

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux
Section française

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

PAIMPONT 17-19 Sept. 1987



Charles Fernal
1899

PHYLOGENESE ET EVOLUTION DE L'ORGANISATION SOCIALE
CHEZ LES BLATTES : A PROPOS DE LA METHODE

par

P. DELAPORTE

UA 373 CNRS, Station Biologique F-35380 Paimpont

Resumé : On révisé la phylogénie des Blattés et on l'utilise comme aide à l'interprétation de l'évolution sociale dans ce groupe. Les Blattés, à l'exception de *Cryptocercus*, auraient perdu l'organisation familiale caractérisant l'ancêtre xylophage à flagellés symbiontes. Divers aspects de la méthode sont discutés.

Mots-clés : *organisation sociale, phylogénie, évolution, Blattés.*

Summary : **Phylogeny and evolution of social organization in Cockroaches : methodological aspects.**

Cockroaches phylogeny is discussed and used as a support for the interpretation of social evolution in this group. Cockroaches, except *Cryptocercus*, would have lost the familial organization of the xylophagus, flagellates-harboring ancestor. Different methodological aspects are discussed.

Key-words : *social organization, phylogeny, evolution, Cockroaches.*

INTRODUCTION :

Tant que l'on s'intéresse à des catégories grossières de la structure ou de l'organisation sociale (familiale, grégaire, fermée, hiérarchique, polyéthique, ...), ces caractéristiques ne peuvent être considérées comme de "bons critères phylétiques", car elles présentent à travers le règne animal un caractère "éclectique et convergent" (WILSON, 1975) ou "polyphylétique" (LE MASNE, 1985) : il n'est pas évident d'établir le critère d'homologie pour ces caractères. La reconstitution de l'histoire évolutive de l'organisation sociale peut donc difficilement se faire "en soi", mais elle s'appuiera utilement sur l'aide à l'interprétation que constitue l'arbre phylétique du groupe d'espèces étudiées. On décrit alors l'évolution sociale comme un "scénario *ad hoc*" (HENNIG, 1969), qui n'a pas de valeur en soi mais dépend essentiellement de la vraisemblance de la phylogénie sous-jacente, d'où la nécessité de faire

l'analyse critique de cette phylogénie. Nous allons développer cette démarche en ce qui concerne les Blattes et discuter différents points de méthodologie.

MATERIEL ET METHODES :

Pour ce qui concerne la phylogénie des Blattes, le travail de REHN (1951) ne présente pas de manière explicite l'argumentation qui sous-tend la construction phylétique. McKITTRICK (1964) ne mentionne pas toujours clairement quels caractères sont les critères phylétiques et lesquels sont simplement interprétés après la construction de l'arbre. La plupart des phyléticiens actuels, comme MARTIN (1981), JANVIER *et al* (1980), MATILE *et al* (1986), considèrent que la méthode de HENNIG (1966) permet de conférer à la phylogénie un statut d'approche scientifique réfutable. Cette démarche consiste à différencier les traits dérivés (apomorphes), utilisés pour l'identification des lignées phylétiques, des traits archaïques (plésiomorphes) hérités d'un ancêtre commun par différentes lignées, apomorphie et plésiomorphie étant des états relatifs de chaque caractère qu'il s'agit de définir à chaque degré de la reconstruction phylétique.

Des méthodes modernes d'inférence de phylogénies permettent en outre de faciliter la discussion critique de la phylogénie par divers moyens : - un exposé clair des arguments, sous forme de matrice codée en état archaïque ou dérivé des caractères ; - la présentation de la méthode mathématique de construction de l'arbre (le lien entre les prémisses et l'arbre phylétique est explicite) ; - l'application du principe de parcimonie pour décider en cas d'incompatibilité entre les argumentations issues de différents caractères (on retient la construction la plus simple qui satisfait les plus grand nombre de critères).

Nous présentons ici notre propre contribution à la phylogénie des Blattes selon ces méthodes. Pour les 12 critères phylétiques utilisés (tab.1a), l'argumentation est tirée de McKITTRICK (1964), GRASSE (1984) LEBRUN, LEQUET, DELEPORTE (non publié); les 7 taxons sont les familles et sous-familles de Blattes selon la taxonomie de Mc.KITTRICK (1964). La matrice de construction phylétique (tab.1b), traitée par le programme d'inférence de phylogénie PENNY version 2.9 (FELSENSTEIN, 1986), donne un arbre plus parcimonieux que les autres arbres possibles (fig.1-3).

