

VOLUME JUBILAIRE

VICTOR VAN STRAELEN

DIRECTEUR

DE L'INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES
DE BELGIQUE

1925 - 1954

TOME I.

EXTRAIT

ESSAI
SUR
QUELQUES ÉPHÉMÉROPTÈRES FOSSILES
ADULTES
PAR
GEORGES DEMOULIN

BRUXELLES

MCMLIV

ESSAI
SUR
QUELQUES ÉPHÉMÉROPTÈRES FOSSILES
ADULTES

PAR

GEORGES DEMOULIN

ESSAI
SUR
QUELQUES ÉPHÉMÉROPTÈRES FOSSILES
ADULTES

Les pages qui suivent n'ont pas la prétention de proposer une reclassification générale des Éphémères fossiles. Bien trop d'espèces ont été décrites très sommairement à une époque où la systématique des Éphéméroptères en était encore à ses premiers pas. Bien trop de types aussi sont inaccessibles à ceux qui ne peuvent entreprendre des voyages au long cours. Une monographie ne peut, dans ces conditions, être envisagée.

Dans certains cas, cependant, les descriptions sont suffisamment précises, et l'iconographie assez détaillée pour permettre la discussion sous l'angle taxonomique. Bien des auteurs déjà s'y sont essayés. C'est avec ces exemples devant les yeux qu'à mon tour je veux m'y risquer. Puissent les remarques qui suivent être de quelque utilité pour une meilleure compréhension des origines et des affinités des représentants disparus et récents de ce super-ordre des Éphéméroptères qui, à l'heure actuelle, groupe les formes les plus archaïques des Insectes ailés ou Ptérygotes.

HISTOIRE DE LA DÉCOUVERTE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES FOSSILES,
ET DE LEUR ÉTUDE TAXONOMIQUE.

On connaît fort peu d'Éphéméroptères fossiles. Alors que les espèces actuelles se chiffrent à près de deux mille, appartenant à un peu moins de deux cents genres, on n'a trouvé, du Carbonifère au Miocène, que 35 espèces adultes, placées dans seize genres, dont douze sont éteints. Au siècle dernier, cependant, ces chiffres étaient bien plus élevés, par suite de l'introduction, par des auteurs mieux intentionnés que documentés, de formes très diverses dans l'ordre des Éphéméroptères. La critique du XX^e siècle a finalement remis bon ordre à cela, mais a « raréfié » d'autant les données sur la phylogénie du groupe. On comprendra donc aisément que cette branche de l'Éphémérologie soit encore dans l'enfance. Avant d'y apporter ma modeste contribution, il me paraît utile de résumer, en quelques mots, l'histoire de la découverte et de l'étude critique des empreintes d'Éphémères.

Ce n'est qu'au début du XIX^e siècle que l'attention des paléontologistes a été attirée sur l'existence, dans des roches tertiaires — surtout dans l'ambre de la Baltique — de restes d'insectes assimilables à des Éphémères. Il y a cent cinquante ans, la systématique de ces insectes se résumait encore à placer le tout dans le grand genre linnéen *Ephemera*. Quelque trente ou quarante ans plus tard, cependant, trois ou quatre genres supplémentaires ayant été créés, la plupart des formes fossiles furent décrites ou transférées dans les *Baëtis*, *Leptophlebia* et *Palingenia*.

Peu après le milieu du siècle, des formes plus anciennes furent signalées. L'essor grandissant de la lithographie permit la découverte, dans les schistes lithographiques de Solenhofen, en Bavière, d'empreintes assez bien conservées d'insectes que, malgré les ailes postérieures de grande taille dont plusieurs étaient ou semblaient pourvus, et sur la foi, apparemment, des longs cerques qui terminaient leur abdomen, on plaça parmi les Éphémères. On les introduisit même dans le genre *Ephemera* (H. HAGEN, 1862).

En 1871, A. E. EATON créa le genre *Cronicus* pour une espèce décrite de l'ambre de la Baltique par F. J. PICTET, sous le nom de *Baëtis anomala*. Il figura en outre un fragment d'aile provenant du Jurassique de Solenhofen, que S. SCUDDER, en 1880, décrivit et nomma *Hexagenites weyenberghii*.

Ces formes étaient certes intéressantes au point de vue phylogénique. Mais, à cet égard, elles devaient être dépassées, et de très loin, par la découverte, peu avant la fin du siècle, de ce qui, aujourd'hui encore, est l'Éphémère le plus ancien et le plus primitif que nous connaissions. C'est en effet l'étude de la magnifique faune lacustre du Stéphanien (Carbonifère) de Commentry, en France, qui permit à Ch. BRONGNIART de faire connaître (1893), sous le nom de *Blanchardia pulchella*, un curieux insecte à facies éphéméroptérien, pourvu de trois filaments abdominaux et de deux paires d'ailes homonomes présentant des nervures intercalaires. L'insecte différait cependant des vrais Éphémères par certains caractères dont Ch. BRONGNIART sut voir l'importance. Il créa, pour lui et quelques autres, un groupe spécial de Névroptères, les *Protephemerida*.

Au début du XX^e siècle, l'Europe perdit le monopole des Éphémères fossiles. En 1907, E. SELLARDS décrivit, des couches permienes du Kansas, une série de genres nouveaux, comprenant une dizaine d'espèces. Ces insectes formaient non seulement un trait d'union chronologique entre les Protéphémérides carbonifériens et les Éphémères jurassiques, mais constituaient également une forme morphologiquement intermédiaire entre les deux groupes. En effet, pourvus pour la plupart de trois filaments caudaux, ils possédaient deux paires d'ailes homonomes présentant déjà les caractères de nervation des formes actuelles (ou presque). E. SELLARDS (*loc. cit.*) créa pour eux une famille des *Protereismephemeridæ*, qui, pour des raisons de nomenclature, devint plus tard celle des *Protereismatidæ*.

Presque en même temps (1908), A. HANDLIRSCH, dans son monumental ouvrage sur les Insectes fossiles, donna une revision des Éphémères. Il isola dans

un ordre particulier des *Protephemeroidea* l'espèce carboniférienne décrite par Ch. BRONGNIART, et changea son nom générique préoccupé en celui de *Triplosoba*, dont il fit le type de la famille des *Triplosobidæ*. Il cita, sans plus, les formes tertiaires dans les genres où les avaient placées leurs descripteurs. Quant aux prétendues « Ephemera » du Jurassique, il les plaça dans deux genres nouveaux : *Mesephemera* et *Pædephemera*, caractérisés par la longueur proportionnelle des ailes des deux paires. Il conserva le genre *Hexagenites*.

En 1917, A. LAMEERE revisa la systématique des Éphémères fossiles et actuels et, entre autres perfectionnements, proposa pour les formes jurassiques deux nouvelles familles : *Mesephemeridæ*, avec *Mesephemera*; et *Pædepemeridæ* avec *Pædephemera*. Quant à *Hexagenites*, il le rapprocha des actuels *Prosoptoma* et *Baetisca* dans la famille des *Prosoptomatidæ*, en l'isolant toutefois dans une sous-famille des *Hexagenitinæ*.

Deux ans plus tard, A. HANDLIRSCH, dans une revision des Insectes paléozoïques, traita des *Protereismatidæ*. Il cita tous les genres de E. SELLARDS, tout en émettant l'hypothèse qu'ils avaient été inutilement multipliés. Il en tira cependant le genre *Doter*, dont il fit le type d'une famille des *Doteridæ*, qu'il transféra parmi les Paléodictyoptères.

En 1923, T. D. A. COCKERELL fit connaître une forme provenant cette fois du Miocène du Colorado : *Siphonurites explanatus* (*Siphonuridæ*).

L'année suivante, le même auteur, étudiant du matériel du Jurassique d'Asie septentrionale, décrivit l'adulte d'*Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD, connu à l'état larvaire depuis 1864. Il créa pour lui la sous-famille des *Ephemeropsinæ* (*Siphonuridæ*). Mais en 1927, s'appuyant sur du nouveau matériel, il en fit une famille distincte des *Ephemeropsidæ*.

Egalement en 1927, A. V. MARTYNOV signala le premier *Protereismatidæ* d'Europe : *Loxophlebia apicalis*, d'après un fragment d'aile. Peu après (1932), le même auteur faisait connaître, toujours du Permien d'Europe, un nouveau Protéréismatide, dont l'aile était spécialisée dans le même sens que celle des actuels *Palingeniidæ*. Il l'appela *Palingeniopsis præcox*.

C'est aussi en 1932 que R. J. TILLYARD commença une série de travaux consacrés aux formes permienes du Kansas. Ces recherches se prolongèrent jusqu'en 1936 et aboutirent à la création de la famille des *Misthodotidæ* (avec *Misthodotes*), tandis que les *Protereismatidæ* étaient restreints au seul genre *Protereisma*. Les autres genres de E. SELLARDS tombaient en synonymie du précédent. Plus important était le retour des *Doteridæ* parmi les Plectoptères. Cette famille s'agrandissait du genre *Eudoter*. Enfin, le savant auteur australien proposait de scinder les Plectoptères en deux sous-ordres : *Permoplectoptera* pour les formes permienes; *Euplectoptera* pour les Éphémères plus récents.

En 1932, F. M. CARPENTER redécrivit diverses formes du Jurassique de Solenhofen et figura l'aile mésothoracique complète de *Hexagenites weyenberghii*.

A la même époque (1934), A. LAMEERE — adoptant les grandes coupes systématiques établies par R. J. TILLYARD — proposa toutefois de restreindre le nom d'Euplectoptères aux Éphémères cénozoïques et de grouper les *Mesephemeridæ* et *Pædephemeridæ* sous le nom de Mésoplectoptères. Mais il ne fut pas suivi par ses successeurs.

Peu après (1938), A. V. MARTYNOV, reconsidérant les grandes coupes systématiques des Éphémères, éleva les Éphéméroptères au rang de super-ordre comprenant deux ordres : les *Protephemeroidea* et les *Plectoptera*. Il affirma que ces deux phylums n'avaient de commun que leur origine encore inconnue. De même, dans les Plectoptères, les *Permoplectoptera* connus ne devaient être que des descendants déjà spécialisés de formes ancestrales communes aux *Euplectoptera*. Par la même occasion, il fit de *Palingeniopsis* le type d'une nouvelle famille des *Palingeniopsidæ*.

Depuis lors, peu de progrès ont été accomplis dans la connaissance des Éphémères fossiles.

En 1946, G. ZALESKY a décrit un *Prottereisma* (*P. uralicum*) du Permien de l'Oural.

Enfin, en 1953, j'ai montré que *Hexagenites*, fossile du Jurassique de Solenhofen, appartient à la famille des *Oligoneuriidæ*, plus exactement à la sous-famille des *Chromarcyinae*, encore représentée de nos jours dans la faune orientale par les genres *Chromarcys* NAVAS (Chine) et *Pseudoligoneuria* ULMER (Chine et Indonésie).

A l'heure actuelle, on peut donc résumer l'histoire et la classification à la fois des Éphémères fossiles dans le tableau ci-dessous. Pour mettre celui-ci entièrement à jour, j'anticiperai un peu sur certains résultats exposés dans la suite de ce travail.

Super-ordre EPHEMEROPTERA.

Ordre *PROTEPHEMEROIDEA* (BRONGNIART, 1893) HANDLIRSCH, 1908.

Fam. *Triplosobidæ* HANDLIRSCH, 1908.

Triplosoba HANDLIRSCH, 1908 (1 sp., Stéphanien, France).

Ordre *PLECTOPTERA* PACKARD, 1876.

Sous-ordre *PERMOPLECTOPTERA* TILLYARD, 1932.

Fam. *Doteridæ* HANDLIRSCH, 1919.

Doter SELLARDS, 1907 (1 sp., Permien, Kansas).

Fam. *Prottereismatidæ* (SELLARDS, 1907) TILLYARD, 1932.

Prottereisma (SELLARDS, 1907) TILLYARD, 1932 (= *Loxophlebia* MARTYNOV, 1927) (10 sp., Permien, Kansas et Russie).

Fam. *Misthodotidæ* TILLYARD, 1932.

Misthodotes SELLARDS, 1907 (3 sp., Permien, Kansas).

Fam. *Eudoteridæ* fam. nov.

