1898).

In 2013, the *Insectarium de La Reunion* contacted us regarding two specimens of *Charon* sp. collected in the eastern region of the Island (Saint-André) held in their collection, and a specimen of *Damon* sp. caught in the western region (Les Avirons) (Fig 1). They attempted to breed the *Charon* sp. in 2004, which survived three months before dying. After investigations we discovered three more specimens of *Charon* sp. held in the collection of the Natural Museum of La Reunion Island, caught in the city center of Saint-Denis in 1979, and misidentified as *Damon medius* (Herbst, 1797). All *Charon* specimens –kept dry- appeared to belong to a new species. Later (in 2017) we obtained a juvenile –unfortunately also conserved dried- which was caught in 2015 in the type locality. Therefore we visited the type locality (in 2013, and 2014), along with the primary forest of the island, and even the lava's tunnels on the eastern part of the island to find more fresh specimens but it was unsuccessful.



Fig. 1. Map of La Réunion island with the location of the specimens: blue circles: *Charon dantei*; red triangle: *Damon brachialis*. Map modified after Géoportail (<https://www.geoportail.gouv.fr/>).

The genus *Charon* is represented by six species known in the Indo-Pacific Region (Harvey, 2003; Harvey & West, 1998; Rahmadi *et al.*, 2011). Three are known from Northern Australia and Christmas Island: *C. gervaisi* Harvey & West, 1998, *C. oenpelli* Harvey & West, 1998, and *C. trebax* Harvey & West, 1998. One from Solomon islands: *Charon forsteri* (Dunn, 1949), one from Lanyu island: *C. ambreae* Réveillon & Maquart, 2018. The fifth species, *Charon grayi* (Gervais, 1842) is currently known from Indonesia (Java, Maluku, Sumbawa), Malaysia, Palau, Papua New Guinea, Philippines, Singapore and Solomon Islands (Harvey, 2003). Most likely its real distribution would be lesser, and probably restricted to the type locality (*i.e.* Manila, Luzon island, The Philippines). A taxonomical work need to be conducted to re-describe this species and fully understand its repartition in the indo-malaysian and Papuan islands. However the species described in this paper differs greatly both morphologicaly and geographically from the other known species among this genus making it less likely that they are in fact conspecific with any of the names previously proposed in the literature.

Material and Methods

The depicted specimens were taken in picture by Florian Réveillon with an Eos 5DII Canon DSLR and a 100 mm macro F/2.8 L IS UMS Canon lens, lighten with a 580 EXII Canon Cobra flash. The designation terms follows Réveillon & Maquart (2018) *i. e.* the patella pedipalp spines are counted distally to proximally and from proximal to distal for the femur. Ventral spines are noted in Roman numbers and dorsal spines in Arabic numbers. The first letter of the name of the segment is placed above the number of the spine. The specimens were rehydrated using distilled water, before being studied, and then re-dried as all the soft tissues were gone due to the poor conservation state of the specimens.. The surface sculpture follows the terms of Harris (1979). All labels were written in verbatim format.

Abbreviations: **MHNLR:** Muséum d'histoire naturelle, Saint-Denis, La Réunion Island, France. **MNHN:** Muséum Nation-

al d'Histoire Naturelle, Paris, France. **SHNY:** Société d'Histoire Naturelle de l'Yonne, 59 rue de la république, 89150 St Valérien, France.

Results

Family Charontidae Simon, 1892

Genus *Charon* Karsh, 1879

DIAGNOSIS: The combined presence of arolium on tarsi II-IV, the presence of a row of setae proximal to the cleaning organ, the four denticles on the inner or median row of the chelicera, the presence of 2 large spines of almost equal size followed distally by a spine which length reduce during post embryonic growth on the antero dorsal margin of the pedipalp tibia and an undivided pedipalp tarsus distinguishes *Charon* from all other amblypygids (Harvey & West, 1998; Weygoldt, 2000; Rahmadi *et al.*, 2011).

