

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 27-33 (1985)

**PHYLOGENESE ET ORGANISATIONS SOCIALES CHEZ LES BLATTES
(Dyctioptera Blattaria)**

par
Pierre DELEPORTE

L.A. 373 - C.N.R.S.
Station Biologique F-35380 PAIMPONT

Résumé: On confronte les différents types d'organisation sociale connus chez les blattes avec les relations phylétiques et avec les niches écologiques des différentes espèces. On discute l'utilisation de l'organisation sociale comme critère taxonomique dans l'étude des relations blattes-termites.

Mots-clés: *Blattidae, Isoptera, organisation sociale, niche écologique, phylogénèse.*

Summary: Phyletic relationships and social organizations in cockroaches.

Main categories of social organization presently known in cockroaches are described, and compared : with phyletic relationships of the species, and with ecological niches of the species. It appears that the differences in social organization are not well related to phyletic lineages, and that some of them seem to be related to ecological niches. The case of the "primitive cockroach" *Cryptocercus punctulatus* is discussed. We believe that the "familial-territorial" organization of this species shows more likely parallel evolution with termites, than phyletic relatedness making *Cryptocercus* a "primitive termite".

Key-words: *Blattidae, Isoptera, social organization, ecological niche, phyletic relations.*

Mc. KITTRICK (1964) propose un arbre phylétique de la plupart des blattes actuelles, qui prend en compte de multiples critères de classification : anatomie de l'appareil reproducteur, structure et mode de dépôt de l'oothèque, structure du tube digestif (fig.1 ; nous avons placé entre parenthèses les terminologies qui ne correspondent pas à des lignées monophylétiques).

Si l'on observe cette classification du point de vue du mode de pose d'oothèque, on distingue 2 lignées principales : -les *Blattoidea*, qui ne présentent pas d'évolution vers l'ovoviviparité ; l'oothèque est portée verticalement et déposée rapidement ; -les *Blaberoidea*, qui présentent une telle évolution : chez les *Polyphagidae*, *Anaplectinae* et *Plectopterinae*, l'oothèque est portée verticalement. Chez les autres *Blattellidae*, il y a rotation de l'oothèque à l'horizontale après son émission. On trouve

chez les *Blattellinae* tous les intermédiaires entre le port externe avec dépôt précoce et l'incubation interne. *Blattella germanica* porte l'oothèque jusqu'à l'éclosion des larves, et ROTH (1982) vient de décrire la première *Blattellinae* à incubation interne avec *Simplex bimaculata*. Chez les *Blaberidae*, il y a toujours rotation de l'oothèque et incubation interne, avec plus ou moins d'échanges d'eau et de sels minéraux entre la femelle et les embryons ; on parle même de fausse viviparité pour *Diploptera punctata*, où les embryons reçoivent beaucoup d'éléments nutritifs de la part de la femelle.

Cette phylogénèse est confirmée par des études portant par exemple sur les tubes de Malpighi (LEFEUVRE, 1969) ou sur les glandes exocrines (BROSSUT, 1980).

Si on superpose à cette classification les types d'organisation sociale connus chez les blattes (ROTH et al., 1960 ; SCHAL et al., 1984 pour les principales revues), on obtient une répartition "en mosaïque" qui ne correspond pas aux grandes lignées phylétiques (fig.1).

Nous avons distingué quatre types d'organisation sociale, ou tout au moins d'organisation de la distribution spatiale des animaux pour les espèces les moins étudiées :

- la dispersion : où l'on n'observe que des regroupements épisodiques, autour de sources ponctuelles de nourriture par exemple ;
- le grégarisme : où l'on voit des regroupements de larves et d'adultes, mais avec des relations hiérarchiques faibles et instables, et pas de territorialité nette ;
- l'organisation "territoriale-hiérarchique", avec des relations hiérarchiques fortes et stables, qui peuvent laisser place à la territorialité de certains mâles dominants dans les conditions de faible densité de la population ;
- la "famille territoriale" : rassemblement d'un couple avec sa progéniture, dans une zone défendue par le mâle, avec des contacts prolongés entre les adultes et les larves.

La figure montre bien que différents types d'organisation sociale peuvent exister dans chacune des grandes lignées phylétiques.

Nous avons choisi trois exemples pour illustrer les phénomènes de divergence et de convergence de l'organisation sociale chez les blattes.

a - Chez les *Polyphaginae*, une blatte des déserts chauds, *Arenivaga investigata*, est très bien adaptée à la chaleur et à la dessiccation. Elle s'enfouit pendant le jour, et remonte la nuit en surface du sable pour exploiter la litière des buissons dans les horizons superficiels. Elle présente une distribution dispersée.