RESULTATS :

Si l'on accepte notre arbre phylétique, donc si l'on accepte les prémisses et la méthode de construction, *Cryptocercus* appartient phylétiquement aux Blattaria, précisément comme un groupe-frère des Blattes actuelles, et il n'est pas intégré parmi les Blattes comme groupe-frère des Blattidae (selon l'arbre de McKITTRICK, 1964 : fig.1-1) ni situé comme groupe-frère des Isoptera (selon une possibilité évoquée par HENNIG, 1969, et reprise par SEELINGER et SEELINGER, 1983 : fig.1-2).

L'arbre phylétique peut maintenant servir d'aide à l'interprétation de l'évolution de l'organisation sociale chez les Blattes. En raison du polyphylétisme déjà souligné de l'organisation sociale, il serait hasar-

<u>Caractères retenus</u>	<u>Etat plésiomorphe</u>	<u>Etat apomorphe</u>
1. Tête	plus ou moins prognathe	opisthognathe sous un pronotum recouvrant
2. Abdomen	9 tergites développés	réduction des tergites 8 et 9
3. Aile antérieure	membraneuse	tegmina
4. Suture basilaire de l'aile	absente	présente
5. Oothèque chitinisée	absente	présente
6. Spermathèque dorsale	présente	absente
7. Une ou plusieurs paires de spermath. ventrales	absentes	présentes
8. Sclérite vestibulaire	absent	présent
9. Musculation du sclérite vestibulaire	absente	présente
10. Musculation intersternale VII-VIII	indivise	divisée
11. Structure du proventricule	3 séries de pièces	4 séries de pièces
12. Symétrie du proventricule	radiale	bilatérale

a

CARACTÈRES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Parcimonie	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Poids	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ancêtre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CRYPTOCERCIDAE	1	1	?	?	1	0	0	1	0	0	1	1
BLATTIDAE	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
POLYPHAGINAE	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	?	1
BLATTELLINAE	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
BLABERIDAE	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	1
MASTOTERMITIDAE	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0
TERMITIDAE	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0

b

TABLEAU 1 a, b : Critères et matrice de construction phylétique.
Programme PENNY, parcimonie de type SOKAL.

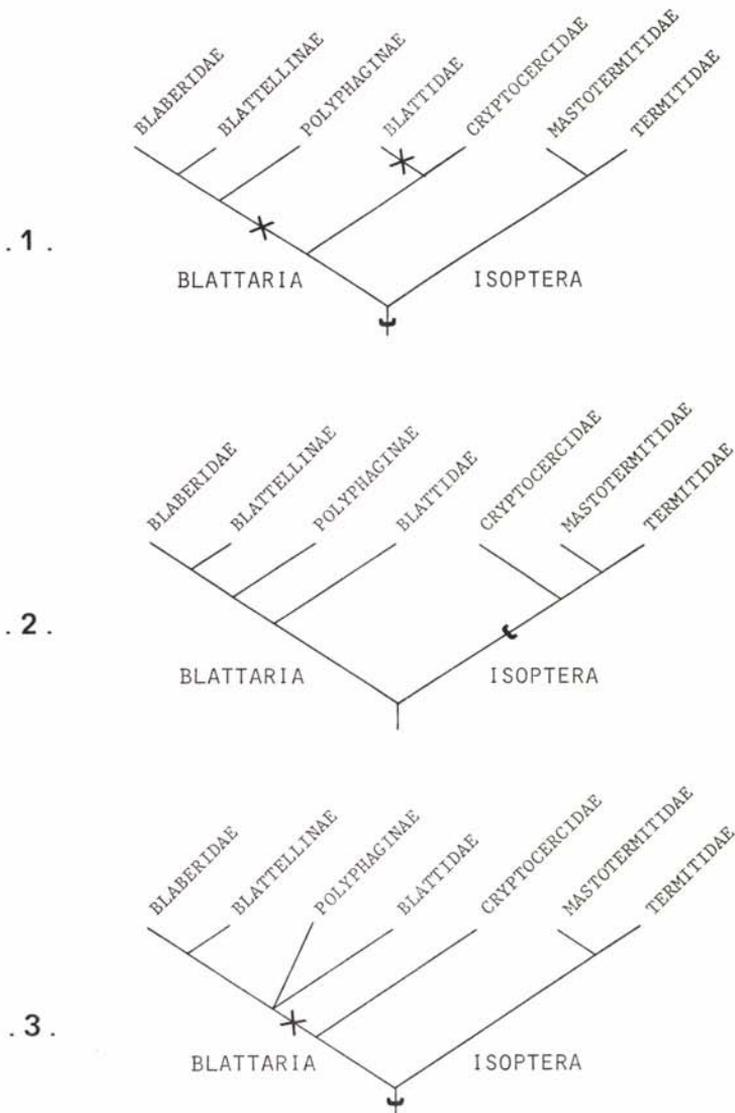


Figure 1 : Arbres phylétiques des Blattes.

