

**LES OPILIONS DANS LES ECOSYSTEMES
MONTAGNARDS PYRENEENS.
I. LES OPILIONS DE LA HAUTE VALLEE D'OSSAU
(PYRENEES-ATLANTIQUES; FRANCE)**

F. D'AMICO (1) et J.P. BESSON (2)

(1) Parc National des Pyrénées. Gabas. F-64440 LARUNS

2) Parc National des Pyrénées 59, route de Pau F-65000 TARBES

RÉSUMÉ.- Une étude menée sur les Opilions (Arachnida) en haute-vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques; France) entre 1987 et 1989 a permis de souligner la richesse et la diversité de ce groupe dans les écosystèmes montagnards: dix-huit espèces ont été inventoriées. Nous présentons ici les principaux aspects de leur phénologie, de leur distribution altitudinale et de leur écologie.

ABSTRACT.- A study carried out in upper-Ossau valley (Pyrénées-Atlantiques; France) between 1987 and 1989 has revealed a high diversity of Opilionid fauna in such mountain area: eighteen species have been found. In this paper, the main features of their phenology, altitudinal distribution and ecology are presented.

RESUMEN.- Un estudio sobre los Opiliones (Arachnida) en el Alto Valle de Ossau (Pirineos Atlánticos, Francia) entre 1987 y 1989 ha permitido señalar la riqueza y diversidad de este grupo en los ecosistemas de montaña: dieciocho especies se han inventariado. Presentamos aquí los principales aspectos de su fenología, distribución altitudinal y ecología.

Key-words: *Opilionid, Arachnida, Ecology, Diversity, Ossau Valley, Pyrénées.*

1. Introduction

Les travaux traitant des Opilions (Arachnida: Opiliones) sont peu nombreux et présentent le plus souvent des inventaires régionaux ou des problèmes de systématique au détriment des aspects bio-écologiques qui sont moins fréquemment abordés. Parmi ceux-ci, les phénomènes adaptatifs d'ordre morphologique, écologique et physiologique qui gèrent la vie des Opilions en montagne sont encore très mal connus.

Les travaux concernant les Opilions des Pyrénées sont relativement peu abondants. Sur le versant français (cf. Le Duchat D'Aubigny, 1980), ils décrivent essentiellement la faune de basse et moyenne altitude, notamment celle du Pays Basque (Marcuzzil et Biondi, 1980), de l'Ariège (Juberthie, 1964) et des Pyrénées Orientales (Juberthie, 1956 et 1958; Rambla, 1976a). Les Opilions vivants dans la haute chaîne pyrénéenne ont seulement fait l'objet de quelques recherches isolées (Martens, com. pers.) ou sont rapportés dans des ouvrages généraux (Simon, 1879; Martens, 1978), biospéologiques (Simon, 1907, 1910, 1911; Roewer, 1935; Juberthie, 1961) ou encore monographiques (Dresco, 1948, 1952, 1953, 1967 a,b; Gruber et Martens, 1968; Martens, 1969 et 1982; Martens et Chemini, 1986; Rambla, 1968, 1976b, 1986). Sur le versant espagnol, les études sont plus nombreuses mais touchent aussi préférentiellement les zones de faible altitude ou les milieux cavernicoles (Rambla, 1946, 1976 a,b, 1980, 1985 et 1986; Prieto, 1990; Prieto et Zubiaga, 1985). Seul un article (Rambla et Perera, 1989) aborde vraiment l'écologie des Opilions dans les écosystèmes de haute altitude. Cette étude, réalisée au Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, a permis de recenser douze espèces appartenant à six familles. Toutefois, cette contribution est issue d'un échantillonnage limité à deux semaines d'août 1987. Faisant suite à une étude antérieure (D'Amico, 1988), le travail présenté ici est le bilan de trois années de recherches réalisées en vallée d'Ossau au coeur du Parc National des Pyrénées, dans la partie occidentale française des Pyrénées. Il a pour objectif majeur de mieux cerner l'écologie des Opilions dans les zones montagneuses des Pyrénées.

