

Description d'une nouvelle espèce de *Deropeltis* (Dictyoptera, Blattaria, Blattidae) et intérêt phylogénétique de la forme des paraproctes femelles chez les blattes

Philippe GRANDCOLAS

ESA 8043 CNRS, Laboratoire d'Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
45 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
pg@mnhn.fr

Grandcolas P. — Description d'une nouvelle espèce de *Deropeltis* (Dictyoptera, Blattaria, Blattidae) et intérêt phylogénétique de la forme des paraproctes femelles chez les blattes. *Zoosystema* 22 (4) : 807-813.

RÉSUMÉ

Des études antérieures ont montré que la forme des paraproctes est un caractère phylogénétique intéressant chez les blattes. Ainsi, la famille des Polyphagidae a été définie en partie sur cette base comme un groupe monophylétique incluant le genre *Cryptocercus*. Ce résultat a été mis en doute par Klass (1995, 1997) d'après l'observation des paraproctes de quelques Blattidae. D'après la propre figure de cet auteur et contrairement à son affirmation, les paraproctes de Polyphagidae présentent bien une aire membraneuse sub-basale et interne, tandis que les paraproctes de Blattidae présentent une aire membraneuse médiane ou distale. Dans le but de définir une fois de plus sans ambiguïté ce caractère phylogénétique, l'espèce *Deropeltis princisi* n. sp. et ses paraproctes sont décrits. Cette nouvelle espèce est connue pour le moment des monts Usambara orientaux en Tanzanie. Elle diffère des espèces les plus proches, décrites antérieurement d'Afrique de l'Est et du Sud, par la forme du pronotum, des ocelles et du clypeus et par la petite taille des pulvilli des métatarses postérieurs.

MOTS CLÉS

Paraprocte,
Polyphagidae,
phylogénie,
Cryptocercus,
Deropeltis.

ABSTRACT

Description of a new species of Deropeltis (Dictyoptera, Blattaria, Blattidae) and the phylogenetic value of the shape of female paraprocts in cockroaches.

Previous studies indicated that the shape of cockroach paraprocts is phylogenetically informative, and that it especially helped to define the family Polyphaginae as a monophyletic group which comprises the genus *Cryptocercus*. This inference was recently challenged by Klass (1995, 1997) on the basis of the observation of a few Blattidae paraprocts. Contrary to the statement of this author and according to his figure, the paraprocts of Polyphagidae actually present a sub-basal and internal membranous area while the paraprocts of Blattidae present a median or a distal membranous area. *Deropeltis princisi* n. sp. and its paraprocts are described in the present paper as an additional contribution to the definition of this phylogenetic character. This new species is presently known from oriental Usambara mountains in Tanzania. It differs from the related species previously described from East and South Africa by the shape of pronotum, ocelli and clypeus and by the small size of the pulvilli of hind metatarsi.

KEY WORDS

Paraproct,
Polyphagidae,
phylogeny,
Cryptocercus,
Deropeltis.

INTRODUCTION

Les paraproctes des Dictyoptères ont été très peu étudiés. Les genitalia mâles et femelles sont en effet souvent représentés sans que soient figurés les paraproctes qui leur sont pourtant naturellement attachés. Ces structures ont néanmoins un intérêt manifeste en matière de systématique phylogénétique (Grandcolas 1994a, 1996, 1997a ; Grandcolas & Deleporte 1992 ; Thorne & Carpenter 1992).

En particulier, les paraproctes des blattes femelles de la famille des Polyphagidae montrent une particularité morphologique – la forme de l'aire non sclérifiée – qui s'est révélée autapomorphe lors d'analyses phylogénétiques prenant en compte au total plus de 200 genres de blattes appartenant à toutes les familles décrites (Grandcolas 1994a, 1996). La forme des paraproctes femelles a été illustrée en détail à cette occasion et également lors d'autres analyses systématiques (e.g., Grandcolas 1993, 1994b, 1997a, b). Cependant, Klass (1995, 1997) a récemment mis en doute l'intérêt du caractère défini sur les paraproctes : d'après cet auteur, ce caractère serait en réalité largement répandu chez les blattes, notamment dans la famille des Blattidae, chez les genres

Deropeltis Burmeister, 1838, *Lamproblatta* Hebard, 1919 et *Periplaneta* Burmeister, 1838.

