

La reproduction chez les Insectes blattaires du Carbonifère : facteurs du panchronisme et classification naturelle de l'ordre

par Daniel LAURENTIAUX (Paris)¹.

Sommaire. — Le type Blatte a échappé au bouleversement paléontologique qui, au Permien, a affecté le monde houiller septentrional. Il fournit l'un des plus remarquables exemples de panchronisme. Selon le mode de reproduction, les Blattes carbonifères se répartissent en deux sous-ordres : *Eoblattodea* (formes à tarière) et *Neoblattodea* (formes oothécariennes). Acquisition préadaptative, l'oothèque explique, par son rôle protecteur de la ponte, la survie post-autunienne de l'ordre et la place particulière des Blattes dans la destinée des Insectes paléozoïques.

Dans le complexe entomologique contemporain, les Blattes constituent un ordre homogène, singularisé par sa primitivité encore grande, ses spécialisations morphologiques et écologiques, son histoire paléontologique. Cette primitivité est corrélative de l'antiquité de ce groupe dont les plus anciens fossiles connus datent du Westphalien inférieur, et de sa stabilité formelle.

L'une des particularités les plus remarquables de ce type d'Insecte est son mode de reproduction. La femelle dépose sa ponte dans une capsule chitineuse, ou oothèque, qu'elle retient, en général, pendant un temps plus ou moins long, à son extrémité abdominale, avant de l'abandonner (fig. 1 A, B). Quelques rares Blattes actuelles sont ovovivipares (fig. 1 C) mais cette ovoviviparité n'est qu'une modalité particulière de la fonction oothécarienne dont elle dérive.

Les Mantès confectionnent également des oothèques et ce fait, joint à diverses ressemblances morphologiques et nervuraires avec les Blattides, a amené des auteurs à réunir Mantès et Blattes dans un même groupe — ordre ou super-ordre — nommé *Oothecaria* en rappel du mode de reproduction. Il faut toutefois reconnaître que, malgré certaines analogies, le type oothécarien des Blattaires est assez différent de celui des Mantides. D'autre part, les ressemblances morphologiques et nervuraires de ces deux groupes d'Insectes tiennent surtout dans les aspects archaïques.

Les Blattes, animaux thermophyles et lucifuges, sont très sensibles au milieu. Elles vivent en biotopes très conditionnés. Ainsi la ponte exige

une température au moins égale à 18° et la fécondité est fonction de l'alimentation. Les divers groupes actuels de Blattaires se rencontrent dans des aires biogéographiques réduites ou disjointes, caractéristiques des reliques. La large répartition de quelques-uns, comme la Blatte domestique, est secondaire et artificielle, liée à des facteurs humains.

Les Blattes ont un habitus et une allure très caractérisés et fort peu variables. Les paléontologistes ont été, depuis longtemps, frappés par les grandes analogies formelles et éthologiques des Blattes fossiles et des Blattes actuelles et ce type d'Insecte est toujours cité en exemple classique de panchronisme, parfois même comme négation de l'évolution ! C'est en tout cas un paradoxe de l'évolution qui n'avait pas reçu jusqu'ici d'explication. Ce panchronisme apparaît d'autant plus étonnant qu'il s'agit, comme il a été dit plus haut, d'êtres très soumis au milieu et très adaptés à des conditions propres.

Les plus anciennes Blattes connues (Westphalien A) se montrent déjà conformées, en leurs aspects végétatifs et écologiques, comme leurs congénères plus récentes et actuelles. La nervation des formes fossiles, notamment celles du Paléozoïque, est certes plus primitive mais le plan nervuraire reste fondamentalement le même. Bien plus, il est maintenant possible de préciser que le dimorphisme sexuel alaire, si fréquent chez les Blattes vivantes, se manifestait déjà dans certaines lignées du Westphalo-Stéphanien.

1. Note présentée à la séance du 14 décembre 1959.

A ces analogies morphologiques et nervuraires s'ajoute la découverte, dans les sédiments carbonifères, d'oothèques dont l'origine blattide est incontestable. Les plus vieilles oothèques signalées sont contemporaines des plus vieux fossiles de Blattes adultes [Pruvost, 1930, p. 164]. Tout ceci confirme l'extraordinaire stabilité de ces Insectes, le groupe apparaissant installé, dès le Westphalien A-B, avec toutes ses caractéristiques et ses spécialisations.

