

REVISION DES CONNAISSANCES SUR LES SCORPIONS CAVERNICOLES
(TROGLOBIES) (ARACHNIDA, SCORPIONS)

par
Wilson R. LOURENÇO* et Oscar F. FRANCKE**

* Laboratoire de Zoologie (Arthropodes)
Muséum National d'Histoire Naturelle
61, rue de Buffon
75231 Paris Cédex 05, (France).

** Department of Biological Sciences
Texas Tech University, Lubbock,
Texas 79409, (U.S.A.).

I - INTRODUCTION

Dès le 19ème siècle, l'existence d'Arthropodes appartenant à l'ordre des Scorpions dans le milieu cavernicole ou souterrain ne fait pas de doute. En 1893, POCOCK décrit *Chaerilus cavernicola* trouvé dans la grotte de Ngatau, près de Pajocombo à Sumatra, et en 1899, *Chaerilus agilis*, provenant des grottes Selangor à Malacca, est décrit par le même auteur.

Par ailleurs, d'autres espèces ont été signalées dans des grottes, telles *Euscorpium carpathicum* et *E. italicum* du sud de l'Europe, et *Centruroides yucatanus* du Mexique (VANDEL, 1964).

Une espèce tout à fait particulière, *Belisarius xambeui* SIMON, 1879, habitant la partie orientale des Pyrénées, a été considérée par quelques auteurs comme cavernicole (véritable), en raison non seulement de sa présence dans des grottes, mais aussi compte-tenu de la régression de son appareil oculaire (yeux médians absents) ; cependant, aucune de ces espèces n'a pu être reconnue comme véritable troglobie, en raison de leur présence dans le milieu épigé ou endogé. Ainsi, VANDEL (1964), dans sa Biologie des Animaux cavernicoles, affirme : "Aucun Scorpion ne mène une vie vraiment cavernicole".

Ce n'est qu'à la fin des années soixante que les premières espèces véritablement troglobies : *Typhlochactas rhodesi* et *T. reddelli* ont été découvertes dans des grottes mexicaines (MITCHELL, 1968). Par la suite, des recherches biospéologiques plus approfondies ont permis d'augmenter considérablement le nombre d'espèces troglobies, qui s'élève à 13 aujourd'hui ; ce nombre est encore faible par rapport à celui des espèces épigées et endogées connues, environ 1200.

Le tableau I synthétise les données fondamentales sur les 13 espèces reconnues troglobies. Des considérations phylogénétiques et biogéographiques sont faites pour l'ensemble de ces espèces, et d'autres considérations sont ajoutées sur des espèces non troglobies, retrouvées à l'intérieur de cavités souterraines.

II - CONSIDERATIONS EVOLUTIVES

Les Scorpions sont des prédateurs nocturnes, avec une longue durée de vie et un faible taux métabolique. Comportement nocturne, durée de vie assez longue et faible taux métabolique sont des aspects qui pré-adaptent les Scorpions à la vie souterraine ; leur comportement prédateur limite le nombre d'individus qui peuvent occuper une grotte donnée, et, par conséquence, limite leur abondance.

Le fait que les 13 espèces troglobies connues représentent, au minimum, 8 lignées établies indépendamment dans des grottes, fournit une indication de cette préadaptation à la vie souterraine : 1. les Typhlochactini (*Typhlochactas* + *Sotanochactas* + *Alacran*), 2. *Vaejovis gracilis*, 3. *Diplocentrus mitchelli*, 4. *Diplocentrus anophthalmus*, 5. *Diplocentrus cueva*, 6. *Troglocormus willis* + *T. ciego*, 7. *Troglotayosicus vachoni* et 8. *Chaerilus chapmani*.

