A. J. GROS & J. A. LESTAGE

CONTRIBUTION
A L'ETUDE DES
Larves des Ephéméroptères

SÉRIE IV
Le Groupe Euthyplocien

Extrait des *Annales de Biologie Lacustre*
TOME XV. — 1926

BRUXELLES
IMPRIMERIE M. FORTON
20, Rue Victor Greyson, 20
— 1927 —

CONTRIBUTION

A

l'Etude des Larves des Ephéméroptères

SÉRIE IV

LE GROUPE EUTHYPLOCIEN

PAR

A. J. GROS
Marigny (Jura) France.

ET

J. A. LESTAGE
Assistant de la Station d'Overmeire.

SOMMAIRE

Première Partie

La géonémie des *Euthyplocia* 120
Le genre *Euthyplocia* dans la famille des *Polymitarcidae* . . 121
L'adulte 122
1. Tableau des genres polymitarcidiens 123
2. Les espèces critiques 125
La larve euthyplocienne 131
1. Tableau des larves du sous-ordre des *Ephemeroidea* . . 133
2. Tableau des larves du groupe *Euthyplocia* 136
L'éthologie de la larve d'*Euthyplocia* 138
La larve d'*Euthyplocia Sikorai* 141
La nervation d'*Euthyplocia Sikorai* d'après les ptérothèques . 151

Deuxième Partie

Notes complémentaires sur le groupe euthyplocien 154

PREMIÈRE PARTIE

La Géonémie des *Euthyplocia.*

Les *Euthyplocia* constituent un des éléments les plus remarquables de la faune éphéméroptérienne néotropique. Leur aire de dispersion s'étend, pour ce que nous en connaissons, de la République Argentine jusqu'au Mexique. Elles n'ont pu franchir la zone sonorienne et manquent, par conséquent, dans la faune néarctique ; elles sont inconnues dans la faune eurasiatique ; un ilôt tout à fait sporadique existe à Madagascar.

Un moment, on put espérer que la découverte de nouvelles espèces dans la zone éthiopienne viendrait combler le hiatus ; en effet, ULMER avait signalé la présence d'*Euthyplocia* dans le Togo et le Congo belge (1) ; malheureusement, il n'en fut rien ; nous avons montré (2) qu'il s'agissait, en réalité, d'un nouveau rameau polymitarcidien, absolument indépendant des *Euthyplocia* et appartenant à un type beaucoup plus évolué. Nos observations ont été reconnues exactes et le groupe des *Exeuthyplocia* éthiopiennes est venu grossir le nombre, important déjà, des types polymitarcidiens.

* * *

(1) ULMER, *Arch. für Naturgesch.*, 81 Jahrg. 1915 (1916). — (*Euthyplocia minima* ULM.).

(2) LESTAGE, *Rev. Zool. Afric.*, VI, 1918, p. 74.

Le genre *Euthyplocia* dans la famille des *Polymitarcidae* (1).

Le genre *Euthyplocia* ne renferme encore que 6 espèces et certaines ne sont connues qu'au stade subimaginal ou même larvaire. Ce sont :

1. **Euthyplocia anceps** EAT.

Adulte : *E. anceps* EATON, *Rev. monogr.*, 1883, p. 38. — ULMER, *Stett. ent. Ztg.*, 1920, p. 104.

E. Burmeisteri HAGEN, *Stett. ent. Ztg.*, 1888, p. 226. — ULMER, *ibid.*, 1920, p. 104. — ULMER, *Festsch. f. Zschokke*, 1920, p. 3.

Larve : ? PICTET, *Ephémér.*, 1843-45, pl. XV, fig. 2-4. — EATON, *Rev. monogr.*, pl. XXIX et XXXVII. — ULMER, *Festsch. f. Zschokke*, 1920, p. 3, fig. 1-4.

Géonémie : Brésil, Guyane hollandaise, Mexique.

Nous renvoyons à ce que dit ULMER au sujet de l'identification des deux espèces.

2. **Euthyplocia Guntheri** NAVAS.

Adulte : NAVAS, *Rev. Mus. Paulista*, XII, 1920, p. 414.

Larve : inconnue.

Géonémie : Brésil.

3. **Euthyplocia hecuba** HAGEN.

Adulte : EATON, *Rev. monogr.*, p. 37. — EATON, *Biol. centr. Americ.*, 1892, p. 3. — ULMER, *Stett. ent. Ztg.*, 1920, p. 104. — ULMER, *Arch. f. Naturg.*, 1921, p. 251.

Larve : ULMER, *Festsch. f. Zschokke*, 1920, p. 10, fig. 5-6.

Géonémie : République Argentine, Vénézuéla, Mexique.

---

(1) Ayant reçu à temps une étude de NEEDHAM et MURPHY, nous indiquons, pour les figures seulement, les genres nouveaux.

4. **Euthyplocia intercalata** BANKS.

Adulte : BANKS, *Bull. Mus. Comp. Zool.*, LXII, 1918, p. 10.

Larve : inconnue.

Géonémie : Colombie; Guyane anglaise; Guyane française.

5. **Euthyplocia Sikoraï** VAYSS.

Adulte : VAYSSIÈRE, *Ann. Soc. ent. France*, 1895, p. 217, pl. 5, fig. 2 (subimago).

Larve : VAYSSIÈRE, *ibid.*, p. 298, pl. 5, fig. 1-5. — ULMER, *Festsch. f. Zschokke*, 1920, p. 12, fig. 7-9.

Géonémie : Madagascar.

6. **Euthyplocia** sp. de NEEDHAM (1).

Adulte : inconnu.

Larve : NEEDHAM, *Bull. Bur. Fisher.*, 36, Docum. 883, 1917-18 (1920), p. 287, pl. LXXIX.

Géonémie : Guatémala.

L'Adulte.

Les *Euthyplocia* appartiennent à la famille des *Polymitarcidae*, partie du sous-ordre des *Ephemeroidea*.

Récemment, ULMER et nous-mêmes avons apporté de tels remaniements dans cette famille qu'il est nécessaire de situer exactement le groupe euthyplocien et, surtout, de montrer sous quels aspects assez différents on nous le présente, à tort croyons-nous.

---

(1) J'appellerai cette larve l'*Euthyplocia* de NEEDHAM en l'honneur de mon collègue américain, espérant que la découverte de l'adulte confirmera ma supposition et que ce type si particulier portera le nom du savant auteur.

TABLEAU DES GENRES POLYMITARCIDIENS

I. — Bifurcation de R^{2+3} antérieure à celle de R^{4+5}.

A. — Ailes I sans traces d'intercalaires, même dans le champ cubital ; de CU^1 naissent de nombreuses nervules sigmoïdales ; toutes les pattes normales ; cercode présent chez ♂ et ♀ ; forcipules de 3 articles . . **Euthyplocia** (pars). (Type : *E. hecuba* HAG.). — Mexique.

AA. — Ailes I offrant des intercalaires au moins dans le champ cubital.

1. — Des intercalaires dans les champs R, M, CU ; l'intercalaire CU^{1b} naît de CU^{1a} ; les nervules sigmoïdales naissent de CU^{1a} puis de CU^{1b} ; pattes normales ; cercode présent chez ♂ et ♀ ; forcipules de 2 articles . . . . . **Euthyplocia** (pars). (Type : *E. anceps* EATON). — Mexique et Amérique du Sud ; ? Madagascar.

2. — Des intercalaires seulement dans le champ CU.

a. — 2 intercalaires cubitales naissant au même niveau, l'antérieure de CU^1, la postérieure de CU^2, et reliées entre elles et chacune d'elles avec les nervures voisines par de nombreuses nervules droites et parallèles ; plus de nervules sigmoïdales ; pattes ♂ très courtes, ♀ davantage ; cercode avorté chez ♂ et ♀ ; forcipules de 4 articles, les 2 derniers pas différenciés . . . . . *Povilla* NAVAS. (Type : *P. adusta* NAV.). — Afrique équatoriale, Java, Cambodge.

aa. — Plus de deux intercalaires cubitales et toutes dépendantes de CU^1.

b. — 3 intercalaires cubitales (CU^{1b}, CU^{1c}, CU^{1d}) parallèles à CU^{1a}, naissant successivement

l'une de l'autre et portant chacune une partie des sigmoïdales ; pattes normales ; cercode présent chez ♂ et ♀ ; forcipules de 2 articles . . . . . **Euthyplocia** (pars).
(Type : *E. Guntheri* NAV.). — Brésil.

bb. — Intercalaires cubitales en nombre variable (3-9) déployées en éventail vers la marge ; plus de sigmoïdales ; pattes II et III ♂ courtes et grêles ; pattes ♀ non fonctionnelles ; cercode ♂ disparu ; forcipules de 4 articles . . . . . **Polymitarcys** EAT.
(Type : *P. virgo* OL.). — Europe, Indes, Java, Afrique, Amérique du Nord.

II. — Bifurcation de R^{2+3} placée au même niveau que celle de R^{4+5} ou postérieure.

B. Bifurcation de R^{2+3} au même niveau que celle de R^{4+5} ; sigmoïdales cubitales présentes.

1. — Cercode ♂ présent ; pattes ♂ aussi longues que le corps ; ailes II normales ; forcipules de 2 articles, le 1er annulaire . . . . . **Polyplocia** LEST.
(Type : *P. Vitalisi* LEST.). — Tonkin.

2. — Cercode ♂ avorté ; pattes I ♂ avortées, celles de la ♀ plus courtes ; ailes II à nervation réduite, et R^1 + RS fusionnés longuement ; forcipules d'un seul article . . . . . **Exeuthyplocia** LEST.
(Type : *E. minima* ULM.). — Afrique équatoriale.

BB. — Bifurcation de R^{2+3} postérieure à celle de R^{4+5} ; sigmoïdales cubitales disparues.

b. — 2 intercalaires cubitales naissant d'un point commun de CU^{1a} ; réticulation cubito-anale réduite ; aucune intercalaire dans les champs R et M ; lobes du pénis arqués en griffes ; pas de cercode.

1. — Pronotum annulaire ; les 2 intercalaires naissent d'un point commun de CU^{1a} ; pattes I ♂ aussi longues que le corps, III normales ; forcipules trapus . . . . . **Asthenopus** EAT.
(Type : *A curtus* EAT.). — Amérique du Sud.