KEY TO THE GENUS *CHARON*

1. Basitibia IV with three segments; distitibia IV with 20 trichobothria..... *Charon trebax* Harvey & West, 1998
 - Basitibia IV with four segments; distitibia IV with more than 20 trichobothria..... 2
2. Pedipalp tibia with two spines in its dorsal margin; distitibia IV with 22-25 trichobothria..... 3
 - Pedipalp tibia with three spines in its dorsal margin; distitibia IV with more than 25 trichobothria 4
3. Pedipalp patella with four antero dorsal and four antero ventral large spines; distitibia IV with 25 trichobothria..
 -*Charon forsteri* (Dunn 1949).
 - Pedipalp patella with five large antero dorsal and six large antero ventral spines ; distitibia IV with 22 trichobothria *Charon ambreae* Réveillon & Maquart, 2018
4. Ventral margin of the pedipalp tibia with three spines; distitibia IV with 26 trichobothria; eyes reduced in size*Charon oenpelli* Harvey & West, 1998
 - Ventral margin of the pedipalp tibia with two spines; distitibia IV with more than 30 trichobothria; well develop eyes 5
5. Pedipalp patella with eight antero dorsal spines and eight antero ventral spines ; distitibia IV with 36 trichobothria*Charon grayi* (Gervais, 1842)
 - Pedipalp femur with less than 6 antero-dorsal spines; pedipalp patella with 6 antero-ventral spines ; distitibia IV with 30 trichobothria..... 6
6. 4 large spines on the antero-dorsal margin of the pedipalp femora, 5 on its antero-ventral margin; 6 large spines on the antero-dorsal margin of the pedipalp patella
 -*Charon gervaisi* Harvey & West, 1998
 - Large spines on the antero-dorsal margin of the pedipalp femur, 6 on its antero-ventral margin; 5 large spines on the antero-dorsal margin of the pedipalp patella
 - *Charon dantei* sp. nov.

Charon dantei Maquart & Réveillon sp. nov.

Figures 1-2.

DIAGNOSIS: *Charon dantei* differs from *C. trebax*, by having 4 segments on the basitibia IV, instead of 3. It differs also from *C. forsteri*, *C. trebax* and *C. oenpelli* by having 30 trichobothria on the distitibia IV, while the others have 25, 20,