Eudoter TILLYARD, 1936 (1 sp., Permien, Kansas).

Fam. *Palingeniopsidæ* MARTYNOV, 1938.

Palingeniopsis MARTYNOV, 1932 (1 sp., Permien, Russie).

Sous-ordre *EUPLECTOPTERA* TILLYARD, 1932.

Fam. *Mesephemeridæ* LAMEERE, 1917.

Mesephemera HANDLIRSCH, 1908 (3 sp., Jurassique, Allemagne).

Fam. *Pædephemeridæ* LAMEERE, 1917.

Pædephemera HANDLIRSCH, 1908 (4 sp., Jurassique, Allemagne).

Fam. *Stenodicranidæ* fam. nov.

Stenodicranum gen. nov. (1 sp., Jurassique, Allemagne).

Fam. *Ephemeropsidæ* COCKERELL, 1927.

Ephemeropsis EICHWALD, 1864 (1 ? sp., Jurassique, Eurasie).

Fam. *Hexagenitidæ* fam. nov.

Hexagenites SCUDDER, 1880 (1 sp., Jurassique, Allemagne).

Fam. ? *Siphonuridæ* KLAPALEK, 1907.

Siphurites COCKERELL, 1923 (1 sp., Miocène, Colorado).

Cronicus EATON, 1871 (1 sp., Oligocène, Europe).

Fam. ? *Leptophlebiidæ* KLAPALEK, 1907.

? *Leptophlebia* WESTWOOD, 1840 (1 sp., Oligocène, Europe).

Fam. ? *Baëtidæ* KLAPALEK, 1907.

? *Baëtis* LEACH, 1815 (3 sp., Oligocène, Europe).

Fam. ? *Ephemeridæ* KLAPALEK, 1907.

? *Ephemera* LINNÉ, 1758 (1 sp., Tertiaire, Australie).

Fam. ? *Palingeniidæ* KLAPALEK, 1907.

? *Palingenia* BURMEISTER, 1839 (2 sp., Oligocène, Europe).

De cet ensemble de formes disparues, certaines seulement feront, comme je l'ai dit, l'objet de l'étude critique qui suit. Ce sont les espèces antécénozoïques pour lesquelles les données de la littérature seront suffisantes. Toutefois, avant de présenter la discussion taxonomique de ces insectes, j'estime indispensable une brève revision des caractères anatomiques invoqués pour étayer mon opinion. Comme presque toujours chez les Insectes fossiles, il s'agit de caractères structuraux de l'aile.

**SIGNIFICATION PHYLOGÉNIQUE
DE CERTAINS CARACTÈRES STRUCTURAUX
DE L'AILE DES PALÉOPTÈRES.**

Homonomie méso-métathoracique alaire. — De l'avis général, les ailes méso- et métathoraciques du Ptérygote ancestral étaient de même taille et identiquement construites. Cette homonomie doit être considérée comme primitive. Comme on le sait, elle s'est perdue chez tous les Néoptères, dont l'aile postérieure développe de plus en plus son champ postérieur interne (néala). Cette dysharmonie s'amplifiant conduit à diverses spécialisations, telles que l'élytre des Coléoptères et Dermaptères, étui protecteur de l'aile métathoracique restée seule motrice; ou encore l'aile antérieure prédominante, motrice, des « Panorpoïdes », chez lesquels l'aile postérieure peut aller jusqu'à disparaître à peu près complètement (Diptères, par exemple). Mais, déjà chez les Paléoptères, l'homonomie primitive ne s'est pas partout conservée. Chez nombre d'Odonates, l'aile métathoracique présente une superficie légèrement supérieure à celle de l'aile antérieure. Chez les Éphémères, par contre, l'aile postérieure s'est progressivement réduite, allant même parfois jusqu'à disparaître entièrement (*Cænidæ*, majorité des *Tricorythidæ*, certains *Baëtidæ* et *Leptophlebiidæ*, etc.). Dans le groupe Éphéméroptérien, ou, plus exactement, chez les *Euplectoptera*, la réduction de taille de l'aile métathoracique est générale et fait partie des caractères systématiques du sous-ordre.

Ce serait cependant une erreur de croire que, de tous les Paléoptères, seuls les Éphéméroptères ont, au cours de leur évolution, montré une réduction de l'aile postérieure. Sans doute, les Mégasécoptéroïdes et bien des Paléodictyoptères ont-ils conservé des ailes homonomes. Sans doute aussi, chez les Paléodictyoptères, l'hétéronomie alaire se manifeste-t-elle surtout par un élargissement du champ anal ou cubito-anal de l'aile métathoracique. Mais on connaît par ailleurs certains Paléodictyoptères indiscutables qui, de même que les Éphémères postpaléozoïques, possèdent une aile postérieure moins développée que l'antérieure. Je citerai, par exemple, *Peromaptera filholi* BRONGNIART, *Cockerelliella peromapteroides* (MEUNIER) et *Valdeania medeirosi* TEIXEIRA.

On peut donc admettre, me semble-t-il, que la réduction de surface de l'aile métathoracique est, parmi d'autres, un mode d'évolution dont l'origine remonte pour ainsi dire aussi loin que l'acquisition même d'ailes articulées.

Nervures simples et nervures ramifiées. — Il est généralement admis que l'aile des Paléodictyoptères est encore celle qui a le mieux conservé la structure nervuraire du paranotum articulé ancestral. Or, R. J. TILLYARD, dont les vues sur la nervation font autorité, a donné, de l'aile paléodictyoptérienne, un schéma où toutes les nervures, tant hautes que basses, sont simples, exception faite toutefois pour le secteur de la radiale, qui est plurifide.

On sait que, dans une aile fonctionnelle, le bord antérieur, soutenu par les costale, sous-costale et radiale, constitue un « bord d'attaque ». Par contre, les autres nervures, médianes et suivantes, s'incurvent plus ou moins vers le bord arrière, — ou « bord de fuite », — permettant ainsi un meilleur écoulement des filets d'air. Cette disposition nervuraire a pour résultat de définir un champ sous-radial assez large et évasé. On conçoit que ce champ soit sous-tendu par plusieurs nervures, ou plus exactement par les branches d'une nervure : le secteur radial. Mais on doit en même temps admettre que c'est là déjà une spécialisation. Dans l'aile ancestrale non fonctionnelle, R^* devait être simple comme les nervures voisines. Nous pouvons ainsi poser en principe que, à l'origine, toutes les nervures étaient simples. Le problème se pose donc de découvrir le ou les processus de bi- ou de plurifurcation — secondaire — des nervures simples initiales.

Cette question est de celles dont on ne sait pratiquement rien dire, car on ignore même à peu près tout de la façon dont se sont, phylogéniquement parlant, formées les nervures longitudinales principales. En ce qui concerne la bifurcation de ces nervures, il n'est pourtant pas interdit de penser qu'elle est en rapport avec certaines modifications, non encore précisées, de l'archédicton. A l'appui de cette manière de voir, je peux citer une observation personnelle. Il s'agit d'un cas, tératologique en l'occurrence, mais quand même suggestif, de bifurcation distale de la MP^2 aux ailes antérieures d'une femelle de *Palingenia longicauda* OLIVIER. On sait que, chez les exemplaires banaux de cette espèce, la MP^2 est suivie de deux nervures marginales qui s'y raccordent obliquement. Chez le spécimen aberrant, tant à l'aile gauche qu'à l'aile droite, la deuxième marginale a pris l'aspect d'une branche postérieure de MP^2 , tandis que la première marginale simule un « secteur intercalaire ». C'est apparemment le même processus qui a abouti, comme nous le verrons plus loin, à la bifurcation de MP^1 et MP^2 à l'aile antérieure chez *Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD. On peut supposer que c'est à un processus analogue qu'est due l'apparition des branches du secteur radial. Ce champ alaire nous montre en effet, d'une espèce à l'autre, des nervures de tous types, depuis celles ayant l'aspect de marginales jusqu'à celles paraissant formées par bifurcation.

Mais ce sont là toutes nervures basses. On se rappellera à ce sujet que, chez bien des formes archaïques telles que les Paléodictyoptères, les nervures basses sont généralement ramifiées, tandis que les nervures hautes restent simples. Peut-on cependant admettre que, chez les nervures hautes également, la multiplication des branches peut être due à un remaniement du réseau nervulaire ? C'est encore chez les Plectoptères *Palingeniidae* que je chercherai une réponse à cette question. On sait que, dans cette famille, la majorité des genres présentent une CUA bifide, entre les branches de laquelle s'étend une ICUA plus ou moins parallèle à CUA¹. Cependant, chez les *Chankagenesia* et *Mortogenesia*, il semble que ICUA ait capté la base de CUA², dont la partie distale ne se distingue plus en rien des autres nervures sigmoïdales qui relient ICUA au bord interne de l'aile.

Chez *Palingenia*, il en est encore autrement : CUA² est mal définie et intervient dans un complexe nervulaire où l'on distingue plusieurs ICUA imparfaites. Je me crois donc fondé à admettre que la CUA² bien définie des *Anagenesia*, *Plethogenesis*, etc. — ou, autrement dit, la bifurcation de leur CUA — résulte d'une adaptation secondaire des nervules cubitales primitives. Il doit en être de même chez les *Oligoneuriidæ* et autres familles à CUA bifide (¹).

Et comment ne pas croire qu'il en a été de même dans l'évolution de la seule autre nervure haute qui, chez les Paléoptères, soit parfois bifide : la MA ? La chose n'est nullement invraisemblable, si non encore prouvée.

Il résulte de cette brève discussion que la simplicité des nervures hautes peut être considérée comme archaïque, sous réserve de cas particuliers où la réduction secondaire pourrait être prouvée.

Anastomoses nervuraires. — S'il est un phénomène qui s'est produit à maintes reprises, et parfois sous les aspects les plus inattendus, c'est bien celui de la confluence partielle ou totale de certaines nervures longitudinales primitivement indépendantes.

Chez les Plectoptères, l'aile antérieure, aussi bien que la postérieure, montre une brève anastomose de la base de MA avec celle de R^s, cette dernière nervure semblant bien perdre toute relation directe avec R (rectius : R¹). Ce phénomène s'observe déjà chez certains Paléodictyoptères du Carbonifère, tels que *Lithoneura*. Ce qu'il importe de savoir ici, c'est l'origine de cette jonction nervuraire. Reprenant ce que j'ai dit plus haut du tracé probable des nervures principales dans l'aile fonctionnelle ancestrale, je relèverai que c'est la MA qui, à partir du bord antérieur de l'aile, est la première à manifester une courbure en direction du « bord de fuite ». On sait, d'autre part, d'après R. J. TILLYARD (*loc. cit.*), que les nervures hautes s'écartent obliquement de la nervure basse dont elles naissent. C'est-à-dire que MA s'écarte de MP vers l'avant de l'aile. Ces deux modalités du tracé (écartement vers l'avant et inflexion vers l'arrière) ont pour conséquence de former, dans la partie basilaire de MA, un angle arrondi assez marqué. Pour peu que cet angle prenne de l'importance, il doit arriver au contact du système nervuraire radial. Notons encore que, parallèlement à la courbure de MA et des longitudinales suivantes, R^s doit occuper l'espace alaire laissé libre. Il y arrive en multipliant ses ramifications. Cette augmentation du nombre des sectorielles radiales entraîne le rejet progressif, vers la base de l'aile, de la première branche formée. En l'occurrence, de R⁴⁺⁵. On conçoit donc que, selon la position de l'origine de R⁴⁺⁵ par rapport à celle de MA au moment de l'anastomose, MA confluera avec R ou avec R^s. Si l'hypothèse émise ci-dessus est exacte, il est évident que l'anastomose de MA avec R est plus primitive que celle avec R^s (R⁴⁺⁵). Il semble cependant que l'anastomose de type secondaire ait été rapidement acquise, puis-

(¹) Voir le cas des *Ephoridæ*, discuté par J. A. LESTAGE en 1938.

que c'est déjà le cas des Permoplectoptères chez les Éphémères, et même de *Lithoneura* chez les Paléodictyoptères. Il va de soi que ce caractère une fois acquis ne sera pas modifié en cas de réduction ultérieure, secondaire, du nombre des sectorielles radiales.