S'appuyant sur la découverte d'oothèques carbonifères et les étroites ressemblances formelles des Blattes fossiles et vivantes, Handlirsch, dont la personnalité domina pendant les trente premières années de ce siècle la recherche paléontologique, admit pour l'ensemble de l'ordre un mode oothécarien, infirmant les remarques d'autres auteurs (notamment de Brongniart) sur l'organisation génitale particulière de certaines femelles de Blattes houillères [Laurentiaux, 1951,

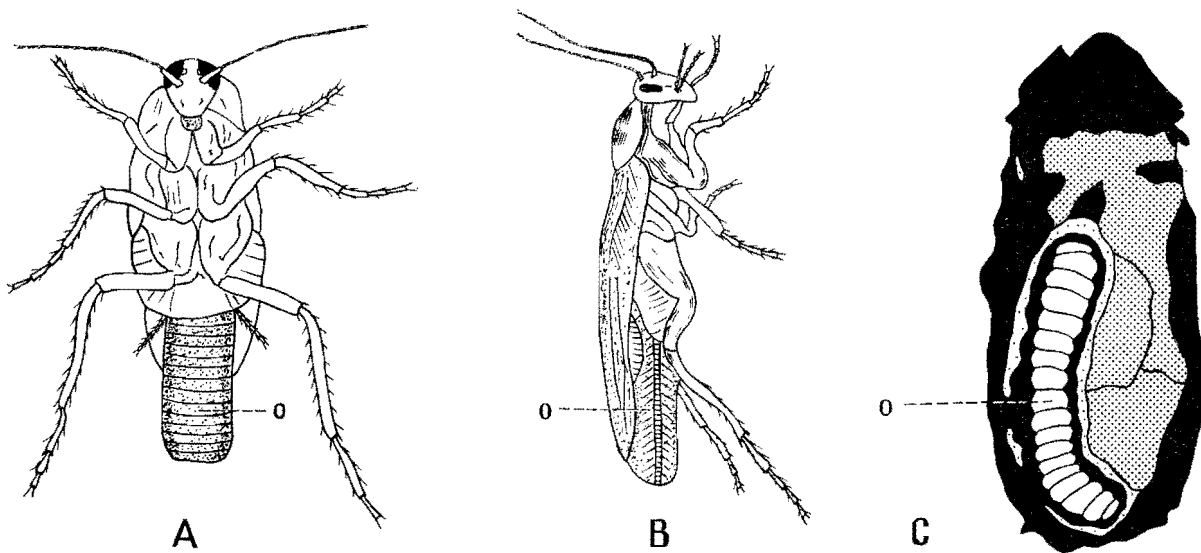


FIG. 1.

A et B : Femelle de Blatte actuelle (*Blattella germanica* LINNÉ) portant son oothèque. $\times 3$. A : vue par dessous ; B : vue de profil ; O : oothèque. (D'après P. A. ROBERT).

C : individu femelle disséqué d'une Blatte actuelle ovovipare (*Panesthia javanica* SERVILLE). $\times 1,5$. O : oothèque interne dans la poche incubatrice.

p. 187-188]. La récolte d'oothèques très anciennes (Westphalien franco-belge) [Pruvost, 1919, p. 243-246 ; 1930, p. 164] parut confirmer pleinement les vues de Handlirsch qui sont restées celles de nombreux entomologistes et paléontologues. Ces conclusions, basées d'ailleurs sur une documentation essentiellement bibliographique et sur une réinterprétation de figures, ne tenaient pas compte, en leur généralisation, de possibles phénomènes d'homéomorphie dont les données paléontologiques fournissent maints exemples.

La révision des Insectes du Stéphanien de Commeny m'a amené à revoir cette question de la reproduction chez les Blattes paléozoïques [Laurentiaux, 1951].

Si l'existence au Carbonifère, et dès le Westphalien inférieur, de Blattes oothécariennes est

incontestable, il est maintenant démontré, de manière péremptoire, que des femelles de Blattaires carbonifères étaient pourvues d'un ovipositeur externe développé et droit (fig. 2) [Laurentiaux, 1951], comparable du point de vue fonctionnel à la tarière de certains de nos Orthoptères (Ensifères). Une telle structure génitale conditionne un mode de ponte différent de celui, oothécarien, des Blattides vivants et conduit à admettre une ponte, soit en terre soit dans les tissus végétaux, en tout cas isolée et non spécialement protégée par une capsule chitineuse. Il convient de noter que chez ces Blattes à tarière, l'abdomen est cylindrique et étroit et non trapu et déprimé comme chez les formes vivantes oothécariennes. Cette morphologie devait faciliter la ponte en terre ou endophytique, en per-

mettant une grande flexibilité de l'abdomen.

