

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 64 (1948-1950)  
**Heft:** 277

**Artikel:** L'origine et l'évolution des insectes  
**Autor:** Aubert, Jacques  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-273986>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 22.11.2024

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## **L'origine et l'évolution des Insectes**

PAR

*Jacques AUBERT*

(Conservateur au Musée zoologique de Lausanne)

(Séance du 16 novembre 1949)

---

Depuis un quart de siècle, on a découvert des Insectes fossiles d'un intérêt capital, la radioactivité des roches nous a révélé l'immensité des temps géologiques et la paléogéographie a fait de grands progrès. Ces faits ont amené divers savants tels que LAMEERE, TILLYARD et MARTYNOV à donner une interprétation nouvelle et des plus captivantes de l'histoire des Insectes.

Je me propose, dans les lignes qui suivent, de donner une analyse de ces théories nouvelles, après avoir passé en revue quelques Insectes fossiles particulièrement intéressants. On me permettra auparavant, de rappeler quelques faits de première importance concernant l'histoire de la Terre, l'évolution des végétaux, auxquels les Insectes sont liés, et la classification des Insectes.

On a cru longtemps que la vie était apparue au début des temps primaires et que l'évolution des êtres vivants avait été plus rapide en ses débuts. Que d'histoires fabuleuses n'a-t-on pas racontées sur l'ère primaire, histoires qui ont envahi la littérature scientifique et se sont attardées avec complaisance dans les ouvrages d'enseignement ou de vulgarisation.

Depuis relativement peu de temps, on commence à réaliser quelle était la part des illusions dues au recul : géologues, astronomes et biologistes s'accordent à dire que les conditions générales ne différaient pas sensiblement au début de l'ère primaire de ce qu'elles sont aujourd'hui. Il y avait déjà des chaînes de montagnes, des glaciers, des rivières, il y avait des régions polaires, des régions tempérées à hiver froid et des régions tropicales, de la pluie, de la neige et du vent.

Le seul changement important, que l'on peut situer à la fin du Cambrien ou au Silurien et qui a pu modifier localement les climats, fut l'établissement de la végétation terrestre et des premières forêts. Il en est résulté sans doute une diminution de la teneur de l'atmosphère en anhydride carbonique, mais la température n'a pas changé. On s'est rendu compte que les continents ont dérivé par rapport aux pôles et à l'équateur; les gisements houilliers indiquent la position occupée par la zone équatoriale au Carbonifère (fig. 22). Comme de nos jours, la forêt tropicale était entourée d'une double ceinture de savanes et de déserts, les pôles revêtus d'une calotte de glace.

Le début de l'ère primaire remonte, suivant les auteurs, à 500 ou 600 millions d'années et les roches les plus anciennes qu'on ait pu mesurer ont un peu plus de deux milliards d'années. Le tableau de la page 463 résume la chronologie des ères et des périodes, situe les terrains fossilifères et les événements les plus importants. Si nous ne savons rien du climat des temps archéens, il est toutefois permis de supposer que les conditions étaient déjà proches de ce qu'elles sont aujourd'hui lorsque la vie fit son apparition.

Au début du Primaire, tous les embranchements d'animaux actuels existaient déjà, à l'exception des Vertébrés. Des derniers étages de l'Archéen, on connaît des restes de Coraux, d'Echinodermes, de Mollusques, d'Algues et de Bactéries. Le plus ancien fossile connu est ce fameux *Corycium enigmaticum* de Finlande, petite outre de charbon de deux à trois centimètres. Était-ce un animal ou un végétal? Contentons-nous de savoir qu'elle provient d'un organisme vivant il y a quelque 1200 millions d'années et qu'il s'est écoulé depuis ce moment jusqu'à l'ère primaire plus de temps que du début de l'ère primaire à nos jours.

L'apparition des Insectes est liée à celle des premiers végétaux terrestres. On a découvert, dans le Dévonien moyen de Rhynie Chert, en Ecosse, toute une série de fossiles de Cryptogames vasculaires, pourvus de stomates. Ces végétaux présentent des affinités avec nos Mousses et nos Sphaignes et ont dû constituer des sortes de tourbières. On connaît aussi, du Dévonien inférieur du Pays de Galles, des végétaux voisins des Mousses, et, dans d'autres couches de la même période, des débris qui pourraient provenir de troncs de Gymnospermes! Il est évident que tous ces végétaux sont trop évolués pour avoir constitué la flore terrestre primordiale et il faut admettre que les premiers végétaux terrestres sont apparus longtemps avant, à une date impossible à préciser du Silurien ou peut-être même du Cambrien.

Quaternaire			
Tertiaire 60	Pliocène 11 Miocène 17 Oligocène 11 Eocène 20	Ambre de la Baltique	<i>Plis alpins</i>
Secondaire 140	Crétacé 50  Jurassique 40  Trias 50	Bohème  Calcaires lithographiques de Solenhofen  Ipschwich (Queensland)	Premières Angiospermes. Lépidoptères, Hyménoptères aculéates. Premiers Oiseaux.  Premiers Mammifères.
Primaire 300	Permien 30   Carbonifère 60  Dévonien 70  Silurien 70  Cambrien 70	<i>Supérieur</i> : Australie : Belmont (N. Galles du Sud). Russie : Kargala (Orenburg). Tikhie Gory (Kazan). Iva Gora (Arkangelsk). <i>Inférieur</i> : Elmo (Kansas), Birkenfeld (Thuringe). <i>Supérieur</i> : Commentry (Ailier) <i>Moyen</i> : Mazon Creek (Illinois) <i>Inférieur</i> : <i>Moyen</i> : Rhynie Chert (Ecosse) <i>Inférieur</i> :	Premiers Insectes à métamorphoses complètes.  <i>Plis hercyniens</i> .  Paléoptères et premiers Polynéoptères. Premiers Reptiles. Rhyniella praecursor. Premiers Batraciens. <i>Plis calédoniens</i> . Premiers Scorpions. Premiers Poissons. Trilobites et Crustacés.
Archéen ou Précambrien ?????????			

