

Modèles de stratégie reproductrice chez les Scorpions ; corrélation avec des centres d'endémisme dans la région néotropicale.

Wilson R. Lourenço

*Université Pierre et Marie Curie. U.F.R. des Sciences de la Vie. 4 place Jussieu.
75252 Paris Cedex 05. France.*

Abstract

According to different authors, environmental stability and predictability are major parameters affecting the evolution of life history strategies (e.g. Polis and Farley, 1980). In this paper the author attempts to correlate present patterns of biogeography and ecology of neotropical scorpions with their reproductive strategy.

Key-words : reproductive strategy, biogeography, neotropical, scorpion.

Introduction

Il a été couramment postulé par différents auteurs que l'évolution des stratégies reproductrices des organismes est directement influencée par des paramètres en liaison avec la stabilité et la prévisibilité de l'environnement (Cohen, 1968 ; Gadgil et Bossert, 1970 ; Schaffer et Gadgil, 1975 ; Giesel, 1976 ; Polis et Farley, 1980). Ainsi, si les organismes évoluent dans un milieu physiquement instable et non prévisible, ils doivent consacrer une quantité importante d'énergie pour leur adaptation à des facteurs abiotiques. Par contre les organismes qui évoluent dans un milieu stable peuvent consacrer d'avantage d'énergie dans les interactions biotiques.

Pianka (1970) réanalyse les deux types de sélection, r et K définis par MacArthur et Wilson (1967), et postule que ces deux grands types de sélection correspondent fondamentalement aux deux classes d'organismes terrestres : les vertébrés qui sont avant tout des stratèges du type K et les invertébrés qui sont majoritairement des stratèges du type r.

Tout en admettant qu'aucun organisme n'est ni complètement un stratège du type r ni complètement un stratège du type K, car tous doivent aboutir à un compromis entre les deux stratégies, certains travaux, en particulier celui de Polis et Farley (1980), visent à démontrer que les Scorpions dans leur majorité présentent des caractéristiques des stratèges du type K, ressemblant à celles des vertébrés à cycle de vie de longue durée.

En partant de deux points : (a- l'évolution des stratégies reproductrices en étroite association avec la stabilité de l'environnement. b- l'importance des connaissances actuelles sur les fluctuations paléoclimatiques du Pléistocène en Amérique tropicale), une corrélation peut être envisagée entre la présence de stratèges du type r ou K parmi les espèces habitant soit des centres d'endémisme soit des zones de contact et de stabilité de leur environnement. Il convient de rappeler que les centres d'endémisme actuels semblent associés aux refuges quaternaires, tandis que les zones de contact ont subi l'impact des fluctuations climatiques du quaternaire.

1- La définition des stratégies reproductrices chez les Scorpions.

Différentes caractéristiques des cycles de vie d'un important nombre d'espèces de Scorpions sont assez bien étudiées à l'heure actuelle et parfaitement résumées par Polis et Sissom (1990).

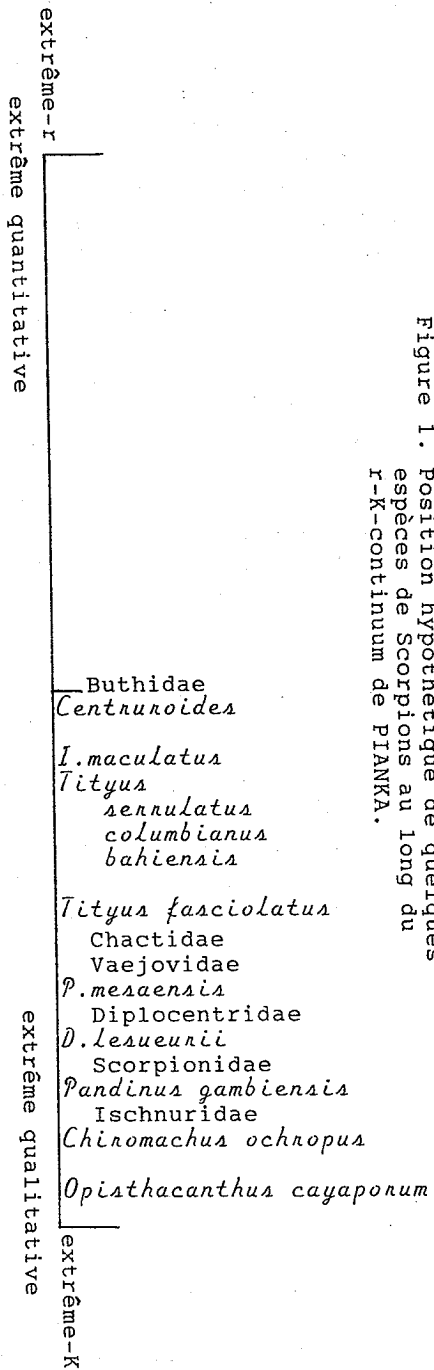
D'après les données résumées par Pianka (1970), les résultats exprimés pour les Scorpions permettent de caractériser plusieurs espèces comme étant des stratèges du type K (e.g. Scorpionidae et Ischnuridae). Pour d'autres espèces, en particulier chez les Buthidae, les résultats exprimés les situent dans une position de compromis entre les stratégies du type r et K. En essayant hypothétiquement la répartition de certaines espèces tout au long du r-K-continuum de Pianka (1970), on pourrait visualiser un schéma comme celui illustré dans la figure 1.