Cette double rencontre, à première vue insolite, d'oothèques et de femelles blattides à ovipositeur externe développé s'explique par la coexistence durant le Westphalo-Autunien de deux types fondamentaux de Blattes. Le premier type est caractérisé par la présence chez les femelles

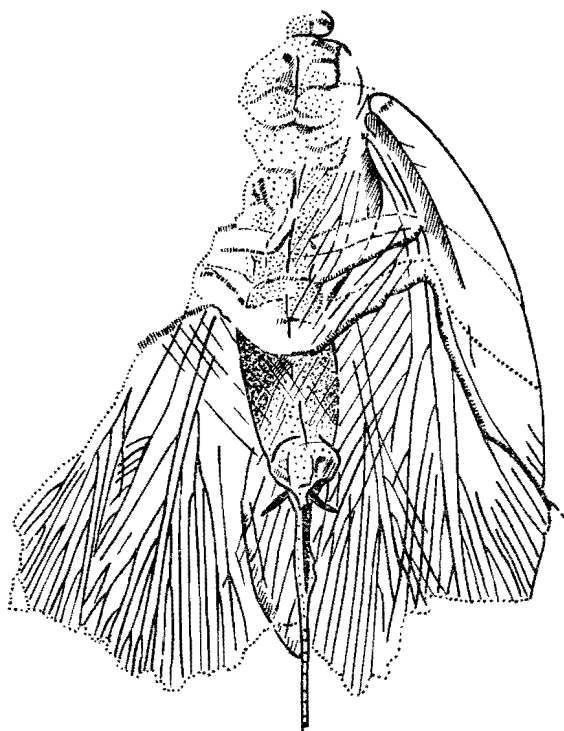


FIG. 2. — Femelle de Blatte paléozoïque pourvue d'un ovipositeur externe long : *Elaphroblatta ensifera* (BRONGNIART) (Stéphanien de Commentry) $\times 2$.

d'une tarière développée et par une ponte non protégée s'effectuant selon des modalités comparables à celles de la ponte de certains Ensifères. Le second type est défini par une ponte oothécarienne, ce qui suppose chez les femelles un ovipositeur interne et réduit ; les Blattes de la faune actuelle viennent se ranger dans ce dernier groupe.

Ces différences dans l'organisation génitale et la biologie de la reproduction entraînent la possibilité d'une grande division sous-ordinale de l'ordre des *Blattodea* BRUNNER et donnent à celle-ci une valeur naturelle. Les coupures sous-ordinales, jusqu'ici proposées par les paléontologistes et notamment la plus récente établie par G. Waterlot [1934, p. 178], étaient uniquement basées sur des caractères nervuraires. Selon les

critères retenus ici, l'ordre des *Blattodea* BRUNNER 1882 sera subdivisé en *Eoblattodea* nov. sub-ord. (formes à tarière développée) uniquement fossile et *Neoblattodea* nov. sub-ord. (formes oothécariennes) fossile et actuel (fig. 3).

Un des facteurs, à mon avis décisif, pour expliquer le panchronisme et l'histoire paléontologique des Blattaires, a été la tendance à une protection de plus en plus marquée de la ponte. La ponte des *Eoblattodea* devait se faire, selon toutes probabilités et comme il a été exposé ci-dessus, avec des modalités comparables à celles des Orthoptères ensifères pourvus d'un ovipositeur externe développé. Les œufs pondus, isolément ou en petits amas, devaient être déposés dans les tissus végétaux ou en terre, l'oviscapte servant d'outil perforant et de conducteur. De telles pontes étaient peu ou mal protégées. Au plus peut-on admettre, comme c'est également le cas chez de rares Ensifères actuels, que les œufs pouvaient être associés dans une masse mucoïde plus ou moins gâchée de terre mais non réunis dans une véritable capsule. Ce fut peut-être là un stade de transition vers la confection d'une oothèque à proprement parler. L'oothèque des *Neoblattodea*, par son enveloppe chitineuse résistante, assure à la ponte une véritable protection des embryons en soustrayant ceux-ci aux variations externes, climatiques et hygrométriques, défavorables. En ce sens, l'oothèque réalise une véritable adaptation. L'ovoviviparité exprime, en quelque sorte, le prolongement de cette adaptation. L'oothèque qui, en ce cas, reste toujours interne n'est plus constituée que par une mince membrane fragile, déchitinisée. Le développement des embryons s'effectue dans une poche incubatrice et les jeunes larves sortent de l'oothèque immédiatement après le dépôt de celle-ci ou même directement du corps de la génitrice. Il a même pu être constaté chez certaines Blattes ovovivipares que, l'œuf étant pauvre en vitellus nutritif, l'embryon reçoit de l'extérieur une partie des éléments indispensables à sa croissance par le moyen de pseudopodes insérés sur le premier urite abdominal maternel. Dans ces phénomènes d'ovoviviparité, il y a donc rétention maximale de l'oothèque et c'est le corps même de la mère qui assure la protection de la ponte pendant le développement embryonnaire. Ces protections morphologiques de l'œuf ou de la larve semblent se transposer et se compléter sur un plan nouveau dans un stade ultime d'évolution. Le soin que certaines Blattes prennent de leur oothèque, lors du dépôt, en préparant une loge réceptrice dans le bois ou la terre, pourrait être l'ébauche d'un instinct