Au Carbonifère, des Cryptogames vasculaires (Calamites, Sigillaires, Lépidodendrons) prennent des dimensions considérables et dominant, dans une sorte de mangrove, avec des Ptéridospermées, des Fougères arborescentes et quelques Gymnospermes. La flore tempérée de cette période ne nous est connue que par les frondes des *Glossopteris*, dont la position systématique est incertaine. Au Permien, les Conifères apparaissent et sont remplacés par d'autres, plus petits, qui se rapprochent des types actuels. A l'ère secondaire, au Jurassique en particulier, les éléments dominants de la forêt étaient des Fougères arborescentes, des Cycadées, des Gingkos et des Conifères.

Les Angiospermes ou plantes à fleurs apparaissent subitement dans les sédiments crétacés : Palmiers, Saules, Peupliers, Chênes, Noyers, etc. Dès le Crétacé supérieur, la flore est comparable à celle d'aujourd'hui. On ignore complètement l'origine des plantes à fleurs et je reviendrai plus bas sur ce point. Pour l'instant, il importe de nous souvenir de ces grandes étapes de l'évolution végétale.

Depuis vingt ans, la classification des Insectes a été considérablement remaniée par LAMEERE et par MARTYNOV. Aux yeux des profanes et même de nombreux entomologistes, elle s'est compliquée par l'introduction de sous-classes, sections, super-ordres et super-familles; cette complication est plus apparente que réelle, les subdivisions ne font que traduire dans le langage taxonomique les liens phylétiques des diverses lignées d'Insectes. En gros, on a élevé au rang d'ordre des groupes tels que les Ephémères, les Libellules, les Blattes ou les Termites, autrefois classés parmi les Orthoptères ou les Névroptères et les anciens ordres sont devenus des super-ordres ou même des ensembles de super-ordres. L'avantage de cette nouvelle classification est de constituer un ensemble naturel où les diverses lignées évolutives sont représentées par les ordres vivants et les ordres fossiles qui sont définis chacun par le développement, la segmentation du corps, la structure des ailes et des pièces buccales. Dans le tableau qui suit, quelque peu simplifié, je n'ai pas mentionné les super-ordres; les ordres fossiles sont en italique, ceux qui n'existent pas en Suisse, entre parenthèses :

Sous-classes	Sections	Ordres
Aptérygotes		Collemboles, Protures, Thysanoures.
Ptérygotes	Paléoptères	<i>Paléodictyoptères</i> , <i>Protohémiptères</i> , <i>Mégasécoptères</i> , <i>Protéphémères</i> , Ephéméroptères, <i>Méganisoptères</i> , Odonates.
	Polynéoptères (Orthoptéroïdes)	Dictyoptères, <i>Protoblattoptères</i> , (Isoptères), (Zoraptères), <i>Protorthoptères</i> , Plécoptères, (Notoptères), (Phasmoptères), Orthoptères, (Embioptères), <i>Protélythroptères</i> , Dermaptères.
	Oligonéoptères (Holométaboles)	Coléoptères, Mégaloptères, Raphidioptères, Planipennes, Mécoptères, Trichoptères, Lépidoptères, Diptères, Siphonaptères, Hyménoptères, Strepsiptères.
	Paranéoptères	Psocoptères, Mallophages, Anoploures, Thysanoptères, Hémiptères.

On est bien loin de l'ancienne classification en huit ordres de Linné et des collégiens ! Je ne puis songer à entrer ici dans les détails ; je me bornerai à dire quelques mots des Aptérygotes, mal connus du public non initié, et à définir les quatre sections des Ptérygotes dont l'importance ressortira tout au long de cet exposé. Il va de soi qu'on peut adopter sans inconvénient une classification plus simple dans des ouvrages de vulgarisation, d'enseignement, ou dans des « Faunes locales ».

Les Aptérygotes comprennent des Insectes de petite taille, sans ailes ; leur développement ne présente pas de métamorphoses, les larves ont l'aspect des adultes en plus petit. S'ils paraissent insignifiants, leur intérêt est néanmoins considérable et le lecteur admettra, au terme de cette étude, que

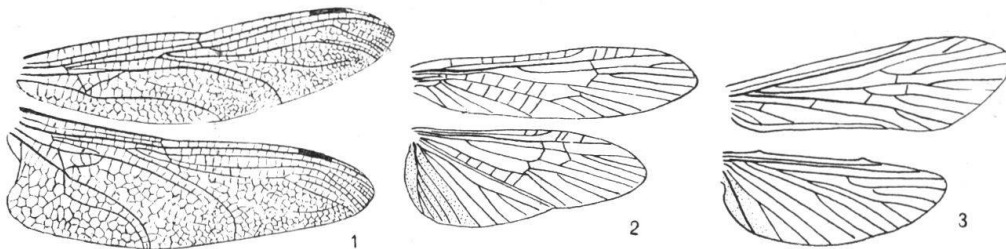


FIG. 1 à 3. — Divers types d'ailes montrant, en pointillé, le champ jugal ou néala. — 1. Paléoptères (Libellule), pas de néala. — 2. Polynéoptères (Perle). — 3. Paranéoptères et Oligonéoptères (Phrygane).

nous leur accordions des lettres de noblesse. Les *Collemboles* (fig. 5, 6, 20) se trouvent dans les mousses, les écorces, l'humus ou sous les pierres. Ils sautent fort bien, ce qui leur a valu le nom de « puces de terre ». Les *Protures* (fig. 20), découverts en 1907 par SILVESTRI, sont de minuscules Insectes humicoles, transparents, qui ne dépassent pas le millimètre. Plus grands, les *Thysanoures* (fig. 20) comprennent des formes analogues au Lépisme du sucre ou « petit poisson d'argent » si fréquent dans les appartements.