2. Matériel et méthodes

L'étude s'est déroulée dans la haute vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques; France) entre 1987 et 1989, dans la zone comprise entre le bassin de Laruns au Nord et la frontière franco-espagnole au Sud. Cette vallée, orientée Nord-Sud, offre des écosystèmes nombreux et variés étagés entre 300 mètres et 2885 mètres d'altitude. Les précipitations abondantes (climat montagnard sous influence atlantique) favorisent le développement de la hêtraie-sapinière qui est la formation végétale dominante jusqu'à 1700 m. La vallée d'Ossau, en laissant une place majeure aux activités pastorales, a su conserver son système traditionnel d'occupation de la montagne bien que de nombreux changements interviennent sous la poussée récente et importante du tourisme. Elle fait partie intégrante du Parc National des Pyrénées, créé en 1967.

Les méthodes utilisées ont été la chasse à vue, la capture par des pièges d'interception et l'extraction par appareil de Berlèse (pour plus de détails sur le fonctionnement, les performances et les limites de ces pièges, se reporter notamment à Rambla, 1985). Toutes ces techniques ont été mises en oeuvre simultanément, tout au long des trois années, dans tous les milieux susceptibles d'héberger des Opilions.

LES OPILIONS DE LA HAUTE VALLE DOSSAU

La classification retenue et l'identification des espèces reposent sur l'ouvrage de Martens (1978).

3. Résultats et discussion

—Inventaire:

Le présent travail et l'ensemble des prospections antérieures menées en haute vallée d'Ossau ont permis de recenser un total de 18 espèces d'Opilions (D'Amico, 1988; Martens, 1978 et 1982; Prieto, 1990). L'inventaire des espèces et leur position systématique sont les suivants:

Sous-ordre PALPATORES

Superfamille TROGULOIDEA

Famille *Nemastomatidae*:

Nemastoma bimaculatum (Fabricius, 1775)

Centetostoma bacilliferum (Simon, 1879)

Famille *Trogulidae*:

Trogulus nepaeformis (Scopoli, 1763)

Anelasmacephalus pyrenaicus Martens, 1978

Superfamille ISCHYROPSALIDIDOIDEA

Famille *Ischyropsalididae*:

Ischyropsalis pyrenea pyrenea Simon, 1872

Ischyropsalis helwigi lucantei Simon, 1879

Ischyropsalis nodifera Simon, 1872

Famille *Sabaconidae*:

Sabacon viscayanum ramblaianum Martens, 1982

Superfamille PHALANGIOIDEA

Famille *Phalangiidae*:

Sous-famille *Phalangiinae*:

Phalangium opilio Linné, 1761

Megabunus diadema (Fabricius, 1779)

Sous-famille *Oligolophinae*:

Oligolophus hansenii (Kraepelin, 1896)

Odiellus troguloides (Lucas, 1847)

Mitopus morio (Fabricius, 1779)

Sous-famille *Gyantinae*:

Gyas titanus Simon, 1879

Dicranopalpus pyrenaeus Dresco, 1948

Sous-famille *Sclerosomatinae*:

Homalenotus quadridentatus Koch, 1839

Sous-famille *Leiobuninae*:

Leiobunum rotundum (Latreille, 1798)

Leiobunum blackwalli Meade, 1861

A titre informatif, il faut mentionner l'existence d'autres espèces en vallée d'Ossau. *Peltonychia clavigera* (Laniatores, Travuniidae) a été signalée dans un unique site de la basse vallée d'Ossau (Roewer, 1935). Par ailleurs, un mâle encore non identifié appartenant au genre *Odiellus* ainsi qu'une femelle du genre *Mitostoma* ont été récoltés également en basse vallée d'Ossau.