La description d'une espèce nouvelle de *Deropeltis* me fournit l'occasion de réfuter cette proposition. Cet article discutera successivement de la description de *Deropeltis princisi* n. sp., de la forme des paraproctes chez les genres de blattes examinés par Klass (1995, 1997), de la validité des conclusions de cet auteur et de l'intérêt effectif des paraproctes en tant que caractère phylogénétique.

ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES

MNHN Muséum national d'Histoire naturelle,
Paris ;

Genitalia et paraproctes

Membranes figurées par des aires pointillées, éventuellement en surimpression sur des sclérites ; sclérites délimités par des traits pleins, et par des traits tiretés en cas de superposition avec d'autres sclérites.

Sclérites L3d, L3v, L2d, L2v, R3d, R3v, R2 chez les mâles (nomenclature de Grandcolas 1996, modifiée de McKittrick 1964).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens du genre *Deropeltis* ont été récoltés à vue durant la nuit dans le milieu naturel. Les genitalia sont disséqués sur des spécimens conser-

vés à sec et dont l'extrémité abdominale est ramollie par immersion dans l'eau. Ils sont éclaircis avec de la potasse caustique froide et sont conservés dans de la glycérine dans des tubes en verre épinglés sous chaque spécimen.

DESCRIPTION

Le genre d'Afrique tropicale *Deropeltis* Burmeister, 1838 comportait jusqu'à présent 47 espèces, pour la plupart réparties en Afrique du Sud et de l'Est (Princis 1963, 1966). Il est ordinairement caractérisé, au sein des genres de Blattinae, par la présence d'une échancrure médiane sur le cinquième tergite, révélant la présence d'une glande allomonale (Princis 1963 ; Roth & Alsop 1978). Toutes les espèces sont dimorphiques, les mâles étant sveltes et ailés, tandis que les femelles sont larges et aptères, pourvues d'un pronotum de forme complexe et d'un abdomen volumineux.

Deropeltis princisi n. sp. (Fig. 1)

MATÉRIEL-TYPE. — Holotype ♂, allotype ♀, Tanzanie, monts Usambara orientaux, Amani, 1 000 m, milieu herbacé, 22.V.1995, rec. P. Grandcolas (MNHN) ; paratypes, 8 ♂ ♂ et 6 ♀ ♀, *idem*, V.1995 ; 2 ♂ ♂, Tanzanie, Amani, 920 m, 25.II.1995, rec. C. Kerdelhué (MNHN).

LOCALITÉ-TYPE. — Tanzanie, monts Usambara orientaux, Amani, 1 000 m.

ÉTYMOLOGIE. — L'espèce est dédiée à feu le Dr Karlis Princis qui a contribué de manière fondamentale à la systématique des blattes en général et du genre *Deropeltis* en particulier.

DIMENSIONS. — Longueur du corps : ♂ : 28-31 mm ; ♀ : 30-37 mm. Longueur du pronotum : ♂ : 6 mm ; ♀ : 7-8 mm. Longueur des ailes : ♂ : 33-37 mm.

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ. — 4 larves, Tanzanie, monts Usambara orientaux, Amani, 1 000 m, milieu herbacé, V.1995, coll. P. Grandcolas (MNHN).

DESCRIPTION

Espèce de grande taille dans le genre, de couleur noir assez brillant.

Surface du front un peu irrégulière mais globalement assez plane, avec notamment une très faible concavité au-dessus du clypéus. Ocelles (Fig. 1A) d'assez petite taille surtout chez la femelle, sub-circulaires, contiguës aux fossettes antennaires, mais en position plus interne sur le front. Clypéus assez étroit. Labre et clypéus noirs avec des zones blanchâtres jaunâtres à la limite du clypéus et du front, sur le clypéus, et sur le labre à la limite du clypéus (Fig. 1A).

Pronotum du mâle (Fig. 1I) de grande taille (longueur supérieure à 5 mm), de forme trapézoïdale avec le bord postérieur et les parties latérales arrondies assez régulièrement. Pronotum de la femelle (Fig. 1H) tronqué au-dessus de la tête, présentant deux angles latéro-postérieurs assez proéminents et pointus (Fig. 1H). Mésonotum et métanotum des femelles également avec des angles latéro-postérieurs proéminents et pointus. Ailes du mâle dépassant très largement l'extrémité abdominale (d'environ la longueur du tibia postérieur).

Pulvilli des pattes postérieures des deux sexes très petits, plus courts que la moitié des articles terminaux des tarsi (Fig. 1C).