2. — Pronotum allongé, dilaté en arrière ; les 2 intercalaires ont une origine indépendante, ou ont un pédicelle commun ; pattes I ♂ plus courtes que l'abdomen, II-III avortées ; forcipules très longs, grêles. . . . . **Campsurus** EAT.
(Type : *C. latipennis* WALK.). — Texas et Amérique du Sud.

bb. — 2 intercalaires cubitales et quelques petites intercalaires supplémentaires entre les autres nervures et leurs secteurs ; cercode avorté ; pattes I ♂ plus longues que le corps, III pas plus longues que le métathorax. (Genitalia ♂ inconnus) . . . . **Asthenopodes** ULM.
(Type : *A. albicans* PICT.). — Amérique du Sud.

* * *

LES ESPÈCES CRITIQUES

Le manque de concordance dans les descriptions des anciens auteurs et aussi, malheureusement, dans celles des auteurs actuels, a créé un tel chaos dans l'étude du genre *Euthyplocia* que nous avons renoncé à y jeter quelque lumière, et toute la sagacité d'un ULMER n'y est pas parvenu non plus. Il suffit, pour s'en rendre compte, de consulter la récente étude où l'auteur a vainement tenté de résoudre le " puzzle " euthyplocien. La raison en est que si ULMER a eu en mains le type de *E. hecuba* (Musée de Bruxelles), il n'a pu le comparer ni à celui de *E. anceps* (collection MC LACHLAN : British Museum), ni à celui de *E. Burmeisteri* (jadis au Musée de Halle et disparu, paraît-il), ni aux

cotypes de cette espèce (Musée de Cambridge) (1). Dans ces conditions, toute étude critique devenait impossible, et elle le sera aussi longtemps qu'une compétence ne se décidera pas à faire le geste... élégant et indispensable.

Comme ULMER, nous avions été, depuis longtemps, frappés par le dualisme de la nervation : ailes *avec* ou *sans* intercalaires. ULMER a signalé un trait nouveau : le forceps 2 ou 3- articulé ; de plus, il y a, chez les espèces connues, mélange de ces caractères, puisque les unes possèderaient des ailes sans intercalaires (type *hecuba*) et un forceps 3-articulé (type *anceps*), les autres des intercalaires (type *anceps*) et un forceps 2- segmenté (type *Burmeisteri*).

De cet imbroglio, ULMER concluait que, sous les noms de *hecuba* et *anceps*, s'abritent non des espèces, mais des groupes d'espèces dont l'étude critique seule pourra différencier les divers types particuliers ; cependant, il n'a pas abordé la question du problème générique qui, à notre avis, mérite attention. En effet, connaissant l'évolution *si différente* de la nervation et des genitalia, peut-on considérer ici, comme génériquement identiques, des espèces caractérisées par des néoformations aussi considérables, et là, au contraire, les isoler génériquement ? Ce serait manquer de logique. Il nous semble que si le vrai type euthyplocien (*hecuba*) a une aile dépourvue de toute trace d'intercalaires, un forceps encore 3- articulé, les espèces qui nous montrent une aile plus évoluée, un forceps plus spécialisé, ne sont plus des *Euthyplocia* vraies, pas plus que n'en étaient les *Euthyplocia* éthiopiennes, plus spécialisées encore avec leur nervation réduite, leurs pattes avortées, leur cercode disparu, etc.

Ce qui est vrai ailleurs doit l'être ici aussi, pour les mêmes raisons.

---

(1) Il s'agit, sans doute, du Musée de la Harvard University, à Cambridge (Massachussets), U. S. A., car M. Hugh SCOTT, du Musée de Zoology à Cambridge, Angleterre, m'a très aimablement fait savoir que " durant les 20 années que j'ai connu ce Musée, nous n'avons jamais possédé aucun cotype d'*Euthyplocia Burmeisteri* ".

Chose étrange, une même anomalie se rencontre chez les larves, plus intéressante que celle signalée par ULMER, et d'une autre portée.

ULMER, en effet, a fait remarquer :

a) Que, chez les unes, on ne trouve que les rudiments des deux articles des forcipules de l'imago (fig. 1, 1), et que la nervation, apparente dans les ptérothèques, montre les intercalaires de l'aile future ;

b) Que, chez les autres, on n'aperçoit aucune trace d'intercalaires, et que les forcipules sont déjà 3- segmentés (fig. 1, 2).

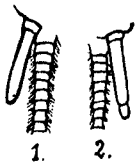

Fig. 1. — Rudiments des genitalia chez les larves ♂ :
1. *Camphylocia anceps* et *Sikorai* ;
2. *Euthyplocia hecuba.*

(D'après ULMER).

Le premier cas est celui de la larve d'*E. anceps*, le second celui de la larve d'*E. hecuba.* A notre avis, le contraire seul pourrait étonner, car il doit y avoir concordance entre la vieille larve et l'adulte, surtout sur ces deux points. Cette remarque d'ULMER a, cependant, sa valeur pour la spécificité.

Mais il y a encore, parmi ces larves, un dualisme plus particulièrement morphologique qui permet de les classer en deux types nettement différenciés, comme le montre le tableau ci-dessous :

Type I	Type II
1. Apophyses mandibulaires tronquées au sommet.	1. Apophyses non tronquées au sommet.
2. Des saillies pronotales.	2. Pas de saillies.
3. Calcar tibial court et offrant une brosse interne.	3. Calcar tibial très long et dépourvu de brosse interne.
4. Un ongle supplémentaire.	4. Pas d'ongle supplémentaire.
5. Antennes très courtes.	5. Antennes très longues.

Au groupe I appartiennent *E. anceps* et *Sikorai*; au groupe II, *E. hecuba* et *E.* de NEEDHAM.

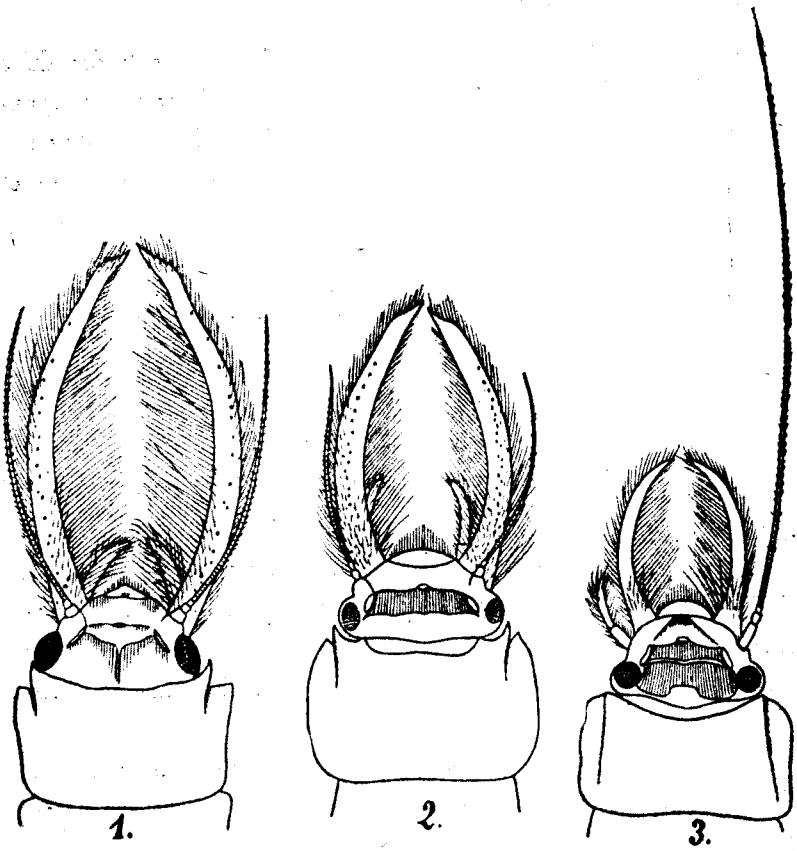

Fig. 2. — Morphologie de la tête et du thorax chez :
1. *Campylocia Sikorai*;
2. *Campylocia anceps*;
3. *Euthyplocia hecuba*.
(2-3 D'après ULMER).

Il serait parfait que les caractères larvaires se superposassent aux caractères imaginaux. Mais, comme l'on conçoit ces imagos actuellement, tel n'est pas le cas malheureusement. Ainsi, l'aile de *anceps* a des intercalaires ; celle de *Sikorai* — dont la larve est du même

groupe — n'en a pas, à moins que le réseau si riche qui se dessine le long de la marge externe n'en soit une forme spécialisée (fig. 20). Nous le verrons plus loin.

On peut donc, avec ULMER, se demander si ce que l'on considère comme étant *E. anceps* est la " richtige " *anceps* ? Si l'erreur initiale n'a pas été commise par EATON ? Il y a des chances qu'il en soit ainsi, et, bien qu'il ne faille pas toujours, peut-être, lui attribuer une valeur apodictique, l'argument larvaire mérite bien quelque considération.

Pour en être absolument certain, il faut, comme nous le disions plus haut, étudier au sens *moderne* les types litigieux. Nous avons dit d'où pourrait venir la lumière.

En face de l'énigme des espèces critiques, on peut donc parfaitement se demander quelle exacte valeur ont *E. Guntheri* NAV. et *E. intercalata* BKS. dont les diagnoses sont antérieures aux recherches d'ULMER !

E. intercalata BKS. possède des intercalaires disposées comme suit : " one pair between lower branch of vein 7 and vein 8 ; one pair between upper and lower branches of vein 7 ; one between veins 6 and 7 ; one between upper branches of vein 6 ; one between vein 5 and lower branch of vein 4. Vein 8 has a long branch parallel to it (as in *anceps*) ".

Si nous avons bien compris, la nervation secondaire serait celle-ci : 2 intercalaires entre CU^1 et M^{3+4} ; 2 entre M^{3+4} et M^2 ; 2 entre M^1 et R^5 ; 2 entre R^{4b} et R^{4a} ; 2 entre R^3 et R^{2b} ; 1 entre CU^{1a} et CU^2.

Cette espèce a donc le modelé alaire complet de *anceps* et c'est, peut-être, par sa seule coloration qu'elle "ressemble *E. hecuba*" comme l'écrit BANKS. Seulement comment est, en réalité, cette *hecuba* ? Voilà ce que mon savant collègue pourrait nous dire, lui qui veille avec tant d'autorité et tant de compétence sur ce Musée d'Harvard !