Les Ptérygotes groupent tous les Insectes ailés et quelques aptères qui en dérivent (Poux, Puces, etc.). Les *Paléoptères* (Libellules, Ephémères) ont au repos les ailes disposées à plat ou relevées dans un plan vertical. L'aile postérieure, incapable de se plier, n'a pas de champ jugal ou néala (fig. 1). Les trois autres sections peuvent être groupées sous le nom de *Néoptères*. Au repos, les ailes assurent la protection de l'individu et se rabattent sur le corps en une sorte d'étui, les postérieures repliées sous les antérieures. Les ailes antérieures

sont parfois transformées en élytres. L'aile postérieure possède un champ jugal ou *néala* plus ou moins étendu. Les *Polynéoptères* ont l'aile postérieure développée en éventail avec une grande aire anale et une *néala* ramifiée (fig. 2). Ce sont les Orthoptères des anciennes classifications; leurs métamorphoses sont incomplètes. Les *Oligonéoptères* comprennent tous les Insectes à métamorphoses complètes et les *Paranéoptères* des Insectes à métamorphoses incomplètes dont les plus typiques sont les Punaises, les Pucerons et les Cigales (Hémiptères). Dans ces deux dernières sections, la *néala* n'est généralement pas ramifiée (fig. 3). D'autres caractères morphologiques ou anatomiques permettent encore de distinguer ces quatre sections.

Le plus ancien Insecte fossile qui soit connu a été découvert dans les vieux grès rouges de Rhynie Chert (Dévonien moyen) qui sont âgés de quelques 320 millions d'années (fig. 4). HIRST et MAULIK l'ont décrit en 1926, sous le nom de *Rhyniella praecursor*, TILLYARD a montré en 1928 qu'il s'agit d'un Collembole, puis en 1940, sur la base d'un matériel plus abondant, SCOURFIELD a confirmé les vues de TILLYARD qui avaient été accueillies avec un certain scepticisme. Ces fossiles de *Rhyniella* sont très petits, les empreintes ne dépassent pas deux millimètres; leur étude se fait en lames minces, c'est-à-dire que la roche doit être débitée en lamelles de moins d'un millimètre d'épaisseur que l'on examine par transparence au microscope. Les antennes à quatre articles, la forme des pattes, le bouton ventral permettent de classer *Rhyniella* parmi les Collemboles; il ne s'agit pas d'un ancêtre, les antennes analogues à celles des *Podurides* (fig. 5), le tergite prothoracique qui a disparu comme chez les *Entomobryides* (fig. 6) en font un individu aussi évolué que les Collemboles actuels.

On a aussi trouvé, dans les vieux grès rouges, des mandibules (fig. 7) qui ne peuvent avoir appartenu qu'à un Insecte baptisé par TILLYARD *Rhyniognatha hirsti*. Il est facile de montrer qu'elles ne sauraient provenir d'un Collembole, mais on ne peut évidemment pas préciser si elles ont appartenu à un Insecte ailé ou non. Ainsi au moins deux lignées d'Insectes primitifs, mais non primordiaux, peuplaient au Dévonien moyen la tourbière de Rhynie Chert. Par conséquent, les premiers Insectes ont dû apparaître bien longtemps avant et le lecteur conviendra que les minuscules empreintes de Rhynie Chert ont une valeur comparable à celle de la calotte crânienne du Pithécantrope.