Quatre des huit familles récentes de Scorpions, actuellement reconnues, comprennent des espèces troglobies. La famille des Vaejovidae présente une seule espèce troglobie qui, à en juger par ses modifications morphologiques, a dû acquérir ce mode de vie assez récemment (*Vaejovis gracilis*), et deux espèces troglaphiles rarement collectées à l'extérieur des grottes (*Vaejovis reddelli* Gertsch et Soleglad et *Uroctonus grahami* Gertsch et Soleglad). La famille des Diplocentridae comprend trois espèces troglobies non apparentées les unes aux autres, chacune présentant à des degrés différents, des modifications morphologiques associées à la vie souterraine : *Diplocentrus anophthalmus*, *D. mitchelli*, *D. cueva* (FRANCKE, 1978). La famille des Chaerilidae présente une espèce troglobie avec un degré de modifications morphologiques important, en particulier une élongation considérable des divers appendices (*Chaerilus chapmani*), et deux espèces, probablement troglaphiles (*Chaerilus cavernicola* et *Chaerilus agilis*). Finalement, au moins trois différentes lignées évolutives à l'intérieur de la famille des Chactidae ont évolué vers des éléments troglobies, chacun desquels présente de fortes modifications associées à la vie souterraine. Les espèces de *Troglocormus* et *Troglotayosicus vachoni* ont perdu, dans les deux cas, les yeux médians, présentent des yeux latéraux réduits, et conservent une pigmentation complète. Les Typhlochactini présentent trois genres troglobies, dont deux sont monotypiques et un comprend trois espèces troglobies (plus une espèce habitant la litière de feuilles) ; ils sont tous très modifiés pour la vie en milieu souterrain ; les yeux médians et latéraux ont disparu, ainsi que toute trace de pigmentation. Au moins *Alacran* et *Sotanochactas* montrent également une élongation considérable des divers appendices (queue, pédipalpes et pattes).

Les différents systèmes de grottes habités par cette tribu sont éloignés de plusieurs centaines de kilomètres, et appartiennent à des formations géologiques plutôt très distinctes. Il est donc très improbable que ces grottes aient été interconnectées dans le passé, ce qui aurait permis la dispersion de formes ancestrales vers les diverses grottes. Probablement un ou plusieurs ancêtres, habitant le milieu endogé/litière, ont donné naissance, indépendamment à chacune des six espèces troglobies. Si une telle hypothèse était exacte, cela signifierait que plus de 8 (au moins 12) introductions différentes de Scorpions dans le milieu souterrain ont eu lieu, et renforcerait la notion qu'au moins quelques Scorpions sont préadaptés à la vie souterraine.

III - LES BUTHIDAE CAVERNICOLES

Pour une cinquième famille, celle des Buthidae, divers exemples d'espèces habitant le milieu cavernicole ont été signalés, mais dans tous les cas, elles ont été considérées uniquement comme des troglaxènes réguliers ou, à la rigueur, comme des troglaphiles. Entre autres, *Alayotityus delacruzii* de Cuba (ARMAS, 1973) et *Tityus monaguensis* et *Tityus falconensis* du Vénézuéla (GONZALES-SPONGA, 1974) sont à retenir.

Chaque fois qu'une espèce de Buthidae est retrouvée à l'intérieur d'une grotte, on constate l'absence de toute régression tant de l'appareil oculaire que de la

ESPECE	AUTEUR ET ANNEE	FAMILLE	LOCALITE TYPIQUE	PROFONDEUR	YEUX MEDIANS	YEUX LATERAUX
<i>Typhlochactas rhodesi</i>	MITCHELL 1968	Chactidae	Cueva de la Mina Tamaulipas Mexique	50 m	absents	absents
<i>Typhlochactas reddelli</i>	MITCHELL 1968	Chactidae	Cueva del Ojo de Agua de Tlilapan Vera Cruz Mexique	30 m	absents	absents
<i>Sotanochactas elliotti</i>	(MITCHELL) 1971	Chactidae	El Sotano de Yerbaniz Sierra de El Abra Mexique	75 m	absents	absents
<i>Vaejovis gracilis</i>	GERTSCH et SOLEGLAD 1972	Vaejovidae	Cueva de Atoyac Atoyac, Vera Cruz Mexique	-	réduits	réduits
<i>Diplocentrus mitchelli</i>	FRANCKE 1977	Diplocentridae	Actun Halmensura Campeche Mexique	-	réduits	normaux
<i>Diplocentrus anophthalmus</i>	FRANCKE 1977	Diplocentridae	Actun Chukum Yucatan Mexique	-	absents	réduits
<i>Diplocentrus cueva</i>	FRANCKE 1978	Diplocentridae	Cueva Desapare- ciendo, 2 Km W. Acatlan, Oaxaca Mexique	-	réduits	normaux
<i>Troglocormus willis</i>	FRANCKE 1981	Chactidae	Cueva del Brinco Tamaulipas Mexique	10-30 m	absents	réduits
<i>Troglocormus ciego</i>	FRANCKE 1981	Chactidae	Cueva de Elias, 13 Km N. Agua Buena, San Luis Potosi, Mexique	-	absents	réduits
<i>Troglotayosicus vachoni</i>	LOURENÇO 1981	Chactidae	Cueva de Los Tayos Santiago Equateur	180 m	absents	réduits
<i>Alacran tartarus</i>	FRANCKE 1982	Chactidae	Huautla de Jiménez Oaxaca Mexique	720 m et 812 m	absents	absents
<i>Thyphlochactas cavicola</i>	FRANCKE (s.presse)	Chactidae	Cueva del Vandalis- mo, Sistema Purifi- cacion, Tamaulipas Mexique	entrée de la grotte	absents	absents
<i>Chaerilus chapmani</i>	VACHON et LOURENÇO (s.presse)	Chaerilidae	Mulu caves, Gunong Nat. Park Sarawak	-	réduits	réduits