Même remarque pour *E. Guntheri*, dont le P. NAVAS a parfaitement fait ressortir la parenté avec *anceps*. Cependant, à ne tenir compte que des seuls éléments mis à notre disposition, — la diagnose et un morceau

d'aile antérieure, — on peut croire que cette espèce a une nervation beaucoup moins évoluée, car seules sont présentes les 2 intercalaires cubitales : "cubito 2 ramis principalibus; postcubito (8 EATON) ramo bis furcato... " ; ce que nous traduisons par : CU décomposé en CU^{1a}, en CU^{1b} (qui naît de CU^{1a}), en CU^{1c} (qui naît de CU^{1b}), en CU^{1d} (qui naît de CU^{1c}) ; les nervules sigmoïdales sont graduellement plus petites suivant qu'elles naissent de CU^{1a} jusqu'à CU^{1c}.

Il y a donc, en somme, un trimorphisme de nervation qui peut se définir comme suit :

1° Aile I sans aucune intercalaire. 1 espèce : *hecuba* (genotype).

2° Aile I avec deux intercalaires cubitales : *Guntheri* (genotype).

3° Aile I avec des intercalaires dans les champs CU, M et R. — 3 espèces : *anceps* (genotype), *intercalata* et *Sikorai*.

Ces trois types d'ailes sont-ils *tous* représentatifs de l'unique genre *Euthyplocia* ? Faut-il, au contraire, ne considérer comme *Euthyplocia* vraies que les seules formes dont *hecuba* est le genotype, et placer les autres formes dans des groupes différents ?

ULMER, faute de documents positifs sans doute, n'a pas tranché la question. Nous ne voulons pas, non plus, aller plus loin pour le moment ; nous nous bornons à joindre notre critique à la sienne, et faisons remarquer ceci : si l'on admet que la seule origine des intercalaires, par exemple, soit que celles-ci dépendent uniquement de CU^1 (cas des *Campsurus*, *Asthenopus*, *Euthyplocia Guntheri*), soit que l'une naisse de CU^1 et l'autre de CU^2 (cas de *Povilla*) a une valeur générique, on doit, logiquement, admettre que la présence ou l'absence de secteurs secondaires dans d'autres champs ont une valeur au moins égale. N'est-ce pas, d'ailleurs, un cas semblable que nous rencontrons dans d'autres groupes ? Et là, ce caractère a même une importance plus grande puisqu'il sert à différencier des familles (1) !

---

(1) Par exemple : furcation terminale de CU^2 chez les *Potamanthidae*, intercalaires cubitales géminées des *Ecdyonuridae*, origine de CU^1 et de CU^2 chez les *Leptophlebiidae* et les *Ephemerellidae*.

La Larve euthyplocienne.

Euthyplocia étant un polymitarcidien, il convient que sa larve ait le facies des *Ephemeroidea*, le type fouisseur.

L'adaptation au fouissage a eu une répercussion très originale et très uniforme dans tout le groupe, et la transformation des mandibules en est une des plus frappantes caractéristiques. Ces organes, pourtant, n'ont pas perdu leur rôle physiologique normal pour s'adapter à une fonction nouvelle, comme on le dit quelquefois ; une partie seulement sert à l'usage nouveau, le fouissage ; c'est la galea avec la formidable canine qui la continue. Si le plan général de l'évolution est uniforme, bien des détails, cependant, caractérisent chaque type mandibulaire et, de ce fait, on peut préjuger que l'éthologie larvaire doit offrir quelques variantes.

En effet, ces apophyses sont tantôt convergentes et tantôt divergentes, tantôt rectilignes et tantôt arquées ; les unes sont nues et les autres garnies de dents ou d'épines ; certaines sont glabres, certaines très longuement frangées.

Nous ne connaissons pas encore le genre de vie de toutes les larves des *Ephemeroidea*. En bloc, on les classe parmi les fouisseuses. Cependant, quand on les étudie "in situ", on s'aperçoit vite que ce qualificatif n'est pas exact, parce que trop vague. Nous y reviendrons plus loin à propos de l'éthologie des larves des *Euthyplocia*.

Une deuxième caractéristique du type larvaire des *Ephemeroidea* est le ploiement dorsal des trachéo-branchies. Ce ploiement est, évidemment, secondaire ; il est une conséquence de l'adaptation au fouissage ; tel quel il n'a apparu dans aucun autre groupe, mais nous pouvons bien croire que ce que nous avons appelé l' "avoidance of silt" (1), avec NEEDHAM et LLOYD (2) — et n'est-ce pas un type de fouissage ? —

(1) LESTAGE, Le groupe éphémérellidien. (*Ann. Biol. lac.*, XIII, 3-4, 1925, p. 252.

(2) NEEDHAM et LLOYD, The Life of Inland Waters, 1916, p. 252.

à aussi provoqué, chez les Ephémérellidés et les Brachycercidés, une dorsalisation plus ou moins parfaite des trachéo-branchies. La convergence est remarquable.

Ce ploiement et cette dorsalisation des organes de la respiration existent-ils chez les larves des *Euthyplocia* ? Nous posons la question, car VAYSSIÈRE, NEEDHAM, et nous-mêmes avons figuré ces organes déployés latéralement, exactement comme chez les Potamanthidés qui sont à la base du phylum des *Ephemeroidea* et les moins évolués.

Le premier de ces auteurs, frappé de cette anomalie, déclarait que "bien que chez tous les individus que j'ai reçus, les trachéo-branchies soient rejetées sur les côtés du corps, il est *très probable* que ces pièces mobiles soient relevées sur le dos lorsque l'animal les tient au repos... ".

NEEDHAM n'est pas fort explicite ; il se borne à dire : " gills on segment 1 erect, simple rudiment ; on segments 2 to 7 double, long, flattened... ".

Nous avons figuré aussi les trachéo-branchies " rejetées sur les côtés du corps", suivant l'expression de VAYSSIÈRE, car tous nos exemplaires étaient ainsi, et nous l'avons fait sciemment pour ne pas faire une " interprétation " (fig. 4); cependant, à aucun moment, nous n'avons pensé que ces organes fussent *naturellement* disposés de la sorte, car l'éthologie de la larve — cette dernière supposée fouisseuse — ne permet pas ce dispositif, pas plus, d'ailleurs, qu'on ne le pourrait concevoir chez une *Ephemera*, même " quand l'animal est au repos ".

EATON, plus favorisé que nous, a figuré les lamelles branchiales vraiment dans leur position normale, ployées sur le dos (1) ; mais sa figure n'est pas une " interprétation " ; elle fut faite d'après une exuvie desséchée. ULMER, qui s'était vraisemblablement posé la même question, adopte aussi l'opinion de EATON : " Sie werden im Leben wahrscheinlich schräg über den Körper gelegt getragen, befinden sich

(1) EATON, *Revis. monogr.*, pl. 39, fig. 6.

im Alcoholmaterial aber meist seitlich dem Körper anliegend " (1).

Nous estimons donc ce point parfaitement élucidé. Tous les *Ephemeroidea* montrent le ploiement dorsal des trachéo-branchies, sauf les Potamanthidés.

* * *

Personne, jusqu'à ce jour, n'a donné une idée générale de tous les types larvaires connus (2) des *Ephemeroidea* ; NEEDHAM en a bien jeté les premières bases, mais son tableau est incomplet (3).

TABLEAU DES LARVES FOUISSEUSES

I. — Apophyses mandibulaires excessivement réduites ; lamelles branchiales étalées latéralement . . . . . **Potamanthus.**

II. — Apophyses mandibulaires considérablement développées; lamelles branchiales ployées le long des tergites abdominaux.

A. — Apophyses mandibulaires convergentes au sommet ; pas de saillies frontales ; antennes nues.

1. — Apophyses mandibulaires nues.

a. — Première paire des lamelles branchiales présente, mais avortée ; pattes I simples . **Polymitarcys.**

aa. — Première paire des lamelles branchiales absente; pattes I spécialisées pour le fouissage (4) . . . . . **Ichthybotus.**

---

(1) ULMER, *Festsch. f. Zschokke*, 1920, n° 25, p. 7.

(2) Sont inconnues les larves de : *Plethogenesia*, *Tritogenesia* (**Palingeniidae**) ; *Asthenopus*, *Asthenopodes*, *Povilla*, *Polyplocia*, *Exeuthyplocia* (**Polymitarcidae**) ; *Eatonica*, *Neoephemera* (**Ephemeridae**).

(3) NEEDHAM, *Bullet. Bur. Fisheries*, XXXVI, 1917-18 (1920), p. 276).

(4) Peut-être une étude plus détaillée de cette larve modifiera-t-elle ce que nous en disons d'après HUDSON (*New Zealand Neuroptera*, 1904, Londres).

2. — Apophyses mandibulaires pourvues de longues soies.

b. — Apophyses courtes, trapues, en forme de lames de couteau, pourvues de denticulations sur l'un des bords.

c. — Bord interne des apophyses denticulé ; bord externe avec des soies longues et denses, dont une forte touffe à la base de ce bord ; cercode 1 $^1/_3$ plus long que les cerques, mais avec des franges plus éparses ; tibias inermes. . . . . **Campsurus.**

cc. — Bord externe des apophyses denticulé ; cercode et cerques subégaux — le premier rarement plus court — et garnis de franges bilatérales longues, denses, également développées.

d. — Denticulations du bord externe des apophyses grandes ; bord dorsal des tibias I garni de denticulations grandes et fortes (1) . . . . **Palingenia.**

dd. — Denticulations du bord externe des apophyses fines et beaucoup plus nombreuses (1) ; bord dorsal des tibias I sans denticulations nettes . **Anagenesia.**

bb. — Apophyses mandibulaires énormes, cératiformes, longuement frangées des deux côtés, garnies de petites épines longitudinales-dorsales, et tronquées plus ou moins au sommet ; franges des lamelles branchiales beaucoup plus longues que la largeur des lamelles . . . . . **Euthyplocia.**

---

(1) D'après GRAVELY (*Rec. Ind. Mus.*, XVII, p. III, 1920), qui se demande si ces caractères sont à généraliser.

AA. — Apophyses mandibulaires divergentes au sommet ; des saillies frontales ; antennes nues ou frangées ; pattes spécialisées pour le fouissage.