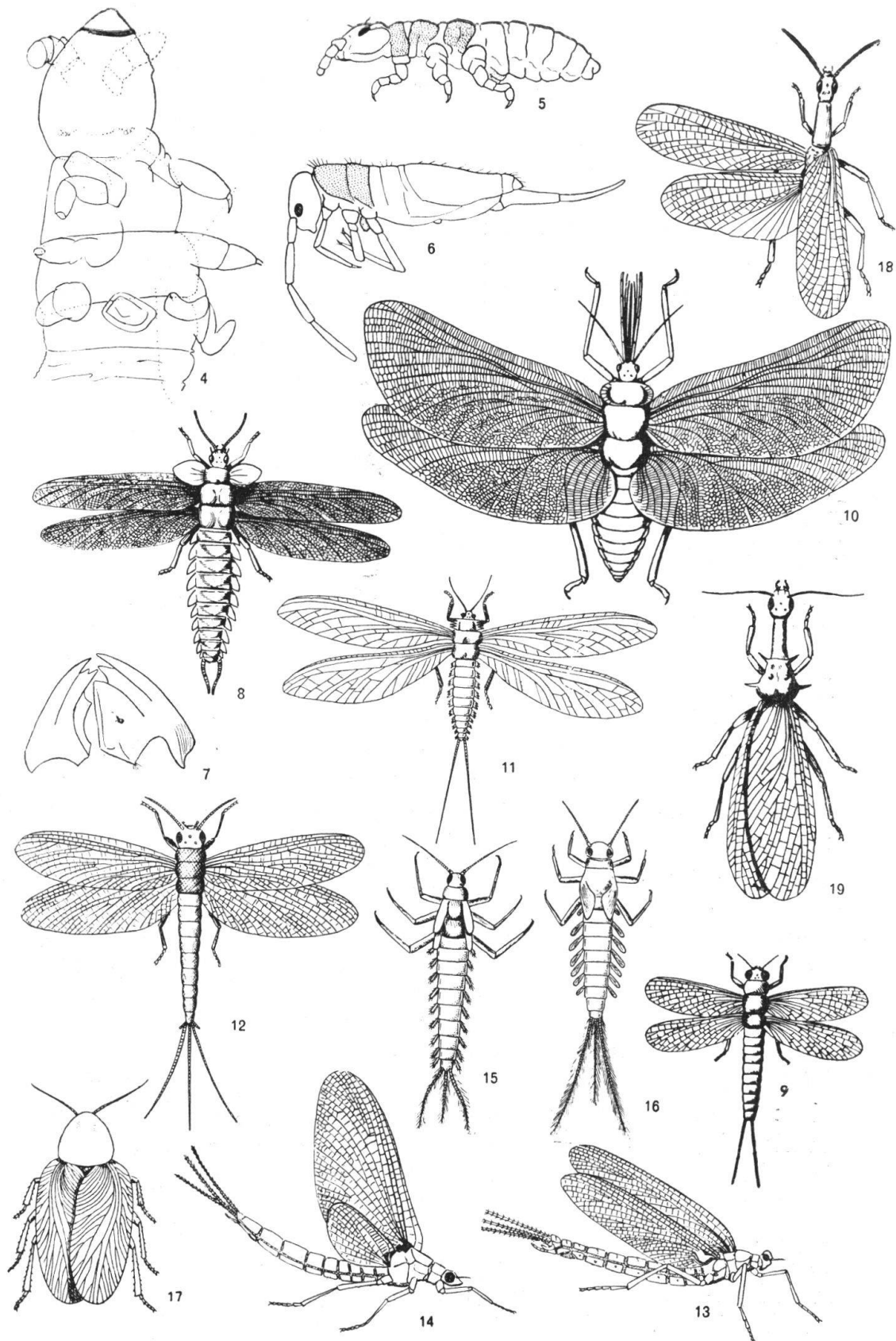


FIG. 4 à 19. — 4. *Rhyniella praecursor*. — 5. Poduride actuel. — 6. Entomobryide actuel. — 7. *Rhyniognatha hirsti*. — 8. *Stenodictya lobata*. — 9. *Eubleptus danielsi*. — 10. *Eugereon böckingi*. — 11. *Corydaloides scudderi*. — 12. *Triplosoma pulchella*. — 13. *Protereisma permianum*. — 14. *Ephemera* sp., Ephéméroptère actuel. — 15. *Phthartus rossicus*. — 16. *Baetis* sp., larve d'Ephéméroptère actuelle. — 17. *Phylloblatta carbonaria*. — 18. *Spaniodera ambulans*. — 19. *Gerarus danielsi* (fig. 4 et 7 d'après SCOURFIELD, fig. 13 d'après TILLYARD, les autres d'après HANDLIRSCH).



*Stenodictya lobata* (fig. 8), du Carbonifère supérieur de Commeny, est le plus typique et le plus célèbre des *Paléodictyoptères*. HANDLIRSCH, à qui nous devons la plupart des reconstitutions qui accompagnent ce texte, voyait en lui l'Insecte schématique primitif, héritier direct des Trilobites. Nous verrons plus loin que cette hypothèse doit être écartée. Toutefois, bien des caractères sont indiscutablement primitifs : le thorax est formé de trois segments égaux, l'abdomen de onze segments d'importance égale; les ailes antérieures et postérieures, à peu près identiques, sont parcourues par des nervures longitudinales régulièrement espacées; il n'y a pas de vraies nervures transversales, mais un réseau de petites nervures délimitant des logettes polygonales, c'est-à-dire un « archédiction ». Enfin le prothorax et les segments abdominaux sont ornés d'expansions latérales.

Les Paléodictyoptères dont l'envergure variait de quatre à vingt centimètres étaient d'assez grands Insectes, comparables pour cela à la faune exotique d'aujourd'hui ou à nos Libellules. Comme c'est le cas pour de nombreux Orthoptères actuels, c'étaient avant tout des marcheurs et ils ne se livraient qu'occasionnellement à un vol lourd et maladroit. La plupart d'entre eux devaient être phytophages. Leurs larves, dont on a retrouvé quelques échantillons, avaient des fourreaux alaires perpendiculaires au corps; selon toute probabilité, elles étaient aquatiques. On connaît de nombreux Paléodictyoptères carbonifériens. Tous ont les deux paires d'ailes égales et l'abdomen terminé par deux cerques. Les expansions latérales peuvent manquer ou se compliquer, l'archédiction peut être remplacé par des nervures transverses. *Eubleptus danielsi* (fig. 9), du Carbonifère moyen de Mazon Creek (Illinois) est un des types les plus simples que l'on connaisse.

*Eugereon böckingi*, la célèbre « Libellule à trompe de Punaise » (fig. 10) est un animal extraordinaire qui vivait au Permien inférieur (Birkenfeld, Thuringe). Ses remarquables pièces buccales sont organisées pour sucer la sève, comme celles des Hémiptères et l'on a cru longtemps qu'*Eugereon* était leur ancêtre. En réalité, c'est un Paléoptère aux ailes ornées d'un bel archédiction et l'ordre qui a été créé pour lui a gardé, en souvenir de cette erreur de généalogie, le nom regrettable de *Protohémiptère*.

Les *Mégaséoptères* ont un corps plus élancé, des ailes plus affinées — les nervures transverses ont subi une notable régression — des cerques plus longs que les Paléodictyoptères. C'étaient probablement des carnassiers qui chassaient au vol à

la manière des Libellules. La figure 11 montre *Corydaloïdes scudderi* du Carbonifère supérieur de Commentry.

Les *Odonates* ou Libellules sont connus depuis le Carbonifère. Tout le monde a entendu parler de la fameuse *Meganeura* (Carbonifère supérieur de Commentry), qui avait 70 centimètres d'envergure. C'est le plus grand Insecte connu. Remarquons toutefois que son corps dépasse à peine en longueur celui de certains Phasmes géants des Indes orientales.

L'histoire des *Ephémères* est suffisamment connue pour que nous puissions la retracer avec quelques détails. *Triplosoma pulchella* (fig. 12) du Carbonifère supérieur de Commentry, est encore très généralisé : le thorax est à peine distinct de l'abdomen et les ailes des deux paires sont égales; toutefois l'abdomen se termine déjà par trois cerques. On admet que cet Insecte a appartenu à une branche latérale — l'ordre des *Protéphémères* — dont l'évolution a été parallèle à celle des *Ephémères* vrais et qui s'est éteinte de bonne heure sans laisser de descendance. Les *Ephémères* vrais apparaissent dans les sédiments permien. *Protereisma permianum* (fig. 13), du Permien inférieur du Kansas, ne diffère des *Ephémères* actuels (fig. 14) que par des ailes postérieures égales aux antérieures. La larve d'une autre espèce (fig. 15), provenant du Permien supérieur de Kargala (Russie) ne se distingue des larves actuelles de *Baetis* (fig. 16) que par la présence de branchies sur les deux derniers segments abdominaux et par les fourreaux alaires postérieurs et antérieurs égaux (chez *Baetis*, les fourreaux postérieurs sont petits et cachés sous les antérieurs). Dans le Jurassique de Solenhofen, on a trouvé des empreintes d'*Ephémères* dont les ailes postérieures étaient déjà réduites. Enfin, dans l'ambre de la Baltique, des formes tout à fait semblables aux espèces actuelles sont fréquentes.

