

Biologie animale

Les faucheux

William Shear

Proches des araignées, les faucheux, ou opilions, sont des espèces familières et cependant méconnues. C'est sous les tropiques que leur diversité explose.

Souvent, l'une des premières questions que l'on me pose après une de mes conférences est la suivante : « Est-il vrai que le venin des faucheux est le plus puissant du monde animal ? » En réalité, les faucheux ne produisent pas de venin. Cette légende est née probablement d'un mal-entendu : un article sur une araignée australienne affirmait que les « faucheux » ont des venins particulièrement puissants. Or, le même mot anglais (*daddy-long-legs*) qualifie aussi bien cette araignée que les faucheux, fréquents en Europe et aux États-Unis. Lorsque l'histoire a été reprise par des journaux américains, les faucheux ont conservé, aux États-Unis, une réputation de petites bêtes venimeuses.

Cette anecdote illustre l'ignorance qui entoure le groupe des faucheux, proche des araignées. Les faucheux, ou faucheurs, constituent pourtant un groupe d'arachnides familier pour quiconque se promène en forêt ou dans un jardin. En Europe et dans certaines régions d'Amérique du Nord, ce nom vernaculaire vient de ce que ces arachnides apparaissent dans les champs à l'époque des moissons ; leur démarche dégingandée ressemble à celle d'un paysan aux longues jambes manipulant sa faux. Leurs noms dans les différents pays rappellent cette apparition saisonnière, la longueur de leurs pattes ou bien leur ressemblance avec les araignées.

Au sein de la classe des arachnides, les faucheux appartiennent à l'ordre des opilions (Opiliones), un nom créé en 1833 par

le naturaliste suédois Karl Sundevall (du latin *opilio* : berger), peut-être en référence aux échasses utilisées autrefois par les bergers. Le faucheux typique a un corps compact de quelques millimètres (de moins de un millimètre et demi à 22 millimètres pour le plus grand, *Trogulus torosus*), équipé de huit pattes filiformes grâce auxquelles il se déplace rapidement.

Dans la majeure partie du monde, les opilions à longues pattes prédominent. Cependant, des espèces minuscules à pattes courtes colonisent les litières de feuilles et l'humus. À l'inverse, il existe de grands opilions tropicaux, souvent très colorés, aux corps couverts de protubérances et d'épines. En outre, quelques faucheux vivent dans des anfractuosités ou des grottes ; ils n'ont ni yeux ni pigmentation.

Un ressort dans les pattes

Comme d'autres arthropodes, les faucheux ont une cuticule dure, armure imperméable qui sert aussi de charpente externe où se fixent les muscles, et leurs pattes sont formées de segments tubulaires articulés. On les classe parmi les arachnides en raison de leurs quatre paires de pattes et parce qu'ils portent deux appendices en forme de pinces, les chélicères, puis, juste derrière, deux appendices sensoriels, les pédipalpes, parfois de grande dimension. La seconde paire de pattes, habituellement de plus grande taille que les autres, capte

aussi des informations tactiles et probablement chimiques, un peu comme les antennes des insectes.

Contrairement à leurs cousines, les araignées (ordre des Araneae), les faucheux ne sécrètent pas de soie et ne construisent donc pas de toile, et leur corps apparaît compact et non pas divisé en deux parties, le céphalothorax et l'abdomen, même si cette segmentation est sous-jacente. Deux yeux (contre six ou huit chez les araignées) occupent souvent une petite tourelle dorsale, le mamelon oculaire ou ocularium, à l'avant du céphalothorax. Petits, ils ne servent vraisemblablement pas à détecter la nourriture ou les ennemis, ou à orienter l'animal, mais contribuent au contrôle du rythme des activités diurnes et nocturnes de chaque espèce. Comme d'autres arachnides, les faucheux vivent dans un monde dominé par le toucher et le goût, plus que par la vision.