Ces espèces présentent une morphologie très diversifiée et les dimensions (pattes comprises) s'échelonnent de quelques millimètres (*A. pyrenaicus*) à quelques 20 centimètres pour le géant du groupe (*G. titanus*).

—Distribution temporelle:

La vallée d'Ossau héberge toute l'année des Opilions (fig. 1). En fonction de la période de développement des adultes dans l'année, 4 groupes peuvent être distingués:

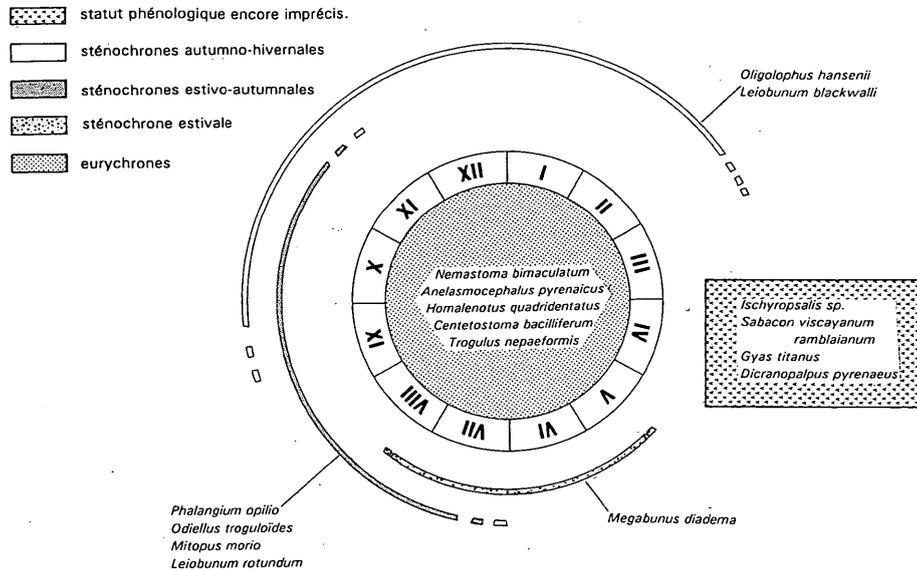


Figure 1. Distribution temporelle des Opilions adultes en haute vallée d'Ossau (résultats obtenus entre 1987 et 1989). Hormis les espèces dont le statut phénologique reste imprécis, quatre groupes phénologiques d'importance inégale quant au nombre des espèces représentatives peuvent être définis. Noter que la majorité des espèces appartiennent au groupe d'espèces sténochrones estivo-automnales. (Temporal distribution pattern of adult Opilions in upper Ossau valley (results from 1987 to 1989). Excepted some poorly known species Opilionids may be divided into four phenological groups of unequal importance. Most of the species belong to the estivo-autumnal stenochronic one).