Gémination nervurale. — Dans une récente série de notes ⁽²⁾, j'ai montré que la gémination nervurale, qui se manifeste chez diverses familles de Plectoptères récents, semble bien être en rapport avec la formation, à partir du réseau nervulaire, de nervules dites marginales. Il va sans dire que cette gémination sera d'autant plus apparente que les nervures géminées seront longues; autrement dit, que ces nervures naîtront près de la base de l'aile. Un très bon exemple nous est donné par les Euplectoptères *Oligoneuriidæ*.

Ce serait une erreur de croire que des nervures géminées ne s'observent que chez les Éphéméroptères. Bien des cas, plus ou moins nets, peuvent être trouvés chez divers groupes d'Odonates, tant actuels que fossiles. Mais, fait plus intéressant pour nous, on peut déjà noter ce mode particulier d'évolution nervurale chez certains Paléodictyoptères. Déjà ébauché chez *Dictyoneurella perfecta* LAURENTIAUX et *Lycocercus goldenbergi* BRONGNIART (où l'on peut observer les géminations CUA-MP² et MA-R³), il est bien net chez *Syntonoptera schucherti* HANDLIRSCH et *Edæophasma anglica* HANDLIRSCH (où l'on note en outre la gémination MA²-MP¹).

On remarquera que, chez les deux dernières espèces citées, le groupement par paires des nervures se fait toujours entre la dernière branche d'une nervure et la première branche de la nervure suivante. Ce type de gémination, que l'on retrouve, plus poussé encore, chez les Plectoptères *Oligoneuriidæ*, et qui ne fait intervenir que les branches les plus externes des nervures ramifiées, me semble être de facture plus primitive que celui que l'on peut trouver, par exemple, chez les Plectoptères *Palingeniopsidæ*, *Palingeniidæ* et *Behningiidæ*. Chez ceux-ci, en effet, certaines nervures intercalaires sont géminées avec le rameau nervural voisin. On notera toutefois que, bien qu'apparemment plus archaïque, le type oligoneuridien de gémination nervurale est celui qui s'est montré susceptible de la plus forte spécialisation, allant jusqu'à la perte des intercalaires et même de certaines branches radiales et cubitales (Cfr. l'Oligoneuriide *Homæoneuria*). L'aile palingénidienne des Plectoptères *Behningiidæ*, bien que très spécialisée elle aussi, n'a guère été si loin.

Tracé de CUP. — Les auteurs qui ont tenté d'établir une classification raisonnée des Plectoptères modernes ont généralement insisté sur la valeur systématique de l'inflexion brusque vers l'arrière de la base de CUA chez la superfamille des *Ephemerioidea*. Ces mêmes auteurs ont admis qu'il s'agissait là d'une

(2) DEMOULIN, G., 1952 a, c, d et 1953 a, b, c.

acquisition secondaire et que, chez les formes actuelles les plus primitives, la base de CUA est régulièrement incurvée. Étant donné qu'en principe, CUP a une origine commune avec CUA, il est évident qu'un certain parallélisme doit exister entre les modifications de tracé de la base de CUA et celle de CUP. C'est, en effet, très généralement le cas. On peut se demander si, en réalité, ce n'est pas une modification première du tracé de CUP qui a permis celle de CUA. C'est en tout cas à cette hypothèse que mène l'examen de la nervation d'une forme comme *Palingeniopsis*. Mais, de plus, il n'est pas, je crois, interdit de penser que — contrairement à l'avis des auteurs dont j'ai parlé plus haut — le tracé sinueux de CUP est plus primitif que le tracé à courbure régulière ou rectiligne. En effet, l'étude des formes éphéméroptériennes les plus anciennes que l'on connaisse montre l'existence d'une CUP sinuée (bien que cette sinuosité soit moins accusée que chez les actuels *Ephemeroidea*).

A la lueur des quelques points établis ci-dessus, l'étude comparative des Éphémères fossiles m'a amené à des conclusions qui, parfois, n'étaient guère en accord avec les idées classiques sur le sujet. Aussi m'a-t-il semblé utile de les exposer ici.

ÉTUDE CRITIQUE DE QUELQUES ÉPHÉMÉROPTÈRES FOSSILES.

A. — *Protephmeroidea*.

Notre connaissance de cet ordre d'insectes repose exclusivement sur les données originales fournies par Ch. BRONGNIART (1893) pour son genre *Blanchardia*, maintenant *Triplosoba*, monospécifique (*T. pulchella*).

Pour cet auteur, les « *Protephemerida* » constituaient une des familles des Névroptères, à côté de nombreuses autres où il rangeait des formes appartenant maintenant aux Paléodictyoptères, Mégasécoptères, Protodonates, Protoptères, etc. Dans les Protéphémérides mêmes, outre *Triplosoba*, étaient placés des genres relevant aujourd'hui des Paléodictyoptères et des Protorthoptères.

De cet ensemble — nous l'avons vu — A. HANDLIRSCH (1908) ne conserva que *Triplosoba*, pour en faire le type des *Protephmeroidea*, ordre voisin de celui des *Plectoptera*. Il considérait l'insecte stéphanien comme un chaînon entre les Paléodictyoptères et les Éphémères vraies.

Cette façon de voir n'a pas été suivie par la critique. Pour A. V. MARTYNOV (1938), ainsi que je l'ai rappelé plus haut, *Triplosoba* appartient à un phylum distinct, ayant sans doute une origine commune avec les Plectoptères, mais ne pouvant en être l'ancêtre. R. JEANNEL (1949), puis D. LAURENTIAUX (1953) maintiennent ce point de vue. Faut-il en rester à cette interprétation devenue classique ?

Avant d'en juger, il s'indique de revoir les arguments invoqués.

L'opinion de A. V. MARTYNOV repose essentiellement sur l'absence de bifurcation de R^3 , MA et CUA, absence qu'il considère comme une spécialisation. R. JEANNEL ne fournit aucune justification de sa prise de position. Quant à D. LAURENTIAUX, il relève l'absence de nervure humérale et d'anastomose MA- R^s . En fait, il semble bien que ces différents auteurs, pour étayer leurs hypothèses, se sont contentés des données de la reconstitution proposée par A. HANDLIRSCH (1925). Certes, cette reconstitution est séduisante⁽³⁾, mais elle pourrait bien avoir détourné les auteurs récents d'une nouvelle étude du fossile. Il est vrai que — si l'on en croit A. LAMEERE (1917 b) — l'application par Ch. BRONGNIART d'un vernis protecteur sur la pierre rendrait un nouvel examen impossible. Mais il reste les données originales du savant paléontologiste français, et ces données ne sont nullement négligeables.

Rediscutons les caractères prétendument propres aux *Protephemeroidea*.

Triplosoba serait dépourvu de nervures humérales. Cette affirmation est gratuite : on connaît assez mal l'extrême base des ailes de cet insecte; un « costal brace » peu développé pourrait très bien avoir existé, mais être mal ou pas conservé. Remarquons en outre que chez les *Doteridæ* (s.l.), authentiques Plectoptères, et contrairement à ce qui se présente chez les autres formes permienes, pareille structure costale semble bien manquer, ou tout au moins être fort peu développée⁽⁴⁾. Enfin, il ne faut pas perdre de vue que, chez les Éphémères actuels, l'aile postérieure ne possède que très rarement une nervure humérale différenciée. Cette structure nervuraire ne peut donc être considérée comme constante chez les Éphémères, et par conséquent ne doit pas être gratifiée d'une trop grande importance dans la diagnose du groupe éphéméroptérien.

Triplosoba ne montre pas d'anastomose de MA avec R^s . C'est indéniable. Mais ce que les auteurs qui ont étudié le fossile n'ont apparemment pas bien vu, MA est anastomosée à la base avec R. Or, dans la critique émise plus haut des caractères structuraux de l'aile des Éphémères, j'ai montré que l'anastomose MA-R doit être plus primitive que l'anastomose MA- R^s . Il est donc normal de trouver ce type chez une forme aussi archaïque que *Triplosoba*.

Triplosoba présente des R^3 , MA et CUA simples. C'est là, je l'ai montré plus haut, un caractère non pas de spécialisation, mais d'archaïsme. On sait d'ailleurs que la R^3 simple se retrouve chez le Plectoptère *Doter* et qu'une CUA simple est courante encore actuellement chez bien des Euplectoptères. La MA simple est seule propre aux Protéphéméroïdes.

Que reste-t-il alors de l'hypothèse de A. V. MARTYNOV et ses successeurs ? Rien : par tous ses caractères, *Triplosoba* est plus ou aussi primitif que n'importe quel autre Éphéméroptère connu.

En déduisons-nous que ceux-ci descendent de celui-là ? Avant de répondre à cette question, je crois indispensable de souligner combien est illogique la façon

(3) Si séduisante, que bien des auteurs l'ont recopiée, et parfois même... mal recopiée.

(4) Cf. TILLYARD, R. J., 1936.

simpliste dont certains auteurs jugent de la valeur phylogénique de l'Éphémère stéphanien. *Triplosoba* jouit, comme cela arrive encore en paléontologie, du regrettable privilège de représenter à la fois un individu, un sexe, une espèce, un genre, une famille et un ordre. Fixer la situation phylétique d'un ordre est un problème, et juger de celle d'une espèce en est un autre. Entre le rang de « grand-père » et celui de « petit-cousin » des Plectoptères, il est pour *Triplosoba* bien d'autres parentés possibles. *Triplosoba pulchella* n'est pas nécessairement l'ancêtre des Éphéméroptères, mais il en est certainement très proche morphologiquement. Une meilleure connaissance des composantes de la faune éphéméroptérienne du Carbonifère peut seule nous permettre d'en décider sainement. Mais quelle est, dans le problème des origines, la position des *Protephemeroidea* ? A mon avis, c'est dans les représentants de cet ordre — représentants encore à découvrir — que se trouvent la ou les espèces qui ont donné naissance aux Plectoptères.

S'il en est ainsi, faut-il encore maintenir les Protéphéméroïdes au rang ordinal ? Je pense que oui. Que les caractères diagnostiques des *Protephemeroidea* soient spécialisés, comme le veut A. V. MARTYNOV, ou archaïques, comme je le pense, il n'en reste pas moins qu'ils sont, au moins en grande partie, propres à cette coupe systématique. Sous réserve donc de nouvelles découvertes, toujours à souhaiter dans ce groupe si mal représenté, je crois fondé de conserver — mais comme deux stades phylétiques successifs — la division des Éphéméroptères en deux ordres distincts : *Protephemeroidea* et *Plectoptera*.

B. — Permoplectoptera.

De même que les Protéphéméroïdes chez les Éphéméroptères, les Permoplectoptères ont, quant à leur place exacte dans la phylogénèse des Plectoptères, été d'abord considérés comme les ancêtres directs des Euplectoptères. Cette façon de voir touchait surtout les *Protereismatidæ*; les *Misthodotidæ* et les *Doteridæ* passaient plutôt pour des lignées latérales restées sans descendants.

A. V. MARTYNOV (1938) et ses successeurs ont-ils eu raison de prendre le contrepied de cette théorie ? La question est à discuter pour chaque famille en particulier.

Doteridæ. — On s'étonnera peut-être de voir commencer l'étude des Éphémères permien par celle des *Doteridæ*. Il y a à cela quelque raison.

Il est en effet à noter que, s'il n'y fait pas explicitement allusion, A. V. MARTYNOV a cependant, dans son schéma de la phylogénèse des Éphémères (*loc. cit.*, fig. 13), rapproché les *Doteridæ* des *Protephemeroidea*. Effectivement, à ne suivre que R. J. TILLYARD (1936), on constate que les *Doteridæ* présentent certains caractères archaïques : « costal brace » peu ou pas développé; R^3 simple (chez *Doter*); MA anastomosée à R au niveau d'émergence de R^* (au moins chez

Eudoter; invérifiable actuellement chez *Doter*). Il n'en est pour ainsi dire pas autrement chez les *Triplosoba*. Avant toutefois d'admettre ce rapprochement, on doit se demander si, par leurs autres caractères de nervation, les *Doteridæ* sont plutôt protéphéméroïdiens que permoplectoptériens.