1. — Saillie frontale simple ; antennes garnies de franges ou de verticilles de poils ; apophyses mandibulaires ciliées ; première paire des trachéo-branchies avortée, simple ou bifide ; les suivantes à lamelles de chaque paire subégales . . . . . **Hexagenia.**

2. — Saillie frontale bifide.

a. — Apophyses mandibulaires courtes, en lames, frangées et denticulées au bord externe ; antennes nues ; lamelles branchiales inégales, l'interne nettement plus courte . . . . . **Pentagenia.**

aa. — Apophyses mandibulaires longues, minces, cératiformes, ni dentées, ni frangées ; antennes frangées des deux côtés ; lamelles branchiales égales. . . . . **Ephemera.**

Nous n'avons pas la prétention d'avoir établi l'évolution orthogénétique de ces larves. A notre avis, c'est chose impossible. Nous avons pris comme point de départ le type mandibulaire potamanthidien dont les apophyses, à peine apparentes en avant de la tête, s'incurvent au sommet comme de petites pinces; l'organe est resté préhensile ; il ne concourt pas au fouissage. C'est le même organe que nous retrouvons chez *Palingenia, Anagenesia, Campsurus*, mais considérablement développé en un "mors denté", suivant l'expression de LAMEERE ; chez les autres larves, l'apophyse a changé de forme ; elle s'est amincie, allongée, acuminée, transformée en une " longue défense " (LAMEERE), dont *Euthyplocia* nous montre le maximum d'évolution, on pourrait dire le gigantisme.

Sous ce rapport, le groupe larvaire euthyplocien est parfaitement homogène ; sous d'autres, il se différencie en deux groupes comme nous l'avons déjà indiqué sommairement et comme le montrera le tableau suivant.

TABLEAU DES LARVES CONNUES D'*EUTHYPLOCIA*

I. — Antennes courtes, au plus à peine plus longues que les mandibules, et celles-ci guère plus longues, souvent plus courtes, que la tête + pronotum, leur pointe obliquement tronquée ; tarses I sans prolongement onguiforme ; tibias I offrant un calcar n'atteignant que le $^1/_4$ ou le $^1/_6$ de la longueur du tarse et pourvu d'une brosse interne ; angles antérieurs du pronotum saillants en pointe ; rudiments des forcipules ♂ 2-segmentés.

A. — Apophyses mandibulaires un peu plus longues que la tête + pronotum ; cerques au moins aussi longs que l'abdomen et plumeux sur les $^3/_4$ de leur longueur . . . . . **Euthyplocia anceps** EAT.

AA. — Apophyses mandibulaires aussi longues que la tête + thorax + 2 premiers segments abdominaux ; cerques plus courts que l'abdomen et entièrement plumeux . . . . . **Euthyplocia Sikorai** VAYSS

II. — Antennes très longues, au moins triples des mandibules, la pointe de ces dernières en courbe régulière ; tarses I avec un long prolongement distal au fond duquel est inséré l'ongle normal ; tibias I terminés en dedans par un long calcar pointu qui est moitié aussi grand que le tarse, mais sans brosse interne ; angles antéro-thoraciques non ou à peine saillants ; rudiments des forcipules du ♂ 3- segmentés.

B. — Apophyses mandibulaires plus courtes que la tête + pronotum ; cerques et cercode frangés au moins sur les $^3/_4$ de leur longueur ; première paire des lamelles branchiales bilobée, le lobe supérieur le plus grand . **Euthyplocia hecuba** HAG.

BB. — Apophyses mandibulaires aussi longues que la tête + pronotum ; cerques et cercode nus ; première paire des lamelles branchiales en forme d'un simple filament. . . . . **Euthyplocia** de NEEDHAM.

Nous pouvons donc maintenant, mieux que EATON, esquisser les traits qui caractérisent *le type larvaire euthyplocien.*

Corps allongé, bombé en dessus, plat en dessous. Apophyses mandibulaires énormes, arquées en dedans, convergentes au sommet, le sommet tronqué ou non, l'apex acuminé, les deux côtés longuement frangés sur toute leur longueur, le dessus finement denticulé longitudinalement. Antennes longues ou très longues, nues. Palpes maxillaires et labiaux de 3 articles : les premiers très grands, portés par un palpigère annuliforme, longuement frangés de chaque côté ; les seconds trapus, poilus ; maxilles grandes, toutes les pièces soudées, les lacinia nettement dentées ; labium avec le mentum très grand, les glosses minuscules et recouvertes par les paraglosses qui sont considérables. Pronotum quadrangulaire, les angles antérieurs saillants ou inermes. Méso- méta-notum grands. Pattes longues, simples, sans saillies, dents, etc., indiquant une spécialisation ; fémurs dilatés ; tibias I grêles, offrant au sommet interne un prolongement calcariforme court et muni d'une brosse interne, ou très long et sans brosse ; tarses I n'offrant que l'ongle normal, ou terminés également par un appendice indépendant de l'ongle, les deux pièces formant comme une pince. Toutes les pattes sont pourvues de soies longues et denses. Segments abdominaux graduellement moins larges, à pleures simples. Cerques et cercode plus courts que le corps, frangés de chaque côté sauf au sommet, rarement nus. 7 paires de trachéo-branchies : la paire 1 avortée, réduite à deux micro-lamelles plus ou moins pédonculées ; les paires 2 à 7 ployées sur les tergites abdominaux, composées de deux lamelles lancéolées, très longues, minces, acuminées au sommet, garnies sur toute leur périphérie de fibrilles trachéennes simples, denses, plus longues que la largeur des lamelles.

*
* *

L'éthologie larvaire des *Euthyplocia*.

On peut admettre que le meilleur fouissage soit obtenu par le meilleur outil. Il semble, dans ce cas, que les larves de *E. hecuba* et *E.* de NEEDHAM soient désavantagées, par rapport aux autres, à cause de leur pronotum inerme, de leurs mandibules plus pauvrement denticulées, de leurs formidables antennes. Peut-être l'équilibre est-il rétabli grâce au grand développement du calcar tibial et à l'apparition de l'apophyse tarsale !

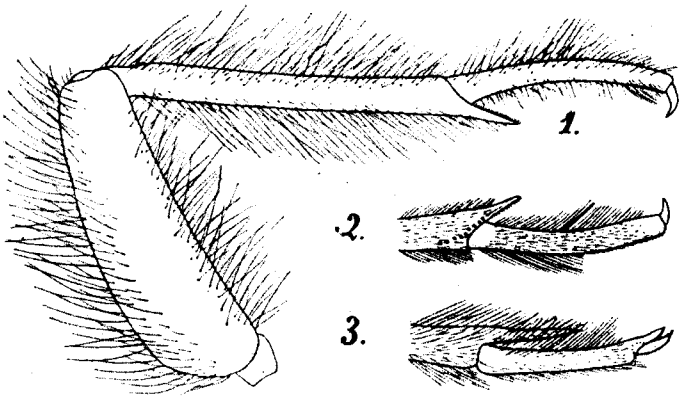

Fig. 3. — Morphologie des pattes antérieures chez :
1. *Campylocia anceps* ;
2. *Campylocia Sikorai* ;
3. *Euthyplocia hecuba*.

(D'après ULMER).

Chez *E. anceps* et *E. Sikorai*, à antennes courtes, à mandibules pourvues de dents, à saillies pronotales développées, manque cet ongle supplémentaire, et l'apophyse tibiale est fort réduite ; il s'y est développé une brosse curieuse dont le rôle physiologique ne doit pas être sans valeur (fig. 3).

Malheureusement, ainsi que nous le disions plus haut, nous ne savons rien de la façon de vivre de ces larves. Leur morphologie nous autorise à les considérer comme " fouisseuses ", mais nous ignorons si elles " forent " des galeries comme certains *Ephemera*, *Ichthybotus* et *Polymitarcys*.

Cette adaptation au " fouissage " est, en effet, fort relative. Ainsi, on ne l'attribue pas aux *Potamanthus*, et c'est l'argument qui expliquerait le maintien latéral des lamelles branchiales et les courtes apophyses mandibulaires ; pourtant BRUYANT et EUSEBIO ont dit que cette larve "s'entoure d'un fourreau formé de particules vaseuses" (1). Chez les autres larves, d'après ce qui a été vu "in situ", il semble que celles de *Palingenia* (2), *Pentagenia* (3), *Hexagenia* (4), *Ichthybotus* (5) soient plus que simplement fouisseuses, car elles forent des galeries ; ce sont, suivant NEEDHAM, des " true burrowers " ; les autres se contentent d'être des "bottom sprawlers" (6). Peut-être certaines larves varient-elles dans leur comportement ? Ainsi, d'après Miss MORGAN, celles de *Ephemera varia* ne se rencontrent que dans les zones boueuses et elles y creusent des galeries " similar to those made by earthworms " (7).

Il est vrai que c'est une forme lacustre. *Ephemera danica*, qui est fluviatile, ne nous semble pas "foreuse" ; nous n'avons jamais vu de galeries, car nous avons toujours trouvé cette larve sous les pierres en milieu rhéophile ; *Ephemera vulgata*, au contraire, est citée comme

---

(1) BRUYANT et EUSEBIO, Matériaux pour l'étude des rivières et lacs d'Auvergne, 1904, p. 64.

(2) GRAVELY, *Rec. Ind. Mus.*, XVIII, P. III, 1920, p. 137.

(3) NEEDHAM, *Bullet. Bur. Fisheries*, XXXVI, 1917-18 (1920), p. 275.

(4) NEEDHAM, *ibid.*, p. 278.

(5) HUDSON, New Zealand Neuroptera, London, 1904, p. 28. " It lives in a cylindrical burrow dug out the mud... ".

(6) Nous pourrions traduire ces expressions par "larves qui fouissent" et "larves qui se vautrent".

(9) MORGAN, *Ann. entom. Soc. Americ.*, VI, 1913, p. 100.

creusant des galeries, car elle est aussi plutôt lacustre, et nous avons même emprunté à RÉAUMUR le dessin de ses galeries (1). Or, récemment, SULC et ZAVREL ont déclaré que c'était là l'ouvrage de *Polymitarcys virgo* et, suivant leurs belles observations, " die Larven (*Eph. vulgata*) graben sich sofort hastig ein, indem sie mit dem Kopf den Sand aufwerfen und mit den Vorderfüssen beiseitescharren; dan einmal telweise in den Grund eingedrungen, wühlen sie sich, unter peitchenden Hinterleibsbewegungen, bis an die Schwanzborsten ein, die dann ausgebreitet am Wasserboden liegen : über und vor dem Kopf, wird eine Grübe ausgescharrt, um der Nahrung und dem Wasser den freien Zutritt zu verschaffen" (2).