Les plus anciens Polynéoptères connus datent du Carbonifère moyen. Parmi les *Dictyoptères*, les Blattes (fig. 17), qui n'ont pratiquement plus évolué depuis cette époque, devaient pulluler : on a décrit près de 450 espèces. En même temps vivaient les *Protoblattoptères* et les *Protorthoptères* (fig. 18, 19) connus aussi par de nombreux représentants parfois curieusement spécialisés; ces deux groupes, qui s'éteignent à la fin de l'ère primaire, doivent être écartés, semble-t-il, de l'ascendance des autres Polynéoptères. Les *Plécoptères* (Perles), les *Dermaptères* (Forficules ou Perce-Oreilles) et, parmi les *Orthoptères* vrais, les Sauterelles apparaissent au Permien. On ignore l'histoire des Criquets, inconnus avant le Tertiaire, et des Grillons dont on a trouvé des fossiles triasiques; ces

deux groupes doivent être aussi anciens que leurs proches parents, les Sauterelles.

Les Paranéoptères et certains Oligonéoptères tels que les *Coléoptères* et les *Névroptères* (au sens large) apparaissent aussi au Permien. Parmi les *Névroptères*, citons les *Kalligramma* du Jurassique, aux ailes grandes et vivement colorées, qui tenaient un peu, dans la faune de cette période, la place que les *Papillons* occupent aujourd'hui. Ils disparaissent à la fin du Secondaire. Des ancêtres des *Diptères* ont été trouvés dans le Permien australien; ils avaient deux paires d'ailes dont la nervulation ressemble à celle des *Tipules*. Les *Lépidoptères*, les *Hyménoptères* supérieurs (Abeilles, Guêpes, Fourmis) et les *Diptères* supérieurs (Mouches) ne sont connus que du Tertiaire; mais dès le début de cette ère, on trouve d'emblée de nombreuses espèces qui entrent sans peine dans les familles et les genres actuels. Il est évident que leur apparition n'a pas pu être aussi spontanée que celle des fossiles que nous connaissons. Leur histoire, liée à celle des plantes à fleurs, a dû se dérouler tout au long du Secondaire dans des régions dont la paléontologie est encore muette.

Diverses théories (BRAUER 1870, HANSON 1894, CRAMPTON 1918, VERLUYS et DEMOLL, HANDLIRSCH 1908, TILLYARD 1930) ont été proposées pour expliquer l'origine des Insectes. Des premières nous ne pouvons retenir que l'idée d'une origine commune des Insectes et des Articulés, ce qui est l'évidence même. HANDLIRSCH admet que les Paléodictyoptères dérivent directement des Trilobites et sont les ancêtres des autres Insectes. Les Trilobites, plus anciens, ont en effet plusieurs caractères communs avec les Insectes: une seule paire d'antennes, des yeux composés, trois ocelles, parfois des sortes de cerques. Il se peut aussi que les ailes et les expansions paranaotales des Insectes soient homologues des plèvres des Trilobites. L'erreur de HANDLIRSCH est de prétendre que les Ptérygotes sont les héritiers directs des Trilobites et que les Aptérygotes dérivent des Ptérygotes par évolution néoténique. La découverte des Collembolés dévoniens a réduit cette théorie à néant; puis des travaux récents tendent à montrer que les Trilobites sont parents des Arachnides, ce qui les éloigne de l'ascendance des Insectes.

La théorie de TILLYARD, que nous allons exposer, est incontestablement la plus satisfaisante à l'heure actuelle. Le savant australien admet que les Insectes et les Myriapodes dérivent d'ancêtres siluriens communs qu'il nomme *Protaptères*. Ces *Protaptères* devraient comprendre un ensemble de formes généralisées