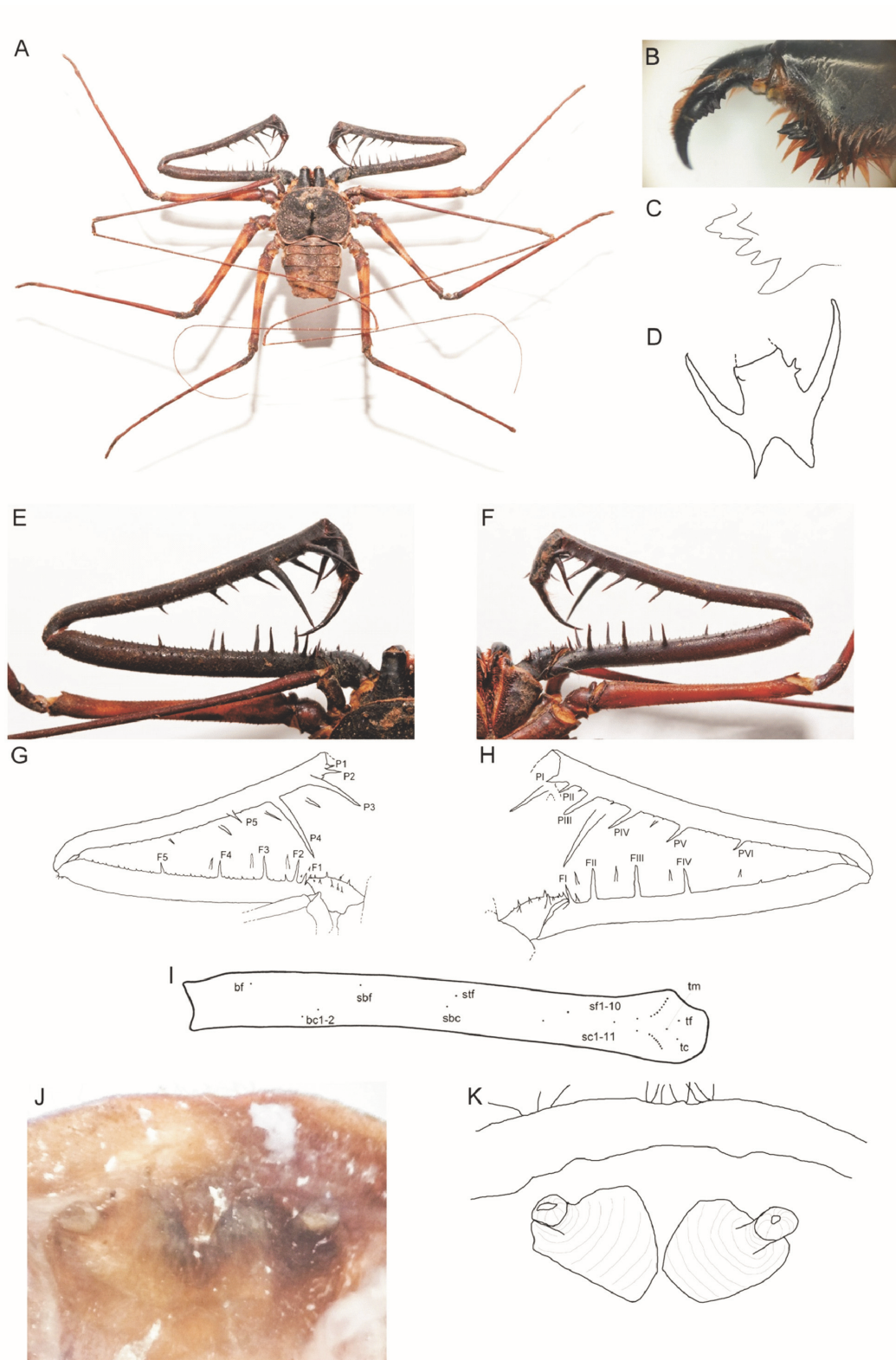


Fig. 2. *Charon dantei* sp. nov. female holotype: **A:** habitus; **B:** left chelicerae, external view; **C:** teeth of the left chelicerae, external view; **D:** right pedipalp metatarsus, internal view; **E & G:** left pedipalp, dorsal view; **F & H:** left pedipalp, ventral view; **I:** distitarsus of the right leg IV; **J & K:** female gonopods.

26 respectively. *Charon dantei* differs from *C. grayi* and *C. gervaisi* by having 5 spines on the dorsal side of the pedipalpal femur, while *C. grayi* has 7 and *C. gervaisi* has 4 and 6 on its ventral side (5 for *C. grayi* and *C. gervaisi*), in addition, *C. dantei* possess 5 spines on the dorsal side of the pedipalpal tibia (6 for *C. grayi* and *C. gervaisi*), and 6 on its ventral side (7 for *C. grayi*, 6 for *C. gervaisi*).

ETYMOLOGY: the name species is dedicated to the 13th century's Italian poet Dante Alighieri, famous for his poem *Inferno*, where he appears with Virgil crossing the Styx river on a boat driven by Charon which refers to the genus name.

DESCRIPTION: Female holotype:

Carapace: reniform; the ocular tubercle have the same coloration as the rest of the carapace, two well develop eyes in the

median ocular tubercle, median eyes well develop. Six setae on middle of the anterior margin, and 9 in each antero-lateral margin (near the lateral ocular tubercles). Deeply impressed fovea surrounded by rounded bumps. The fovea is located at posterior 1/3 of the cephalothorax length. **Sternum:** consisting of 3 sclerotized parts: tritosternum with a round base and projecting anteriorly between pedipalp coxa in an elongated process, a little over 5 times longer than wide, bearing many setae; middle piece about the same width of tritosternum, rounded, convex, anteriorly with 2 strong setae positioned centrally; third sclerite rounded and convex, about the same size as second sclerite, with 2 large setae positioned centrally. **Chelicera:** bearing four internal teeth on antero-lateral margin. Proximal one very large (about 2 times longer than wider), 2 median teeth –spines like– about half the size of the proximal one; distal teeth about 2/3 of proximal teeth, trifid: the median cusp being the largest. Presence of an external tooth on retro-lateral margin, located in front of the distal internal tooth, measuring half the median internal teeth, as long as wide (Figure 2 B-C). Claw with 6 teeth.

Pedipalp: Trochanter: 5 spines on antero-ventral margin, 3 on antero-dorsal margin and 7 on latero-ventral margin; **Femur:** bearing dorsally 5 major spines ($F3=F2>F4>F1=F5$), one small spine between F2 and F3 and many spinelets, F4 almost 3/4 of F2 and the distal (F5) is half of F2; ventrally with 4 primary spines, one more between FIV and the distal margin of the femur, and many spinelets ($FII=FIII>FIV>FI$), FIV almost 3/4 of FII, proximal spine (FI) as long as 1/2 of median spines (FII and FIII); **Patella:** bearing dorsally 5 large spines, one small between FIII and FIV and many spinelets, $T1<T2=T5<T3<T4$; $T1=2/3 T2$, $T2=1/3 T3$, $T3=3/4 T4$; bearing ventrally 6 large spines, more one small between TII and TIII, and another small between TIII and TIV and many spinelets, $TVI<TI=II<TV<TIV<TIII$, $TVI=2/3 TII$, $TII=1/2 TIII$, $TIV=2/3 TIII$, $TV=2/3 TIV$; **Tibia:** bearing dorsally 1 proximal very large spine and 1 bifid distal small spine, bearing also 1 proximal very large spine and 1 distal small spine ventrally; **Tarsus:** long, hairy, without spines, basal setae line on the cleaning organ, no articulation between distitibia and terminal claw.