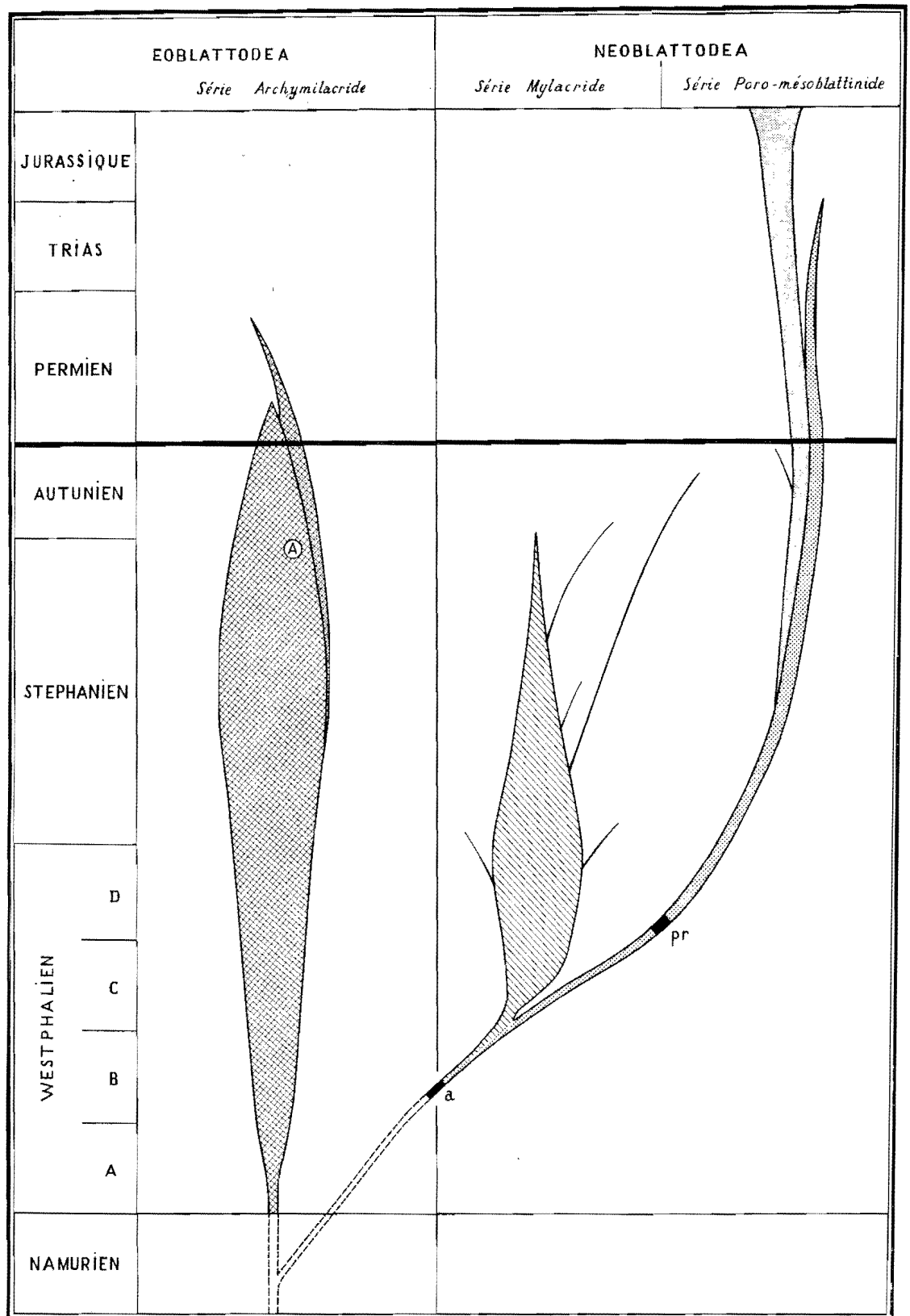


FIG. 3. — Répartition verticale et phylogénie des principaux types de Blattes paléozoïques. A : Blattes à ovipositeur externe long du Stéphanien de Commentry (*Elaphroblatta* HANDL.) ; a : *Aptoromylacris* LAUR. (voir fig. 4) ; pr : *Prennoblatta* PRUVOST.

maternel qui se note parfois dans l'association, pour un temps, de la génitrice et des jeunes larves qui trouvent un refuge protecteur entre le toit abdominal et les tegmens de la mère.