Couleur entièrement noire, hormis les ocelles, le clypéus des deux sexes, le mésonotum et le métanotum des mâles plus clairs ; pubescence blonde très courte et très éparse sur la majeure partie du corps, plus abondante sur des zones de cuticule en renforcement.

Genitalia mâles (Fig. 1B)

Sclérite L3d avec la dent interne digitiforme, fine et allongée ; partie dorsale de L2d arrondi et obtus à l'apex ; partie ventrale de L2d spatuliforme, aplatie et recourbée vers l'extérieur ; partie dorsale de L2v aplatie et anguleuse ; partie ventrale de L2v se rétrécissant progressivement jusqu'à l'apex très pointu ; phallomère ventral assez fortement sclérifié, grossièrement quadrangulaire, déjeté vers la droite ; les deux sclérites R2 de taille comparable, le sclérite dorsal en cloche, globuleux et pourvu de deux apophyses externes (l'une pointue, l'autre massive et digitiforme) formant une articulation externe avec le sclérite ventral ; R3d avec une sclérification basale assez

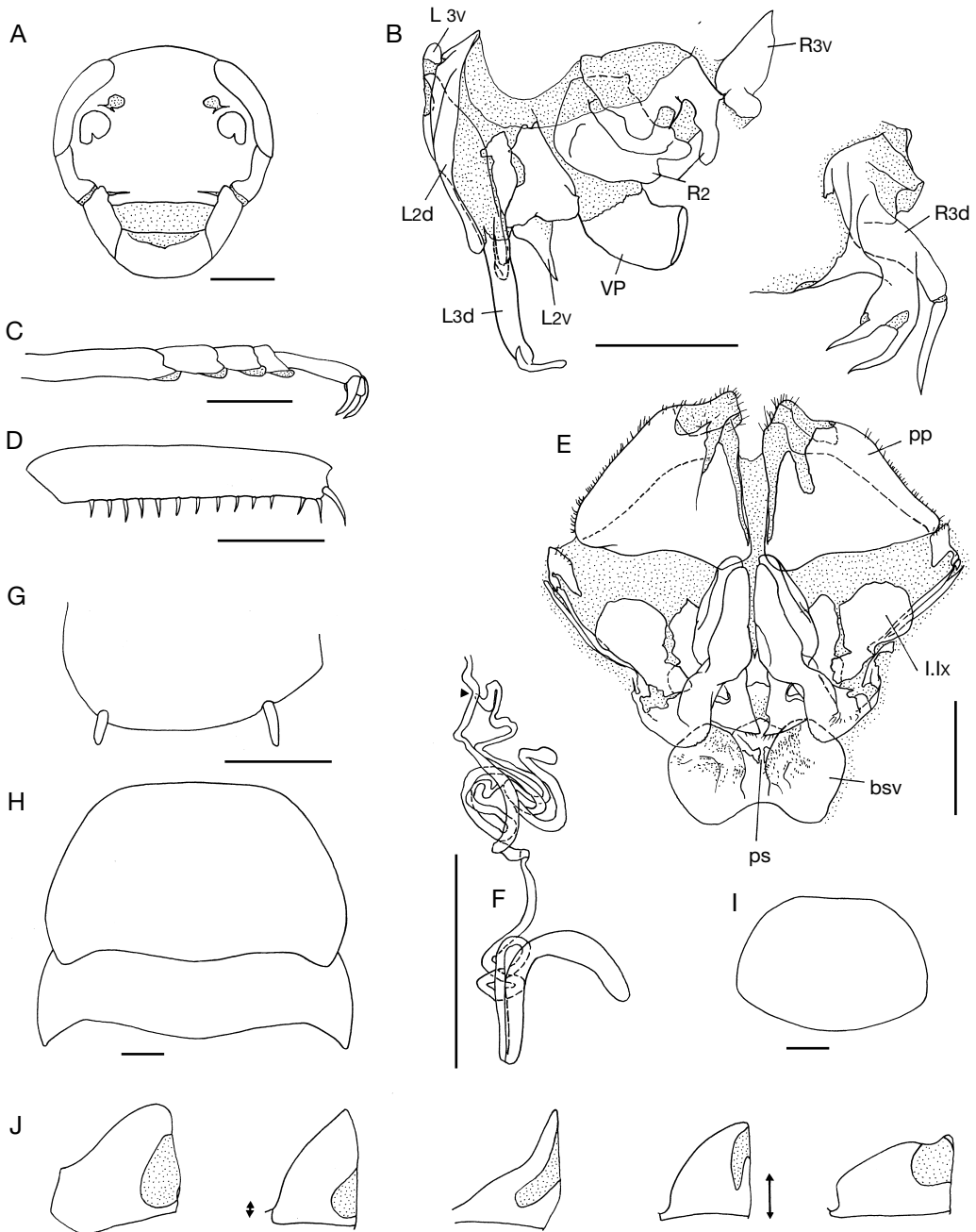


FIG. 1. — **A-I**, *Deropeltis princisi* n. sp. ; **A**, tête du mâle (les plages en pointillé signalent les zones beige clair, tandis que le reste est noir) ; **B**, vue dorsale des genitalia mâles (noms des sclérites selon Grandcolas 1996) ; **C**, tarse postérieur (pulvilli en pointillé) ; **D**, fémur antérieur gauche ; **E**, vue caudale des genitalia femelles ; **F**, spermatheque ; **G**, plaque sous-génitale mâle ; **H**, pronotum et mésonotum femelles ; **I**, pronotum mâle ; **J**, reproduction de la figure 334 de Klass (1997 : 334), illustrant schématiquement les paraproctes de *Polyphaga aegyptiaca*, *Cryptocercus punctulatus*, *Lamproblatta albipalpus*, *Deropeltis* sp. et *Periplaneta americana* (de gauche à droite). Abréviations : Sclérites L3d, L3v, L2d, L2v, R3d, R3v, R2 et VP (phallomère ventral) des genitalia mâles ; genitalia femelles : **bsv**, basivalvulae ; **I.Ix**, latérosterne IX ; **pp**, paraproctes ; **ps**, plaque de la spermatheque. Échelles : 2 mm.

développée et des appendices moyennement longs et droits (appendice bifide avec deux branches de tailles sensiblement égales et peu divergentes apicalement) ; R3v peu sclérifié, de taille assez petite.

Genitalia femelles (Fig. 1E)