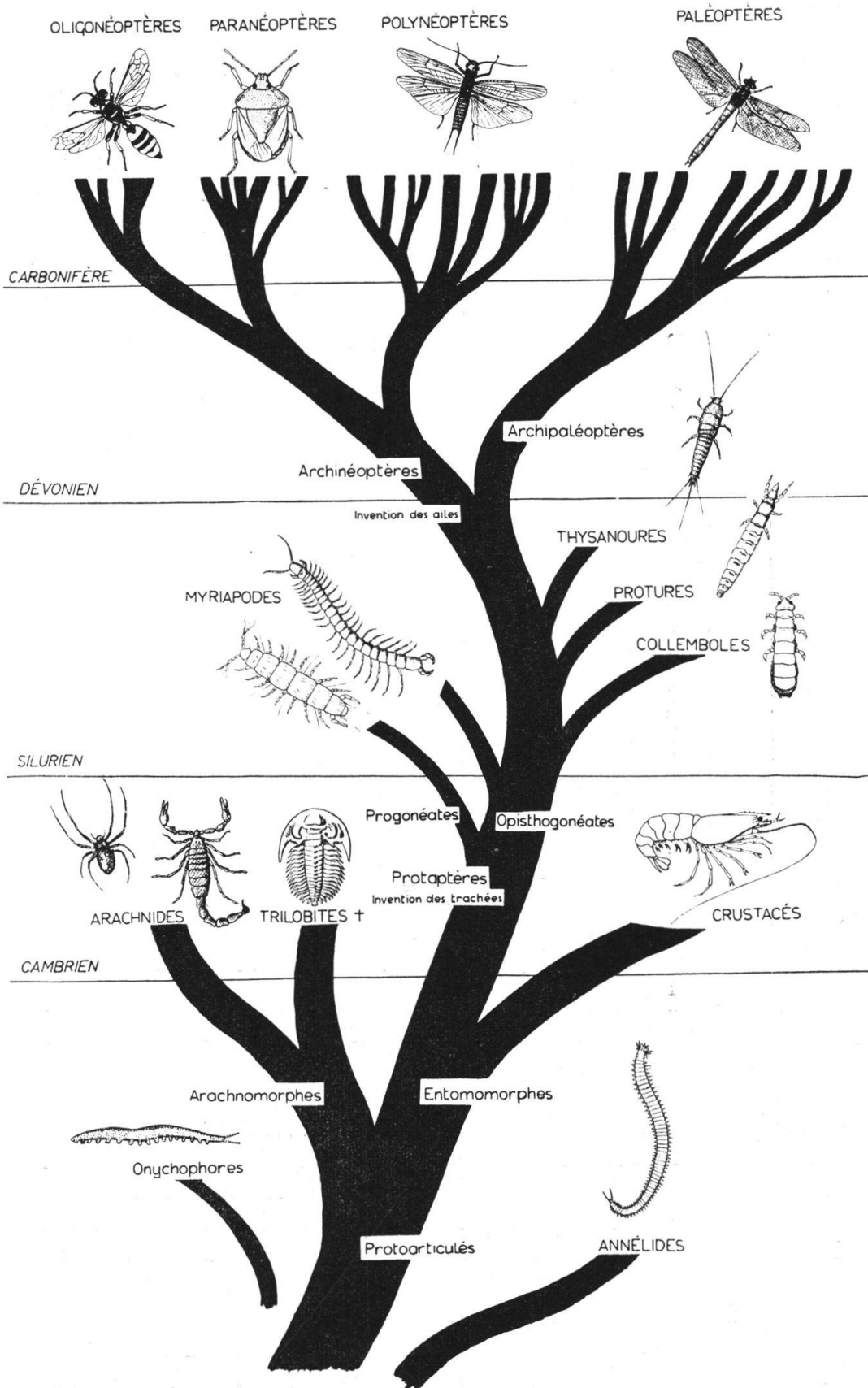


FIG. 20. — Schéma de l'origine et de l'évolution des Insectes inspiré des théories de TILLYARD et de MARTYNOV.

constituant une classe, sur l'origine de laquelle TILLYARD est muet. On peut combler cette lacune en admettant qu'au Précambrien, des animaux hypothétiques que nous appellerons des *Protoarticulés* (fig. 20) se sont séparés de vers analogues aux Annélides. On sait que les Annélides sont très anciens et que des fossiles de formes semblables aux Néréis actuels ont été trouvés dans des terrains de la base du Cambrien. Un témoignage des Protoarticulés nous est peut-être resté avec

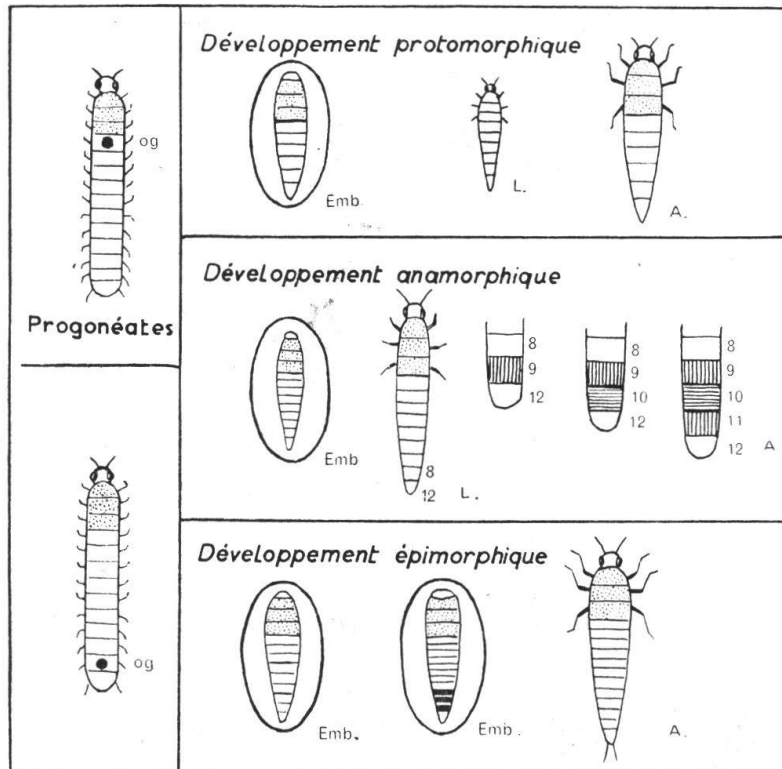


FIG. 21. — Disposition de l'orifice génital et modes de développement. Abréviations : og. = orifice génital. Emb. = Embryon. L. = Larve. A. = Adulte.

les *Péripattes* ou *Onychophores*. Les représentants actuels de cette classe sont terrestres et pourvus de trachées rudimentaires. On a découvert dans le Cambrien inférieur de la Colombie britannique un *Péripatte* plus primitif qui devait être aquatique. Ainsi ces animaux auraient acquis leurs trachées et seraient devenus terrestres par une évolution parallèle à celle des Insectes, mais seulement ébauchée.

De bonne heure les Protoarticulés ont dû s'orienter, les uns vers le type Arachnomorphe, les autres vers le type Entomorphe et ces deux rameaux se seraient divisés à leur tour pour donner les Arachnides et les Trilobites d'une part, les Pro-

taptères et les Crustacés d'autre part. On connaît des Crustacés et des Trilobites dès le Cambrien, des Arachnides tels que les Scorpions et les Euryptères au début du Silurien. On peut aussi supposer que l'évolution, au lieu de se produire par bipartitions successives a été plus rapide et que, dès leur apparition, les Protoarticulés auraient constitué une collection de prototypes annonçant les grandes divisions d'Articulés. Remarquons en passant que l'évolution structurale des Crustacés et des Arachnides est achevée à la fin de l'ère primaire : au Permien, on trouve des Scorpions, des Araignées, des Crabes, des Crevettes à peu près identiques aux formes actuelles.