L'oothèque traduit une indiscutable spécialisation. La réduction de l'oviscapte et ses modifications morphologiques et fonctionnelles² chez les Blattes actuelles sont des caractères secondairement acquis. Les rapports d'homologies, les données de l'anatomie comparée et de l'ontogénie établissent clairement que cet oviscapte court, interne et modifié des Blattides vivants, procède d'un type externe long, d'une véritable tarière. Il restait à préciser à quelle époque et à quel stade d'évolution de la lignée blattoïde, ces modifications et cette ponte oothécarienne si spéciale étaient apparues. Ce mode de reproduction était-il hérité de l'ancêtre « pro-blattaire » avant ou lors de l'individualisation de l'ordre ou seulement après ? Sellards [1904] concluait à l'apparition de l'oothèque à la fin des temps carbonifères, mais le progrès de la paléontologie a démontré l'antiquité bien plus grande de ce mode de ponte que, pour sa part et jusque dans ses derniers travaux, Handlirsch [1937-1939] a considéré comme typiquement blattaire et, d'une manière implicite, comme une acquisition synchronique de l'individualisation de l'ordre. Il a toujours nettement opposé, d'après ces critères, les Blattes et leurs supposés ancêtres les *Protoblattoidea* (Protorthoptères), eux pourvus d'un ovipositeur externe bien développé et non oothécariens. La paléontologie fournit maintenant une réponse déjà satisfaisante à ces problèmes et montre que l'adaptation végétative et écologique a précédé, en ce qui concerne les Blattides, la spécialisation de l'appareil génital femelle et de la reproduction,

Malgré la terminologie ordinale « proto- » (Protorthoptères, Protéphéméroïdes, Protoblattoïdes, Protodonates etc...) instaurée par Brongniart et Handlirsch et qui correspondait aux interprétations phylétiques alors admises, terminologie encore utilisée de nos jours, la vieille entomofaune classique du Westphalo-Stéphanien, celle (et la seule connue *in fossile*) des forêts houillères septentrionales ne peut plus être tenue pour figurative du fond originel des faunes mésozoïques et actuelles. Le monde moderne des insectes trouve ses souches dans le complexe entomologique qui, au Permien (Post-Autunien) vint remplacer, dans les mêmes lieux mais dans des faciès et des conditions climatiques différents, les lignées peuplant la forêt westphalo-stéphanienne. Cette faune permienne d'Insectes, véritablement proto-moderne par sa composition

et ses affinités, a un caractère exotique au moins dans son aire septentrionale.

Le bouleversement paléontologique, conséquent des nouvelles conditions climatiques et écologiques, a balayé les vieux ordres forestiers septentrionaux d'Insectes houillers, les éliminant très rapidement ou les réduisant au Permien (et au plus tard, pour quelques-uns, jusqu'au Trias) à l'état de reliques ; l'ordre des *Blattodea*, fait très curieux à première vue et cas unique, échappa à ce bouleversement radical. Cette perennité pourrait s'expliquer sans difficulté s'il s'agissait d'un type encore plastique à la fin des temps carbonifères, susceptible de nouvelles adaptations morphologiques et éthologiques et par là d'une nouvelle jeunesse. Ce n'est guère le cas des Blattes qui, dans la forêt houillère, figuraient un groupe d'Insectes étroitement adaptés et dans une certaine mesure spécialisés, ayant maintenu tout au long de son histoire avec une remarquable stabilité des adaptations végétatives et écologiques très tôt acquises. Ce panchronisme paradoxal ne peut se justifier en tenant seulement compte des adultes. Certes, après le bouleversement du Permien, l'ordre s'est modifié dans sa composition et son importance statistique. Il devient, après l'Autunien, bien moins richement représenté sans que cet appauvrissement apparent puisse être imputé à la fossilisation. Cette diminution statistique du type Blatte est, en partie, corrélative de la réduction des biotopes favorables au groupe, biotopes particulièrement étendus au Carbonifère. Le changement de composition se fait dans le sens d'une homogénéisation puisque, dans la phase post-autunienne et pour longtemps (jusqu'au Tertiaire, en l'état présent de notre information paléontologique), l'ordre n'est plus figuré que par deux familles fort proches — *Mesoblattinidae* et *Poroblattinidae* — très apparentées par leurs caractères nervuraires aux familles modernes qu'elles annoncent.

La faune houillère septentrionale de Blattaires s'axe autour de trois séries fondamentales : archimylacride, mylacride, poro-mésoblattinide.