Paratergites moyennement longs et fins, latéralement dilatés à leur apex en une plaque losangique ; latérostermite IX formant deux parties arrondies, de contour assez régulier ; lobes postérieurs des valvifères II non anguleux ; valves de l'ovipositeur obtuses à l'apex ; partie interne des bases des valves I verruqueuse ; basivalvulae ponctuées, solidarisées par une zone assez sclérifiée ; arche antérieure aux angles pointus ; plaque de la spermathèque pourvue de dilatations élargies autour de l'ouverture ; spermathèque (Fig. 1F) fine et très longue, bifide, avec un diverticule plus long portant à l'apex une vésicule allongée et régulièrement dilatée et un diverticule à peine plus court, plus fin, se terminant par une vésicule arrondie assez brusquement dilatée.

Paraproctes femelles (Fig. 1E) grandes, triangulaires, bien sclérifiées, hormis une petite zone membraneuse ventrale allongée avec plusieurs prolongements divergents, à la partie interne et distale des valves, et une très petite zone membraneuse dorsale, en position uniquement apicale.

REMARQUES

L'espèce *D. princisi* ressemble superficiellement à *D. madecassa* (Saussure, 1891) et *D. lesnei* Princis, 1963 par sa forme générale et sa taille, mais elle en diffère par la forme des pronotums mâle et femelle, des ocelles et du clypéus, et par la petite taille des pulvilli des métatarses postérieurs. *D. princisi* peut aussi être distinguée de *D. mosambica* Princis, 1963, dans la clé du travail de cet auteur, par la taille très petite des pulvilli des métatarses postérieurs.

L'espèce est connue seulement d'une localité mentionnée ci-dessus. Deux individus mâles d'une région voisine (Tanzanie, Tanga, MNHN) lui sont rapportés avec doute et constituent peut-être une espèce proche parente. L'espèce semble donc pour l'instant être circonscrite à une petite

région de l'Afrique de l'Est, dans les monts Usambara orientaux au Nord de la Tanzanie.

Cette espèce de grande taille a été observée, tandis qu'elle se déplaçait la nuit au niveau du sol dans les milieux ouverts herbeux des monts Usambara. Elle enfouit ses oothèques dans la terre argileuse, après y avoir creusé une cavité, selon la séquence comportementale classique des blattes de la sous-famille des Blattinae (McKittrick 1964). Les oothèques sont longues (environ 19 mm). Une oothèque éclore à notamment livré 22 larves. Aucun hyménoptère ne semblait parasiter les oothèques déposées sur le site d'Amani (19 oothèques déjà écloses récoltées et examinées).