2- La corrélation entre la répartition géographique des espèces stratèges du type K et les centres d'endémisme forestiers et savaniques en Amérique tropicale.

Ainsi qu'il a été précisé à l'introduction du travail, l'évolution des stratégies reproductrices est directement influencée par les conditions de stabilité et de prévisibilité de l'environnement.

A l'heure actuelle la théorie des fluctuations paléoclimatiques du quaternaire est couramment acceptée (e.g. Haffer, 1982 ; Prance, 1982 ; Lourenço, 1987). Les conséquences de ces fluctuations de climat en régions tropicales suivant les cycles de glaciations et d'interglaciations sont celles d'une importante alternance des couvertures végétales, forêts/savanes-caatingas/forêts, créant ainsi un constant état de perturbation dans les formations climaciques qui deviennent des régions en disclimax jusqu'à une évolution vers un nouveau climax. Ce type de situation a pour conséquence d'exposer les organismes à des pressions importantes dues aux conditions du milieu environnant, dans les régions où les expansions et les rétractions des couvertures végétales se produisent.

Figure 1. Position hypothétique de quelques espèces de Scorpions au long du r-K-continuum de PIANKA.



Cependant de nombreuses données palynologiques, géomorphologiques, zoologiques et botaniques (e.g. Prance, 1982 ; Lourenço, 1987), attestent que certaines aires refuges (de forêt ou savane), sont restées stables au cours du quaternaire, en raison des conditions climatiques et édaphiques locales. Ces aires correspondent étroitement à des centres d'endémisme actuels.

Face à ces différents facteurs liés aux importantes modifications de l'environnement en Amérique tropicale, on peut s'interroger sur une présence majoritaire des stratèges du type K dans les actuels centres d'endémisme, par rapport aux zones de contact.

Si on prend l'exemple de l'Amazonie; en particulier de la région orientale, la mieux étudiée, il est possible de constater les points suivants :

- Dans les zones correspondant aux refuges du quaternaire, telles E-Guiana, Belém, Trombetas et Manaus (Lourenço, 1986), la majorité des endémiques présentes correspondent à des éléments davantage voisins des stratèges du type K (e.g. les Chactidae, certains Buthidae du genre *Ananteris*). De même, dans certaines enclaves de savane au sein de la forêt humide, correspondant à des refuges savaniques actuels, on retrouve des stratèges du type K tels *Opisthacanthus cayaporum* (Ischnuridae) et *Rhopalurus amazonicus* (Buthidae) (Lourenço, 1989).

En contrepartie, plusieurs espèces de Buthidae, en particulier appartenant au genre *Tityus* ont une large répartition sur l'ensemble de la région étant présentes aussi bien sur des zones correspondant aux refuges, que sur les régions de contact. Ces espèces affichent en général des configurations de différenciation et de distribution complexes qui n'ont pas de bonnes corrélations géographiques (Lourenço, 1988).

Ces espèces stratèges à compromis entre les types r et K, possèdent encore une bonne valence écologique et ont pu, dès le retour de la couverture végétale forestière, recoloniser les zones de contact non peuplées et rétablir ainsi leur continuité de répartition, d'où aussi leurs patterns complexes de différenciation et de distribution ; cette distribution se faisant sur des zones en évolution vers un climax.

Conclusions

Les observations et les résultats disponibles dégagent les aspects suivants :

a- Les espèces appartenant à certains groupes phylogénétiques précis, en général de souches génétiques assez anciennes, sont pour la plupart des stratèges du type K (e.g. Ischnuridae).

b- Inversement, les stratégies du type r, ou plus voisins de r, se trouvent dans des groupes phylogénétiques correspondant à des souches génétiques plus fraîches, voire à des genres plus récents (e.g. *Isometrus*, *Lychas*, *Tityus*, *Centruroides* chez les Buthidae et d'autres genres appartenant à des familles peu étudiées à l'heure actuelle).

c- En relation avec les milieux, les stratégies du type K sont retrouvés dans des formations stables (en climax) peu perturbées depuis fort longtemps, stables même au cours des fluctuations paléoclimatiques du quaternaire (e.g. refuges forestiers et/ou refuges correspondant à des enclaves de savanes actuelles au sein de la forêt humide).

d- Les stratégies du type r, ou voisins de r, sont retrouvés aussi bien dans les zones refuges (centres d'endémisme actuels) que dans les zones ayant subi les fluctuations paléoclimatiques. Ils sont cependant plus fréquemment répartis dans les zones de contact.

e- Dans les régions fortement perturbées par une action naturelle (e.g. volcanisme), ou encore par l'action anthropique, les stratégies du type K disparaissent (région en disclimax), laissant la place à des stratégies du type r, qui manifestent en général deux tendances majeures :

1- Forte valence écologique (avec d'importants efforts abiotiques) et capacité de réadaptation à des habitats et des microhabitats très différents de ceux d'origine (e.g. certains *Tityus* en Amérique du Sud, certains *Centruroides* au Mexique, *Isometrus maculatus* un peu partout dans les zones tropicales).