Des pattes environ 20 fois plus longues que le corps procurent-elles un avantage ? Un modèle physique de pendule inversé à ressort, nommé SLIP (*spring-loaded inverted pendulum*), suggère que oui : de longues pattes assurent la suspension du corps, à la façon de ressorts ; l'énergie potentielle de ces ressorts est stockée dans la cuticule élastique, puis convertie en énergie cinétique, celle-ci servant à propulser l'animal. Autre explication : les pattes surélevent l'animal, qui est ainsi à l'abri des prédateurs, telles les fourmis. Par ailleurs, certaines espèces sud-américaines (non identifiées) de la sous-



1. LE FAUCHEUX *PHALANGIUM OPILIO*

(ici une femelle), commun en Europe, a colonisé presque tous les milieux : forêts, villes, champs, bordures de cours d'eau, etc. Comme la plupart des opilions, c'est un omnivore. Il est connu par ailleurs pour les combats rituels qui opposent les mâles avant l'accouplement.

famille des Goniosomatinae se suspendent à l'envers, leurs longues pattes écartées : de cette façon, elles ressembleraient à une toile d'araignée et captureraient des proies au vol. De plus, leurs extrémités sont préhensiles et capables de s'enrouler autour de petites branches, et de grandes pattes leur permettent peut-être de se déplacer dans une végétation touffue.

Près de 6 500 espèces d'opilions ont été identifiées, dont 350 en Europe et environ 130 en France. Mais leur nombre réel atteint sans doute le double. Elles sont répandues dans les milieux tempérés jusqu'aux déserts et à la toundra, mais sont plus fréquentes et diversifiées en forêt, en particulier tropicale.

Omnivores et amateurs d'escargots

À la différence des autres arachnides, les opilions ne sont pas seulement des prédateurs, mais aussi des détritivores et des végétariens. Ils dévorent de petits arthropodes, dont certains insectes nuisibles pour les plantes tels que pucerons et cochenilles, et des animaux morts. Ils aspirent parfois la sève de plantes ou grignotent des fruits ou des champignons en décomposition. Ce sont les seuls arachnides à ingurgiter des fragments solides, alors que presque tous les autres digèrent leurs proies en

régurgitant des enzymes, puis avalent la bouillie obtenue.

On connaît cependant quelques rares cas d'opilions dont l'alimentation est spécialisée. Au moins deux espèces européennes, *Ischyropsalis hellwigii* et *Trogulus tricarinatus*, consomment surtout des escargots. À l'aide de leurs puissantes chélicères, aussi longues ou plus que leur corps, les *Ischyropsalis* cassent et arrachent des morceaux de coquille de leur proie, jusqu'à ce que sa chair soit mise à nu. *Trogulus* s'infiltrer dans la coquille grâce à ses courtes pattes et son corps allongé, et dévore l'occupant de l'intérieur. Sa femelle pond aussi dans la coquille. Il existe peut-être d'autres stratégies de consommation d'escargots, ou des opilions capables d'attaquer des proies plus coriaces. On sait en effet que quelques faucheux tropicaux – presque toutes les espèces de la famille asiatique des Epidanidae –, ont d'énormes et puissantes chélicères, présentant de grosses aspérités ; parce qu'ils ressemblent à ceux des homards, on pense que ces appendices servent à broyer les coquilles ou les exosquelettes des proies.

Chez les faucheux du sous-ordre des Dyspnoi, les pédipalpes sont couverts de soies gluantes et glandulaires. Malgré le manque d'observations directes, des chercheurs ont suggéré qu'ils agissent comme du papier tue-mouches, piégeant de petits

L'ESSENTIEL

- ✓ Les faucheux, ou opilions, arachnides apparus il y a environ 400 millions d'années, comptent environ 6 500 espèces connues.
- ✓ Ils se distinguent des araignées par leur corps d'un seul tenant et par l'absence de crochets venimeux sur les chélicères, appendices servant à l'alimentation.
- ✓ Omnivores, ils ont développé des défenses chimiques, morphologiques et, semble-t-il, sociales.