Il est encore possible que, si le comportement varie suivant le milieu, il varie encore dans un même milieu à différentes profondeurs. On conçoit fort bien que *Ephemera vulgata* soit "foreuse" à la surface et simplement "fouisseuse" à 34 mètres de profondeur (3).

Pour ce qui concerne la larve de *Polymitarcys*, les uns la considèrent comme "foreuse" (4), les autres comme simplement "fouisseuse" (5).

Pouvons-nous, en nous basant sur la ressemblance d'*Euthyplocia* et de *Polymitarcys*, préjuger que celle-là a les mêmes mœurs que celle-ci ?

NEEDHAM semble y souscrire (6), mais il a en vue la larve améri-

---

(1) LESTAGE, *Ann. Biol. lac.*, VIII, 1917, p. 244, fig. 3.

(2) SULC et ZAVREL, *Acta Soc. Sc. Nat. Morav.*, I, 1924, p. 383.

(3) MONARD, *Bullet. Soc. Neuchat. Sc. Nat.*, XLIV, 1909, p. 111.

(4) FRIC (*Arch. Naturw. Land. Böhmen*, XI, 1901, p. 145, fig. 105) a figuré les galeries de *P. virgo* et ULMER les a reproduites dans *Biolog. Tiere Deutschl.*

(5) NEEDHAM (*Bullet. Bur. Fisher.*, p. 275) : " Its mandibles are tusked, but the tusks are not upcurving and are not used for burrowing ; they are laid out flat upon the bottom". (Il parle de *Polymitarcys albus* SAY).

Voir aussi NEEDHAM, *N.-Y. State Mus. Bullet. 86*, 1905, p. 60.

(6) NEEDHAM, *loc. cit.*, p. 275. " They are laid out flat upon the bottom as are also those of the allied *Euthyplocia* ".

caine (*Polym. albus*). Peut-être pourrait-il bien avoir raison, et la larve d'*Euthyplocia* est-elle simplement fouisseuse.

Ainsi, ULMER écrit que les larves de *E. hecuba* qu'il avait reçues avaient été capturées " unter Steinen im Gebirgsbache mit starker Strömung " (1), ce qui est exactement le comportement des larves de *Ephemera danica*.

VAYSSIÈRE, 25 ans auparavant, d'après le facies général de l'animal, supposait que "c'était un insecte aquatique, vivant sous les pierres, dans un terrain plus ou moins vaseux" (2).

VAYSSIÈRE parlait de *E. Sikorai*, ULMER de *E. hecuba* ; ces deux larves appartiennent précisément à chacun des deux groupes à dimorphisme morphologique si net ; on peut donc supposer qu'elles ont le même genre de vie : cachées sous les pierres, peut-être encore sous le sable ou la vase, à la façon des Pleuronectes, face au courant, antennes, mandibules et pattes dirigées en avant, elles guettent les proies charriées par l'eau et retenues en suspension par tous ces organes si richement poilus.

Peut-être le calcar tibial, la brosse tibiale, l'apophyse tarsale ne sont-ils que des organes de nettoyage comme les peignes ongulaires de beaucoup d'Ephémérellidés, la pince palpale des *Baetisca* et des *Sparrea*, le strigilis de certains Hyménoptères, etc.

* * *

La larve de *Euthyplocia Sikorai*.

Depuis fort longtemps déjà, notre ami, M. SURCOUF, le diptériste bien connu, nous avait communiqué un lot de cette larve. Diverses circonstances fâcheuses nous avaient forcé d'en remettre à plus tard

(1) ULMER, *Festsch. f. Zschokke*. n° 25, 1920, p. 12.
(2) VAYSSIÈRE, *op. cit.*, 1895, p. 299.

l'étude détaillée que nous comptions en donner et l'iconographie détaillée qui, dans notre esprit, devait compléter ce que VAYSSIÈRE avait dit il y a plus de 30 ans.

[Grâce à l'amitié et au talent de mes bons amis, M. le Dr F. CARPENTIER, de l'Université de Liége, et M. A.-J. GROS, de Marigny (Jura), je puis compléter ces recherches et rendre hommage à VAYSSIÈRE et ULMER qui ont, avant moi, étudié cette splendide larve, la plus grande qui soit connue actuellement. La description de la larve a été faite par M. GROS.]

Nous insisterons surtout sur la morphologie des pièces buccales, de certains organes spéciaux des pattes, et nous terminerons par l'étude de la nervation nettement apparente dans les ptérothèques d'une vieille larve.

FORME GÉNÉRALE. — Corps allongé ; face ventrale plane, face dorsale bombée, surtout sur la tête et l'abdomen, beaucoup moins sur les tergites thoraciques.

COLORATION. — Les vieilles larves sont brun chocolat, plus foncé sur la tête, plus clair sur l'abdomen. La couleur foncière est coupée de bandes plus claires, un peu jaunâtres, formant des dessins assez compliqués dont la fig. 4 indique la disposition sur les segments thoraciques et abdominaux. Antennes, cerques et cercode gris-jaunâtre ; mandibules plus brunâtres, rembrunies à la base, rouge-brun au sommet ; fémurs bruns ; tibias, tarses et ongles brun-rougeâtre ; lamelles branchiales gris-brun.

MORPHOLOGIE. — *Tête* relativement petite, subtriangulaire. Yeux gros, latéro-postérieurs, ovalaires. Ocelles peu apparents : l'antérieur petit, situé en avant de la suture épicranienne ; les postérieurs placés en arrière de la base des antennes, rapprochés des yeux, longs et étroits. Antennes moins longues que les mandibules, insérées sur une forte base, composées de 54-56 articles portant chacun deux fines soies courtes et peu visibles (fig. 6).

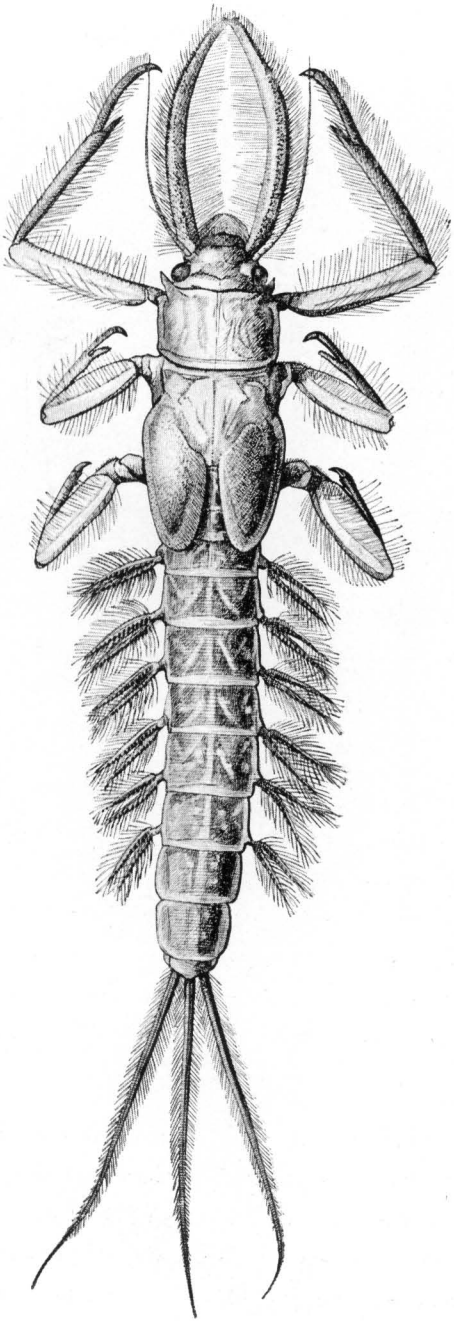

Fig. 4. — Larve de *Campylocia Sikorai.*

Les trachéo-branchies de la 1re paire sont cachées par les ptéroptèques.

(Dessin du Dr Fr. CARPENTIER).

Pièces buccales. — Labre environ 3 fois plus large que long, arrondi aux angles antérieurs, garni au milieu du bord antérieur d'une brosse pileuse dont la densité contraste avec les soies plus longues et plus

Fig. 5. — Cerque de *C. Sikorai.*

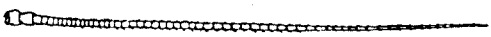

Fig. 6. — Antenne de *C. Sikorai.*

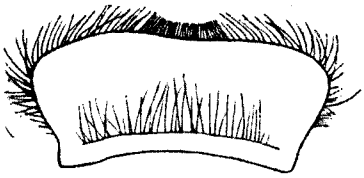

Fig. 7. — Face ventrale du labre.

rares qui garnissent le reste du bord antérieur ; parallèlement au bord postérieur court une série de soies assez longues et assez denses et dressées (fig. 7).

Mandibules énormes (fig. 2, 1 et 8), plus longues que les antennes, aussi longues que la tête + thorax + 2 premiers segments abdominaux, arquées en dehors puis convergentes; la courbure s'infléchit en dedans à peu près régulièrement et les deux côtés sont sensiblement parallèles sur les $^4/_5$ de la longueur totale; puis, la largeur diminue assez brusquement; en même temps, une courbure en sens contraire de la première s'amorce

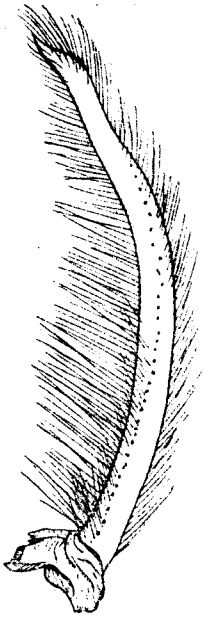

Fig. 8.
Mandibule droite.

Fig. 9.
Vestiture de la mandibule.
Les grandes soies ont été figurées partiellement.

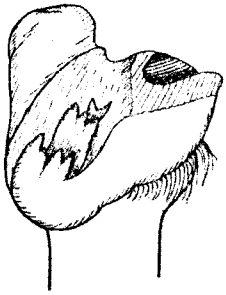

Fig. 10.
Canine interne gauche
avec ses 3 groupes de dents.