LA FORME DES PARAPROCTES : DÉFINITION ET INTÉRÊT PHYLOGÉNÉTIQUE DU CARACTÈRE

La Figure 1J reproduit avec une modification des figurés la figure 334 de Klass (1997 : 334) qui présente les paraproctes de deux Polyphagidae (*sensu* Grandcolas 1994a) et de trois Blattidae (*sensu* Grandcolas 1996). Le caractère autapomorphe des Polyphagidae, tel que je l'avais défini, est cité par Klass (1997 : 334) : « female paraprocts with a membranous area in their sub-basal and internal parts », qui signale cependant « However, a membranous area taking the same position is also present in the females of e.g., *Periplaneta* (fig. 334e), *Deropeltis* (fig. 334d), and *Lamproblatta* (fig. 334c) » et conclut « is certainly not an autapomorphy of Polyphagidae or Polyphagidae + Cryptocercus ». Ces assertions sont démenties par la figure donnée par Klass (1997 : 334) lui-même (ici reproduite dans la Figure 1J), qui montre clairement une aire membraneuse sub-basale dans le cas des Polyphagidae (*Cryptocercus* et *Polyphaga*, Fig. 1J, gauche) et médiane ou distale dans le cas des trois genres de Blattidae examinés (Fig. 1J, droite). L'examen de *D. princisi* (Fig. 1B) et d'autres espèces appartenant aux Blattidae (Grandcolas 1997a) ou à d'autres familles (Grandcolas 1993, 1994a, b, 1996, 1997b) permet de généraliser ces états du caractère.

Par conséquent, l'affirmation de Klass (1997) selon laquelle le caractère n'est pas valide, n'est pas corroborée et le caractère des paraproctes, tel que je l'avais défini antérieurement, reste valable. Il présente donc un état autapomorphe décrit ci-dessus dans la famille des Polyphagidae et des états plésiomorphes dans les autres groupes de blattes, états du caractère d'ores et déjà mentionnés et polarisés en référence à de multiples extra-groupes (Grandcolas 1994a, 1996).

Les blattes sont un groupe d'insectes encore trop méconnu dont la diversité des structures et des processus doit être pleinement prise en compte pour produire des hypothèses par inférence (entre autres phylogénétiques) raisonnablement étayées (Grandcolas 1999a). Ainsi, la validité des homologies morpho-anatomiques présentées récemment par Grandcolas (1994a, 1996) se trouve-t-elle indirectement confortée par la structure de neuropeptides des corpora cardiaca (Gäde *et al.* 1997). La congruence de ces deux études confirme la monophylie de plusieurs groupes familiaux définis chez les blattes, notamment de la famille des Polyphagidae dans laquelle est inclus le genre *Cryptocercus*. Dans ce contexte, il est dommage que les hypothèses présentées par Klass (1995, 1997) fassent l'impasse sur des systèmes de caractères classiquement élaborés à la suite de l'étude de McKittrick (1964) par divers auteurs, pris en compte par Roth (1970) et qui ont été ré-évalués et complétés par Grandcolas (1996). La disposition des tubes de Malpighi en est l'exemple le plus flagrant. Ce caractère ignoré par Klass (1997), mis à jour par Leconte *et al.* (1967) et Lefeuvre (1969), apporte des informations phylogénétiques qui se sont révélées *a posteriori* être très valables dans la définition de la monophylie des familles (Grandcolas 1996).

L'enjeu de ces études phylogénétiques n'est pas seulement de contribuer à une meilleure connaissance taxonomique des blattes, mais aussi de proposer des reconstitutions de l'évolution du comportement social chez les blattes et les termites et de contrôler si les théories d'évolution du comportement social se vérifient en l'occurrence (Grandcolas 1997c, 1998, 1999b ; Grandcolas &

Deleporte 1996). La validité de ces hypothèses phylogénétiques n'en est que plus cruciale.