LES OPILIONS DE LA HAUTE VALLEE D'OSSAU

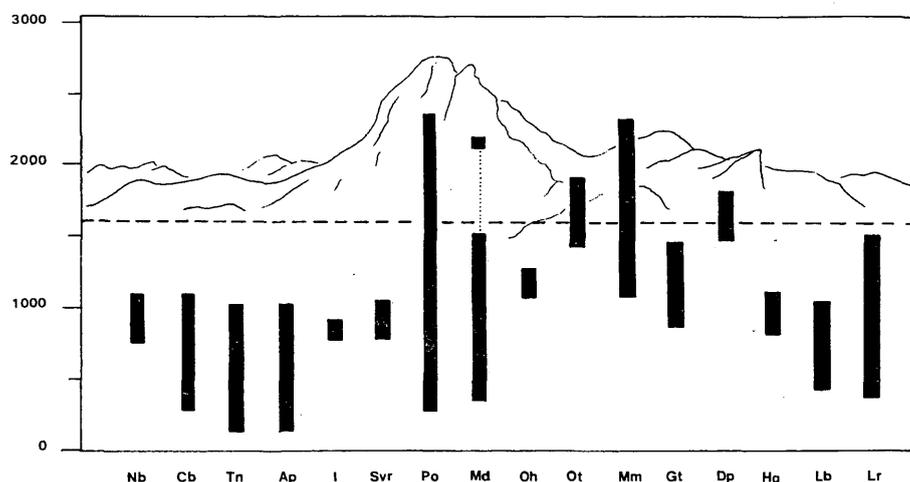


Figure 2. Amplitudes altitudinales d'observations des Opilions en haute vallée d'Ossau (résultats obtenus entre 1987 et 1989). La distribution altitudinale réelle des espèces est plutôt un reflet de l'étagement altitudinal des habitats occupés. Le trait horizontal discontinu matérialise la limite supérieure moyenne de la forêt. (*Altitudinal distribution pattern of Opilions in upper Ossau valley fit probably with altitudinal distribution of available biotopes rather than altitude alone (results from 1987 to 1989). Horizontal line show upper forest limit.*)

Abbreviations employées (Abbreviations used): **Nb**: *Nemastoma bimaculatum*; **Cb**: *Centetostoma bacilliferum*; **Tn**: *Trogulus nepaeformis*; **Ap**: *Anelasma cephalus pyrenaicus*; **I**: *Ischyropsalis* spp.; **Svr**: *Sabacon viscayanum ramblaianum*; **Po**: *Phalangium opilio*; **Md**: *Megabunus diadema*; **Oh**: *Oligolophus hanseni*; **Ot**: *Odiellus troguloides*; **Mm**: *Mitopus morio*; **Gt**: *Gyas titanus*; **Dp**: *Dicranopalpus pyrenaicus*; **Hq**: *Homalenotus quadridentatus*; **Lb**: *Leiobunum blackwalli*; **Lr**: *Leiobunum rotundum*.

- espèces eurychrones chez lesquelles le cycle vital des adultes et des juvéniles se déroule toute l'année (*N. bimaculatum*, *C. bacilliferum*, *T. nepaeformis* et *A. pyrenaicus*, *H. quadridentatus*),
- espèce sténochrome printano-estivale, représentée par *M. diadema*, chez qui les adultes s'observent de mi-mai à mi-août,
- espèces sténochrones estivo-autumnales où se rangent la majorité des espèces épigées de bonne taille (*P. opilio*, *O. troguloides*, *M. morio*, *L. rotundum*, *G. titanus*). Les adultes de ce groupe s'observent dès le début de l'été jusqu'à la fin de l'automne,
- groupe d'espèces sténochrones automno-hivernales auquel appartiennent *O. hanseni* et *L. blackwalli*. La période de développement des adultes a lieu en hiver pour la première espèce ou essentiellement en automne avec possibilité de traverser l'hiver pour la deuxième.

Le statut des espèces des genres *Sabacon*, *Dicranopalpus* et *Ischyropsalis*, pour lesquelles peu d'observations ont été réalisées, est encore incertain.

—Distribution altitudinale:

En vallée d'Ossau, les Opilions s'observent à toute altitude comme le montre l'image de leur distribution altitudinale présentée à la figure 2. Les côtes les plus élevées sont atteintes par les espèces épigées (*P. opilio*; *M. morio*; *M. diadema*; *O. troguloides*), dont le pouvoir de dispersion est plus étendu que les espèces fréquentant les mousses, la litière forestière ou encore les milieux cavernicoles. Il paraît peu probable que l'altitude dans cette région de moyenne montagne, dont les sommets ne dépassent pas 3000 mètres, soit un facteur directement limitant. La distribution altitudinale des espèces serait plutôt la résultante de l'étagement des formations végétales et des habitats offerts aux Opilions.