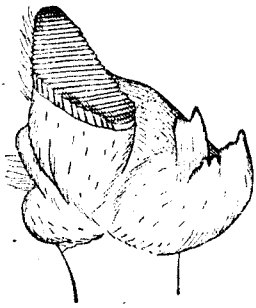

Fig. 11.
Canine interne droite
avec ses 2 groupes de dents.

sur les deux côtés, mais surtout du côté externe ; ce bord externe oblique, en effet, nettement en dedans, puis, en une ligne presque droite, il rejoint le bord interne subarqué et donne naissance à l'épine terminale qui paraît plus fortement chitinisée. La face ventrale des mandibules est presque nue. La face dorsale, au contraire, est garnie de piquants foncés, courts, massifs, disposés en une ligne parcourant à peu près le milieu de la face dorsale depuis la base jusque vers la fin de la première courbure ; là, cette ligne rejoint le bord externe où l'on aperçoit quelques épines semblables, notamment au sommet distal des apophyses. Le bord interne est garni de soies très nombreuses, fines, empiétant sur la face dorsale depuis la base jusqu'à la ligne des piquants ; le bord externe est garni d'une frange semblable, mais les soies y sont beaucoup plus denses et cachent d'autres poils très différents, gros, courts, plutôt en forme d'épines (fig. 9). La partie distale des mandibules porte aussi quelques soies; et, avant la pointe terminale, on remarque quelques petits tubercules dentiformes, assez grossiers, cachés dans les soies. La canine interne gauche porte 3 groupes de dents : le supérieur en a 3-4, le médian 3, l'inférieur 2 ; la canine interne droite n'a que 2 groupes de dents : le supérieur en a 5-6 assez grossières, l'inférieur 2. Les plaques molariennes sont grandes, ovalaires, incurvées, garnies de 25-26 rangées parallèles (fig. 10 et 11).

Les *maxilles* (fig. 12) sont fortement développées ; le cloisonnement des cardo + stipes + galea + lacinia est absolu ; ces dernières offrent un double groupe de dents terminales : le supérieur en a 3, l'inférieur une seule, mais plus longue, mince et peut-être mobile (?). Les bords supérieur et interne des maxilles sont garnis de longues soies; une forte touffe se remarque avant les denticulations terminales.

Les *palpes maxillaires* (fig. 12) sont très grands et dépassent considérablement les maxilles ; le palpiger est court ; les articles 1 et 2 sont subégaux ; le 3e est de beaucoup le plus long et il est arqué distalement ; les soies sont maigres et courtes sur le 1er article, longues et denses sur les 2 autres, plus touffues encore au bord interne.

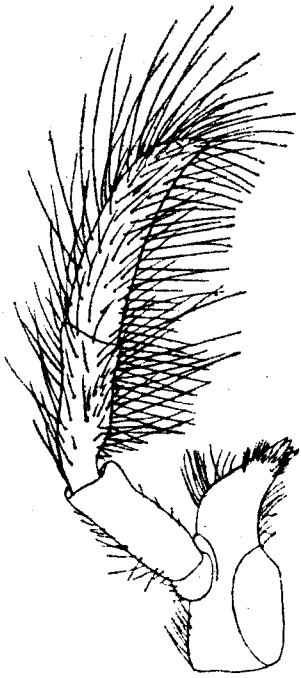

Fig. 12.
Maxille et palpes maxillaires.

Le *labium* (fig. 13-14) est petit, trapu; le mentum est grand, quadrangulaire ; les glosses sont fort réduites par rapport aux paraglosses qui sont grandes et surplombent les glosses ; ces pièces sont excessivement poilues, ciliées, frangées et forment un véritable "râcle-plancton".

Les *palpes labiaux* (fig. 13-14) sont grands, de trois articles : le 1er le plus long, le 2e le plus court, le 3e un peu spatuliforme, incurvé au sommet ; tous trois portent des soies longues, mais peu denses ; le 3e porte au sommet une garniture pileuse très touffue et son bord interne, qui est tronqué, a des poils spinuliformes dont deux, longs et grêles, se voient tout au sommet de ce bord interne.

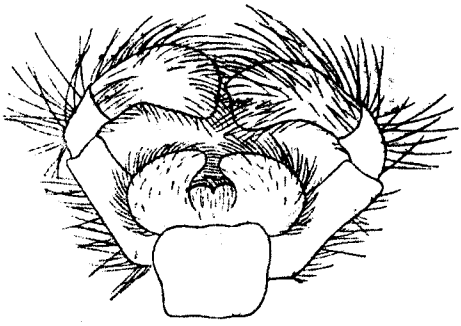

Fig. 13. — Labium vu en dessus.

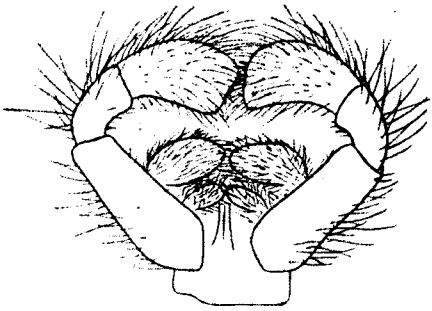

Fig. 14. — Labium vu en dessous.

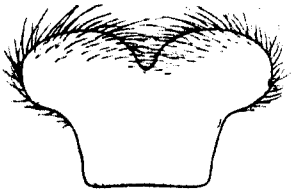

Fig. 15.
Hypopharynx vu en dessus.

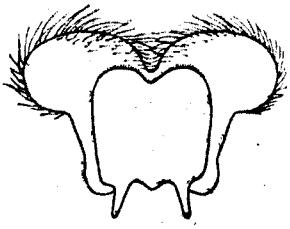

Fig. 16.
Hypopharynx vu en dessous.

L'*hypopharynx* (fig. 15-16) est quadrangulaire, bilobé au sommet antérieur dont tout le bord est garni de petits poils raides. Les paragnatha sont grands, fusionnés sur la ligne médiane, la différenciation ne s'accusant que par une échancrure triangulaire assez profonde. Tout le bord antérieur ainsi que la moitié des côtés sont garnis de soies moyennes, assez denses, dirigées en dedans.

THORAX. — *Pronotum* rectangulaire, environ 2 fois plus large que long, plus large que la tête, saillant aux angles antérieurs, oblique en dehors de façon à encadrer les yeux.

Ptérothèques non soudés au milieu, largement ovalaires, atteignant en arrière le bord postérieur du 2e tergite abdominal.

Pattes robustes et longues; les antérieures les plus grandes, dépassant environ de moitié la longueur des médianes et postérieures ; fémurs

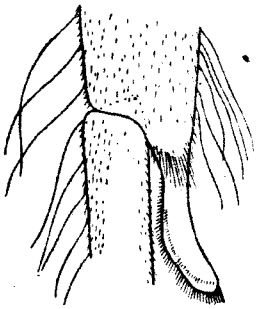

Fig. 17. — Apophyse calcariforme des tibias avec sa brosse inférieure.

gros, dilatés, aplatis en dessous ; tibias I plus longs que les fémurs et prolongés au sommet interne par un long calcar qui se projette le long du tarse jusqu'à environ le quart de sa longueur ; sur la face interne de ce calcar sont des poils courts, gros, denses, formant brosse (fig.17); tarse à peine moitié aussi long que le tibia, terminé par un seul ongle gros et trapu ; tous ces segments sont garnis de poils longs, fins, nombreux ;

tibias II un peu plus courts que les fémurs, le tarse encore $^1/_2$ moins long ; tibias III à peine les $^2/_3$ du fémur et le double du tarse.

Abdomen. — Segments amincis graduellement de la base au sommet, le 1er segment ayant environ les $^2/_3$ de la largeur du pronotum, le dernier ne mesurant que les $^2/_3$ du premier. Zone pleurale un peu amincie, celle des segments 2 à 7 un peu dilatée en arrière et servant de point d'insertion aux lamelles branchiales.

Cerques et *cercode* plus courts que l'abdomen, bilatéralement frangés, sauf à l'extrême pointe (fig. 5), les soies courtes et assez rares sur les premiers segments, plus longues et plus denses sur les suivants, très grandes jusque vers la moitié des appendices (elles y atteignent $^1/_{15}$ de la longueur des cerques), puis diminuent ensuite, d'abord assez régulièrement, puis plus rapidement.

Chez le ♂, cerques et cercode sont 1 $^1/_2$ fois plus grands que les mandibules ; le cercode paraît plus grêle et un peu plus court.

Chez la ♀, les appendices caudaux sont un peu plus longs seulement que les mandibules et le cercode est un peu plus grand que les cerques.

Genitalia. — Chez les vieilles larves ♂, les rudiments des forcipules apparaissent sous forme de bâtonnets digitiformes, rectilignes, bi-articulés, le 1er article annuliforme, le second environ 6 fois plus long (fig. 1, 1).

Trachéo-branchies. — 1re paire non lamelliforme comme chez *anceps* (fig. 18, 1), mais ayant plutôt l'aspect de filaments longs et grêles, courtement pédonculés, la branche inférieure la plus courte (fig. 18, 2) (1); paires 2 à 7 grandes, aussi longues environ que la longueur de deux segments abdominaux, composées d'une lamelle supérieure et une inférieure, subégales, lancéolées, acuminées au sommet, finement denticulées, garnies tout autour de fibrilles trachéennes plates dont la

(1) Comme elle est complètement cachée par les ptérothèques, cette lamelle est invisible.

longueur atteint environ le $^1/_3$ de celle de la lamelle, mais dépasse considérablement sa largeur ; réseau trachéen réduit à un seul tronc longitudinal médian (fig. 19).

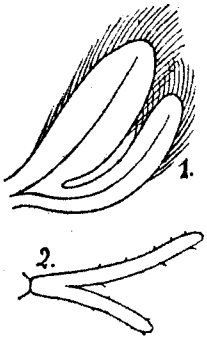

Fig. 18.
Micro-lamelles trachéennes de la 1re paire :
1. d'après ULMER ;
2. d'après nos exemplaires.

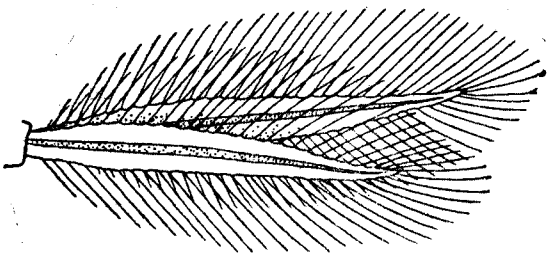

Fig. 19. — Lamelles branchiales de la 2me paire.

Sous le rapport des trachéo-branchies de la 1re paire, il y a, entre ULMER et nous, un certain désaccord. Il dit que la branchie avortée est semblable à celle de *hecuba* et de *anceps* et il la décrit comme une "langlicheiformiges Plättchen mit einem hinteren schmäleren Aste ; Plättchen und (weniger) der Nebenast sind mit Härchen bewimpert".