© Shutterstock/Eric Issele

arthropodes, qui sont ensuite rapprochés de la bouche par des sortes de peignes présents sur les chélicères. Chez les espèces qui capturent des proies mobiles, les pédipalpes sont l'arme de choix. Parfois de grande taille, ces appendices présentent des rangées d'épines qui servent non seulement à maintenir la proie, mais aussi à la transpercer. Chez certains faucheux d'Amérique du Sud, les Stygnides, l'extrémité des pédipalpes allongés porte une « pince » hérissée de piquants, qui embroche la proie.

Prédateurs, les faucheux sont eux-mêmes la proie d'amphibiens, de reptiles et d'oiseaux, entre autres, mais ils ne se laissent pas capturer facilement. Par exemple, la carapace dure de certains faucheux tropicaux est couverte d'épines pointues. Un Gonyleptide sud-américain, *Acanthopachylus aculeatus*, est armé de quatre grandes pattes à épines dont la piqûre est douloureuse, même pour l'homme. Les opilions communs d'Europe et d'Amérique du Nord abandonnent une patte ou deux lorsqu'ils sont attaqués, une capacité appelée autospasie ou autotomie. La patte isolée continue à bouger pendant une minute et jusqu'à une heure chez certaines espèces (entre autres du fait de l'activité d'un ganglion nerveux présent dans le premier segment de la patte), distrayant ainsi le prédateur, ainsi que l'ont montré des expériences; toutefois, les pattes auto-amputées ne se régénèrent pas,

contrairement au cas de certaines araignées, et l'opilion ne survit pas s'il en perd trop.

Des faucheux de la litière forestière sont couverts de structures cuticulaires qui accumulent de la terre et des fragments d'humus. Ces structures sont des soies courtes et courbes, des bosses glandulaires sécrétant une colle ou des sortes de maillages. Associée à la capacité de ces espèces à faire le mort quand elles sont dérangées, cette stratégie les rend peu visibles par les oiseaux ou les amphibiens. Elle a aussi longtemps rendu leur repérage et leur collecte difficiles dans la nature, ce qui explique peut-être pourquoi autant de nouvelles espèces sont aujourd'hui décrites dans ce groupe.

Une défense chimique

Le mécanisme de défense des faucheux le plus original est de nature chimique. Chez nombre d'entre eux, des glandes sécrètent des composés chimiques nocifs *via* une paire d'orifices, les ozopores, situés latéralement à l'avant du corps. Leur nature chimique varie d'un groupe à l'autre. Par exemple, chez les *Leiobunum* et opilions apparentés, il s'agit d'alcools et d'aldéhydes à longues chaînes, qui produisent une odeur assimilable à celle de vieilles chaussettes de sport sales. Chez la plupart des Gonyleptides tropicaux et des familles apparentées, ce sont des benzoquinones corrosives. Les

minuscules Cyphophthalmides de la litière forestière, qui ressemblent à des acariens, produisent un mélange de quinones et d'alcools. Les plus étonnants sont les travunioïdés, qui fréquentent les sols d'Amérique du Nord, d'Europe et du Japon; les rares espèces étudiées produisent des substances analogues à la pseudoéphédrine, le principe actif de médicaments décongestionnants, ainsi qu'à la nicotine et à des alcaloïdes toxiques apparentés.

Les méthodes de dispersion de ces composés sont aussi variées. Certains faucheux créent autour d'eux un nuage de molécules répulsives, car le liquide produit par les glandes se répand rapidement sur leur corps et s'évapore. D'autres font jaillir la sécrétion de leurs pattes, en jet ou sous forme d'aérosol. Les petits Cyphophthalmides prélèvent la sécrétion du bout de leurs pattes et en maculent les assaillants. Les Dyspnoi, dotés de pédipalpes à « papier tue-mouches », possèdent des ozopores et des glandes, mais on ne leur connaît pas de défense chimique volatile.