Remerciements

Les spécimens de *D. princisi* ont pu être récoltés grâce aux autorisations accordées par l'Université de Morogoro et de la Station de Recherches d'Amani. Je tiens à remercier particulièrement le Dr Machangu pour son aide en Tanzanie, Xavier Bellés, Pierre Deleporte et Laure Desutter-Grandcolas ainsi que deux évaluateurs pour la lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Gäde G., Grandcolas P. & Kellner R. 1997. — Structural data on hypertrehalosaemic neuropeptides from *Cryptocercus punctulatus* and *Therea petiveriana*: how do they fit into the phylogeny of cockroaches? *Proceedings of the Royal Society of London* 264 (B): 763-768.
- Grandcolas P. 1993. — Monophylie et structure phylogénétique des [Blaberinae + Zetoborinae + Gyninae + Diplopterinae] (Dictyoptera : Blaberidae). *Annales de la Société entomologique de France* N.S. 29: 195-222.
- Grandcolas P. 1994a. — Phylogenetic systematics of the subfamily Polyphaginae, with the assignment of *Cryptocercus* Scudder, 1862 to this taxon (Blattaria, Blaberoidea, Polyphagidae). *Systematic Entomology* 19: 145-158.
- Grandcolas P. 1994b. — Blattaria (Insecta: Dictyoptera) of Saudi Arabia: a preliminary report: 40-58, in Büttiker W. & Krupp F. (eds), *Fauna of Saudi Arabia*. NCWCD, Pro Entomologia, Riyadh, Basle.
- Grandcolas P. 1996. — The phylogeny of cockroach families: a cladistic appraisal of morpho-anatomical data. *Canadian Journal of Zoology* 74: 508-527.
- Grandcolas P. 1997a. — Systématique phylogénétique de la sous-famille des Tryonicinae (Dictyoptera, Blattaria, Blattidae), in Najt J. & Matile L. (eds), *Zoologia Neocaledonica*. Volume 4. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 171: 91-124.
- Grandcolas P. 1997b. — The monophyly of the subfamily Perisphaeriinae (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Systematic Entomology* 22: 123-130.
- Grandcolas P. 1997c. — What did the ancestors of the woodroach *Cryptocercus* look like? A phylogenetic study of the origin of subsociality in the subfamily Polyphaginae (Dictyoptera, Blattaria), in Grandcolas P. (ed.), *The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios*. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 173: 231-252.

- Grandcolas P. 1998. — The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae cockroaches: a phylogenetic analysis. *Cladistics* 14: 117-127.
- Grandcolas P. 1999a. — Systematics, endosymbiosis and biogeography of *Cryptocercus clevelandi* and *C. punctulatus* from North America: a phylogenetic perspective. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 285-291.
- Grandcolas P. 1999b. — Reconstructing the past of *Cryptocercus* (Blattaria: Polyphagidae): phylogenetic histories and stories. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 303-307.
- Grandcolas P. & Deleporte P. 1992. — La position systématique de *Cryptocercus* Scudder, 1862 et ses implications évolutives. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 315: 317-322.
- Grandcolas P. & Deleporte P. 1996. — The origin of Protistan symbionts in termites and cockroaches: a phylogenetic analysis. *Cladistics* 12: 93-98.
- Klass K. D. 1995. — *Die Phylogenie der Dictyoptera*. Dissertation an der Fakultät für Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München, München, Deutschland, 256 p.
- Klass K. D. 1997. — The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. *Bonner Zoologische Monographien* 42: 1-341.
- Lecomte O., Lefeuvre J. C. & Razet P. 1967. — Un nouveau critère taxonomique chez les blattes : l'insertion des tubes de Malpighi. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 265: 1397-1400.
- Lefeuvre J. C. 1969. — *Recherches sur les organes alaires des Blattaria*. Thèse, Université de Rennes, Rennes, France, 390 p.
- McKittrick F. A. 1964. — Evolutionary study of cockroaches. *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir* 389: 1-197.
- Princis K. 1963. — Blattariae: 9-318, in *South African Animal Life: Results of the Lund University Expedition in 1950-1951*. Volume IX. Statens Naturvetenskapliga Forskningsrad, Stockholm.
- Princis K. 1966. — Pars 8: Blattariae: Subordo Blattoidea, Fam.: Blattidae, Nocticolidae: 401-614, in Beier M. (ed.), *Orthopterorum Catalogus*. Junk's-Gravenhage, The Hague.
- Roth L. M. 1970. — Evolution and taxonomic significance of reproduction in Blattaria. *Annual Review of Entomology* 15: 75-96.
- Roth L. M. & Alsop D. W. 1978. — Toxins of Blattaria: 465-487, in Bettini S. (ed.), *Arthropod venoms*. Springer Verlag, Berlin.
- Thorne B. L. & Carpenter J. M. 1992. — Phylogeny of the Dictyoptera. *Systematic Entomology* 17: 253-268.

Soumis le 6 janvier 2000 ;
 accepté le 18 février 2000.