—Distribution écologique:

En haute vallée d'Ossau, les Opilions fréquentent tous les biotopes disponibles (fig. 3). Les formations forestières, en raison des nombreux habitats qu'elles recèlent, abritent le plus grand nombre d'espèces (*L. rotundum*; *L. blackwalli*; *O. hanseni*; *M. diadema*; *S. viscayanum*; *N. bimaculatum*; *T. nepaeformis*, *A. pyrenaicus*, *H. quadridentatus* ainsi que *I. pyrenea* et *I. nodifera* qui sont des espèces troglaphiles). Les espaces supraforestiers sont colonisés en priorité par *P. opilio*. Le milieu cavernicole héberge principalement des espèces du genre *Ischyropsalis*. Les biotopes à hygrométrie élevée et à température tamponnée que constituent les sources, les suintements et les bords de rivière sont fréquentés par *G. titanus*. Enfin, *M. morio*, *O. troguloides* et peut-être *D. pyrenaeus* sont ubiquistes et s'observent indifféremment dans des biotopes «ouverts» ou «fermés».

—Espèces remarquables:

Les Opilions des massifs montagneux, surtout au-dessus d'une certaine altitude, doivent affronter des conditions de vie rigoureuses et beaucoup d'espèces présentent des comportements originaux. Parmi toutes les espèces rapportées ici, seules quelques-unes ont livré une partie de leurs secrets.

P. opilio, espèce de loin la plus commune, se rencontre sous forme de populations importantes. Les densités de 10 individus au mètre carré observées de nuit dans certains pâturages laissent supposer que ces arthropodes jouent un rôle en écosystème prairial beaucoup plus important qu'on ne le pense généralement. Cette espèce présente en outre des moeurs cannibales qui sont probablement à mettre en relation avec les fortes densités observées.

LES OPILIONS DE LA HAUTE VALLE D'OSSAU

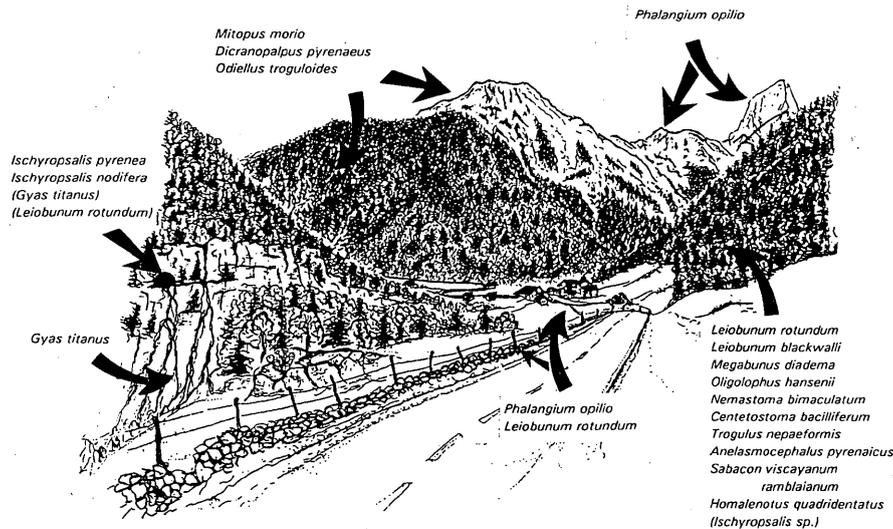


Figure 3. Distribution écologique par habitats des Opilions en haute vallée d'Ossau. Il existe une ségrégation spatiale des espèces qui occupent tous les biotopes disponibles. Les espèces indiquées entre parenthèses ne sont pas caractéristiques du milieu bien qu'elles s'y observent parfois. (Le village représenté est Gabas, 1000 mètres d'altitude). (*Ecological distribution pattern of Opiliones in upper Ossau valley. Spatial segregation of species is an important trait of Harvestmen that inhabit all available biotopes. Species indicated in brackets are unusual inhabitants of this biotope. (Village drawn is Gabas, 1000 meters high).*)