Une espèce des déserts très voisine, *Arenivaga apache*, ne présente pas d'adaptation physiologique particulière ; elle colonise des terriers de rongeurs où règne en permanence au moins 90% d'humidité relative. On y trouve des rassemblements de larves

et d'adultes, dans certaines zones du terrier, près des réserves de nourriture. Ce mode de vie contraste avec la dispersion de l'espèce précédente.

b - Un second exemple est fourni par certaines *Epilamprinae* adaptées à la vie aquatique. Celles qui colonisent les réceptacles de plantes épiphytes en forêt tropicale présentent des colonies de larves, qui s'enfoncent sous l'eau pour échapper à la prédation. On sait peu de choses des relations sociales, mais cette distribution très agrégative contraste avec la dispersion des espèces voisines qui vivent dans les cours d'eau.

(Nous ne détaillerons pas ici les exemples de gréganisme plus ou moins complexe que manifestent la plupart des espèces domestiques et cavernicoles, ou les larves de *Panchlorinae* commensales de coléoptères Passalides. Signalons simplement que des espèces grégaires, qui ne présentent pas de structure familiale, montrent cependant des phéromones et substances attractives, émises par des glandes exocrines ou contenues dans les fèces ; la coprophagie est parfois fréquente dans les groupes, et il peut exister des formes de stygmergie liées à la modification du milieu par le groupe).

c - On trouve le cas le plus remarquable d'évolution parallèle chez *Cryptocercus punctulatus* et *Panesthia australis* : ces deux espèces sont respectivement parmi les plus primitives et les plus évoluées du point de vue du mode de reproduction. Elles présentent une organisation du type "familial-territorial". Elles sont xylophages, et creusent des galeries dans le bois mort. Elles hébergent une flore symbiote cellulolytique constituée de bactéries, ainsi que, chez *Cryptocercus*, de flagellés semblables à ceux des termites.

Les travaux récents de SEELINGER (1983) montrent que les *Cryptocercus punctulatus* d'Amérique du Nord ne sont pas simplement "grégaires" comme on l'avait cru dans un premier temps. Les couples d'adultes sont isolés, avec leurs jeunes larves, dans des galeries familiales défendues par le mâle contre les intrusions de congénères. Les oothèques sont déposées dans la galerie, mais comme les animaux sont très stables, les larves se trouvent facilement en contact avec les adultes après l'éclosion ; elles sont attirées par la femelle, et la flore symbiotique est transmise par trophallaxie proctodéale, comme chez les termites.

Les *Panesthia* d'Australie, qui présentent superficiellement une convergence morphologique avec *Cryptocercus*, montrent également une distribution familiale dans des galeries. Les mâles résidents agressent les mâles étrangers. Les larves restent à proximité de la femelle après la naissance. Chez cette espèce, on n'a pas de preuves d'une véritable trophallaxie, mais la flore symbiote de bactéries doit là aussi être transmise aux larves d'une manière plus ou moins directe.

Les modèles d'organisation sociale chez les blattes illustrent donc, à notre avis, ce que WILSON (1971) appelait le caractère "éclectique et convergent" de l'organisation sociale chez