Legs: bearing many setae; length of $I>III>II>IV$, tibia I with 26 articles, tarsus I with 44 articles. Tarsi II, III, IV with 4 articles, bearing arolium at their terminal end; **Leg IV, basitibia:** divided into 4 pseudo-articles, one trichobothria on the last pseudo-article; **distitibia:** 30 trichobothria (1 bf, 2 bc, 1 sbf, 1 sbc, 1 stf, 10 sf, 11 sc, 1 tm, 1 tf, 1 tc. (Figure 2D). **Basitibia-distitibia length:** $BT1>DT>BT2=BT3<BT4$.

Genitalia: Gonopods rounded, with a finger-like appendice projected backward. The distal side of the appendix invaginated. Posterior margin of sternite with setae.

Color: Live: Pedipalps, cephalothorax and abdomen greyish, legs crimson bearing 4 dark stripes (Fig. 3) **Dry:** Cephalothorax, abdomen and pedipalps: dark brown. Legs: crimson, except femora II, III and IV yellowish bearing 4 dark stripes (Figure 2A).

Measurements (in mm): Holotype: Cephalothorax: length: 10.73, width: 14.97; Pedipalp: femur: 23.83, tibia: 25.27, basitarsus: 5.02, distitarsus and tarsal claw: 7.57.

TYPE MATERIAL (all kept dry):

HOLOTYPE ♀: «France, Ile de La Réunion, 97440, Saint-André, Sous sol ou Canalisation [basement or pipes], capturé le [date of capture] 28/X/2004, Mort [died]: 1/2005;

Leperlier E. Leg.», [MNHN]; **PARATYPES:** 1 juvenile «France, Ile de La Réunion, 97400, Centre ville de Saint-Denis [city center of Saint Denis], sur un balcon [on a balcony].» [MNHN]. 3 ♀♀: «*Damon medius* [misidentification] 29/9/1979, Camélias, Cour du Crédit Agricole, S' Denis (Reunion)» [MHNLR]. 1 juvenile «France, Ile de La Réunion, 97400, St André, 2015» [SHNY].

Family Phrynichidae Simon, 1892

A specimen of *Damon brachialis* Weygoldt, 1999 was recorded and seen multiple times in La Réunion (J. Rochat, com. pers. 2016; S. Gasnier, com. pers. 2015). Only one dry specimen of this genus was found in the collection of *L'Insectarium de La Reunion* (Fig. 4). The specimen was identified using Prendini *et al.* (2005) and Weygoldt (1999) keys and fits perfectly to the description of *Damon brachialis* Weygoldt, 1999. The species is known from Southern Africa (Zambia, Zimbabwe, Malawi and Mozambique) (Harvey 2003), despite its poor conservation state the specimen is deposited in the collections of the *Museum d'Histoire Naturelle de Paris*.

EXAMINED MATERIAL: 1 ♀: «France, Ile de La Réunion, [Post code] 97425, Les Avirons, 21/VIII/2008, Trouvé mort dans une usine de canne à sucre [found dead in a sugar-cane transformation factory]» [MNHN].

Discussion

The Mascarene biota is considered as one of the biodiversity hotspots (Myers *et al.*, 2000). Despite its small size La Réunion's fauna remains partially unknown, and it is interesting to notice that such a large species was not described yet. Usually, most of La Réunion's endemic species are restricted to the altitude-primary forest (Warren *et al.*, 2016; Gomy *et al.*, 2016), while, in this case, both whip spiders species were found in anthropic areas. *Damon* sp. and *Charon* sp. are often found near households, and garbage disposal areas. Amblypygi introduction are very rare, and only one case was reported so far by Teruel & Fredrich (2016). The present case of *Damon brachialis* is the second reported example. While recent reports suggest that the species might be well established in La Réunion Island (J. Rochat, com. pers. 2016; S. Gasnier, com. pers. 2015), the species is known to occur in Southern Africa (Zambia, Zimbabwe, Malawi and Mozambique).