- 1 : Mc KITTRICK (1964) ;
 2 : hypothèse de HENNIG (1969) reprise par SEELINGER
 et SEELINGER (1983) ;
 3 : DELEPORTE (1987).

deux d'inférer un passage direct d'une forme sociale à une autre entre les différentes lignées, surtout quand leur radiation est ancienne. Il devient alors souhaitable de disposer de "marqueurs phylétiques" qui permettent de conforter l'idée d'une stabilité de cette organisation sociale le long de certaines lignées. La symbiose avec les flagellés xylophages, présente chez *Cryptocercus* et différents Isoptères, peut fournir un tel marqueur phylétique. Si l'on considère que les flagellés symbiontes xylophages communs à *Cryptocercus* et à de nombreux termites sont hérités d'un ancêtre commun (conformément à l'hypothèse GRASSE-NOIROT, 1959), et que la structure familiale des groupes présente dans ces différentes lignées est nécessaire pour assurer le transfert par trophallaxie de la flore symbionte des parents à leurs larves (SEELINGER et SEELINGER, 1983 ; NALEPA, 1984), alors la présence des flagellés dans les formes actuelles est le marqueur de la pérennité de l'organisation familiale dans les lignées dont elles dérivent.

Le scénario de l'évolution sociale devient le suivant :

- à partir d'un ancêtre commun xylophage à flagellés symbiontes et à structure familiale (codé : C sur les arbres de la fig.1), les Blattes modernes, à l'exception de *Cryptocercus*, ont perdu la structure familiale ainsi que la symbiose avec les flagellés et la trophallaxie (perte codée: X, fig.1-3). Cette évolution accompagne une dérive de la niche trophique, de la xylophagie vers une mycétophagie (type *Lamproblatta albipalpus* - GAUTIER et DELEPORTE, 1986), ou une consommation de microorganismes et mycélium par ingestion massive de litières (type *Arenivaga*, *Heterogamia*, *Epilampra*...) ou une "omnivorie" (type *Periplaneta americana*, *Blattella germanica*...), etc. Ces Blattes présentent des distributions dispersées ou grégaires, parfois territoriales. Les Blaberidae Panesthiinae développent secondairement une niche de xylophages, mais cette fois avec l'aide de bactéries symbiontes et non de flagellés ; le genre *Salganea* présenterait une organisation de type familiale (MATSUMOTO, 1986). Il faut souligner que *Lamproblatta albipalpus* (Blattidae) présente, en forêt guyanaise, un très vraisemblable "modèle de transition" entre la niche de type *Cryptocercus* et celle d'autres Blattes : elle demeure inféodée aux bois pourris pour le gîte et la pose d'oothèques (cette dernière s'effectue exactement comme chez *Cryptocercus* - McKITTRICK, 1964), mais elle se nourrit de mycélium et de carpophores de champignons de la litière environnante (GAUTIER et DELEPORTE, 1986). Elle présente un gréganisme lâche et une capacité de retour au gîte après les périodes nocturnes.

- les Isoptères, à partir d'un même modèle initial, développent une socialité complexe. Les Termitidae perdent secondairement les flagellés symbiontes, également dans le cadre d'une dérive de la niche trophique, de la xylophagie vers des régimes graminivores, saprophylophages, champignonistes, ou humivores, à bactéries symbiontes (GARNIER-SYLLAM, 1987), mais ils conservent une organisation de type eusociale.

Chez les Blattes, l'évolution de l'organisation sociale présenterait donc une "dédiérenciation" de la structure familiale ancestrale.

DISCUSSION :

WILSON (1975) admet la possibilité théorique de la "réversibilité"

de l'évolution sociale, mais il apporte peu d'exemples pour illustrer cette thèse. On peut y ajouter l'étude des fourmis du genre *Plagiolepis* (LE MASNE, 1956) qui montre la perte de la caste d'ouvrières chez des espèces parasites. Selon notre argumentation, les Blattes montrent un nouvel exemple de différenciation sociale. De tels scénarios ne peuvent être mis en évidence que sur la base d'une démarche "ouverte", sans *a priori* sur la polarité de l'évolution sociale.

Mais il est clair, comme pour toute interprétation de l'évolution de caractères sur lesquels on ne peut porter de jugement *a priori*, que ce scénario est dépendant de la structure de l'arbre phylétique sous-jacent. Si l'on avait retenu un arbre conforme à l'hypothèse de HENNIG (1969), dans lequel *Cryptocercus* est phylétiquement un Isoptère, il suffirait de décrire une seule apparition de la xylophagie et de la structure familiale chez les Isoptères (fig.1-2). En revanche, l'acceptation de l'arbre de McKITTRICK (1964) conduirait à inférer deux disparitions successives de la structure familiale chez les Blattes (fig.1-1). Il est donc nécessaire de porter un regard critique sur les arbres phylétiques et de chercher à les améliorer.