Si sommairement schématique que soit cet aperçu de l'origine des Articulés, il nous oblige à admettre que les Protaptères sont encore plus anciens que TILLYARD ne le supposait. Leur apparition remonte peut-être au Cambrien et c'est dans le milieu saturé d'humidité d'une tourbière ou de l'humus (c'est encore aujourd'hui le milieu par excellence de nombreux Insectes), qu'ils auraient pris leurs premiers ébats terrestres, au cours desquels la respiration branchiale ou cutanée aurait été abandonnée, celle par trachées peu à peu perfectionnée.

TILLYARD montre que les Protaptères du Silurien se seraient divisés en deux rameaux, caractérisés par la position de l'orifice génital (fig. 21). Les uns ont gardé le dispositif ancestral des Vers, que l'on retrouve chez la plupart des Arachnides et des Crustacés : ils sont *progonéates* avec l'orifice des glandes génitales situé à la base de l'abdomen. Ces progonéates ont donné les Myriapodes inférieurs (Pauropodes et Symphyles). Les autres ont ouvert leur orifice génital sous l'un des derniers segments abdominaux ; ce sont les *opisthgonéates* qui ont abouti aux Myriapodes supérieurs (Scolopendres et Iules) et aux Insectes. Le dispositif progonéate caractérise des animaux primitivement aquatiques pratiquant la fécondation externe. Si l'accouplement se produit, les conjoints sont le plus souvent contraints de prendre des positions bizarres ou de s'encombrer d'accessoires tels que des spermatophores. Le mode opisthgonéate faciliterait l'accouplement et l'on peut voir en lui une meilleure organisation pour la vie terrestre.

On sait que les Insectes actuels présentent trois types de développement (fig. 21). Chez les Collemboles, l'embryon apparaît d'emblée avec le nombre définitif de segments abdominaux ; on compte six segments chez l'embryon, six chez la larve, six chez l'adulte. C'est le *développement protomorphique*. Chez les Protures, la larve éclot avec les neuf segments abdominaux de l'embryon. A chacune des premières mues un nouveau seg-

ment s'édifie entre les deux derniers et l'adulte a douze segments abdominaux. C'est le *développement anamorphique*. Enfin, dans le cas du *développement épimorphique*, on retrouve le même mécanisme de croissance intercalaire, mais il intervient au cours du développement embryonnaire. Les Thysanoures et les Ptérygotes sont épimorphiques. On observe souvent chez les Insectes supérieurs une réduction du nombre des segments abdominaux; il s'agit alors d'une évolution secondaire qui n'intéresse que les adultes.

TILLYARD admet que les premiers Insectes ont passé successivement par ces trois stades. Lorsqu'ils étaient protomorphiques, le rameau des Collemboles s'est détaché et nous avons vu que son évolution était achevée au Dévonien moyen. Les Protures, dont l'histoire est inconnue, sont apparus lorsque les Insectes étaient anamorphiques puis les Thysanoures sont un souvenir des débuts de l'épimorphisme. C'est au cours de cette évolution que le nombre de pattes a été fixé définitivement à six; en effet, chez les Protures et quelques Collemboles, on trouve encore aujourd'hui des ébauches de pattes abdominales. TILLYARD montre encore que l'anatomie comparée des glandes génitales, des organes excréteurs, du tube digestif, confirme la succession Collemboles, Protures, Thysanoures.

On peut admettre que les ailes ont fait leur apparition et se sont peu à peu perfectionnées au Dévonien. Pour quelques savants, elles proviendraient de branchies modifiées, mais on admet plus volontiers une spécialisation de plèvres analogues à celles des Trilobites, que l'on observe encore chez quelques Thysanoures. Le développement des fourreaux alaires chez les larves d'Insectes à métamorphoses incomplètes, nous donne une idée, en raccourci, de ce qui se serait déroulé tout au long de quelques millions d'années.

Les ailerons prothoraciques de certains Paléodictyoptères tels que *Stenodictya* (fig. 8) sont peut-être dans ce sens l'ébauche d'une troisième paire d'ailes qui a avorté. Il est bien difficile de savoir si ces ailerons étaient réellement primitifs ou déjà le résultat d'une évolution secondaire, d'une spécialisation. En effet, il n'y a pas d'ailerons prothoraciques chez certains Insectes plus anciens que *Stenodictya*, tels que *Eubleptus* (fig. 9) et nous en trouvons souvent de très jolis, qui sont visiblement des néoformations, chez bien des Insectes actuels (Blattes, Mantes, Punaises, etc.).

L'évolution des ailes, à partir du modèle paléodictyoptère, est intéressante à étudier; les nervures longitudinales, d'abord régulièrement espacées, se sont peu à peu rapprochées de l'avant

de l'aile de manière à renforcer le bord d'attaque. L'archéodictyon, puis les nervures transversales se simplifient, à mesure que la surface portante diminue et que la musculature thoracique devient plus puissante. Du biplan aux vastes ailes de bois entoilées, consolidées par d'innombrables haubans, à l'avion actuel, l'évolution est analogue à celle que nous observons de *Stenodictya* à la Mouche ou à la Guêpe.

Un autre problème, non moins passionnant, est celui de la genèse des métamorphoses complètes. On a proposé bien des théories. Je me bornerai à remarquer que si les Paléoptères n'avaient pas cédé la place aux Néoptères, ils auraient peut-être pu engendrer aussi des lignées holométaboliques. En effet, chez les Ephémères qui sont les plus évolués des Paléoptères, la larve, en sortant de l'eau, mue en un premier stade ailé, le *subimago* qui mue à son tour en donnant l'Insecte parfait. Que ce *subimago*, au lieu de ne subsister que quelques heures, s'installe dans une diapause, au cours de laquelle s'achèverait par la suite la maturation des glandes génitales, nous aurions une métamorphose complète. On peut voir dans le *subimago* une première étape vers l'holométabolie.