It is yet unclear whether *Charon dantei* is indigenous or not from La Réunion Island. The first record of this species was done in 1979 and since then, 3 more specimens were found recently (2004, 2015, 2016), so the species seems well established. No whip spider specimens appeared to have been observed nor collected in Mauritius nor Rodrigues islands yet. We can assume that amblypygid species might be present as well in those two islands, as the biota of the three islands is very related (Gomy, 2000; Gomy *et al.*, 2016).

Recently, with the help of the *Insectarium de La Réunion* large prospection and determinations efforts were made to fill the knowledge gap of La Réunion –and its adjacent islands– fauna. We hope to get more specimens in the future to 1) describe the male of *Charon dantei*, and 2) be able to state if the species is indigenous or not from La Réunion Island. Filling this knowledge gap will be a step further in understanding the colonisation of the volcanic island.



Fig. 3. Live holotype of *Charon dantei*. Picture with the courtesy of Sophie Gasnier (*Insectarium de La Réunion*). **Fig. 4.** Dead specimen of *Damon brachialis* in a sugar cane transformation factory in La Réunion Island (Les Avirons) in 2004. Picture with the courtesy of Sophie Gasnier (*Insectarium de La Réunion*).

Acknowledgements

We would like to warmly thank Jacques Rochat and Sophie Gasnier (*Insectarium de La Réunion*), without who, we would never have heard about those specimens, and for having shared with us -and allowed us to use- their pictures. Also, we would like to thank the *Muséum d'Histoire Naturelle de l'île de La Réunion*, for their warm welcome, and to have kindly let us study the three specimens of *Charon dantei*. We would like also to thank the editor and reviewers whose comments helped us to improve the manuscript.

Bibliography

CHINTAUAN-MARQUIER, I. C., S. LENGENDRE, S. HUGEL, T. ROBILLARD, P. GRANDCOLAS, A. NEL, D. ZUCCON & L. DESUTTER-GRANDCOLAS 2016. Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Or-

thoptera) a multi-locus phylogenetic analysis. *Cladistics*, **32**: 54-81.

GILLOT, P.Y. & P. NATIVEL 1982. Archonology of the ultimate activity of piton des neiges volcano, Reunion island, Indian Ocean. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **13**: 131-146.

GILLOT, P.Y. & P. NATIVEL 1989. Eruptive history of the Piton de la Fournaise volcano, Reunion Island, Indian Ocean. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **36**: 53-65.

GOMY, Y. 2000. Nouvelle liste chorologique des coléoptères de l'archipel des Mascareignes. *Société réunionnais des Amis du Muséum*, Saint-Denis, France, 140 pp.

GOMY, Y., R. LEMAGNEN & J. POUSSEREAU 2016. Les coléoptères de l'île de La Réunion. *Editions Orphies*. Saint-Denis, France, 752p.

HARRIS, R.A. 1979. A glossary of surface sculpturing. *Occasional papers in entomology*, **28**: 1-31.