Nous insisterons sur deux aspects particuliers, à propos de la reconstruction phylétique :

- il faut chercher à éviter les raisonnements circulaires. Nous avons vu comment l'arbre phylétique peut aider à interpréter l'évolution, par exemple, de l'organisation sociale. Il faut se garder ensuite de réintroduire l'organisation sociale, sans autre argumentation, comme un critère phylétique dans une nouvelle matrice de construction phylétique, sous peine de conforter artificiellement l'arbre initial. Une telle forme de raisonnement circulaire peut être insidieuse si elle est développée dans des travaux successifs. La démarche correcte consiste, chaque fois que l'on veut réexaminer une phylogénie, à repartir d'une matrice initiale complète et d'une argumentation indépendante sur chacun des critères retenus.

- dès lors que le principe de parcimonie conduit à choisir l'arbre phylétique compatible avec le plus grand nombre de critères différents, on doit considérer que la vraisemblance d'un arbre phylétique est proportionnelle au nombre et à la diversité des critères indépendants utilisés pour sa construction. La diversité d'approches souhaitable pourrait être efficacement réalisée par la constitution d'un réseau de chercheurs spécialistes de différentes disciplines intéressés au problème et décidés à coordonner leurs efforts. L'objectif ne serait pas d'imposer un dogme phylétique, mais de chercher à réaliser les meilleures conditions pour la construction d'un "arbre consensus" utilisable dans les différents domaines de la biologie, par la prise en compte et l'intégration des contributions diverses, dans une démarche constamment ouverte à la discussion critique et à l'amélioration des critères phylétiques et des méthodes.

BIBLIOGRAPHIE

FELSENSTEIN, J., 1986. - PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 2.9 Manual. University of Washington.

GARNIER-SYLLAM, E., 1987. - Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. *Thèse*

Etat, Univ.Paris Val de Marne, 276 p.

GAUTIER, J.Y., DELEPORTE, P., 1986. - Behavioural ecology of a forest living cockroach, *Lamproblatta albipalpus* in French Guyana. *Behavioral ecology and population biology*, Lee C. Drickamer ed., Privat, I.E.C., Toulouse, 17-22.

GRASSE, P.P., 1984. - *Termitologia III*. Masson, Paris.

GRASSE, P.P., NOIROT, C., 1959. - L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia*, 15, 365-372.

HENNIG, W., 1966. - *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

HENNIG, W., 1969 - *Die Stammgeschichte der Insecten*. W. Kramer, Frankfurt.

JANVIER, P., TASSY, P., THOMAS, H., 1980. - Le cladisme. *La Recherche*, 117, 1396-1406.

LE MASNE, G., 1956. - Recherches sur les fourmis parasites *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C.R.Acad.Sci. Paris*, 243, 673-675.

LE MASNE, G., 1985. - Sociétés animales. *Encyclopaedia Universalis*, Paris, 1058-1071.

MARTIN, R.D., 1981. - Phylogenetic reconstruction versus classification : the case for clear demarcation. *Biologist*, 28, 127-132.

MATILE, L., TASSY, P., GOUJET, D. - Introduction à la systématique Zoologique (concepts, principes, méthodes). *Biosystema*, 1, 1-126.

MATSUMOTO, T., 1986. - Colony composition of the monogamous wood-feeding cockroach, genus *Salganea* Roth (Blattariae, Blaberidae, Panesthiinae). *Abst. 10th Int. Congr. IUSSI*. J.Eder & H.Rembold ed., J.Peperny, München.

McKITTRICK, F.A., 1964. - Evolutionary studies of Cockroaches. *Cornell Univ.agric.exp.Sta.Mem.*, 389, 1-197.

NALEPA, C.A., 1984. - Colony composition, protozoan transfer and some life history characteristics of the woodroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera : Cryptocercidae). *Behav.Ecol.Sociobiol.* 14, 273-279.

REHN, J.W.H., 1951. - Classification of the Blattaria as indicated by their wings (Orthoptera). *Amer.Ent.Soc.Mem.*, 14, 1-134.

SEELINGER, G., SEELINGER, U., 1983. - On the social organization, alarm and fighting in the primitive cockroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder. *Z.Tierpsychol.*, 61, 315-333.

WILSON, E.O., 1975. - *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge MA, 548p.