Tab. 1 - Liste des espèces, des lieux de récolte, et caractéristiques oculaires des Scorpions.

pigmentation. En outre, très souvent ces espèces sont rapidement repérées dans le milieu superficiel.

Deux cas précis illustrent cette possibilité d'habiter le milieu souterrain, sans pour autant démontrer une véritable adaptation à ce milieu ; ainsi, au moment de la découverte de deux troglobies actuellement connus : *Troglotayosicus vachoni* d'Equateur et *Chaerilus chapmani* du Sarawak, dans chacun des cas une espèce de Buthidae, respectivement *Tityus demangei* Lourenço et *Lychas hosei* Pocock, a été trouvée dans les mêmes conditions de vie souterraine que les vrais troglobies, sans présenter la moindre régression ; ces deux espèces ont également été repérées en dehors des grottes.

IV - LA REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES VERITABLES TROGLOBIES

D'après les données du tableau I, on constate que mis à part une espèce : *Chaerilus chapmani* du Sarawak en Asie, toutes sont américaines et onze espèces sur douze ont été découvertes au Mexique.

Evidemment, cette situation particulière est sans doute due à des recherches plus approfondies dans les grottes mexicaines, et on peut espérer la découverte d'autres troglobies dans des régions différentes.

Il est néanmoins évident qu'une certaine pré-adaptation à la vie cavernicole paraît exister dans les éléments de certaines familles, tandis que dans d'autres familles, cette condition soit n'existe pas, soit est atténuée.

Compte-tenu de la répartition mondiale des familles de Scorpions, très constante, et dont on ne peut attendre que peu de surprises, certains continents apparaissent comme privilégiés par rapport à d'autres pour la découverte de nouveaux troglobies. Ainsi, le continent européen dont la faune est pratiquement entièrement connue, apparaît comme peu favorable à de nouvelles découvertes. L'Afrique, bien que possédant une faune très importante et imprécisément connue aux niveaux générique et spécifique, ne présente que trois familles : Buthidae, Scorpionidae et Bothriuridae, qui jusqu'à présent n'ont recelé aucun vrai troglobie. Le continent américain demeure privilégié par la présence de toutes les familles, sauf une, celle des Chaerilidae. L'Asie, moins diverse en nombre de familles, contient tout de même les Chaerilidae, les Vaejovidae et les Diplocentridae ce qui permet d'entrevoir d'autres possibilités de découvertes.

Dans la mesure où de nouvelles grottes seront explorées à travers le monde, d'autres espèces de Scorpions troglobies et troglaphiles seront sans doute trouvées.

RESUME

VANDEL (1964), dans sa Biologie des Animaux cavernicoles, affirme : "Aucun Scorpion ne mène une vie vraiment cavernicole". Effectivement, ce n'est qu'à la fin des années soixante que les premières espèces véritablement troglobies : *Typhlochactas rhodesi* et *T. reddelli* ont été découvertes dans les cavernes du Mexique (MITCHELL, 1968). Par la suite, le nombre des espèces troglobies n'a pas cessé d'augmenter et 13 sont connues à présent : *Typhlochactas rhodesi* et *T. reddelli* MITCHELL, 1968, *T. cavicola* FRANCKE (sous-presse), *Sotanochactas elliotti* (MITCHELL, 1971), *Diplocentrus mitchelli* et *D. anophthalmus* FRANCKE, 1977, *D. cueva* FRANCKE, 1978, *Troglocormus willis* et *T. ciego* FRANCKE, 1981, *Alacran tartarus* FRANCKE, 1982, *Vaejovis gracilis* GERTSCH et SOLEGLAD, 1972 (du Mexique) ; *Troglotayosicus vachoni* LOURENÇO, 1981 (de l'Equateur); *Chaerilus chapmani* VACHON et LOURENÇO (sous-presse) (du Sarawak). Des considérations phylogénétiques et biogéographiques sont ajoutées pour l'ensemble des espèces.