Et c'est ici qu'éclate l'équivoque qui, depuis le travail de R. J. TILLYARD (*loc. cit.*), — et bien involontairement de la part de ce savant auteur, — règne sur la famille des *Doteridæ*. Si, effectivement, on tente de trouver, en dehors des caractères archaïques notés plus haut, des traits communs entre *Doter* et *Eudoter*, on constate qu'il n'en existe pratiquement pas. Outre l'absence de paracerque, et celle probable de IR^2 , chez *Doter*, on peut noter chez ce genre le tracé assez particulier de IMA, les bifurcations MP^1 et IMP s'opposant à la simplicité de CUA. *Eudoter*, au contraire, outre son paracerque, sa IR^2 , sa R^3 bifide, montre des MP^1 et IMP simples et la classique bifurcation de CUA avec intercalaire.

Il ne fait pas de doute pour moi que R. J. TILLYARD (1936) a été suggestionné à la fois par la découverte d'*Eudoter* et par la remarque de E. SELLARDS (1907) sur la position systématique de *Doter*, pour voir dans ce dernier genre un authentique Permoplectoptère.

A. HANDLIRSCH était-il plus près de la vérité quand il y voyait (1919) un Paléodictyoptère ? Il est difficile d'en juger. On sait qu'il existe des représentants de ce dernier ordre possédant des traits plectoptériens (par exemple : *Lithoneura*). De son côté déjà, E. SELLARDS (*loc. cit.*) rejetait *Doter* de ses *Protereismephemeridæ* (nos actuels Permoplectoptères) et y voyait plutôt des affinités avec les Protéphéméroïdes. *Doter* pourrait en effet dériver d'une forme voisine des *Triplosobidæ*, dont il ne diffère surtout que par sa MA bifide. Les sectorielles radiales sont tracées sur le même plan; la bifurcation de MP^1 et IMP chez l'espèce permienne peut s'expliquer par la capture, par ces nervures, des marginales qui chez *Triplosoba* les suivent.

Le problème de la position systématique exacte des *Doteridæ* reste posé, et ce n'est que provisoirement que je laisse cette famille dans les Permoplectoptères. Mais, de toute façon, j'estime indispensable de la restreindre au seul genre *Doter* et de créer pour *Eudoter* une famille nouvelle.

Eudoteridæ fam. nov. — Le genre *Eudoter*, qui présente des caractères permoplectoptériens nets, ne peut cependant entrer dans une des familles existantes. La nouvelle famille des *Eudoteridæ* se rapproche des *Protereismatidæ*, dont elle pourrait être issue par simplification nervuraire. Elle semble bien être restée sans descendants.

Misthodotidæ. — Dans cette famille, constituée par le seul genre *Misthodotes*, je vois également un groupe éteint fort proche des *Protereismatidæ*, dont il ne diffère guère que par le raccourcissement de SC et la simplification de la fourche de CUA, et par ses pattes courtes et à tarses quadriarticulés seulement.

Protereismatidæ. — Groupe central chez les Permoplectoptères, ces insectes représentant encore ce que nous connaissons de moins spécialisé parmi les Éphémères permienes.

Mieux que les *Misthodotides* et les *Eudotérides*, ils montrent les « triades » caractéristiques des nervures radiales et médianes. La CUA est nettement bifide, et pourvue d'une série d'intercalaires dérivées du réseau nervulaire. La SC atteint l'apex de l'aile. Les pattes sont longues, à tarsi constitués de 5 articles.

C'est aussi la seule famille de Permoplectoptères qui ait été trouvée à la fois en Europe et en Amérique du Nord. Elle ne comprend que le genre *Protereisma*, le genre *Loxophlebia* devant en être considéré comme un synonyme ⁽⁵⁾.

Palingeniopsidæ. — Cette famille a été constituée pour l'espèce unique *Palingeniopsis præcox* ⁽⁶⁾. C'est le premier Éphéméroptère qui, chronologiquement, ait montré une gemination nervurale. Il est d'autant plus intéressant de relever que le groupement par paires des nervures longitudinales chez *Palingeniopsis* est du type palingénidien, que j'ai plus haut estimé être plus évolué que celui, oligoneuridien, des Paléodictyoptères. On notera l'aspect un peu spécial de la bifurcation de CUA et l'amplitude de la double sinuosité de CUP. Le « costal brace » est également intéressant par sa structure, qui annonce la nervure humérale des formes ultérieures.

C. — Hypothèses sur l'origine et l'évolution des Éphéméroptères paléozoïques.

On pourrait dire que les Éphémères sont « des Paléodictyoptères qui ont réussi ». Rien en effet ne semblait destiner ces insectes à devenir ce que les taxonomistes définissent actuellement comme le « Super-ordre des *Ephemeroptera* ». Si, à l'heure actuelle, le profane peut immédiatement reconnaître un Éphémère à ses filaments caudaux et à son aile postérieure réduite, ces caractères n'ont pas eu, — nous le savons maintenant, — dès l'origine du groupe, une valeur distinctive aussi tranchée. Même les données morphologiques plus précises sur lesquelles s'appuient les systématiciens pour définir un Éphéméroptère, c'est-à-dire la présence d'intercalaires dans la nervation, et celle en principe d'un paracerque, n'avaient rien d'exclusif durant l'ère primaire. On connaît en effet de vrais Paléodictyoptères pourvus d'intercalaires nervuraires (*Lithoneura*, par exemple), et d'autres porteurs d'un paracerque assez bien développé (*Dunbaria*) ⁽⁷⁾. Sans

⁽⁵⁾ Les caractères utilisés par A. V. MARTYNOV (1927) pour définir ce genre ne permettent pas de le séparer de *Protereisma*.

⁽⁶⁾ C'est erronément que R. JEANNEL (1949) attribue à A. V. MARTYNOV l'inclusion de *Loxophlebia* dans les *Palingeniopsidæ*, dont il n'a aucun des caractères particuliers.

⁽⁷⁾ L'acquisition de cet appendice doit d'ailleurs avoir été polyphylétique, puisqu'il existe également chez les Thysanoures.

simpliste dont certains auteurs jugent de la valeur phylogénique de l'Éphémère stéphanien. *Triplosoba* jouit, comme cela arrive encore en paléontologie, du regrettable privilège de représenter à la fois un individu, un sexe, une espèce, un genre, une famille et un ordre. Fixer la situation phylétique d'un ordre est un problème, et juger de celle d'une espèce en est un autre. Entre le rang de « grand-père » et celui de « petit-cousin » des Plectoptères, il est pour *Triplosoba* bien d'autres parentés possibles. *Triplosoba pulchella* n'est pas nécessairement l'ancêtre des Éphéméroptères, mais il en est certainement très proche morphologiquement. Une meilleure connaissance des composantes de la faune éphéméroptérienne du Carbonifère peut seule nous permettre d'en décider sainement. Mais quelle est, dans le problème des origines, la position des *Protephemeroidea* ? A mon avis, c'est dans les représentants de cet ordre — représentants encore à découvrir — que se trouvent la ou les espèces qui ont donné naissance aux Plectoptères.

S'il en est ainsi, faut-il encore maintenir les Protéphéméroïdes au rang ordinal ? Je pense que oui. Que les caractères diagnostiques des *Protephemeroidea* soient spécialisés, comme le veut A. V. MARTYNOV, ou archaïques, comme je le pense, il n'en reste pas moins qu'ils sont, au moins en grande partie, propres à cette coupe systématique. Sous réserve donc de nouvelles découvertes, toujours à souhaiter dans ce groupe si mal représenté, je crois fondé de conserver — mais comme deux stades phylétiques successifs — la division des Éphéméroptères en deux ordres distincts : *Protephemeroidea* et *Plectoptera*.

B. — Permoplectoptera.

De même que les Protéphéméroïdes chez les Éphéméroptères, les Permoplectoptères ont, quant à leur place exacte dans la phylogénèse des Plectoptères, été d'abord considérés comme les ancêtres directs des Euplectoptères. Cette façon de voir touchait surtout les *Protereismatidæ*; les *Misthodotidæ* et les *Doteridæ* passaient plutôt pour des lignées latérales restées sans descendants.

A. V. MARTYNOV (1938) et ses successeurs ont-ils eu raison de prendre le contrepied de cette théorie ? La question est à discuter pour chaque famille en particulier.

Doteridæ. — On s'étonnera peut-être de voir commencer l'étude des Éphémères permien par celle des *Doteridæ*. Il y a à cela quelque raison.

Il est en effet à noter que, s'il n'y fait pas explicitement allusion, A. V. MARTYNOV a cependant, dans son schéma de la phylogénèse des Éphémères (*loc. cit.*, fig. 13), rapproché les *Doteridæ* des *Protephemeroidea*. Effectivement, à ne suivre que R. J. TILLYARD (1936), on constate que les *Doteridæ* présentent certains caractères archaïques : « costal brace » peu ou pas développé; R^3 simple (chez *Doter*); MA anastomosée à R au niveau d'émergence de R^* (au moins chez

Eudoter; invérifiable actuellement chez *Doter*). Il n'en est pour ainsi dire pas autrement chez les *Triplosoba*. Avant toutefois d'admettre ce rapprochement, on doit se demander si, par leurs autres caractères de nervation, les *Doteridæ* sont plutôt protéphéméroïdiens que permoplectoptériens.

Et c'est ici qu'éclate l'équivoque qui, depuis le travail de R. J. TILLYARD (*loc. cit.*), — et bien involontairement de la part de ce savant auteur, — règne sur la famille des *Doteridæ*. Si, effectivement, on tente de trouver, en dehors des caractères archaïques notés plus haut, des traits communs entre *Doter* et *Eudoter*, on constate qu'il n'en existe pratiquement pas. Outre l'absence de paracerque et celle probable de IR^2 , chez *Doter*, on peut noter chez ce genre le tracé assez particulier de IMA, les bifurcations MP^1 et IMP s'opposant à la simplicité de CUA. *Eudoter*, au contraire, outre son paracerque, sa IR^2 , sa R^3 bifide, montre des MP^1 et IMP simples et la classique bifurcation de CUA avec intercalaire.

Il ne fait pas de doute pour moi que R. J. TILLYARD (1936) a été suggestionné à la fois par la découverte d'*Eudoter* et par la remarque de E. SELLARDS (1907) sur la position systématique de *Doter*, pour voir dans ce dernier genre un authentique Permoplectoptère.

A. HANDLIRSCH était-il plus près de la vérité quand il y voyait (1919) un Paléodictyoptère ? Il est difficile d'en juger. On sait qu'il existe des représentants de ce dernier ordre possédant des traits plectoptériens (par exemple : *Lithoneura*). De son côté déjà, E. SELLARDS (*loc. cit.*) rejetait *Doter* de ses *Protereismephemeridæ* (nos actuels Permoplectoptères) et y voyait plutôt des affinités avec les Protéphéméroïdes. *Doter* pourrait en effet dériver d'une forme voisine des *Triplosobidæ*, dont il ne diffère surtout que par sa MA bifide. Les sectorielles radiales sont tracées sur le même plan; la bifurcation de MP^1 et IMP chez l'espèce permienne peut s'expliquer par la capture, par ces nervures, des marginales qui chez *Triplosoba* les suivent.

Le problème de la position systématique exacte des *Doteridæ* reste posé, et ce n'est que provisoirement que je laisse cette famille dans les Permoplectoptères. Mais, de toute façon, j'estime indispensable de la restreindre au seul genre *Doter* et de créer pour *Eudoter* une famille nouvelle.

Eudoteridæ fam. nov. — Le genre *Eudoter*, qui présente des caractères permoplectoptériens nets, ne peut cependant entrer dans une des familles existantes. La nouvelle famille des *Eudoteridæ* se rapproche des *Protereismatidæ*, dont elle pourrait être issue par simplification nervuraire. Elle semble bien être restée sans descendants.

Misthodotidæ. — Dans cette famille, constituée par le seul genre *Misthodotes*, je vois également un groupe éteint fort proche des *Protereismatidæ*, dont il ne diffère guère que par le raccourcissement de SC et la simplification de la fourche de CUA, et par ses pattes courtes et à tarses quadriarticulés seulement.

Protereismatidæ. — Groupe central chez les Permoplectoptères, ces insectes représentant encore ce que nous connaissons de moins spécialisé parmi les Éphémères permienes.

Mieux que les *Misthodotides* et les *Eudotérides*, ils montrent les « triades » caractéristiques des nervures radiales et médianes. La CUA est nettement bifide, et pourvue d'une série d'intercalaires dérivées du réseau nervulaire. La SC atteint l'apex de l'aile. Les pattes sont longues, à tarses constitués de 5 articles.