Par les caractéristiques tegminales, la lignée archimylacride est la plus primitive, c'est également la plus ancienne et nous lui devons les plus vieux fossiles de Blattes (Westphalien A). Elle débute par des types déjà dotés de toutes les caractéristiques végétatives et écologiques des Blattaires mais singularisés par une nervation

2. Chez les formes vivantes, l'oviscapte interne joue avant tout un rôle de redresseur d'œufs lors de la ponte et de la confection de la capsule ovigère.

mésothoracique très archaïque (R 1 individualisé et pectiné notamment) qui ont été rassemblés dans une sous-famille nouvelle *Phylotiphinae* LAURENTIAUX 1959 et à laquelle se rapporte le genre *Aphthoromylacris* LAURENTIAUX 1959 (fig. 4).

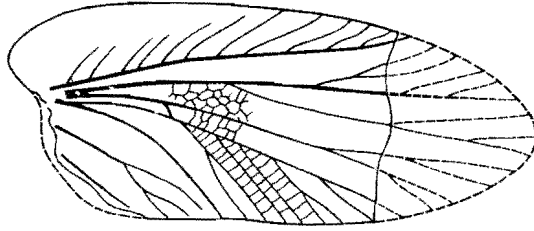


FIG. 4. — *Aphthoromylacris triangularis* LAURENTIAUX. Calque nervuraire du tegmen droit (diplotype). Bassin houiller du Pas-de-Calais, Lens (fosse 12, bow. 601, petite veine de 0,6 dans un schiste du toit à *Lonchopteris rugosa*), faisceau de Mennièrre, assise d'Anzin. Westphalien B. $\times 4,5$.

Cette sous-famille du Westpalien A-B est relayée à partir du Westphalien supérieur par les *Phyloblattinae* LAURENTIAUX 1959, sous-famille axée sur le type moyen *Phyloblatta* HANDLIRSCH 1908, et par les *Spiloblattinidae* HANDLIRSCH 1908. Ce sont des Archimylacrides du Stéphanien terminal de Commentry (Allier) qui nous ont fourni, jusqu'ici, les plus anciens fossiles de Blattes à tarière conservée [Laurentiaux, 1951], ce qui étant donnée la primitivité de cette organisation génitale, permet d'étendre cette caractéristique à l'ensemble de la série archimylacride qui vient ainsi se ranger dans le sous-ordre des *Eoblattodea*. Nous remarquerons que si l'ovipositeur externe n'est conservé par aucun des fossiles anciens connus de la lignée, les larves archimylacridiennes (*Phylotiphinae*) récoltées dans le Westphalien moyen du South Staffordshire (*Leptoblattina exilis* WOODWARD [Bolton, 1922, pl. X, fig. 7 et 7 a], présentent un abdomen étroit et cylindrique³ comparable à celui des femelles à tarière de Commentry. Une allure abdominale identique se retrouve également chez divers archimylacrides adultes du Westphalien.

Les Poro-Mésoblattinides représentent, par leurs caractéristiques nervuraires, le type de Blattaire houiller le plus évolué. Les structures abdominales restent inconnues, du moins en ce qui concerne les formes paléozoïques, mais par leurs affinités nervuraires avec leurs successeurs mésozoïques (et les Blattes modernes), il est logique de rapporter les Poro-Mésoblattinides carbonifères aux Blattides oothécariens et au sous-ordre des *Neoblattodea*. Quelques fossiles de leurs descendants du Secondaire ont conservé

l'abdomen [Laurentiaux, 1946, p. 224, fig. 1, pl. III, fig. 1]; celui-ci se révèle trapu et déprimé comme celui des Blattides actuels. Le plus ancien terme poroblattinide encore rencontré est *Premnoblatta duffieui* PRUVOST 1912 [Pruvost, 1919, p. 240, pl. XXII, fig. 12-14] du Westphalien supérieur du Nord de la France. Sa nervation déjà typiquement différenciée n'est nullement primitive, même dans le cadre de la lignée. L'origine de la série doit donc être reculée et autant que permettent d'en juger les affinités et les tendances évolutives nervuraires, le groupe poro-mésoblattinide a du jaillir d'un Mylacride initial ou du moins sortir de la même souche et probablement à la même époque que le groupe mylacridien (tabl., fig. 3). La lignée poro-mésoblattinide reste peu représentée et mineure dans le complexe entomologique septentrional du Carbonifère. On lui connaît quelques rares formes stéphanienues.