La séparation des premières lignées d'Insectes ailés a dû se produire très tôt, sans doute dès que les premières ailes ont commencé à se perfectionner. Des « *Archipaléoptères* » auraient donné les diverses lignées de Paléoptères qui ont eu leur hégémonie au Carbonifère et dont il ne subsiste, comme nous l'avons vu, que les Libellules et les Ephémères. Des « *Archinéoptères* » auraient donné les Polynéoptères, les Paranéoptères et les Oligonéoptères.

D'après JEANNEL, l'évolution des quatre grandes sections ne se serait pas produite de la même manière dans toutes les parties de la Terre. La répartition géographique des fossiles et la paléogéographie apportent ici quelques précisions. Les fossiles carbonifères et permien des Paléodictyoptères et de quelques lignées de Polynéoptères (Dictyoptères, Protoblattoptères) ont été trouvés en Europe et en Amérique du Nord (Tableau, p. 463). Les premiers fossiles d'Oligonéoptères à métamorphoses complètes, de Paranéoptères et des autres Polynéoptères ont été trouvés dans des sédiments permien d'Australie, de Russie et d'Amérique du Nord.

On sait qu'il existait au Carbonifère trois continents : la *Laurentie* comprenait une partie de l'Amérique du Nord et de l'Europe, l'*Angarie* était constituée par la Sibérie orientale et la Mongolie, la *Gondwanie* par l'Amérique du Sud, l'Afrique, les Indes, l'Australie et l'Antarctique (fig. 22). L'équateur



passait sur la Laurentie (nous avons vu que les gisements houilliers indiquent la position qu'avait alors la zone tropicale), le Pôle sud se trouvait sur la Gondwanie dont les régions excentriques avaient un climat tempéré.

Il est permis de supposer que les Paléoptères et une partie des Polynéoptères ont évolué sur la Laurentie dans le climat humide et chaud de la forêt équatoriale. Indépendamment des considérations d'ordre paléogéographique, j'ajouterai que tout entomologiste est frappé d'emblée par l'aspect exotique de ces Insectes laurentiens. Leurs ancêtres dévoniens ont dû habiter des régions plus septentrionales, aujourd'hui polaires, et c'est au nord du Groenland ou sur la Terre de Grinnel que nous

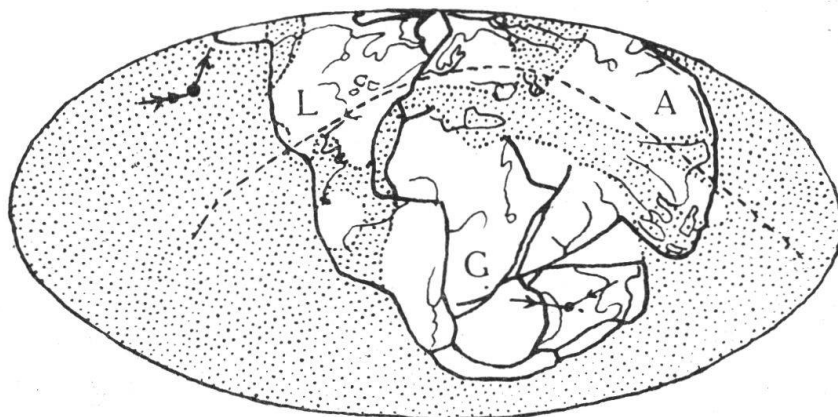


FIG. 22. — La Laurentie (L), l'Angarie (A) et la Gondwanie (G) au Carbonifère (d'après WEGENER).

aurions des chances de trouver leurs fossiles ! Les Insectes à métamorphoses complètes (Oligonéoptères) seraient apparus au Carbonifère, puis se seraient répandus au début du Permien dans les régions périphériques de la Gondwanie. L'holométabolie, comme l'homéothermie des Vertébrés supérieurs semble provenir des exigences d'un climat tempéré à hivers froids.

Au Permien, la Laurentie se refroidit peu à peu en passant dans la zone subtropicale, la Gondwanie se réchauffe, et des communications s'établissent entre les deux continents. Sur la Laurentie, la plupart des grandes lignées de Paléoptères disparaissent et sont remplacées par des lignées gondwaniennes comprenant des Insectes à métamorphoses complètes, des Polynéoptères et des Paranéoptères, dont les premiers immigrants ont laissé leur trace dans les sédiments permien de Russie et du Kansas.

Longtemps après, une nouvelle migration importante qui

comprend les plantes à fleurs, les Lépidoptères, les Hyménoptères aculéates (Guêpes, Abeilles, Bourdons, Fourmis), des Diptères brachycères (Mouches) a dû se produire au Crétacé. Ces lignées auraient évolué sur l'Angarie à partir de lignées gondwaniennes orientales qui s'y seraient installées au Permien. Si ces vues sont correctes, l'exploration de l'Angarie pourrait nous renseigner sur l'évolution de ces lignées qui constituent aujourd'hui la partie prépondérante, avec les Coléoptères gondwaniens, de la faune entomologique.

Si certaines pages de cette belle histoire sont quelque peu conjecturales, l'immense ancienneté des Insectes ne fait plus aucun doute. Ils existent depuis pas moins de 400 millions d'années et leurs ancêtres ont figuré parmi les pionniers de la conquête du monde terrestre. L'évolution structurale se déroule du Silurien au Dévonien : dans un ensemble primitif d'êtres généralisés, minuscules et incolores, apparaissent les caractères essentiels qui définissent l'Insecte. Les Aptérygotes peuvent être considérés comme les survivants des tout premiers Insectes ; ils ressemblent aux Myriapodes inférieurs et nous aident à nous imaginer ce que pouvaient être les Protaptères de TILLYARD. Dès le Carbonifère c'est l'évolution diversifiante qui procède à l'épanouissement des grandes lignées actuelles.