Les deux espèces locales appartenant au genre *Leiobunum* (*L. rotundum* et *L. blackwalli*) ont une morphologie et une éthologie si proches que la façon dont elles limitent leur concurrence pose un problème qui reste entier (Rambla, 1985). D'autre part, *L. rotundum* montre une forte tendance au grégarisme, comme l'illustre cette observation du 26 mai 1989 date à laquelle plus de 300 individus de cette espèce étaient regroupés sur un bloc rocheux isolé dont la surface était inférieure à 5 mètres carrés. Les individus, immatures et adultes des deux sexes, étaient presque tous en contact par leurs pattes.

M. diadema, espèce exceptionnelle par sa morphologie (en particulier son diadème oculaire de 10 grandes épines) est connue aussi par le caractère parthénogénétique de sa reproduction (Tsurusaki, 1986; Sankey, 1988). En vallée d'Ossau, les mâles sont nombreux et la valeur du sex-ratio atteint près de 60% en faveur des mâles. Cette observation inédite est en contradiction avec les connaissances antérieures, puisque jusqu'à présent, seulement quatre mâles de l'espèce sont cités en Espagne (Prieto, com. pers.; Rambla et Perera, 1989; Rambla, com. pers.) et qu'ils sont considérés comme très rares ou exceptionnels en France comme en

Angleterre (Philipson, 1959; Martens, 1978; Sankey, 1988). Les significations biologiques et évolutives d'un tel changement de stratégie chez les populations de la vallée d'Ossau seront développées dans un travail ultérieur.

4. Conclusion

Si l'éthologie des stades adultes de certaines espèces d'Opilions communes en vallée d'Ossau commence à être mieux connue, il reste encore beaucoup à découvrir sur les stades juvéniles de ces espèces et sur les espèces plus discrètes ou plus rares.

Les premiers résultats exposés ici permettent déjà d'appréhender la variété et la complexité des stratégies d'occupation du milieu montagnard par ce groupe des Opilions, qui apparaît plus diversifié qu'on ne le croyait jusqu'alors. Le découpage spatial et temporel des activités spécifiques est un aspect fondamental de leur écologie. L'aptitude à utiliser l'ensemble des opportunités offertes par les écosystèmes montagnards en est un autre. Quelques autres particularités éco-éthologiques, abordées avec *P. opilio*, *L. rotundum* et *M. diadema*, soulignent la nécessité de telles études chez les autres espèces. Entre autres, les capacités de dispersion, les modes de reproduction et les rythmes nycthéméraux devraient être riches en enseignements.

En définitive, les Opilions, par leurs caractéristiques biologiques et par la diversité des stratégies qu'ils adoptent, tant dans les milieux insulaires (Tsurusaki, 1986, 1989; Tsurusaki *et al.*, 1991) que dans les milieux montagnards, se présentent comme un groupe écologique susceptible de fournir de nombreuses informations sur la spéciation et l'adaptation à la vie dans les écosystèmes montagnards.

Remerciements. Ce travail a été réalisé dans le cadre des activités de recherche du Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas (Université de Bordeaux I - Parc National des Pyrénées), avec l'autorisation et l'appui du Parc National des Pyrénées. Nous tenons à remercier Dr. J.J. Lazare, M. Leconte et F. Arroseres pour leur appui au Centre d'Ecologie Montagnarde et l'ensemble des agents du secteur d'Ossau pour leur aide sur le terrain. Nos remerciements s'adressent tout particulièrement à Dr. C.E. Prieto et à Dra. M. Rambla pour leur collaboration et pour avoir bien voulu relire le manuscrit.