C'est aussi la seule famille de Permoplectoptères qui ait été trouvée à la fois en Europe et en Amérique du Nord. Elle ne comprend que le genre *Protereisma*, le genre *Loxophlebia* devant en être considéré comme un synonyme ⁽⁵⁾.

Palingeniopsidæ. — Cette famille a été constituée pour l'espèce unique *Palingeniopsis præcox* ⁽⁶⁾. C'est le premier Éphéméroptère qui, chronologiquement, ait montré une gemination nervurale. Il est d'autant plus intéressant de relever que le groupement par paires des nervures longitudinales chez *Palingeniopsis* est du type palingénidien, que j'ai plus haut estimé être plus évolué que celui, oligoneuridien, des Paléodictyoptères. On notera l'aspect un peu spécial de la bifurcation de CUA et l'amplitude de la double sinuosité de CUP. Le « costal brace » est également intéressant par sa structure, qui annonce la nervure humérale des formes ultérieures.

C. — Hypothèses sur l'origine et l'évolution des Éphéméroptères paléozoïques.

On pourrait dire que les Éphémères sont « des Paléodictyoptères qui ont réussi ». Rien en effet ne semblait destiner ces insectes à devenir ce que les taxonomistes définissent actuellement comme le « Super-ordre des *Ephemeroptera* ». Si, à l'heure actuelle, le profane peut immédiatement reconnaître un Éphémère à ses filaments caudaux et à son aile postérieure réduite, ces caractères n'ont pas eu, — nous le savons maintenant, — dès l'origine du groupe, une valeur distinctive aussi tranchée. Même les données morphologiques plus précises sur lesquelles s'appuient les systématiciens pour définir un Éphéméroptère, c'est-à-dire la présence d'intercalaires dans la nervation, et celle en principe d'un paracerque, n'avaient rien d'exclusif durant l'ère primaire. On connaît en effet de vrais Paléodictyoptères pourvus d'intercalaires nervuraires (*Lithoneura*, par exemple), et d'autres porteurs d'un paracerque assez bien développé (*Dunbaria*) ⁽⁷⁾. Sans

⁽⁵⁾ Les caractères utilisés par A. V. MARTYNOV (1927) pour définir ce genre ne permettent pas de le séparer de *Protereisma*.

⁽⁶⁾ C'est erronément que R. JEANNEL (1949) attribue à A. V. MARTYNOV l'inclusion de *Loxophlebia* dans les *Palingeniopsidæ*, dont il n'a aucun des caractères particuliers.

⁽⁷⁾ L'acquisition de cet appendice doit d'ailleurs avoir été polyphylétique, puisqu'il existe également chez les Thysanoures.

simpliste dont certains auteurs jugent de la valeur phylogénique de l'Éphémère stéphanien. *Triplosoba* jouit, comme cela arrive encore en paléontologie, du regrettable privilège de représenter à la fois un individu, un sexe, une espèce, un genre, une famille et un ordre. Fixer la situation phylétique d'un ordre est un problème, et juger de celle d'une espèce en est un autre. Entre le rang de « grand-père » et celui de « petit-cousin » des Plectoptères, il est pour *Triplosoba* bien d'autres parentés possibles. *Triplosoba pulchella* n'est pas nécessairement l'ancêtre des Éphéméroptères, mais il en est certainement très proche morphologiquement. Une meilleure connaissance des composantes de la faune éphéméroptérienne du Carbonifère peut seule nous permettre d'en décider sainement. Mais quelle est, dans le problème des origines, la position des *Protephemeroidea* ? A mon avis, c'est dans les représentants de cet ordre — représentants encore à découvrir — que se trouvent la ou les espèces qui ont donné naissance aux Plectoptères.

S'il en est ainsi, faut-il encore maintenir les Protéphéméroïdes au rang ordinal ? Je pense que oui. Que les caractères diagnostiques des *Protephemeroidea* soient spécialisés, comme le veut A. V. MARTYNOV, ou archaïques, comme je le pense, il n'en reste pas moins qu'ils sont, au moins en grande partie, propres à cette coupe systématique. Sous réserve donc de nouvelles découvertes, toujours à souhaiter dans ce groupe si mal représenté, je crois fondé de conserver — mais comme deux stades phylétiques successifs — la division des Éphéméroptères en deux ordres distincts : *Protephemeroidea* et *Plectoptera*.

B. — Permoplectoptera.

De même que les Protéphéméroïdes chez les Éphéméroptères, les Permoplectoptères ont, quant à leur place exacte dans la phylogénèse des Plectoptères, été d'abord considérés comme les ancêtres directs des Euplectoptères. Cette façon de voir touchait surtout les *Protereismatidæ*; les *Misthodotidæ* et les *Doteridæ* passaient plutôt pour des lignées latérales restées sans descendants.

A. V. MARTYNOV (1938) et ses successeurs ont-ils eu raison de prendre le contrepied de cette théorie ? La question est à discuter pour chaque famille en particulier.

Doteridæ. — On s'étonnera peut-être de voir commencer l'étude des Éphémères permien par celle des *Doteridæ*. Il y a à cela quelque raison.

Il est en effet à noter que, s'il n'y fait pas explicitement allusion, A. V. MARTYNOV a cependant, dans son schéma de la phylogénèse des Éphémères (*loc. cit.*, fig. 13), rapproché les *Doteridæ* des *Protephemeroidea*. Effectivement, à ne suivre que R. J. TILLYARD (1936), on constate que les *Doteridæ* présentent certains caractères archaïques : « costal brace » peu ou pas développé; R^3 simple (chez *Doter*); MA anastomosée à R au niveau d'émergence de R^4 (au moins chez

Eudoter; invérifiable actuellement chez *Doter*). Il n'en est pour ainsi dire pas autrement chez les *Triplosoba*. Avant toutefois d'admettre ce rapprochement, on doit se demander si, par leurs autres caractères de nervation, les *Doteridæ* sont plutôt protéphéméroïdiens que permoplectoptériens.

Et c'est ici qu'éclate l'équivoque qui, depuis le travail de R. J. TILLYARD (*loc. cit.*), — et bien involontairement de la part de ce savant auteur, — règne sur la famille des *Doteridæ*. Si, effectivement, on tente de trouver, en dehors des caractères archaïques notés plus haut, des traits communs entre *Doter* et *Eudoter*, on constate qu'il n'en existe pratiquement pas. Outre l'absence de paracerque, et celle probable de IR^2 , chez *Doter*, on peut noter chez ce genre le tracé assez particulier de IMA, les bifurcations MP^1 et IMP s'opposant à la simplicité de CUA. *Eudoter*, au contraire, outre son paracerque, sa IR^2 , sa R^3 bifide, montre des MP^1 et IMP simples et la classique bifurcation de CUA avec intercalaire.

Il ne fait pas de doute pour moi que R. J. TILLYARD (1936) a été suggestionné à la fois par la découverte d'*Eudoter* et par la remarque de E. SELLARDS (1907) sur la position systématique de *Doter*, pour voir dans ce dernier genre un authentique Permoplectoptère.

A. HANDLIRSCH était-il plus près de la vérité quand il y voyait (1919) un Paléodictyoptère ? Il est difficile d'en juger. On sait qu'il existe des représentants de ce dernier ordre possédant des traits plectoptériens (par exemple : *Lithoneura*). De son côté déjà, E. SELLARDS (*loc. cit.*) rejetait *Doter* de ses *Protereismephemeridæ* (nos actuels Permoplectoptères) et y voyait plutôt des affinités avec les Protéphéméroïdes. *Doter* pourrait en effet dériver d'une forme voisine des *Triplosobidæ*, dont il ne diffère surtout que par sa MA bifide. Les sectorielles radiales sont tracées sur le même plan; la bifurcation de MP^1 et IMP chez l'espèce permienne peut s'expliquer par la capture, par ces nervures, des marginales qui chez *Triplosoba* les suivent.

Le problème de la position systématique exacte des *Doteridæ* reste posé, et ce n'est que provisoirement que je laisse cette famille dans les Permoplectoptères. Mais, de toute façon, j'estime indispensable de la restreindre au seul genre *Doter* et de créer pour *Eudoter* une famille nouvelle.

Eudoteridæ fam. nov. — Le genre *Eudoter*, qui présente des caractères permoplectoptériens nets, ne peut cependant entrer dans une des familles existantes. La nouvelle famille des *Eudoteridæ* se rapproche des *Protereismatidæ*, dont elle pourrait être issue par simplification nervuraire. Elle semble bien être restée sans descendants.

Misthodotidæ. — Dans cette famille, constituée par le seul genre *Misthodotes*, je vois également un groupe éteint fort proche des *Protereismatidæ*, dont il ne diffère guère que par le raccourcissement de SC et la simplification de la fourche de CUA, et par ses pattes courtes et à tarses quadriarticulés seulement.

Protereismatidæ. — Groupe central chez les Permoplectoptères, ces insectes représentant encore ce que nous connaissons de moins spécialisé parmi les Éphémères permienes.

Mieux que les Mithodotides et les Eudotérides, ils montrent les « triades » caractéristiques des nervures radiales et médianes. La CUA est nettement bifide, et pourvue d'une série d'intercalaires dérivées du réseau nervulaire. La SC atteint l'apex de l'aile. Les pattes sont longues, à tarsi constitués de 5 articles.

C'est aussi la seule famille de Permoplectoptères qui ait été trouvée à la fois en Europe et en Amérique du Nord. Elle ne comprend que le genre *Protereisma*, le genre *Loxophlebia* devant en être considéré comme un synonyme ⁽⁵⁾.

Palingeniopsidæ. — Cette famille a été constituée pour l'espèce unique *Palingeniopsis præcox* ⁽⁶⁾. C'est le premier Éphéméroptère qui, chronologiquement, ait montré une gemination nervurale. Il est d'autant plus intéressant de relever que le groupement par paires des nervures longitudinales chez *Palingeniopsis* est du type palingénidien, que j'ai plus haut estimé être plus évolué que celui, oligoneuridien, des Paléodictyoptères. On notera l'aspect un peu spécial de la bifurcation de CUA et l'amplitude de la double sinuosité de CUP. Le « costal brace » est également intéressant par sa structure, qui annonce la nervure humérale des formes ultérieures.

C. — Hypothèses sur l'origine et l'évolution des Éphéméroptères paléozoïques.

On pourrait dire que les Éphémères sont « des Paléodictyoptères qui ont réussi ». Rien en effet ne semblait destiner ces insectes à devenir ce que les taxonomistes définissent actuellement comme le « Super-ordre des *Ephemeroptera* ». Si, à l'heure actuelle, le profane peut immédiatement reconnaître un Éphémère à ses filaments caudaux et à son aile postérieure réduite, ces caractères n'ont pas eu, — nous le savons maintenant, — dès l'origine du groupe, une valeur distinctive aussi tranchée. Même les données morphologiques plus précises sur lesquelles s'appuient les systématiciens pour définir un Éphéméroptère, c'est-à-dire la présence d'intercalaires dans la nervation, et celle en principe d'un paracerque, n'avaient rien d'exclusif durant l'ère primaire. On connaît en effet de vrais Paléodictyoptères pourvus d'intercalaires nervuraires (*Lithoneura*, par exemple), et d'autres porteurs d'un paracerque assez bien développé (*Dunbaria*) ⁽⁷⁾. Sans

⁽⁵⁾ Les caractères utilisés par A. V. MARTYNOV (1927) pour définir ce genre ne permettent pas de le séparer de *Protereisma*.

⁽⁶⁾ C'est erronément que R. JEANNEL (1949) attribue à A. V. MARTYNOV l'inclusion de *Loxophlebia* dans les *Palingeniopsidæ*, dont il n'a aucun des caractères particuliers.

⁽⁷⁾ L'acquisition de cet appendice doit d'ailleurs avoir été polyphylétique, puisqu'il existe également chez les Thysanoures.

doute, peut-on aussi chercher un caractère distinctif des Éphéméroptères dans d'autres structures alaires, telles que la capture de la base de MA par celle de R ou de R^s. Mais cette union existait déjà au moins chez un vrai Paléodictyoptère (*Lithoneura*). Des captures et anastomoses entre telles ou telles nervures sont d'ailleurs connues chez certaines lignées paléodictyoptériennes.