2- Leur r-max est important, avec des tendances à des explosions démographiques (e.g. *Tityus serrulatus* au Brésil, *Centruroides suffusus* au Mexique).

Dans les régions en disclimax, l'apparition éventuelle de la parthénogénèse en tant qu'alternative de reproduction est possible impliquant ainsi un r-max plus important (e.g. *T. serrulatus* au Brésil; *Tityus columbianus* en Colombie).

Dans presque tous les cas, les stratégies du type r présentent la capacité de gestations multiples à partir d'une fécondation unique.

Certains stratégies du type K, présents chez les Scorpions, manifestent une importante évolution vers le comportement social (Polis et Lourenço, 1986), et un grand développement du comportement maternel. Ces espèces vivent dans des milieux stables (forêts ou savanes) qui ont peu souffert de l'impact des fluctuations paléoclimatiques, ou alternativement ont développé une spécificité importante à des microhabitats efficaces contre les conditions stressantes du milieu extérieur. Cette situation correspond bien aux arguments développés par Polis et Farley (1980) sur l'importance des microhabitats (i.e. comportement fouisseur) dans des régions stressantes telles les déserts. En outre

cette alternative correspond bien aux adaptations écologiques d'espèces telles *Opisthacanthus cayaporum*, Scorpion savanicole, termitophile exclusif adapté aux termitières d'une seule espèce de termites appartenant au genre *Armitermes* (Lourenço, 1981).

Travaux cités

- Cohen, D., 1968 - A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *J. Ecol.*, **65** : 219-228.
- Gadgil, M. et W. Bossert, 1970 - Life history consequences of natural selection. *Amer. Nat.*, **104** : 1-24.
- Giesel, J.T., 1976 - Reproductive strategies as adaptation to life in temporally heterogeneous environments. *Ann. Review of Ecol. System.*, **7** : 57-79.
- Haffer, J., 1982 - General aspects of the refuge theory. *In* : G.T. PRANCE Ed., *Biological diversification in the tropics*, Columbia Univ. Press, New York : 6-24.
- Lourenço, W.R., 1981 - Sur la distribution géographique et l'écologie d'*Opisthacanthus cayaporum* Vellard, 1932 (Scorpiones, Scorpionidae). *Rev. Brasil. Biol.*, **41** (2) : 343-349.
- Lourenço, W.R., 1986 - Diversité de la faune scorpionique de la région amazonienne ; centres d'endémisme ; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Amazoniana*, **9** (4) : 559-580.
- Lourenço, W.R., 1987 - Les modèles évolutifs des Scorpions néotropicaux et la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *C.R. Soc., Biogéogr.*, **63** (3) : 75-88.
- Lourenço, W.R., 1988 - Diversité biologique et modalités de la spéciation chez les Scorpions amazoniens ; *Tityus silvestris* Pocock, un cas particulier de polymorphisme. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **306**, sér. 3 : 463-466.
- Lourenço, W.R., 1989 - The "Campos" of Amazonia, present endemic centres of a typical savanna-scorpiofauna. *Mém. Soc. Biogéogr.*, (3è sér.), **3** : 74-83.
- MacArthur, R.H. et E.O. Wilson, 1967 - The theory of island biogeography. *Princeton University Press, Princeton New Jersey* : 203 pp.
- Pianka, E.R., 1970 - On r and K-selection. *Amer. Natur.*, **104** : 592-597.
- Polis, G.A. et R.D. Farley, 1980 - Population biology of a desert scorpion : survivorship, microhabitat, and the evolution of life history strategy. *Ecology*, **61** (3) : 620-629.
- Polis, G.A. et W.R. Lourenço, 1986 - Sociality among scorpions. *Actas X Congr. Inter. Arachnol., Jaca*, 1986, **1** : 111-115.
- Polis, G.A. et W.D. Sissom, 1990 - Life history. *In* : G.A. POLIS Ed. *The Biology of scorpions*, Stanford Univ. Press, Stanford : 161-223.
- Prance, G.T., 1982 - Forest refuges : Evidence from woody angiosperms. *In* : G.T. PRANCE Ed., *Biological diversification in the tropics*, Columbia Univ. Press, New York : 137-158.
- Prance, G.T., 1985 - The Changing forests. *In* : G.T. PRANCE and T.E. LOVEJOY Eds., *Amazonia*, Pergamon Press : 146-165.
- Schaffer, W.M. et M.D. Gadgil, 1975 - Selection for optimal life histories in plants. *In* : M.L. CODY and J.M. DIAMOND Eds., *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge Mass. : 181-195.