Références

- D'Amico, F. (1988). Les Opilions de la vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques, France). Note Préliminaire. *Doc. Ecol. Pyr.*, V: 145-156.
- Dresco, E. (1948). Remarques sur le genre *Dicranopalpus* Dol. et description de deux espèces nouvelles (*Opiliones*). *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 2ème série, XX(4): 336-342.
- Dresco, E. (1952). Répartition d'*Ischyropsalis luteipes* Simon (*Opiliones, Ischyropsalididae*). *Notes biospéol.*, 7: 101-104.
- Dresco, E. (1953). Un Opilion nouveau des Monts Cantabriques (Espagne). *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 2ème série, XXV(2): 147-149.
- Dresco, E. (1967a). Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis* (Famille *Ischyropsalididae*). III. *Ischyropsalis superba* Simon et *Ischyropsalis lucantei* Simon. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 2ème série, 38(6): 801-816.
- Dresco, E. (1967b). Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis* (Famille *Ischyropsalididae*). IV. *Ischyropsalis nodifera* Simon. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 2ème série, 39(1): 173-187.
- Gruber, J. et Martens, J. (1968). Morphologie, Systematik und Ökologie der Gattung *Nemastoma* C.L. Koch (s. str.) (*Opiliones, Nemastomatidae*). *Senck. Biol.*, 49(2): 137-172.
- Juberthie, C. (1956). Une nouvelle espèce d'Opilions *Sironidae* de France et d'Espagne: *Parasiro coiffaiti* n. sp. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 2ème série, 28(4): 394-400.
- Juberthie, C. (1958). Révision du genre *Parasiro* (*Opiliones, Sironidae*) et description de *Parasiro minorn*. sp. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 2ème série, 30(2): 159-166.
- Juberthie, C. (1961). Données sur la biologie des *Ischyropsalis* C.L.K. (*Opiliones, Palpatores, Ischyropsalididae*). *Ann. Spéol.*, 16(4): 381-395.
- Juberthie, C. (1964). *Recherches sur la biologie des Opilions*. Thèse. Annales Spéol., 19, Moulis. p. 1-237.
- Le Duchat D'aubigny, J. (1980). *Bibliographie des inventaires faunistiques de France 1758-1979*; Arachnides (sauf Acariens). Secrétariat de la Faune et de la Flore, Paris, 9-13: 80-95.
- Marcuzzi G. et Biondi, S. (1980). Contributo alla conoscenza della fauna dei Pirenei Occidentali. *Bull. Cent. Stud. Rech. Sci. Biarritz*, 13(1): 26-27.
- Martens, J. (1969). Die Abgrenzung von Biospezies auf biologisch-ethologischer und morphologischer Grundlage am Beispiel der Gattung *Ischyropsalis* C. L. Koch 1839 (*Opiliones, Ischyropsalididae*). *Zool. Jb. Syst. Bd.* 96; 133-264.
- Martens, J. (1978). Spinnentiere. Arachnida. Weberknechte, Opiliones. *Die Tierwelt Deutschlands*, G. Fischer, Jena, 64, 464 p.
- Martens, J. (1982). Europäische Arten der Gattung *Sabacon* Simon, 1879 (*Arachnida; Opiliones; Sabaconidae*). *Senck. Biol.*, 63(3/4): 265-296.
- Martens, J. et Chemini, C. (1986). Die Gattung *Anelasmacephalus* Simon, 1879. Biogeographie, Artgrenzen und Biospezies-Konzept (*Opiliones; Troglidae*). *Zool. Jb. Syst.*, 115: 1-48.
- Philipson, J. (1959). The seasonal occurrence, life history and fecundity of Harvest-spiders (*Phalangida*) in the neighbourhood of Durham city. *Ent. Monthly Mag.*, 95: 134-138.
- Prieto, C.E. (1990). The genus *Ischyropsalis* C.L. Koch (*Opiliones, Ischyropsalididae*) on the Iberian Peninsula. I. Non-troglobitic species. *Acta Zool. Fennica*, XI