SUMMARY

VANDEL (1964), in this Biology of Cavernicolous Animals, states that "no scorpion leads a strictly cavernicolous existence". In effect, it was not until the late 1960's that the first troglobitic scorpions :Typhlochactas rhodesi and T. reddelli were found in Mexican caves (MITCHELL, 1968). Since then the number of troglobites has continued to increase steadily, and 13 species are presently known : Typhlochactas rhodesi MITCHELL, 1968, Typhlochactas reddelli MITCHELL, 1968, Typhlochactas cavicola FRANCKE, in press, Sotanochactas elliotti (MITCHELL, 1971), Diplocentrus mitchelli FRANCKE, 1977, Diplocentrus anophthalmus FRANCKE, 1977, Diplocentrus cueva FRANCKE, 1978, Troglotayosicus willis FRANCKE, 1982, Vaejovis gracilis GERTSCH & SOLEGLAD, 1972 (all from Mexico) ; Troglotayosicus vachoni LOURENÇO, 1981 (from Ecuador) ; and Chaerilus chapmani VACHON & LOURENÇO, in press (from Sarawak). The evolutionary history of these organisms is briefly discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- ARMAS, L. F. - 1973 - Escorpiones del Archipiélago cubano. I. Nuevo género y nuevas especies de Buthidae (Arachnida : Scorpionida). Poeyana, 114, p. 1-28.
- FRANCKE, O. F. - 1977 - The genus Diplocentrus in the Yucatan Peninsula with description of two new troglobites (Scorpionida, Diplocentridae). Assoc. Mex. Cave Stud. Bull., 6, p. 49-61.
- FRANCKE, O. F. - 1978 - New troglobite scorpion of the genus Diplocentrus (Scorpionida ; Diplocentridae). Ent. News, 89 (1/2), p. 39-45.
- FRANCKE, O. F. - 1981 - A new genus of troglobitic scorpion from Mexico (Chactoidea, Megacorminae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 170 (1), p. 23-28.
- FRANCKE, O. F. - 1982 - Studies of the scorpion subfamilies Superstitioninae and Typhlochactinae, with description of a new genus (Scorpiones, Chactoidea). Assoc. Mex. Cave Stud. Bull., 8, p. 51-61.
- FRANCKE, O. F. - sous presse - A new genus and a new species of troglobite scorpion from Mexico (Chactoidea, Superstitioninae, Typhlochactini). Assoc. Mex. Cave Stud. Bull.
- GERTSCH, W. J. et M. SOLEGLAD - 1972 - Studies of north american scorpions of the genera Uroctonus and Vejovis (Scorpionida, Vejovidae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 148 (4), p. 551-608.
- GONZALES-SPONGA, M. A. - 1974 - Dos nuevas especies de Alacranes del genero Tityus , en las cuevas venezolanas (Scorpionida : Buthidae). Bol. Soc. venezolana Espel., 5 (1), p. 55-72.
- LOURENÇO, W. R. - 1981 - Scorpions cavernicoles de l'Equateur : Tityus demangei n.sp. et Ananteris ashmolei n.sp. (Buthidae) ; Troglotayosicus vachoni n.gen., n.sp. (Chactidae), Scorpion troglobie. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 3, sect. A n° 2, p. 635-662.
- MITCHELL, R. W. - 1968 - Typhlochactas , a new genus of eyeless cave scorpion from Mexico (Scorpionida, Chactidae). Anns. Spéléol., 23 (4), p. 753-777.
- MITCHELL, R. W. - 1971 - Typhlochactas elliotti a new eyeless cave scorpion from Mexico (Scorpionida, Chactidae). Anns. Spéléol., 26 (1), p. 135-148.
- POCOCK, R. I. - 1893 - Scorpions from the Malay Archipelago. In : Max Weber's Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederlandisch Ost-Indien, 2, p. 84-99.
- VACHON, M. et W. R. LOURENÇO - 1985 - Scorpions cavernicoles du Sarawak (Borneo). Chaerilus chapmani n.sp. (Chaerilidae), Scorpion troglobie. Mém. Biospéol., XII, p. 9-18
- VANDEL, A. - 1964 - Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicoles. Gauthier-Villars Ed. Paris. 619 pp.