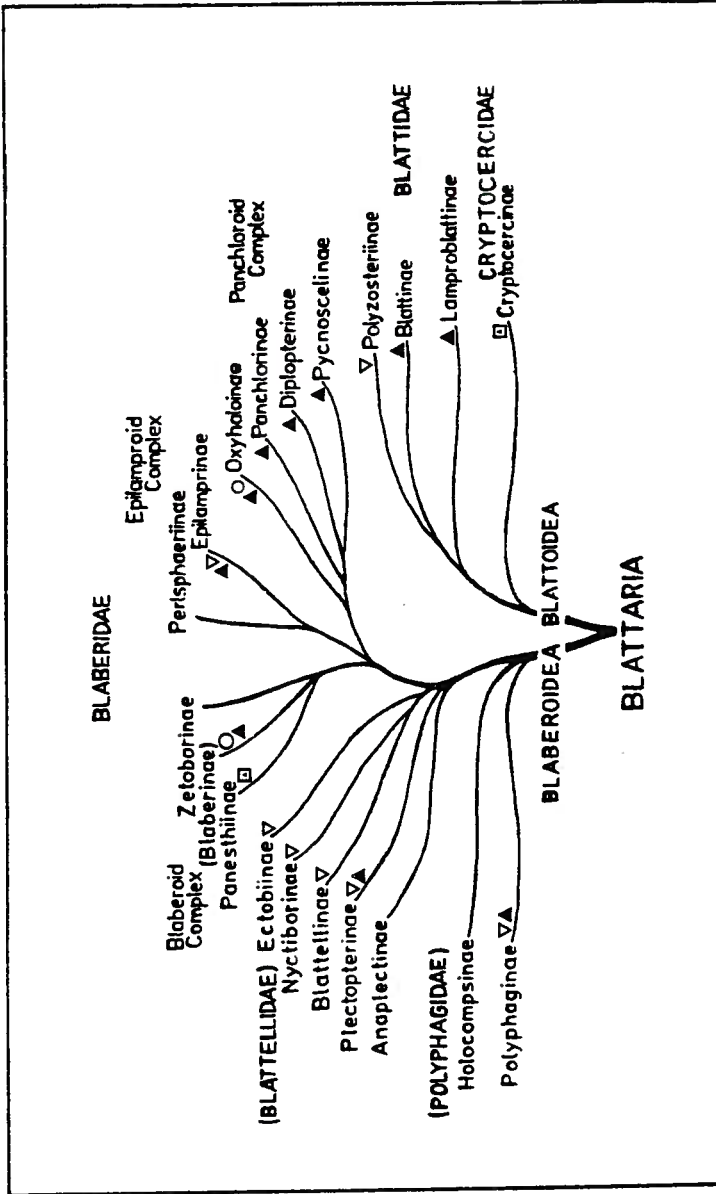


Figure 1 : Types d'organisation sociale chez les blattes. Arbre phylétique d'après McKITTRICK (1964). ∇ : dispersion ; ▲ : grégarisme ; O : organisation territoriale-hiérarchique ; ◻ : famille territoriale.

les arthropodes pré-sociaux. Les types d'organisation sociale se superposent mal aux lignées phylétiques, mais semblent plutôt correspondre dans certains de leurs aspects à la niche écologique des espèces. On peut grossièrement retenir la tendance au grégarisme, liée à l'occupation d'un milieu plus ou moins clos présentant des ressources abondantes, et le cas de la famille territoriale, lié à la niche de xylophage occupant des galeries et dépendant d'une flore symbionte.

Nous allons maintenant discuter l'utilisation des relations sociales dans l'étude des relations phylétiques et de l'évolution de la socialité chez les blattes et les termites.

L'origine possible de la socialité chez les termites reçoit un éclairage nouveau avec les récents travaux sur *Cryptocercus*. HAMILTON (1972), sur la base de l'interprétation du comportement de *Cryptocercus* et de l'ensemble des blattes comme simplement "grégaire", avait émis l'hypothèse selon laquelle les sociétés de termites dériveraient de colonies polygynes de blattes xylophages. L'organisation en réalité familiale-territoriale de *Cryptocercus* (SEELINGER et al., op.cit.) tend à affaiblir cette hypothèse et à donner plus de crédit à une évolution basée sur l'association du couple avec sa descendance ; ceci si l'on admet que des blattes actuelles peuvent nous montrer des types d'organisation sociale voisins de celui de l'ancêtre des termites.

A notre avis, la convergence entre *Panesthia*, *Cryptocercus* et les termites laisse supposer l'importance du régime xylophage et de la nécessité de transmettre la flore symbionte dans le développement de ces relations sociales : le confinement dans une galerie faciliterait ces relations, en favorisant les contacts prolongés entre les parents et leur descendance. Il nous semble remarquable, à ce sujet, que les *Cryptocercus*, qui sont ovipares et n'apportent pas de soins prolongés à leurs oeufs, peuvent rencontrer leurs propres larves du simple fait de ce confinement dans la galerie.

Par ailleurs, SEELINGER reprend une hypothèse formulée par HENNIG (1969), selon laquelle *Cryptocercus* pourrait être non pas une blatte, mais un isoptère primitif, d'un point de vue cladiste. Il avance des arguments basés sur les ressemblances anatomiques ou sur la parenté de la flore symbionte, et il y ajoute des considérations sur l'organisation sociale pour étayer cette hypothèse.

A notre avis, les arguments d'ordre anatomique ne sont pas convaincants : d'après les données actuelles, *Cryptocercus* ne partage avec *Mastotermes darwiniensis* et d'autres termites que des caractères archaïques (Mc. KITTRICK, 1964).

Pour ce qui est de la flore symbionte, il s'agit de considérer qu'elle serait héritée, par filiation, d'un ancêtre commun propre à *Cryptocercus* et aux termites. Nous avons examiné

la revue des espèces de flagellés symbiontes réalisée par YAMIN (1979) : l'analyse détaillée montre qu'il n'y a pas de parenté particulière entre la flore de *Cryptocercus* et celle des termites comme *Mastotermes* ou *Zootermopsis*, pourtant réputés les plus proches de *Cryptocercus* sur le plan anatomique. Il faut citer les hypothèses alternatives concernant la parenté de la flore symbionte : l'hypothèse GRASSE-NOIROT (1959) suppose un ancêtre commun à toutes les blattes actuelles et aux termites, hébergeant des flagellés symbiontes ; il est alors nécessaire que toutes les blattes à l'exception des *Cryptocercidae* aient perdu ces flagellés au cours de l'évolution. Une troisième hypothèse suppose des passages de la flore symbionte entre différentes espèces de blattes et de termites au cours de l'évolution (cf. les expériences de transfert de flore symbionte entre *Cryptocercus* et le terme *Zootermopsis* : CLEVELAND, 1934). Les deux dernières hypothèses offrent l'avantage de ne pas entrer en contradiction avec les données de l'anatomie comparée.