- HARVEY, M.S. 2003. *Catalogue of the smaller arachnid orders of the world: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae*. CSIRO Publishing, Melbourne. 131pp.
- HARVEY, M.S. & P.L.J. WEST 1998. New species of *Charon* (Amblypygi, Charontidae) from Northern Australia and Christmas Island. *The Journal of Arachnology*, **26**: 273-284.
- HUGEL, S. 2012. Impact of native forest restoration on endemic crickets and Katydid density in Rodrigues island. *Journal of Insect Conservation*, **16**, 3: 473-477.
- MARTIRE, D. & J. ROCHAT 2008. *Les papillons de La Réunion et leurs chenilles*. Biotope, Mèze (collection Parthénope). Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, France, 496 pp.
- MILA, B., B. WARREN, P. HEEB & C. THEBAUD 2010. The geographic scale of diversification on islands: genetic and morphological divergence at a very small spatial scale in the Mascarene grey white-eye (Aves: *Zosterops borbonicus*). *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 158.
- MORLAIS, I., R. GIROD, R. HUNT, F. SIMARD & D. FONTENILLE 2005. Population structure of *Anopheles arabiensis* on La Réunion Island, Indian Ocean. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **73**: 1077-1082.
- MYERS, N., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA, & J. KENT 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- PAUPY, C., R. GIROD, M. SALVAN, F. RODHAIN & A.B. FAILLOUX 2001. Population structure of *Aedes albopictus* from La Reunion Island (Indian Ocean) with respect to susceptibility to a dengue virus. *Heredity*, **87**: 273-283.
- PRENDINI, L., P. WEYGOLDT & W.C. WHEELER 2005. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms Diversity & Evolution*, **5**: 203-236.
- RAHMADI, C., M.S. HARVEY & J.-I. KOJIMA 2011. The status of the whip spider subgenus *Neocharon* (Amblypygi: Charontidae) and the distribution of the genera *Charon* and *Stygophrynus*. *Journal of arachnology*, **39**(2): 223-229.
- REVEILLION, F. & P.O. MAQUART 2018. A new species of *Charon* (Amblypygi: Charontidae) from Orchid Island (Taiwan). *Revista Ibérica de Aracnologia*. **32**: 31-36. Disponible en www.sea-entomologia.org
- SIMON, E. 1892. Arachnides des îles Philippines. *Annales de la Société Entomologique de France*, **61**: 43-51
- STRASBERG, D., M. ROUGET, D.M. RICHARDSON, S. BARET, J. DUPONT & R.M. COWLING 2005. An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, **14**: 3015-3032.
- TERUEL, R. & S. FRIEDRICH 2016. Unusual observation of a whip spider in Germany (Arachnida, Amblypygi). *Spixiana*, **39**(1): 22.
- WARREN, B.H., R. BAUDIN, A. FRANCK, S. HUGEL & D. STRASBERG 2016. Predicting where a radiation will occur: acoustic and molecular surveys reveal overlooked diversity in Indian Ocean island crickets (Mogoplistinae, Ornebius). *PLOS ONE*, **11**(4): 1-22
- WEYGOLDT, P. 1999. Revision of the genus *Damon* C.L. Koch, 1850 (Chelicerata: Amblypygi: Phrynichidae). *Zoologica*, **150**: 1-45.
- WEYGOLDT, P. 2000. Whip spider (Chelicerata: Amblypygi), Their Biology, Morphology and Systematics. *Apollo Books. Stenstrup, Denmark*. 163 pp.
- WEYGOLDT, P. 2010. Amblypygi. In Gerlach, J. & Y. Marusik (eds.). *Arachnida and Myriapoda of the Seychelles islands*. Siri Scientific Press. Manchester UK. Pp. 307-311.

Diversité spécifique et Eco-éthologique des amblypyges de Guyane Française et d'Amérique du sud du genre *Heterophrynus*

Résumé :

La biodiversité est une notion complexe qui peut s'appliquer aux différents niveaux d'organisation du vivant, des écosystèmes, aux espèces jusqu'aux organismes. Au cours de ce travail de doctorat je me suis intéressé aux variations morphologiques et génétiques au sein de plusieurs espèces d'amblypyges du genre *Heterophrynus*, présentes en Amérique du Sud (Arachnida, Amblypygi)

Nous étudions tout d'abord la diversité génétique existant entre des populations et espèces différentes. Nous utilisons pour cela les séquences du COI, gène mitochondrial. Les espèces morphologiques utilisées sont parfaitement discriminées par le COI, mais on note également une forte diversité cryptique chez ces espèces morphologiquement identiques, diversité corrélée à la distance géographique entre les populations.

Dans un second temps j'ai analysé plusieurs sources de variations morphologiques au sein des espèces modèles. En premier je me suis concentré sur la morphologie du prosoma et ses variations développementales, en particulier dans le cadre de l'utilisation de sa largeur comme proxy de taille des individus. Les résultats montrent que si la largeur de la carapace permet d'avoir un bon indice de la taille générale dans la comparaison des individus entre eux, elle n'est pas fiable dans le cas de jeunes individus.

Par la suite j'ai analysé les variations, inter puis intra spécifiques, du dimorphisme sexuel et de l'allométrie de croissance des appendices préhenseurs (pédipalpes) et locomoteurs (pattes locomotrices). Les résultats montrent que les variations interspécifiques observées sur les pédipalpes sont liées à un fort effet de la sélection sexuelle et du régime d'appariement, et que celle observée sur les pattes locomotrices est une résultante de la sélection naturelle. Quant aux variations intraspécifiques, elles dépendent, au contraire des résultats montrant une diversité cryptique, de l'utilisation du micro-habitat et de la taille des individus au sein de ces habitats, mais pas de la population géographique étudiée. Le tout favorisant une grande diversité de forme chez ces arachnides.

Nous concluons sur les perspectives d'étude du comportement et de l'utilisation des micro-habitats par l'espèce *Heterophrynus longicornis*, encore mal connus à ce jour.