- International Congress of Arachnology, Turku, Finland, 7-12 August 1989, 190: 315-320.
- Prieto, C.E. et Zubiaga, A. (1985). El genero *Ischyropsalis* C.L. Koch (*Ischyropsalididae*, *Opiliones*) en la provincia de Burgos. *Actas 2ème Simp. Reg. Espeol.- Fed. Cast.- Norte Espeleol.* Burgos, 15-19.
- Rambla, M. (1946). Opiliones del Aralar. *Pirineos*, 12: 46-65.
- Rambla, M. (1968). Contribucion al estudio de los Opiliones de la fauna iberica. Las especies del grupo *N. bacilliferum* Simon, 1879 en la Peninsula Iberica (*Opiliones*, *Nemastomatidae*). *P. Inst. Biol. Appl.* 45(3): 33-56.
- Rambla, M. (1976a). Estudio de la especie *Astrobus grallator* Simon, 1879 (*Arachnida*, *Opiliones*, *Sclerosomatinae*). *Miscelanea Zoologica*, 3(5): 53-68.
- Rambla, M. (1976b). La especie *Oligolophus agrestis* (Meade, 1855) en la Peninsula Iberica (*Arachnida*, *Opiliones*, *Phalangiidae*, *Oligolophinae*). *P. Dept. Zool.*, 1: 23-27.
- Rambla, M. (1980). Contribucion al conocimiento de la fauna cavernicola del País Vasco. *Kobie* (Bilbao), 10: 529-533.
- Rambla, M. (1985). Artrópodos epigeos del macizo de San Juan de la Peña (Jaca, Huesca). IV. Opiliones. *Pirineos*, 124: 87-169.
- Rambla, M. (1986). Nuevos datos sobre *Dicranopalpus ramosus* (Simon, 1909) (*Arachnida*; *Opiliones*; *Phalangiidae*). *Actas X Congr. Int. Arachnol.* Jaca, España, I: 373-382.
- Rambla, M. et Perera, A. (1989). Resultados de una primera campaña de prospección de los Opiliones (*Arachnida*) del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Lucas Mallada*, 1: 196-202.
- Roewer, C. F. (1935). *Opiliones* (5. Serie): Zugleich eine Revision aller bisher bekannten europäischen Laniatores. *Arch. Zool. exper. Génér.*, 78(1); 1-96.
- Sankey, J.H.P. 1988). *Provisional atlas of the Harvest-Spiders (Arachnida: Opiliones) of the British Isles*. Biological records Centre, Natural Environment Research Council, Huntingdon, 42 pp.
- Simon, E. (1879). *Les Arachnides de France*. Tome 7. Ordre des Chernetes, Scorpiones et Opiliones. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 332 p.
- Simon, E. (1907). Biospeologica. III. Araneae, Chernetes et Opiliones (première série). *Arch. Zool. expér. gén.*(4), 6(9): 537-553.
- Simon, E. (1910). Biospeologica. XV. Araneae, Chernetes et Opiliones. (seconde série). *Arch. Zool. expér. gén.*(5), 5(2): 49-66.
- Simon, E. (1911). Biospéologica. XXIII. Araneae, Chernetes et Opiliones. (troisième série). *Arch. Zool. expér. gén.*, (5), 9(2): 177-206.
- Tsurusakil, N. (1986). Parthenogenesis and Geographic Variation of Sex Ratio in two species of *Leiobunum* (*Arachnida*, *Opiliones*). *Zool. Sci.*, 3: 517-532.
- Tsurusakil, N. (1989). Geographic variation of chromosomes in *Sabacon makinoi* Suzuki (*Arachnida*; *Opiliones*; *Sabaconidae*). *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 44: 111-116.
- Tsurusakil, N., Murakamil, M. et Shimokawa, K. (1991). Geographic variation of chromosomes in the Japanese Harvestman, *Gagrellopsis nodulifera*, with special reference to a hybrid zone in western Honshu. *Zool. Sc.*, 8: 265-275.