VAYSSIÈRE, de son côté, dit que "les deux lamelles sont soudées par leur base, l'une présentant l'aspect d'une lame, l'autre d'un croissant", et plus loin : " l'une, la plus grande, ovoïde, l'autre, plus petite, falciforme... ".

Dimensions. — Longueur du corps : 43 mm. (sans cerques ni mandibules).

Longueur des mandibules : 18 mm.

Longueur des cerques : 19-20 mm.

Longueur des antennes : 14 mm.

Longueur de l'abdomen : 25-26 mm.

Plus grande largeur : 8-9 mm.

Longueur totale : 81 mm.

Ces dimensions ne sont pas un maximum bien que la larve en question fut à sa pleine maturité. VAYSSIÈRE en cite une de 71 mm., " soies comprises ", et un exuvium de 115 mm. (1).

Habitat. — Madagascar.

* * *

La nervation d'*Euthyplocia Sikorai.*

Le dessin de VAYSSIÈRE ne pouvait donner aucune idée de la richesse de la nervation, mais sa description, bien que fragmentaire, la laissait présumer.

Notre vieille larve montrait très nettement la nervation au travers des ptérothèques, comme l'indique la figure 20. ULMER avait remarqué que:

a) Chez ceux de *anceps* "ist deutlich die lange eingeschaltete (für *E. anceps* charakteristich !) Zwischenraumader sichtbar, von der die meisten S-formigen Adern des Analraumes ausgehen" (2) ;

b) Chez ceux de *hecuba* " erkennt man deutlich, dass die S-formigen Adern des Analraumes direct von A^1 zum Flugelrand gehen" (3) ;

(1) Il faut tenir compte de l'emphysème qui boursouffle considérablement l'animal à son éclosion.

(2) ULMER, *op. cit.*, 1920, p. 6.

(3) ULMER, *ibid.*, p. 11.

c) Chez ceux de *Sikorai* " die S-formigen Adern des Analraumes gehen direkt von der A^1 auss" (1).

C'est exact pour *Sikorai* ; mais si l'on compare superficiellement cette aile avec celle des autres espèces, on croira que c'est bien dans le groupe *hecuba* qu'il la faut placer ; aucune intercalaire n'est visible, en tant qu'intercalaires indépendantes, comme c'est le cas pour *anceps* (d'après EATON) et *intercalata* (d'après BANKS), pas même dans le champ cubital, comme c'est le cas pour *Guntheri* (d'après le P. NAVAS) et pour *anceps* (comme le dit ULMER d'après la larve).

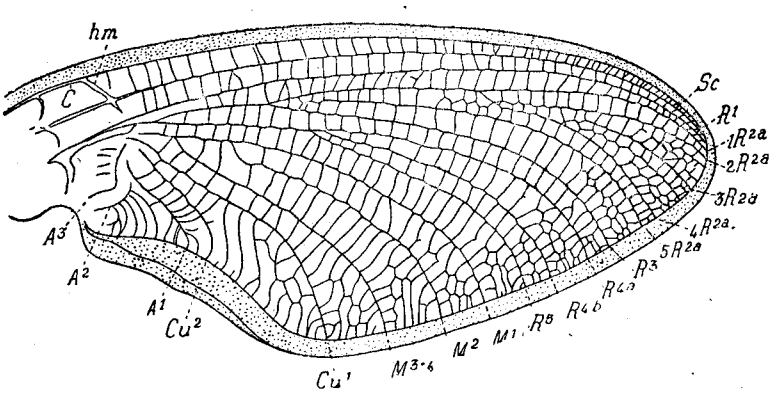

Fig. 20. — Ptérothèque montrant en transparence la nervation future. (Notation de TILLYARD).

Il y a lieu, cependant, de faire remarquer que :

a) Chez *hecuba* (EATON, pl. IV, fig. 7a) les nervules terminales ne forment, le long de la marge, que des anastomoses insignifiantes, et l'on ne peut absolument pas y voir un réseau quelconque ;

b) Nous ne saurions rien dire à propos des autres espèces, leurs ailes n'ayant pas été figurées et les auteurs étant muets sur ce point ;

---

(1) ULMER, *ibid.*, p. 14.

c) Chez *Sikorai* (fig. 20), il y a, distalement, depuis $1R^{2a}$ jusqu'au champ CU, une anastomose marginale remarquable donnant naissance à un véritable réseau. De l'examen même de certaines de ces nervules, il semble qu'elles aient l'aspect de courtes intercalaires, développées secondairement en zig-zag. Le cas est connu ailleurs, chez les *Hexagenia*, par exemple, et il suffit de comparer les types d'ailes de la planche VII de EATON pour s'en convaincre.

L'aile de *E. Sikorai* serait donc, peut-être, un type nouveau, originairement analogue à *E. anceps*, mais avec les intercalaires réduites par la formation du réseau.

Ceci expliquerait les analogies imaginales et larvaires que nous avons signalées plus haut entre *anceps* et *Sikorai*.

Evidemment, on ne le pourra affirmer, en toute certitude, qu'après l'étude de la nervation chez l'imago, mais nous sommes persuadés que l'espèce malgache appartient plutôt au phylum d'*anceps* qu'à celui d'*hecuba*.

*
* *

DEUXIÈME PARTIE

Notes complémentaires sur le groupe euthyplocien

Lorsque, dans la première partie de notre étude, nous élevions maintes critiques sur la conception actuelle du groupe euthyplocien, nous ignorions complètement le travail que NEEDHAM et MURPHY avaient publié de concert en 1924 sur les *Neotropical Mayflies* (1) et c'est tout à fait par hasard qu'il nous fut signalé. Notre ignorance était excusable ; dans aucun des travaux d'ULMER ou du P. NAVAS nous n'avions trouvé trace de cette étude.

Confiants dans l'amité de M. JOHN THOMAS LLOYD, nous lui demandâmes de nous communiquer ce travail, ce qu'il fit avec sa générosité coutumière. Nous lui en exprimons publiquement notre gratitude.

*
* *

De cette étude sur la faune éphéméroptérienne néotropique,— faune qui s'avère d'une richesse extraordinaire de formes, — une première constatation s'impose : les auteurs américains ont éprouvé les mêmes doutes que nous. Sans entrer dans les détails, ils signalent que le groupe euthyplocien est nettement dimorphe et le décomposent en 2 groupes :

A) Les *Euthyplocia* vraies, avec une seule espèce, *E. hecuba* ;

B) Les *Campylocia* (gen. nov.), avec 4 espèces : *anceps* EAT. (génotype), *Guntheri* NAV., *ampla* (sp. nov.) et *Burmeisteri* HAG. (que les auteurs en question ne séparent d'*anceps* qu'en se basant sur l'icono-

---

(1) Dans *Bulletin of the Lloyd Library*, Bullet. 24, Entom. Ser. n° 4, 1924, 79 pages, 13 planches.

graphie éatonienne, sans faire allusion aux critiques d'ULMER si légitimes cependant).

Nos vues correspondaient donc avec celles de NEEDHAM et MURPHY, mais l'on verra que l'on doit aller plus loin encore.

Voici comment les auteurs différencient les 2 genres.

ADULTES. — Behind te first anal vein and parallel therewith, and cutting across the S - shaped veins that joint that vein to the margin, one or more strong, straight, intercalary sectors . . . . . *Campylocia.*

— Behind the first anal vein (1) no such intercalaries . *Euthyplocia*

LARVES. — Claw lateral on the lobed tip of the fore tarsus . . . . . *Euthyplocia*

— Claw terminal on a truncate fore tarsus . . . . . *Campylocia*

Le genre *Euthyplocia.* — Ce genre, tel que NEEDHAM et MURPHY le conçoivent, correspond donc parfaitement à ce que nous disions dans notre étude (p. 123, sub. litt. A.).

L'*adulte* a encore un forceps de 3 articles ; ses ailes antérieures sont dépourvues de toute intercalaire.

Quant au type *larvaire*, nous l'avons nettement caractérisé dans notre tableau de la page 136. A ce type appartiennent les larves de *E. hecuba*, de l'*Euthyplocia* de NEEDHAM et celle, d'origine péruvienne, dont il est dit qu'elle diffère " in having the claw of the front tarsus somewhat shorter, not reaching the level of the tip of the apical process of the tibia ".

Le genre *Campylocia.* — Nous avons vu que le principal caractère de ce nouveau genre serait la présence, aux ailes antérieures, d'une ou 2 intercalaires naissant de CU^1 (A^1 de NEEDHAM) et que, chez le type *larvaire*, seraient différentes la conformation des angles antéro-thora-

(1) A^1 de NEEDHAM = CU^1 de la nomenclature de TILLYARD que nous avons adoptée.

ciques, la morphologie apicale des apophyses mandibulaires et la terminaison des tarses antérieures.

Ce genre correspond donc bien à notre groupe I de la page 136, et nous en reconnaissions *anceps* comme le type.

D'après NEEDHAM et MURPHY, il faudrait encore y placer *Guntheri* NAV., *ampla* sp. nov., *Burmeisteri* HAG., et ces espèces se différencieraient comme suit :

1. Une seule intercalaire située en arrière de A^1 (notre CU^1), parallèle à cette nervure, et de laquelle naissent les nervules sigmoïdales aboutissant à la marge . . . . . 2.

— Deux intercalaires semblables . . . . . *Guntheri.*

2. Deux courtes intercalaires dans le champ situé entre M^2 (notre R^3) et la grande intercalaire qui se trouve normalement en avant de M^2 (notre $5R^{2a}$) ; deux autres paires de petites intercalaires semblables dans les champs situés en arrière de M^3 (R^{4a}) et de M^4 (R^5) . . . . . *ampla.*

— Pas d'intercalaires dans ces champs . . . . . 3.

3. A l'aile II, la deuxième bifurcation de M^1 ($1R^{2a}$) se trouve vers le premier tiers de l'aile et il existe une petite intercalaire entre A^1 et A^2 (CU^1 et CU^2) ; ailes II plus larges, ovalaires . . *anceps*

— A l'aile II, la deuxième bifurcation de M^1 ($1R^{2a}$) se fait au milieu de l'aile et il n'y a pas d'intercalaire entre A^1 et A^2 (CU^1 et CU_2); ailes II plus étroites, elliptiques. . . . . *Burmeisteri.*

Nous pouvons donc faire cette constatation que :

1. Les auteurs ne font allusion ni à *Sikorai* (l'espèce malgache), ni à *intercalata* (espèce néotropique cependant).
2. La supposition faite par ULMER, que EATON devait s'être trompé sur la morphologie véritable des genitalia de *anceps*, se trouve confirmée ; cette espèce a perdu l'article terminal des forcipules.
3. Au point de vue géonémique :
   A) *Anceps* existe aussi dans la Guyane anglaise ;
   B) *Ampla* se trouve au Brésil et au Pérou ;

c) Une larve de la Colombie (1) pourrait bien appartenir à une espèce nouvelle car sa nervation (d'après les ptérothèques) participe de celle de *Guntheri*.