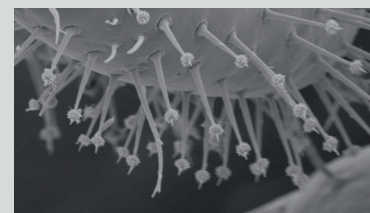
Il reste beaucoup à apprendre sur la vie sexuelle des faucheux. Seules quelques espèces ont été étudiées en détail. L'existence d'un dimorphisme sexuel chez certaines espèces, les mâles étant parfois plus gros, plus larges et plus cuirassés et épineux que les femelles, suggère que des combats peuvent opposer les mâles. C'est le cas de l'espèce commune *Phalangium opilio* (voir la

CAPTURER DES PROIES

Omnivores, les opilions sont des prédateurs d'insectes, de vers et d'escargots, et ne dédaignent pas les proies mortes, les végétaux et les champignons. Leurs pédipalpes, parfois de grande taille, peuvent constituer des armes redoutables pour capturer leurs proies.



◀ Les faucheux Stygnides d'Amérique du Sud peuvent saisir leur proie à plusieurs centimètres de distance en se servant de leurs longs pédipalpes, terminés chacun par une structure épineuse.



▲ Les pédipalpes des faucheux du sous-ordre des Dyspnoi portent des soies sécrétant des gouttelettes d'une colle poisseuse. Ils piègent ainsi de petites proies.

◀ *Erebomaster flavescens* vit dans les anfractuosités et la litière forestière du centre des Appalaches, à l'Est des États-Unis. Ses pédipalpes épineux saisissent et empalent les petites proies à corps mou. Ce juvénile a une couleur violette clair caractéristique, tandis que les adultes sont jaune vif ou orange.

figure 1). Chez quelques espèces, les mâles sont en compétition pour l'accès aux femelles, mais aussi aux ressources. Par exemple, chez le Gonyleptide d'Amérique du Sud *Zygopachylus*, ils construisent des nids fortifiés en boue ; puis les femelles sont incitées à y pondre, et les mâles se battent alors souvent pour garder le nid et les œufs.

Des comportements sociaux ?

En général, la parade amoureuse est brève : le mâle se contente de tapoter sa partenaire de ses pédipalpes ; chez les Dyspnoi, des glandes situées sur ses chélicères émettent une sécrétion. Généralement, les mâles ont un long pénis chitinisé dont la base, dotée de muscles spéciaux, est extensible et dont l'extrémité est parfois articulée et mobile. Ils l'introduisent, en général en position de face-à-face, dans l'orifice génital de la femelle. Celle-ci stocke les spermatozoïdes jusqu'à ce que ses ovules soient prêts à être fécondés.

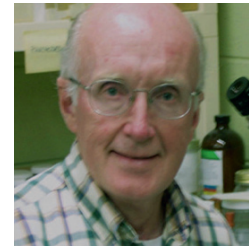
La femelle pond à l'aide d'un long ovipositeur extensible qui pénètre dans les fissures rocheuses et entre les particules du sol. Chez de nombreuses espèces, les œufs sont cachés et ne font pas l'objet de soins ; chez d'autres, la mère – ou le mâle chez *Zygopachylus* ou chez des Gonyleptides tropicaux des genres *Ampheres* et *Chavesincola* – garde non seulement les œufs, mais aussi les jeunes tout juste éclos (voir la figure 2). Enfin, quelques espèces appartenant notamment à la famille des Caddidés se passent totalement de mâles : les femelles produisent des jeunes à partir d'œufs non fécondés, par parthénogenèse.