Il reste les arguments tirés de l'organisation sociale, c'est-à-dire essentiellement la ressemblance entre l'organisation familiale-territoriale de *Cryptocercus* et la phase de fondation d'une colonie de termites. Mais l'exemple d'évolution parallèle de la structure familiale chez *Cryptocercus* et *Panesthia* rend cet argument peu convaincant, surtout s'il s'agit de l'opposer aux données de l'anatomie comparée.

A notre avis, dans l'état actuel des connaissances, *Cryptocercus* doit être considérée comme une *Blattaria*, qui présente sur le plan de l'organisation sociale des éléments de convergence avec *Panesthia* et les termites, convergences pouvant être liées à l'occupation d'une niche écologique voisine.

Ces exemples d'évolution parallèle montrent simplement que des insectes dits "pré-sociaux" ont pu développer, de façon indépendante, des éléments d'organisation sociale dont on retrouve des formes semblables chez les insectes à sociétés plus évoluées. Ces éléments sont alors intégrés dans un fonctionnement global plus complexe.

En conclusion, notre propos n'est pas de nier l'intérêt d'une confrontation entre l'organisation sociale et la phylogénèse, mais de souligner la nécessité de faire un bon usage de la convergence et de la notion de comportement social évolué (LE MASNE, 1983). Nous pensons que l'exemple des blattes montre, après d'autres, que l'organisation sociale n'est pas un bon critère taxonomique lorsqu'il s'agit de définir les grandes lignées phylétiques. Cependant, l'étude comparée des organisations sociales peut nous éclairer sur les voies évolutives qu'ont pu suivre les espèces pour aboutir aux types d'organisation sociale actuels, et ceci de différentes manières :

- par l'étude des convergences, en tant que répétitions d'expériences évolutives naturelles, en liaison avec l'adaptation au milieu ;
- par l'étude des gradations éventuelles entre les comportements d'espèces que l'on sait par ailleurs être phylogénétiquement proches ;

- ou par l'analyse de la plasticité du comportement social d'une même espèce en tant que réponse adaptative aux variations des populations et de leur environnement.

Références

- BROSSUT R., 1980.- La communication chimique chez les Blattes. *Thèse Doct.*, Univ Dijon.
- CLEVELAND L.R., HALL S.R., SANDERS E.R., COLLIER J., 1934.- The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its protozoa, and the symbiosis between protozoa and roach. *Mem.Am.Acad.Arts.Sci.*, 17, 185-342.
- GRASSE P.P., NOIROT C., 1959.- L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia*, 15, 365-372.
- HAMILTON W.D., 1972.- Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 3, 193-232.
- HENNIG W., 1969.- Die Stammesgeschichte der Insecten. W. Kramer ed., Frankfurt.
- LEFEUVRE J.C., 1969.- Recherches sur les organes alaires des blattaria. *Thèse Doct.*, Univ. Rennes.
- LE MASNE G., 1983.- Le rôle du comportement dans l'évolution biologique : l'évolution des systèmes de communication intra- et inter-spécifiques. *Coll.Int.C.N.R.S. Modalités, rythmes et mécanismes de l'Evolution. Gradualisme phylétique ou équilibres ponctués ?* Dijon, 10-14 Mai 1982.
- McKITTRICK F.A., 1964.- Evolutionary studies of cockroaches. *Cornell Univ.Agric.Station Memoirs*, 389, 1-197.
- ROTH L.M., 1982.- Ovoviviparity in the blattellid cockroach, *Simplex bimaculata* (Gerstaecker) (Dyctioptera: Blattaria: Blattellidae). *Proc.Entomol.Soc.Wash.*, 1984, 277-280.
- ROTH L.M., WILLIS E.R., 1960.- The biotic associations of cockroaches. *Smithsonian Misc. Coll.*, 141, 1-470.
- SCHAL C., GAUTIER J.Y., BELL W.J., 1984.- Behavioural ecology of cockroaches. *Biol.Rev.*, 59, 209-254.
- SEELINGER G., SEELINGER U., 1983.- On the social organisation, alarm and fighting in the primitive cockroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder. *Z.Tierpsychol.*, 61, 315-333.
- WILSON E.O., 1971.- The insect societies. Harvard University Press, Cambridge.
- YAMIN M.A., 1979.- Flagellata with lower termites. *Sociobiology*, 4, 3-119.