Le type mylacride se manifeste brusquement au Westphalien supérieur avec une véritable explosion de formes (*Hemimylacridae* WATERLOT 1934; *Mylacridae* WATERLOT *sensu* 1934). Cette phase d'apogée est suivie d'une rapide décadence au Stéphanien. Au Stéphanien terminal, les Mylacrides sont devenus des raretés et des formes terminales du cycle évolutif mylacridien P. Pruvost [1919, p. 302-304] devait conclure à l'origine polyphylétique des Mylacrides, les Hémimylacridiens servant de transition entre les divers genres d'*Archimylacridae* westphaliens et de *Mylacridae*. Cette interprétation, basée sur les nervations et notamment sur le port et la structure de la médiane, ne paraît plus recevable aujourd'hui. Certains de ces caractères transitifs sont le fait d'évolutions parallèles. Les termes mylacrides typiques ne sont connus qu'à partir du Westpalien C, mais leur état d'évolution nervuraire permet de leur attribuer une origine plus reculée. Il faut sans doute rechercher celle-ci chez de primitifs Archimylacrides (*Phylotiphinae*) du genre ou voisins du genre *Aphthoromylacris* (fig. 3 et 4). Ce stade pourrait bien marquer à la fois la souche des Mylacrides et des Poro-Mésoblattinides. Les quelques abdomens connus de Mylacrides sont du type trapu et déprimé. Un exemple ancien peut être trouvé chez « *Blattoidea* » *peachi* WOODWARD [Bolton, 1922, pl. IX fig. 6] du Westphalien de Kilmarnock (Grande-Bretagne). En l'état

3: La trace qui par sa situation à l'extrémité abdominale et son contour pourrait être prise pour un ovipositeur embryonnaire serait, en fait, un fragment de plèvre comme le révèle l'examen direct des fossiles.

de nos connaissances et en attendant une confirmation, de la découverte de restes plus complets tout permet de conclure que la série mylacrienne rentre dans les *Neoblattodea*.

Ces conclusions admettent le monophylétisme, chez les Blattes, de la condition oothécarienne et son apparition chez de primitifs Archimylacrides. Elles sont en accord avec les données stratigraphiques et les systèmes phylétiques déduits des affinités et des évolutions nervuraires. L'oothèque, les fossiles le prouvent, est une acquisition propre seulement à certaines lignées mais déjà faite dès le Westphalien inférieur. Elle date probablement du Namurien, moment qui, à bien des points de vue, me paraît important dans l'histoire paléontologique. Les oothèques carbonifères se rapporteraient donc aux Mylacrides et aux Poro-Mésoblattinides ou en ce qui concerne les plus anciennes aux formes initiales de ces séries.

À la fin des temps carbonifères, les Archimylacrides sont encore très florissants et demeurent tant en diversité qu'en nombre, le type dominant des Blattaires houillers septentrionaux. Les Mylacrides, en fin de cycle évolutif, sont presque entièrement disparus et les *Neoblattodea*, oothécariens, ne sont plus guère représentés que par quelques rares termes de la série mineure des Poro-Mésoblattinides. Seuls ceux-ci assureront la survie de l'ordre et persisteront dans la phase post-autunienne qui voit l'élimination brusque des Archimylacrides et avec eux des *Eoblattodea* non oothécariens. Il ne peut être invoqué pour expliquer cette discrimination, ni le jeu des relais conséquent de la sénescence d'une des lignées (comme c'est le cas du relai des Mylacrides par les Poro-Mésoblattinides), ni celui d'une adaptation différentielle des adultes à l'utilisation des microclimats, les Archimylacrides n'étant nullement décadents, ni moins bien ou différemment adaptés à cette utilisation que leurs contemporains Poro-Mésoblattinides, au moins en leurs caractères végétatifs. On pourrait admettre que la ponte, possiblement endophytique des *Eoblattodea* était hautement spécialisée et étroitement liée à certaines espèces végétales, la disparition de celles-là entraînant l'extinction des espèces Blattaires qui leur étaient associées. Si une telle spécialisation se rencontre chez certains Insectes actuels, elle est loin d'être générale pour tout un groupe. D'autre part, nous n'avons aucun début de preuve qu'elle existât chez les *Eoblattodea* carbonifères.