Reproduction mise à part, certains faucheux paraissent assez sociables. Plusieurs espèces de *Leiobunum* d'Amérique du Nord et d'Europe forment des rassemblements de plusieurs centaines ou milliers d'individus, généralement dans des anfractuosités ou des conduits. Ces regroupements se produisent le plus souvent en période de froid, quand les faucheux cherchent un abri pour passer l'hiver. Il pourrait s'agir aussi d'un effet de la coïncidence de leurs déplacements ou d'une action défensive : la défense chimique de centaines de faucheux est certainement plus efficace que celle de quelques individus isolés. Les rassemblements semblent aussi dissuader les prédateurs : quand on en dérange un, les faucheux se mettent tous à remuer sur

leurs longues pattes ; cela crée une masse vibrante dans laquelle l'assaillant a du mal à choisir une proie.

La découverte en 2003 de trois spécimens fossilisés au début du Dévonien (il y a 400 millions d'années) dans les dépôts de grès siliceux (cherts) du village de Rhynie, en Écosse, montre que les opilions constituent un groupe ancien. L'espèce en question, *Eophalangium sheari*, décrite par Jason Dunlop, Hagen Hass et leurs collègues de l'Université Humboldt de Berlin et de l'Université de Münster, est similaire aux espèces qui vivent aujourd'hui dans la même région. Les spécimens – deux mâles et une femelle – sont si bien conservés que le pénis du mâle et l'ovi-

L'AUTEUR



William SHEAR est professeur de biologie à la Faculté de Hampden-Sydney, en Virginie, aux États-Unis.

Nous remercions la revue *American Scientist* de nous avoir autorisés à reproduire cet article.

SE DÉFENDRE

Démunis de crochets et de venin, les opilions se défendent à l'aide de sécrétions odorantes qui exsudent d'orifices latéraux, les ozopores. Certaines espèces américaines possèdent en outre des piquants défensifs ; d'autres peuvent se camoufler.



Joe Warfel

Les Cosmetides sont une famille de faucheux riche en espèces, réparties de l'Est des États-Unis au Pérou. Les deux taches blanches de cette espèce péruvienne [qui n'a pas reçu de nom] jouent peut-être un rôle d'avertissement. Les prédateurs l'associent à l'existence d'une défense chimique et d'une paire de piquants acérés sur son dos. Les deux taches, faites d'une sécrétion de cire, peuvent être effacées par frottement.

Répondant à la pression d'une pince, ce Cosmetide tropical, *Cynorta astora*, exsude deux gouttes de sécrétion répulsive (en blanc) par des ozopores situés de chaque côté de son corps. Cette sécrétion est composée d'un mélange de deux phénols, tous deux caustiques et toxiques.



Tappey Jones



Joe Warfel

Acutisoma proximum est l'un des nombreux faucheux de grande taille endémiques de la forêt atlantique menacée du Brésil. Le motif coloré de son corps et ses rangées de piquants sont typiques des Gonyleptides, une importante famille de faucheux sud-américaine. Les ozopores d'où sont sécrétées les substances défensives, des benzoquinones, se situent juste au-dessus de la base de la seconde paire de pattes (petites taches orange).

Ortholasma rugosum, qui se rencontre en Californie dans la litière des forêts, est caractérisé par son camouflage composé de terre. Il est fixé sur un maillage reposant sur des piliers dorsaux.



Marshall Hedin



2. CETTE FEMELLE DE FAUCHEUX cranaïde de Trinidad (*ci-dessus*), de l'espèce *Santinezia serrotibialis*, garde ses œufs et ses juvéniles. Chez les faucheux tropicaux, il arrive que les deux parents prennent soin de la progéniture. Inversement, chez *Caddo agilis* (*à droite*), les populations du Japon et d'Amérique du Nord sont composées presque uniquement de femelles et peuvent se reproduire sans mâles, par parthénogenèse.

positeur de la femelle sont identifiables. On connaît par ailleurs près de 25 espèces de faucheux fossiles depuis le début du Carbonifère, la plupart trouvées dans de l'ambre. Toutes suggèrent que l'anatomie des faucheux a peu changé depuis 400 millions d'années.