Il n'existe donc pas de caractère structural unique qui permette de distinguer, à l'origine, les Éphéméroptères de certains phylums de Paléodictyoptères. A titre d'essai, et sous réserve de nouvelles découvertes paléontologiques, je définirai le super-ordre des *Ephemeroptera* comme suit :

Paléoptères à ailes homonomes en principe, pourvues de nervures intercalaires et montrant une anastomose MA-R; abdomen (de dix segments visibles) portant une paire de cerques et, en principe, un paracerque.

J'ai écrit plus haut que, par l'ensemble de ses caractères, *Triplosoba* est fort proche de la forme initiale, et que les *Protephemeroidea* représentent un premier stade dans l'évolution et la différenciation des Éphémères. Je n'y reviendrai pas. Mais il importe maintenant d'envisager de quelle façon a pu se réaliser l'apparition du type plectoptérien proprement dit.

C'est avec raison que bien des auteurs se refusent à voir dans les Permoplectoptères — entendons par là : les *Protereismatidae* — les descendants « directs » des *Protephemeroidea*. Le passage a dû s'effectuer progressivement, en plusieurs étapes. On peut, hypothétiquement, en reconstituer les grandes lignes comme suit :

L'ancêtre, protéphéméroïde, devait différer surtout de *Triplosoba* par l'existence, en arrière de MA, de marginales analogues à celles que l'on peut voir chez l'insecte de Commeny en arrière de MP¹ et IMP. Nous savons, par l'étude de certaines formes récentes, que l'acquisition de marginales est un phénomène courant chez bien des Éphémères, et qu'elle se réalise sans grandes modifications de la nervation préexistante.

Par un processus qui n'a fait que s'affirmer non seulement chez les Permoplectoptères, mais aussi chez bien des formes ultérieures, les marginales se sont attachées par la base aux nervures longitudinales voisines. Ainsi s'est réalisée une bifurcation de MA, MP¹ et IMP, telle qu'on peut la voir chez les *Doteridae* (s. str.) et telle aussi qu'on la retrouve encore chez diverses formes telles que les *Ephemeropsidae* jurassiques⁽⁸⁾. Cette similitude de structure nervuraire ne doit d'ailleurs pas être gratifiée d'une importance exagérée, ni considérée comme une preuve de parenté étroite. Il est plus probable qu'elle a pu, sinon dû, se réaliser à plusieurs reprises au cours de l'évolution des Plectoptères.

Nous pouvons aussi admettre une forme ancestrale pourvue de marginales en arrière de MA et de CUA, mais pas de MP¹ ni de IMP. Un tel Éphémère ne serait pas non plus essentiellement différent des *Triplosobidae*. En effet, l'étude

(8) Voir plus loin.

des actuels *Ephoridæ Euthyplociinae* ⁽⁹⁾ nous a montré combien peu stable peut être le système des marginales dans une même espèce. Encore les *Euthyplociinae* sont-ils des Éphémères passablement spécialisés par leurs autres caractères. A fortiori cette instabilité devait-elle être possible, même probable, chez les archaïques Protéphéméroïdes.

Chez ce second type de forme ancestrale, la capture des marginales par les nervures longitudinales devait amener au type nervuraire des Permoplectoptères, exemplifié par les *Protereismatidæ*. C'est effectivement à une forme primitive de cette famille que l'on peut attribuer l'origine des autres Permoplectoptères, à l'exception des *Doteridæ*. La simplification de la CUA chez les *Misthodotidæ*, de la nervation anale chez les *Eudoteridæ*; le raccourcissement de SC dans les deux familles; ce sont là des modifications mineures, aisément réalisées, dont la valeur en tant que caractères distinctifs entre familles reste même questionable. Les *Palingeniopsidæ* sont plus spécialisés; mais nous savons que la gémiation nervurale, qui est leur principal critère, s'acquiert aisément ⁽¹⁰⁾.

Nous arrivons donc à la conclusion que — admises les hypothèses ci-dessus — si l'origine des Permoplectoptères est, quoique soupçnable, encore toutefois peu établie, leur différenciation en plusieurs familles est, par contre, facilement explicable. Leur soudain essor durant le Permien se comprend mieux aussi. Nous verrons plus loin ce qu'on peut supposer de leur sort au cours de l'ère secondaire.

D. — Plectoptères mésozoïques.

Les auteurs modernes sont d'accord pour admettre que c'est au cours de l'ère secondaire que se place le phénomène important qu'est l'acquisition progressive du type plectoptérien actuel; les fossiles tertiaires appartiendraient déjà à des genres encore représentés aujourd'hui. Les données sur les Éphémères mésozoïques sont malheureusement fort incomplètes. En outre, les formes connues datent toutes du Jurassique supérieur ou — bien plus rarement — du Crétacé inférieur. On ne sait rien du Trias et du Lias, ni du Crétacé supérieur. Qui plus est, la presque totalité du matériel connu provient d'une seule station : les schistes lithographiques bavarois. Dans ces conditions, il est prématuré de vouloir rechercher les processus évolutifs qui ont marqué le phylum des Plectoptères au cours du Secondaire, et sont à l'origine des lignées actuelles.

Certains auteurs cependant ont voulu reconstituer les étapes manquantes. Je crains que, la plupart du temps, ils ne se soient laissé abuser par des vues trop théoriques. Je ne vois, par exemple, aucun rapport direct possible entre les *Protereismatidæ*, d'une part, et les *Siphonuridæ*, d'autre part, comme le pensait A. V. MARTYNOV (1938). L'existence d'une bifurcation de la CUA chez les premiers

⁽⁹⁾ Cf. DEMOULIN, G., 1952 *d* et 1953 *b*.

⁽¹⁰⁾ Cf. DEMOULIN, G., 1952 *d* et 1953 *b*.

et son absence chez les seconds sont déjà, à mon sens, un obstacle à l'élaboration de pareille hypothèse, qui repose essentiellement sur une donnée subjective : l'archaïsme des Siphonurides. Autant chercher l'origine des *Prosopistomatidæ* chez les *Misthodotidæ* ou les *Doteridæ*, sous le prétexte que, d'un côté comme de l'autre, la SC est raccourcie !

L'absence de renseignements sur les Éphémères du début du Mésozoïque ne doit cependant pas nous détourner de rechercher, autant que faire se peut, l'origine et la position systématique des formes du Jurassique.

Mesephemeridæ. — Le genre *Mesephemera*, pour lequel cette famille a été créée, ne comprend que quelques espèces, provenant toutes de la Bavière. Comme on le verra plus loin, l'une d'entre elles, *M. cellulosa* (HAGEN), présente des caractères qui justifient la création d'un genre nouveau.

Quant au genre *Mesephemera* lui-même, il repose, d'après A. HANDLIRSCH (1908), sur la non-réduction de la taille de l'aile postérieure. Cette diagnose sous-entend évidemment qu'il s'agit bien de Plectoptères. Or c'est là chose qui n'est nullement prouvée : le peu qu'on peut lire de la nervation ne montre rien de décisif ; il n'y a, selon P. OPPENHEIM (1888), pas trace de paracerque. Les *Mesephemera* ne seraient-ils pas des Paléodictyoptères attardés et plus ou moins modifiés ? Sans doute, cette hypothèse va à l'encontre de l'opinion classique qui veut que les Paléodictyoptères se sont éteints à la fin du Permien. Mais sur quoi repose cette façon de voir, sinon sur des données purement subjectives ?

Ce n'est que faute de données convaincantes que je laisse provisoirement les *Mesephemeridæ* parmi les Éphéméroptères.

Pædephemeridæ. — Encore une famille monogénérique. Les *Pædephemera* ne sont guère mieux connus que les *Mesephemera*. Leur aspect général, et surtout la forme triangulaire de leur aile antérieure, fait bien penser à des Éphémères. D'après A. HANDLIRSCH (*loc. cit.*), l'aile postérieure atteindrait en longueur les $\frac{2}{3}$ - $\frac{3}{4}$ de l'aile antérieure. Il semble bien que ce soit effectivement le cas chez le génotype *P. multinervosa* (OPPENHEIM). Cependant, à examiner de près la figure fournie pour cette espèce par A. HANDLIRSCH (*loc. cit.*, Pl. XLVI, fig. 27), on remarque que l'aile antérieure a une coupe peu habituelle, que son champ cubital est étonnamment large, que IMP ou MP² manque et que les radiales sont en nombre étrangement réduit. On ne peut se fier à pareille figure ; une nouvelle étude serait nécessaire, sur du meilleur matériel. De *P. mortua* (HAGEN), on ne connaît que l'aile antérieure, et seulement par sa forme générale ; la nervation est indistincte. Il en est de même pour *P. oppenheimi* HANDLIRSCH. Quant à *P. schwertschlagerei* HANDLIRSCH, dont l'aile postérieure reste à découvrir, il possède une nervation par certains côtés siphonuridienne.

Bref, une famille fort mal connue, de position systématique incertaine, et dont l'homogénéité elle-même reste à démontrer.

Hexagenitidæ fam. nov. — Dans une note récente ⁽¹¹⁾, j'ai montré que l'espèce jurassique *Hexagenites weyenberghii* SCUDDER avait été mal interprétée par les auteurs qui l'avaient étudiée et qu'il fallait la rapprocher des deux genres actuels, *Chromarcys* NAVAS et *Pseudoligoneuria* ULMER, pour lesquels j'avais auparavant ⁽¹²⁾ créé une sous-famille des *Chromarcynæ* à placer dans les *Oligoneuriidæ*. A ce moment, mon travail était basé uniquement sur la figure fournie, pour *Hexagenites*, par A. E. EATON (1871). Par suite d'une erreur imputable au « Zoological Record », j'ignorais en effet alors que, en 1932, F. M. CARPENTER avait publié un travail sur les Éphémères de Solenhofen ⁽¹³⁾. Le savant auteur américain, qui avait pu examiner la contre-empreinte du type de *H. weyenberghii*, maintenait cet insecte à côté des *Hexagenia* (*Ephemeridæ*).

L'examen de la figure fournie par F. M. CARPENTER (*loc. cit.*, fig. 1) m'a toutefois confirmé dans mon opinion première. Sans doute, *Hexagenites* rappelle *Hexagenia* par certains détails de nervation, entre autres le tracé des nervures principales et marginales du champ médian postérieur. Mais il rappelle beaucoup plus les *Oligoneuriidæ* par son mode de gémiation de certaines nervures. Il s'écarte cependant à la fois de ces deux groupes systématiques par le tracé parallèle des branches de la MA. On verra plus loin que ce caractère est d'une certaine importance, en ce qu'il se retrouve chez d'autres formes jurassiques appartenant à des familles différentes. Je crois donc indiqué d'isoler *Hexagenites* — et avec lui les actuels *Chromarcys* et *Pseudoligoneuria* — dans une coupe spéciale, pour laquelle je reprendrai le nom, prioritaire, donné en 1917 par A. LAMEERE, tout en l'élevant au rang de famille : *Hexagenitidæ* fam. nov. Je la définirai comme suit : nervation longitudinale complète, manifestant une gémiation de type oligoneuridien; CUA bifide; marginales du champ médian postérieur indépendantes; MA à bifurcation relativement distale et à branches parallèles. On ne sait rien de l'aile postérieure de *Hexagenites*, mais on peut supposer que, de même que les formes actuelles, elle présente une MP¹ bifide et les IMP, MP² et CUA¹ subparallèles.

Ephemeropsidæ. — Cette famille ne comprend qu'un seul genre et une seule espèce : *Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD. Celle-ci était connue depuis longtemps en son stade larvaire, dont les restes avaient été observés en divers points de l'Asie septentrionale, lorsque, en 1924, T. D. A. COCKERELL, étudiant le matériel récolté dans l'Ondai Sair par la Troisième Expédition Asiatique de l'American Museum of Natural History, y découvrit des fragments d'ailes imaginaires à

⁽¹¹⁾ Cf. DEMOULIN, G., 1953 c.

⁽¹²⁾ Cf. DEMOULIN, G., 1953 a.