Devons-nous, à la suite de NEEDHAM et MURPHY, ranger parmi les *Campylocia*, au même degré, les 4 espèces susdites, plus l'*intercalata* de BANKS ?

En d'autres termes, faut-il considérer comme *générique* la présence de 1 ou 2 intercalaires cubitales, et comme purement *spécifiques* la présence ou l'absence d'autres intercalaires dans les champs antérieurs ?

En d'autres termes, enfin, faut-il reconnaître qu'*Euthyplocia* a une aile au modelé très fixe, et que *Campylocia* a une aile au modelé polymorphe (2) ?

Si nous examinons un autre cas, où des convergences semblables se sont produites, comme dans le groupe baétidien, nous devons reconnaître qu'il n'est venu à l'idée de personne de considérer comme simplement *spécifiques* de semblables formations, et les ailes enrichies d'intercalaires sont reconnues comme plus évoluées que celles qui ont une nervation simple. C'est parfaitement logique et le principe est admis dans tous les autres groupes.

Pourquoi ne pas le reconnaître dans le cas présent ? Pourquoi faudrait-il admettre que, chez *Euthyplocia* seulement, l'aile est restée normale, sans apparition d'aucune intercalaire, et que chez *Campylocia*, elle peut s'enrichir d'intercalaires, ici, seulement dans le champ cubital, là, en plus, dans tous les autres champs ?

Comme nous le disions dans la première partie de notre étude, nous ne pouvons pas admettre un polymorphisme générique pareil (voir p. 126).

Au pis aller, que les formes chez lesquelles la nervation secondaire

---

(1) Patrie de *E. intercalata* BKS.

(2) Voir plus loin le tableau montrant l'évolution progressive des intercalaires (p. 159).

a fait apparition encore dans les champs R et M puissent être réunies dans le groupe *Campylocia* avec *anceps* comme type, nous le pourrions admettre ; mais nous ne pouvons y inclure *Guntheri* avec ses seules intercalaires cubitales du type campsurien, et dont l'aile a, par ailleurs, conservé la facture simple d'*Euthyplocia*.

Nous reconnaissons donc que l'évolution du type euthyplocien (envisagé sensu lato) s'est faite au moins dans 3 directions donnant naissance aux rameaux suivants :

1. *Euthyplocia* (Etn.) Needham et Murphy : forme primitive, à aile sans aucune intercalaire, à forcipules 3- articulés.

   Génotype : *hecuba* Etn.

2. *Longinella* (nov. gen.) (1) : forme déjà plus spécialisée par l'apparition des secteurs secondaires de CU^1, et par la disparition du dernier article forcipital.

   Génotype : *L. Guntheri* Nav.

3. *Campylocia* Needham et Murphy : forme la plus évoluée, ayant aussi un forceps réduit à 2 articles, mais dont l'aile s'est encore enrichie secondairement d'intercalaires géminées, parallèles aux nervures ou à leurs secteurs dans les champs R et M.

A ce groupe appartiendraient : *anceps* (génotype), *ampla*, *intercalata*, *Burmeisteri* (2) et l'espèce probablement nouvelle représentée par la larve de Colombie dont la nervation serait celle de *Guntheri* + celle de *ampla*.

Seulement, nous devons faire observer que l'évolution de ces secteurs secondaires varie suivant les espèces.

Nous essayons de le montrer dans le tableau ci-dessous en nous basant sur la nomenclature tylliardienne.

---

(1) Nous dédions ce genre à notre ami le R. P. Longin Navas.

(2) Si cette espèce n'est pas identique à *anceps*.

Intercalaires	*anceps*	*intercalata*	*ampla*
Entre R^{2b} et R^3. . .		2	
" 5 R^{2a} et R^{4a} .			2
" R^{4a} et R^{4b} . .		2	2
" R^5 et M^1. . .		2	2
" M^2 et M^{3+4}. .	2	2	2
" M^{3+4} et CU^1 .	2	2	2
" CU^1 et CU^2. .	2	1	1

L'évolution s'est donc faite de *anceps* à *ampla*. Mais, alors que toutes les ailes, dans tous les autres genres, ont un modelé bien caractérisé, *Campylocia* présenterait un trimorphisme aussi étrange !

Cela nous semble légèrement paradoxal et nous ne pensons pas que l'avenir confirme les vues de nos collègues américains.

Pour ce qui concerne les *types larvaires* correspondant chacun à des types adultes, nous avons également :

A) Le type *Euthyplocia*, avec *hecuba* ;

B) Le type *Campylocia*, avec *anceps*.

Nous les avons définis précédemment (p. 136), et nous y renvoyons le lecteur. Quant au type larvaire *Longinella*, il reste à trouver. Sous quelle forme se présentera-t-il ?

Chose intéressante à noter, — car aucun de ceux qui étudièrent les larves de ce groupe n'ont fait quelques remarques à ce sujet —, les auteurs américains déclarent que chez le genre *Campylocia* " the nymphal gills are in part preserved in the adult insects upon the sides of the abdomen, a fleshy basal portion only bearing a few filaments that contain tracheæ ".

Nous signalons le fait de cette persistance (? relative) des organes respiratoires larvaires chez l'adulte, mais nous ne pensons pas, cependant, que ce soit là un caractère générique (1).

* * *

(1) Il n'a été remarqué que chez *Campylocia ampla*.

On aura remarqué que nous avons laissé de côté *Euthyplocia sikorai*. Dans quel groupe faut-il l'inclure ?

Revenant sur ce que nous avons dit dans la première partie, nous considérons l'espèce malgache comme appartenant au groupe *anceps* ; ce serait donc une *Campylocia*. Elle en a le type larvaire comme on le peut voir en se rapportant à notre tableau des larves (p. 136).

De plus, si on envisage l'adulte, on voit comment les intercalaires primitives (celles du type *anceps* + *ampla* + *intercalata*) se sont transformées pour former une anastomose dont aucune autre aile ne saurait donner une idée approximative. Il y a là une évolution tout à fait nouvelle, que l'on pourrait, comme nous l'avons dit, comparer à celle qui permet de reconnaître une aile d'*Ephemera* et une d'*Hexagenia*. Seulement, comme nous le disions en terminant la première partie de cette étude, nous ne connaissons de l'espèce malgache que la subimago, et, personnellement, nous ne savons pas si le modelé a conservé la facture que nous montrent les ptérothèques de la larve.

Nous ne concluons donc pas davantage, nous bornant à placer, provisoirement, la vieille *Euthyplocia sikorai* VAYSS. dans le nouveau genre *Campylocia*.

* * *

Les modifications que nous venons de signaler nous obligent à apporter quelques changements dans le tableau des genres polymitarcidiens que nous avions donné (p. 123), d'autant plus que NEEDHAM et MURPHY, dans le travail précité, ont créé un genre nouveau pour une forme voisine de *Campsurus*, mais moins évoluée sous le rapport des pattes. En conséquence :

Le groupe **A** (p. 123) reste *Euthyplocia* (ETN.) NEEDH. et MURPHY.
Le groupe **AA** (p. 123) devient *Campylocia* NEEDH. et MURPHY.
Le groupe **b** (p. 123) devient *Longinella* LEST.
Le groupe **BB** (p. 124) doit être modifié comme suit :

BB. — Bifurcation, etc.

b. — 2 intercalaires, etc.

1. Pronotum annulaire, non dilaté en arrière, etc. . . . . *Asthenopus* EAT.

2. Pronotum allongé et dilaté en arrière ; pattes I pas plus longues que l'abdomen

+ Pattes I généralement aussi longues que la largeur du thorax, II et III avortées . . . . . *Campsurus* EAT.

++ Pattes I, II, III non fonctionnelles, les premières d'une longueur égale à la largeur du prothorax, les autres un peu plus courtes . . . . . *Tortopus* NEEDH. et MURPHY (1).

TABLEAU RECTIFIÉ DES GENRES ET ESPÈCES

GENRE *EUTHYPLOCIA* (EAT.) NEEDHAM & MURPHY (sensu restr.)

E. hecuba HAG., NEEDHAM et MURPHY, *Bull. Lloyd Library*, n° 24, *Ent. Ser.*, n° 4, 1924, p. 24.

LESTAGE et GROS, voir plus haut, p. 123 (2).

GENRE *LONGINELLA* gen. nov.

Longinella guntheri NAV.

Euthyplocia Guntheri NAV.

Euthyplocia Guntheri NAV., NEEDHAM et MURPHY, op. cit., p. 25.

Euthyplocia Guntheri NAV., LESTAGE et GROS, voir plus haut, p. 123.

Longinella Guntheri NAV., LESTAGE et GROS, voir plus haut, p. 157.

---

(1) La larve est inconnue, le ♂ également.

(2) Pour ne pas allonger inutilement ce tableau, nous renvoyons pour la bibiographie et la synonymie à ce que nous avons indiqué p. 121 et suivantes.

GENRE *CAMPYLOCIA* NEEDHAM & MURPHY

Campylocia anceps EAT.

Euthyplocia anceps EAT., LESTAGE et GROS voir plus haut, p. 123.

Campylocia anceps NEEDHAM et MURPHY, op. cit., p. 26, pl. III, fig. 33 (genitalia).

Campylocia intercalata BKS.

Euthyplocia intercalata BKS., LESTAGE et GROS, voir plus haut, p. 158.

Campylocia intercalata BKS., LESTAGE et GROS, voir plus haut.

Campylocia ampla NEEDHAM et MURPHY, op. cit., p. 25, pl. II, fig. 12 (ailes), pl. III, fig. 22 (rudiments trachéo-branchiaux), fig. 21 (ovaire et oviducte ♀), fig. 31 (œuf).

? **Campylocia Sikorai** VAYSS.

Euthyplocia Sikorai VAYSS., LESTAGE et GROS, voir plus haut, p. 123.

Campylocia Sikorai VAYSS., LESTAGE et GROS, voir plus haut, p. 159.

Novembre 1926.