Premières études génétiques

La génétique des opilions, la biologie de leur évolution et l'étude de leur répartition géographique commencent à produire des résultats. Par exemple, selon Nobuo Tsurusaki, de l'Université de Totori, au Japon, certains faucheux du genre *Leiobunum* ont un nombre de chromosomes très variable d'une population à l'autre, ce qui représente l'une des amplitudes de variation génétique les plus grandes du monde animal. Ainsi, certaines populations ont quatre lots de chromosomes au lieu de deux ou d'autres chromosomes surnuméraires de fonction inconnue.

Autre exemple: Steven Thomas et Marshal Hedin, de l'Université de San Diego, en Californie, ont montré en 2008 qu'un petit faucheu jaune vif des Appalaches que j'avais découvert et nommé *Fumontana deprehendor*, en 1977, ne constitue pas une, mais peut-être cinq espèces. Ses populations sont en effet génétiquement distinctes, séparées par les barrières que forment les fleuves et les dépressions, mais il est impossible de les différencier par leur forme et leur anatomie.

J'ai moi-même étudié des espèces du genre *Caddo*. Les adultes d'un faucheu de Nouvelle-Angleterre, *Caddo pepperella*, ressemble aux juvéniles de l'espèce

Caddo agilis, avec laquelle ils cohabitent. J'ai avancé l'hypothèse que la première se serait différenciée à partir de la seconde par néoténie, un processus de développement où la maturité sexuelle survient dès le stade larvaire; les deux espèces se reproduisant par parthénogenèse, la néoténie peut en effet produire des individus de forme juvénile constituant une nouvelle espèce. *Caddo agilis* aurait été autrefois répartie dans tout l'hémisphère Nord, et *C. pepperella* serait apparue à deux reprises, une fois au Japon et une fois en Amérique du Nord, à partir de populations locales de la première espèce.

Or, grâce à l'étude de séquences d'ADN des deux espèces, Jeff Shultz et Jerome Regier, de l'Université du Maryland, ont montré en 2009 que les populations japonaises de *C. pepperella* sont plus proches génétiquement des populations américaines de cette espèce que des populations japonaises de *C. agilis*. *Caddo pepperella* a donc dû apparaître avant la séparation des populations japonaises et américaines de *C. agilis*, ce qui contredit mon hypothèse.

Un autre effet de l'évolution a pu être étudié: la vicariance, ou séparation géographique d'organismes liée à la dérive des continents. Selon Gonzalo Giribet, de l'Université Harvard, et Sarah Boyer, du Collège Macalester, l'arbre évolutif des Cyphophthalmides (opilions de la litière forestière) correspond à ce que l'on attendrait de la façon dont la Pangée – le vaste supercontinent du Paléozoïque – a éclaté il y a environ 200 millions d'années: les premières branches de cet arbre correspondent aux premiers événements de spéciation liés à la fragmentation du supercontinent. ■

✓ BIBLIOGRAPHIE

E. Delfosse, *Catalogue préliminaire des Opilions de France métropolitaine (Arachnida : Opiliones)*, II., *Bulletin de la Linnéenne de Bordeaux*, à paraître.

R. Pinto-da-Rocha *et al.*, *Harvestmen: The Biology of Opiliones*, Harvard University Press, 2007.

J. A. Dunlop *et al.*, *Preserved organs of Devonian harvestmen*, *Nature*, vol. 425, p. 916, 2003.

D. Jones, *Guide des araignées et des opilions d'Europe*, Delachaux et Niestlé, 384 p., 2001.

✓ SUR LE WEB

<http://www.arachnology.be/pages/Opiliones.html>

<http://www.museunacional.ufrj.br/mndi/Aracnologia/opiliones.html>

<http://www.abdn.ac.uk/rhynie/harvestmen.htm>