⁽¹³⁾ Dans le tome LXIX du « Zoological Record », les Éphémères étudiés par F. M. CARPENTER sont répertoriés sous la rubrique « Plécoptères ». Une confusion a dû se produire entre « Plécoptères » et « Plectoptères ».

côté de débris de larves qu'il attribua en bloc à *E. trisetalis*. A cette occasion, il mit en synonymie de cette espèce toutes celles décrites, tant par E. d'EICHWALD lui-même (1868) que par A. HANDLIRSCH (1908), dans ce genre, ainsi que la forme larvaire dont le second de ces auteurs avait constitué le *Phacelobranthus braueri*. En 1927, T. D. A. COCKERELL donna des indications supplémentaires sur la structure alaire de *E. trisetalis* d'après de nouveaux fragments recueillis dans la même localité mongole. Arguant de minimes différences dans le tracé des nervures du champ cubital antérieur, il distingua les spécimens de 1924 sous le nom de variété *berkeyi* et fit de ceux de 1927 une variété *chaneyi*. Mais, outre que cette manière de faire n'est pas conforme aux Règles Internationales de Nomenclature Zoologique, les caractères invoqués par l'auteur américain pour séparer les deux formes ne peuvent suffire, et nous devons rassembler les exemplaires de 1924 et ceux de 1927 sous le simple nom d'*Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD.

Pour le reste, il n'est pas dans mon intention de juger si les synonymies établies en 1924 par T. D. A. COCKERELL sont valables ou non. Je me contenterai ici d'étudier ce que les données fournies par cet auteur sur la morphologie alaire des *Ephemeropsis* nous apportent dans la recherche de la position systématique de ces Éphémères.

Pour mener à bien cette étude, les deux travaux précités nous offrent trois figures et une photographie de petit format.

La première figure (1924, fig. 3) est une représentation assez schématique de la partie basilaire des nervures longitudinales d'une aile dont T. D. A. COCKERELL ne nous dit pas si elle est méso- ou métathoracique. On y voit une SC naissant fort bizarrement de la nervure humérale (!), mais, si l'on se reporte à la photographie (*loc. cit.*, Pl. I, fig. 8) on constate que SC naît en réalité banalement de la base de l'aile. Les nervures suivantes ont été homologuées d'une façon fort inexacte en 1924 par l'auteur, et les corrections qu'il y a apportées en 1927 ne sont pas encore entièrement satisfaisantes. Pour ma part, je vois, en arrière de SC et successivement, une R^1 presque parallèle à la précédente, puis la base commune de R^* et MA, R^* se divisant bientôt en R^{2+3} et R^{4+5} . Contre la base de R^* -MA, naît une nervure MP immédiatement bifurquée en MP^1 et MP^2 . Derrière MP^1 , une nervure presque parallèle est peut-être IMP, mais ce n'est nullement certain. MP^2 est, de son côté, nettement bifurquée. Vient ensuite une CUA légèrement incurvée vers l'avant, et bientôt divisée en CUA^1 et CUA^2 . Enfin, un fragment de CUP montre que cette nervure est incurvée vers l'arrière.

La deuxième figure (*loc. cit.*, fig. 4) représente la partie cubito-anale de la même aile. On y note surtout l'existence de nervures sigmoïdales issues de CUA^1 , et plus ou moins anastomosées de façon à former un début d'intercalaire.

La description et la figure (fig. 2) de 1927 nous permettent de compléter très heureusement ce que nous connaissons déjà de l'aile de *E. trisetalis*. Nous apprenons d'abord que l'apex est arrondi, que l'aile est longue de 35 mm et large en son milieu de 15 mm; ce qui nous permet de juger au moins approximativement

de la coupe générale de l'organe. Nous voyons ensuite que la MA est bifurquée à une vingtaine de mm de la base, — c'est-à-dire assez distalement, — que ses branches (MA¹ et MA²) sont parallèles et qu'il y a une IMA. MP est moins bien conservée; on voit cependant qu'elle est bifurquée dès la base et que ses deux branches (MP¹ et MP²) bifurquent à leur tour, l'antérieure assez rapidement, la postérieure bien plus loin. En arrière de la branche postérieure de MP¹ se trouve une nervure assez longue, que je pense être IMP; elle est suivie d'une autre nervure plus courte, probablement une marginale. CUA est incurvée légèrement vers l'arrière et se divise en CUA¹ et CUA². Les sigmoïdales issues de CUA¹ sont ici anastomosées un peu différemment de celles de l'aile de 1924. On sait, par l'étude des Éphémères actuels, que le processus d'anastomose des sigmoïdales cubitales est fort peu rigide et peut donner des résultats différents non seulement d'une espèce à l'autre, mais même d'un individu, voire d'une aile à l'autre ⁽¹⁴⁾. T. D. A. COCKERELL ajoute (*loc. cit.*) que les nervures tendent à se grouper distalement par paires, le phénomène étant surtout bien net pour R⁴⁺⁵ et MA¹. Je relève enfin que l'on ne peut parvenir à homologuer correctement les nervures de la figure de 1927 qu'en admettant que l'auteur a omis d'y tracer la dernière radiale.

Avant de chercher à définir la position systématique d'*Ephemeropsis*, il est indispensable de savoir à quel segment thoracique appartient l'organe étudié ci-dessus. Je crois pouvoir affirmer qu'il s'agit d'une aile antérieure, et cela pour deux raisons. D'abord, on sait qu'en rapport avec la réduction de taille de l'aile postérieure, l'antérieure des Éphémères acquiert un tornus marqué ⁽¹⁵⁾. D'autre part, la réduction de superficie de l'aile postérieure entraîne chez elle la simplification des champs radial et cubital, avec perte de CUA² et diminution du nombre des branches de R⁵. L'aile figurée par T. D. A. COCKERELL, pourvue d'un tornus marqué, d'une CUA² et de radiales au complet, ne peut donc, à mon sens, être qu'une aile mésothoracique. Quant à l'aile postérieure, elle doit donc être de taille réduite. Si cette hypothèse est exacte, il n'est pas impossible de trouver dans la ptérothèque larvaire représentée par T. D. A. COCKERELL (1924, fig. 2) la préfiguration de l'aile postérieure imaginale. On y reconnaîtrait alors l'ébauche de SC, d'une radiale, de MA et MP bifides, de IMP, et d'une CUA¹ incurvée vers l'arrière. Cette hypothèse reste toutefois gratuite ⁽¹⁶⁾.

De toute façon, ce que nous apprend l'aile mésothoracique suffit à placer *Ephemeropsis* parmi les Euplectoptères. Il reste à rechercher, parmi les composantes de ce sous-ordre, quelles sont celles dont la morphologie alaire permet un rapprochement avec l'Éphémère fossile.

J'ai, antérieurement et à diverses reprises, montré le profit que l'on peut tirer de la gémination de certaines nervures longitudinales pour situer un Éphémère

⁽¹⁴⁾ Sur cette question, voir DEMOULIN, G., 1952 b.

⁽¹⁵⁾ Le tornus s'efface secondairement chez les formes diptères.

⁽¹⁶⁾ C'est cependant aussi l'avis de A. V. MARTYNOV (1932 b).

dans la classification. Il n'est donc pas interdit d'essayer, ici encore, d'utiliser ce caractère pour définir la position d'*Ephemeropsis* dans l'ensemble euplectoptérien.

Les coupes systématiques chez lesquelles l'aile présente une gémination nervurale sont, je le rappelle, peu nombreuses : on connaît les *Palingeniopsidæ* paléozoïques, les *Hexagenitidæ* méso-cénozoïques et, parmi les familles actuelles, les *Palingeniidæ*, les *Behningiidæ*, certains *Ephoridæ* *Euthyplociinae* et les *Oligoneuriidæ*. Si nous comparons *Ephemeropsis* avec ces diverses formes, nous voyons immédiatement qu'il s'écarte par toute sa structure alaire de *Palingeniopsis*, dont les quatre ailes sont vraisemblablement homonomes, avec une MA à branches divergentes, une MP à branches simples et relativement peu écartées, une CUP à double courbure, et des anales bien développées. La comparaison ne peut donc s'établir fructueusement qu'avec les familles euplectoptériennes. Je rappellerai encore que ces dernières peuvent être séparées en deux groupes d'inégale importance d'après le mode de gémination des nervures médianes antérieures.

Chez *Ephemeropsis*, les branches de la MA sont disposées comme chez les *Hexagenitidæ*. Sans doute ne serait-ce pas une raison péremptoire pour rapprocher le premier des seconds, si d'autres caractères de nervation ne se montraient pas également semblables dans les deux cas. Ainsi, chez *Ephemeropsis*, la fourche de MA est étroite et à branches parallèles; MP¹ et MP² sont nettement divergentes et séparées par une série de nervules marginales. Ces caractères se retrouvent chez les trois genres d'*Hexagenitidæ* actuellement connus. Il est donc certain qu'*Ephemeropsis* peut, dans la classification générale des Éphéméroptères, être placé à côté des *Hexagenitidæ* (et par conséquent des *Oligoneuriidæ*).

On sera peut-être tenté d'aller plus loin et d'intégrer l'Éphémère mongol dans les Hexagénitides. Je ne suis cependant pas partisan de cette manière de faire. Tout d'abord, nous ne savons pratiquement rien de l'aile postérieure d'*Ephemeropsis*, et son aile antérieure présente encore bien des points obscurs. Mais en outre, ce que nous connaissons du champ médio-cubital du fossile asiatique nous montre certains détails structuraux d'une importance non négligeable : les bifurcations de MP¹ et MP² sont spécialisées par rapport à la simplicité des branches de MP chez les Hexagénitides. Enfin, et c'est, je crois, la raison la plus sérieuse de maintenir *Ephemeropsis* dans une coupe spéciale; ce genre possède une larve qui n'a rien de directement comparable à ce que montrent les stades jeunes si originaux des Hexagénitides et Oligoneuriides. La larve d'*Ephemeropsis* présente un faciès siphonuridien indiscutable et pourrait être comparée à celle de *Coloburiscus* (s.l.), au moins par sa morphologie trachéobranchiale. Il me semble plus logique donc de conserver pour cet insecte la famille créée à son intention par T. D. A. COCKERELL en 1927 : celle des *Ephemeropsidæ*.

Stenodicranidæ fam. nov. — Ainsi que je l'ai signalé plus haut, les caractères structuraux de l'Éphémère décrit en 1862 par H. HAGEN sous le nom d'*Ephemera cellulosa* ne concordent pas avec ceux indiqués par A. HANDLIRSCH (1908) pour le genre *Mesephemera*, où il l'avait placé.

Estimant que H. HAGEN (*loc. cit.*) s'était trompé en attribuant à son *E. cellulosa* une aile postérieure moins de moitié aussi longue que l'antérieure, A. HANDLIRSCH (*loc. cit.*) avait rangé cette espèce dans le nouveau genre *Mesephemera*. Ayant à mon tour essayé d'interpréter la figure originale de H. HAGEN (*loc. cit.*, Pl. XV, fig. 3), je suis arrivé à une conclusion quelque peu différente de celle avancée par A. HANDLIRSCH.

L'aile antérieure est triangulaire, un peu plus de deux fois plus longue que large en son milieu, avec un tornus bien marqué. Il est possible d'y retrouver la plupart des nervures classiques : C, SC et R¹ parallèles dès la base, convergeant légèrement vers l'apex; autres radiales banales, toutes présentes, équidistantes à la marge; MA bifurquée, à branches parallèles, avec une IMA; MP bifurquée près de la base, avec MP¹ calquant son tracé sur celui de MA-MA², et MP² parallèle, quoique d'assez loin, à CUA¹; celle-ci rectiligne, atteignant la marge au niveau du tornus, et pourvue d'une série de sigmoïdales de type banal; CUP régulièrement incurvée vers l'arrière. La portion d'aile comprise entre les branches de MP n'est pas figurée, et je n'ai pu trouver trace d'IMP.

L'aile postérieure est moins bien préservée. J'y vois cependant, d'une part, la moitié basilaire de C et SC; d'autre part, d'abord une nervure trifide, probablement MP¹ + IMP, suivie d'une MP² issue de la base de l'aile et parallèle à une CUA presque rectiligne. Derrière la CUA, une série de nervures marginales parallèles, bâties sur un type qui rappelle ce qu'on peut voir chez des Éphémères de différentes familles, tels que les *Bætisca*, *Ametropus*, *Isonychia* et divers Siphonurides, etc. Si ma reconstitution est exacte, l'aile postérieure n'atteignait pas, en longueur, la moitié de celle de l'aile antérieure. Il s'agit des ailes droites.