Cette pérennité post-autunienne du seul type *Neoblattodea* (oothécariens) entraîne à reconnaître pour l'oothèque un rôle fondamental et à

rechercher la cause principale du panchronisme et de la destinée exceptionnelle du type Blatte si différente de celle des autres Insectes du Carbonifère de notre actuel hémisphère nord. C'est par sa fonction protectrice de l'embryon, en atténuant pour celui-ci les écarts et les rigueurs des conditions extérieures, que l'oothèque a joué ce rôle décisif. La réduction de l'oviscapte et sa nature interne chez les Blattes modernes, et probablement chez tous les *Neoblattodea*, sont les résultats d'un processus néoténique. Il est, par contre, bien difficile d'estimer dans quelles circonstances et sous quelles influences ce mode oothécarien de ponte, si spécial, s'est réalisé. Réaction adaptative ou acquisition fortuite ? D'un point de vue anthropomorphique, l'oothèque nous apparaît comme une réaction adaptative (comme il est classique de le supposer pour les métamorphoses), mais, dans le cadre de l'histoire westphalo-permienne, elle intervient comme une préadaptation. Ce mode de ponte oothécarienne n'avait apporté à ses possesseurs vivant dans la forêt houillère septentrionale aucun avantage essentiel ni aucune prépondérance. Ce ne fut plus le cas lors des nouvelles conditions post-autuniennes auxquelles les *Neoblattodea* se trouvèrent, en quelque sorte, préadaptés. La ponte en oothèques a entraîné une diminution de la fécondité⁴ mais le résultat global est resté avantageux.

Il a été exposé, en début d'article, que les Mantides et les Blattes étaient parfois réunies dans un même groupe (*Oothecaria*). Admettre une valeur naturelle à un tel système conduit à accepter le monophylétisme de la fonction oothécarienne, monophylétisme reconnu en ce qui concerne les Blattes *Neoblattodea*. La seule hypothèse valable, selon une telle interprétation, est de rechercher la souche des Mantides chez les *Neoblattodea*. Elle n'est pas recevable, les plus primitives formes de ce sous-ordre étant déjà trop engagées dans une direction évolutive et leur nervation trop différenciée pour figurer une souche mantide. Il en ressort la caducité du groupe des *Oothecaria* et le polyphylétisme des modalités oothécariennes des Mantides et des Blattes ; les analogies constatées dans le mode de ponte de ces deux types d'Insectes résultent d'évolutions parallèles. L'origine des *Mantodea* reste cryptogène, les plus anciennes formes connues remontent au Trias [Tillyard, 1922, p. 450,

4. Une femelle de Blatte actuelle dépose au plus trois ou quatre oothèques, chacune contenant un nombre d'œufs variable d'une vingtaine à (rarement) une cinquantaine. C'est là un taux de fécondité faible par rapport à celui des Ensifères par exemple.

fig. 73]. Elles sont déjà bien caractérisées nerveusement et leur souche doit être espérée dans un vieux fond protorthoptère, encore inconnu ou indéterminé⁵.

En fournissant une explication au panchronisme des Blattaires, cet exposé souligne une fois de plus le rôle fondamental des préadaptations dans la destinée de diverses lignées d'êtres vivants. Le stade adulte n'est qu'une étape dans le cycle vital d'une forme animale et ne conditionne pas à lui seul ce cycle et l'évolution d'un groupe. Le paléontologiste, dans ses conclusions,

doit rester prudent et circonspect et ne pas méconnaître qu'il ne saisit le plus souvent qu'un stade de la morphologie et de la biologie d'un organisme, stade qui n'est pas forcément explicatif de tout. La vie embryonnaire est souvent décisive pour l'histoire d'un groupe, les fossiles ne nous fournissent que rarement l'occasion de la saisir.

5. Les conclusions de P. Pruvost [1919, p. 299] le trouvaient dans les Protorthoptères « Archimantides ».

Sommaire bibliographique.

- BOLTON H. (1922). — A monograph of fossil Insects of the British coal measures (Part II). *Palaeont. Soc.*, Londres, vol. LXXIV (pour 1920), p. 81-156.
- LAURENTIAUX D. (1946). — La faune continentale des marnes de Tchakras (Asie Mineure). *Ann. Soc. géol. Nord*, t. LXVI, p. 213-235, 8 fig., pl. II-III.
- (1951). — Le problème des Blattes paléozoïques à ovipositeur externe. *Ann. Paléont.*, t. XXXVII p. 187-195, 4 fig., pl. VII-VIII.
- (1959). — Contribution à l'étude des Insectes carbonifères. Thèse Fac. Sc. Paris.
- PRUVOST P. (1930). — La faune continentale du terrain houiller de la Belgique. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belgique*, n° 44.
- (1919). — Introduction à l'étude du bassin houiller du Nord de la France et du Pas-de-Calais : la faune continentale du terrain houiller du Nord de la France. *Mém. Expl. Carte géol. France*.
- TILLYARD R. J. (1922). — Mesozoic Insects of Queensland No 9. *Orthoptera* and additions to the *Protorthoptera*, *Odonata*, *Hemiptera* and *Plannipennia*. *Proc. linn. Soc. New South Wales*, vol. XLVII, pt. 4.
- WATERLOT G. (1934). — Étude de la faune continentale du terrain houiller sarro-lorrain. *Études Gîtes minéraux France*.