Cette interprétation — la seule qui m'ait semblé pouvoir concorder avec ce que nous connaissons de la structure alaire des Éphéméroptères — laisse « inemployées » une série de nervures qui s'étendent obliquement sur le disque de l'aile antérieure. Contrairement à A. HANDLIRSCH (*loc. cit.*), qui les attribuait à l'aile postérieure droite, j'estime qu'il s'agit de fragments appartenant aux ailes gauches du fossile, le tout fortement disloqué.

Telle quelle, la reconstitution ici proposée des ailes de l'Éphémère d'Eichstätt nous permet de préciser certaines données sur sa position systématique.

Tout d'abord, l'insecte ne peut appartenir au genre *Mesephemera*, ni même aux *Mesephemeridæ*. Le raccourcissement de son aile postérieure s'y oppose. Pour la même raison, il ne s'intègre pas aux *Pædephemeridæ*.

Par la structure du champ cubito-anal de ses ailes, l'insecte rappelle assez bien les types siphonuridiens; mais il est un détail de nervation à ne pas négliger, et qui même prend ici toute sa signification : l'étroitesse du champ médian antérieur, avec les nervures MA¹ et MA² courtes et parallèles. Ce rétrécissement caractéristique ne se retrouve, on le sait, que chez les *Ephemeropsidæ* et les *Hexagenitidæ*. Mais, chez eux, il est accompagné par un élargissement compensatoire du champ médian postérieur, ce qui n'est pas le cas chez l'Éphémère ici étudié.

On voit ainsi que cet insecte ne peut être placé dans aucun genre connu. C'est pourquoi je propose de prendre l'*Ephemerella cellulosa* HAGEN comme type d'un genre nouveau que je nommerai, par allusion à l'étroitesse de sa fourche médiane antérieure, *Stenodicranum* gen. nov.

Notons que ce nouveau genre s'écarte encore des *Ephemeropsidæ* et *Hexagenitidæ* par la non-gémination des nervures radiales et médianes. Mais quelle est la valeur de ce caractère présumé distinctif ? Pour en juger, il s'indique de comparer ces différences de nervation à celles observées chez certains *Ephoridæ* *Euthyplociinae* ⁽¹⁷⁾. On se rappellera que, dans les genres *Campylocia* et *Polyplocia*, certaines espèces présentent des individus (surtout des mâles) à nervures longitudinales équidistantes à la marge, tandis que d'autres (surtout des femelles) ont ces nervures géminées. Il n'est évidemment pas impossible qu'il en soit de même chez *Stenodicranum*. Ce genre trouverait alors peut-être sa place parmi les *Hexagenitidæ* ⁽¹⁸⁾. Mais, faute de connaître l'entièreté de l'aile postérieure de *Stenodicranum*, non plus que sa morphologie larvaire, j'estime plus prudent de maintenir ce genre dans une famille séparée, nouvelle : celle des *Stenodicranidæ*.

E. — Hypothèses sur l'origine et l'évolution des Euplectoptères mésozoïques.

Ce qui vient d'être dit des Éphémères du Secondaire montre bien qu'il reste beaucoup à faire dans ce domaine. La raison en est avant tout l'absence totale de données sur la faune plectoptérienne du début du mésozoïque. Notre ignorance à ce sujet est d'autant plus regrettable que — je l'ai dit plus haut — le Trias a dû voir paraître les premiers représentants du type éphémérien actuel. Mis à part, en effet, les groupes suspects que constituent les *MesepheMERIDÆ* et les *PædepheMERIDÆ*, il n'est connu aucune forme qui nous montre vraiment comment a agi le processus de triangularisation de l'aile antérieure. Sans doute celui-ci est-il en rapport étroit avec la réduction de superficie de l'aile métathoracique, mais il y a bien des points de détail qui nous échappent.

Notons à cet égard qu'il serait inexact de vouloir tenir pour essentiellement différents les Permoplectoptères à ailes homonomes, d'une part, et les Euplectoptères à aile postérieure réduite, d'autre part. Le processus de réduction, dont la date d'apparition nous est inconnue, agit encore de nos jours sans doute. Il y a en tout cas autant de différence entre les formes diptères actuelles (telles que les

(17) Cf. DEMOULIN, G., 1952 d et 1953 b.

(18) Notons que les *Hexagenitidæ* actuels ne sont connus que par des femelles; des observations personnelles inédites permettent de croire qu'il en est de même pour *H. weyenberghii*. On ignore par contre tout du sexe du type de *Stenodicranum cellulosa*. Serait-ce abuser des hypothèses que de supposer qu'il s'agit d'un mâle? On rejoindrait ainsi quelque peu l'avis de H. HAGEN, qui, selon F. M. CARPENTER (1932), voyait dans *H. weyenberghii* un synonyme de son *Ephemerella cellulosa*...

Cænidæ, certains *Baëtidæ* et *Tricorythidæ*, etc.) et les *Palingeniidæ* du genre *Palingenia* à aile postérieure réduite mais encore pourvue d'une nervation pratiquement complète, qu'entre ces derniers et les *Protereismatidæ* ou les *Palingeniopsidæ* à aile métathoracique de grande taille.

En l'absence de données concrètes, il semble logique d'admettre que la réduction de l'aile postérieure, qui touchait déjà certaines lignées de Paléodictyoptères au Carbonifère, a également agi très tôt (dès le Permien déjà ?), et avec des vitesses différentes, dans les diverses lignées d'Euplectoptères. Mais nous sommes ici en plein dans le domaine de l'hypothèse.

Devant pareille constatation, il est intéressant et même curieux de pouvoir relever un complexe de trois familles jurassiques ayant en commun ce caractère peu banal d'une MA de l'aile antérieure à branches parallèles. Ce type nervural ne se rencontre nulle part ailleurs, et je le crois d'origine commune aux trois familles. Comme je l'ai montré plus haut, les *Stenodiceranidæ*, les *Ephemeroptidæ* et les *Hexagenitidæ* montrent aussi l'apparition progressive d'un type de gémination nervurale particulier, que l'on ne retrouve que chez les *Oligoneuriidæ*. Probablement ceux-ci descendent-ils de certains de ceux-là, avec — dans l'affirmative — ce fait paradoxal à première vue d'avoir perdu justement la structure originale de la MA.

Quant aux autres familles récentes, aucune n'a de représentants parmi les rares formes connues du Mésozoïque, sauf peut-être les *Siphonuridæ* (Cfr. *Pædephemera schwertschlagerei* HANDLIRSCH).

CONCLUSION.

En matière d'Éphémères fossiles, il reste encore beaucoup trop à découvrir, et bien trop aussi à dire sur ce qui est connu, pour espérer pouvoir, en quelques pages, arriver à des conclusions pertinentes. Bien trop d'hypothèses plus ou moins gratuites nous entravent encore, et les interprétations que nous pouvons fournir des données éparses dans la littérature doivent rester trop subjectives.

Il n'est pas douteux cependant que, faute de nouvelles récoltes, — toujours souhaitables mais entièrement sous la dépendance d'un heureux hasard, — une étude plus approfondie des types actuellement existants pourrait déjà nous apporter un peu de lumière dans le casse-tête phylogénique des Éphéméroptères. Puisse ce petit travail inciter à de nouvelles recherches ceux qui ont la chance de pouvoir disposer du matériel nécessaire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRONGNIART, Ch., 1893, *Recherches pour servir à l'histoire des Insectes fossiles des temps primaires*. (Études sur le terrain houiller de Commentry. III. Faune entomologique, 1893, Saint-Étienne.)
- CARPENTER, F. M., 1932, *Jurassic Insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoölogy*. (Ann. Carnegie Mus., XXI, p. 97.)
- COCKERELL, T. D. A., 1923, *A new genus of Mayflies from the Miocene of Florissant, Colorado*. (Psyche, XXX, p. 170.)
- 1924, *Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., LI, p. 129.)
- 1927, *New light on the giant fossil Mayflies of Mongolia*. (Amer. Mus. Novit., CCXLIV, p. 1.)
- DEMOULIN, G., 1952 a, *Les Behningia Lestage, 1929 et leur position dans la classification des Éphémères*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXVIII, 21.)
- 1952 b, *Sur les affinités siphonuridiennes du genre Metreletus Demoulin, 1951 (Insectes Éphéméroptères)*. (Loc. cit., 31.)
- 1952 c, *Sur deux Palingeniidæ (Insectes Éphéméroptères) mal connus*. (Loc. cit., 33.)
- 1952 d, *Contribution à l'étude des Ephoronidæ Euthyplociinae (Insectes Éphéméroptères)*. (Loc. cit., 45.)
- 1953 a, *Les Chromarcyinae subfam. nov., Éphéméroptères Oligoneuriides orientaux*. (Loc. cit., XXIX, 17.)
- 1953 b, *A propos des Polyplocia de Bornéo (Insectes Éphéméroptères)*. (Loc. cit., 19.)
- 1953 c, *A propos d'Hexagenites weyenberghi Schudder, Éphéméroptère du Jurassique supérieur de Solenhofen*. (Loc. cit., 25.)
- EATON, A. E., 1871, *A Monograph of the Ephemeridæ*. (Trans. Ent. Soc. London, p. 1.)
- HAGEN, H. A., 1862, *Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern*. (Palæontographica, X, p. 96.)
- HANDLIRSCH, A., 1908, *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen*. (Leipzig.)
- 1919, *Revision der Paläozoischen Insekten*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw., XCVI, p. 511.)
- 1925, *Paläontologie*. (Handbuch der Entom., III, p. 117.)
- JEANNEL, R., 1949, *Les Insectes. Classification et Phylogénie. Les Insectes fossiles. Évolution et Géonémie*. (In GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, IX, Paris.)
- LAMEERE, A., 1917 a, *Étude sur l'évolution des Éphémères*. (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)

- LAMEERE, A., 1917 *b*, *Revision sommaire des Insectes fossiles du Stéphaniens de Commen-try*. (Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., XXIII, p. 141.)
- 1934, *Éphéméroptères*. (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)
- LAURENTIAUX, D., 1953, *Classe des Insectes*. (In PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, Paris, III, p. 397.)
- LESTAGE, J. A., 1938, *Contribution à l'étude des Éphéméroptères*. XXI. *Notes critiques sur l'assimilation des Polymitarcys aux Ephoron et sur les Polymitarcys paléarctiques*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., LXXVIII, p. 381.)
- MARTYNOV, A. V., 1927, *Permian fossil Insects of North-East Europe*. (Trav. Mus. Géol. Acad. Sc., URSS, IV, p. 1.)
- 1932 *a*, *New Permian Palæoptera with the discussion of some problems of their evolution*. (Trav. Inst. paléo-zool. Acad. Sc. URSS, I, p. 1.)
- 1932 *b*, *Un nouveau gisement d'insectes appartenant au Mésozoïque supérieur de la Mongolie et sa position chronologique*. (En russe.) (Loc. cit., p. 203.)
- 1938, *Études sur l'Histoire géologique et de Phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota)*. I. *Palæoptera et Neoptera-Polyneoptera*. (En russe.) (Trav. Inst. Pal. Acad. Sc. URSS, VII, 4.)
- OPPENHEIM, P., 1888, *Die Insektenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern*. (Palæontographica, XXXIV, p. 215.)
- SCUDDER, S. H., 1880, *The Devonian Insects of New Brunswick. With a note by Sir William Dawson*. (Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., p. 3.)
- SELLARDS, E. H., 1907, *Types of Permian Insects*. II. (Amer. Journ. Sc., XXIII, p. 345.)
- 1909, *Types of Permian Insects*. III. (Loc. cit., XXVII, p. 151.)
- TILLYARD, R. J., 1932, *Kansas Permian Insects*. XV. *The Order Plectoptera*. (Amer. Journ. Sc., [5], XXIII, p. 97.)
- 1936, *Kansas Permian Insects*. XVI. *The Order Plectoptera (contd) : the family Doteridæ, with a note on the affinities of the order Protohymenoptera*. (Loc. cit., XXXII, p. 435.)
- ZALESSKY, G. M., 1946, *A new Mayfly from the Permian deposits of the Urals*. (C. R. Acad. Sc. URSS, [N.S.], LIV, p. 351.)