

CONTRIBUTION  
à l'Étude des Larves des Éphéméroptères (1)

V. — Les larves à trachéo-branchies ventrales

PAR

J. A. LESTAGE

Les larves des Ephéméroptères sont choses à peu près inconnues des zoologistes, à voir le peu qu'ils en disent, les erreurs qu'ils commettent, et l'éternelle mention qu'ils font de l'unique *Cloeon* (la *Cloe* de beaucoup), sans se douter qu'à côté de ce type sans grand intérêt il y a tout un monde qui offre à leurs recherches des formations autrement variées, autrement intéressantes et surtout bien plus suggestives.

A fortiori, ignore-t-on l'existence de types qui montrent quelque chose de nouveau et même de très imprévu, quelque chose qui ne cadre plus du tout avec la vieille conception classique de l'emplacement des organes respiratoires des larves Ephéméroptériennes, des *trachéo-branchies ventrales*.

Des organes similaires étaient bien connus chez diverses larves de Trichoptères, mais ce furent surtout ceux de la larve du Planipenne *Sisyra* qui servirent de terme de comparaison quand LAUTERBORN (6) fit connaître en 1903 le type Plécoptérien inédit de *Nephelopteryx nebulosa* qui avait des trachéo-branchies coxales (8). Depuis (15), la chose est devenue banale dans ce groupe, car on a signalé maintes autres larves de *Perlaria* qui présentaient cette néoformation apparue plusieurs fois au cours de l'évolution (8, 15). L'inédit fut de découvrir les types archaïques qui possédaient des trachéo-branchies là où précisément on les trouvait chez les larves des Ephéméroptères, type branchiopneustique par excellence, le long des côtés de l'abdomen, comme chez les *Eusthenioidea* (16).

(1) Les quatre premières parties ont paru dans les *Annales de Biologie lacustre*.

Les initiés à l'Ephéméroptérologie admettaient trois grands groupes de larves au point de vue de l'emplacement des trachéo-branchies :

1. celui ayant ces organes étalés latéralement au corps le long de l'abdomen. C'est le type primitif que nous montre *Paraleptophlebia*.

2. celui ayant ces organes encore insérés latéralement sur le côté de l'abdomen, mais ployés secondairement sur les tergites par suite d'une écologie spécialisée. Exemple *Ephemera*.

3. celui ayant ces organes remontés définitivement sur les tergites, et offrant, du fait de nécessités écologiques, des complications multiples pouvant aller de la simple imbrication (*Ephemerella*) à l'élytroïdisation (*Brachycercus*, olim *Cœnis*), pour aboutir à la formation du bouclier thoraco-abdominal de *Prosopistoma* et de *Baetisca*.

Nous pouvons ajouter actuellement un quatrième groupe, celui qui a des trachéo-branchies ventrales.

A vrai dire, ceci n'est pas tout à fait une nouveauté. On connaissait des Ecdyonuridés dont la première paire des lamelles avait pris un accroissement à direction ventrale assez grand que pour former une ventouse (*Iron* et *Rhithrogena*). On avait signalé des Siphonuridés qui possédaient de riches houppes trachéennes à la base des maxilles et des pattes antérieures (*Isonychia*, olim *Chirotonetes* = *Jolia*). Certains savaient que les *Oligoneuriella rhenana* montraient, en plus des "barbiches" maxillaires, le renversement presque ventral déjà de la première paire des cupules branchiales, néoformations qui semblent bien être l'apanage des Oligoneuriidiens, car je les ai trouvées chez la larve congolaise d'*Elassoneuria trimeniana* (7), et ULMER (17) chez la larve néotropicalique de *Noya* (= *Lachlania pallipes*).

Rien de tout cela, pourtant, ne se peut comparer à ce que nous montre la larve, incomparable curiosité scientifique, découverte dans la Volga par BEHNING et étudiée par ULMER (18).

Cet extraordinaire animal a une tête trois fois plus large que longue, de gros yeux dorsaux, en avant de chacun desquels est implanté un bizarre appendice bipartite, couvert d'épines brunes en dessus, de longues soies jaunes sur les côtés, nu en dessous. Des appendices identiques existent aux angles antérieurs du pronotum et du mésonotum. Les pièces buccales paraissent assez réduites, mais les palpes sont, par contre, fort développés. Les pattes sont très curieuses : les antérieures, par rapport aux autres, sont grêles, quasi nues, et, en position normale, elles font l'effet de palpes supplémentaires ; les pattes médianes et postérieures sont très grandes, très robustes, les postérieures beaucoup plus encore, mais chaque paire est bien différente ; les médianes ont un fémur assez

petit et élargi, un tibia deux fois plus long et terminé par une apophyse interne aiguë et fort longue ; pas de tarsi différenciés, mais une pièce unique, solide, pointue, épineuse ; les pattes postérieures sont formidables, avec un fémur énorme, un tibia excessivement court, un tarse tout d'une pièce dont la longueur égale celle de tout le restant de la patte (tibia + fémur + trochanter + hanche) ; ces dernières pattes sont droites ; les médianes sont arquées ; toutes les trois paires n'ont absolument plus d'ongles, chose inconnue à ce jour.

Les uromères ont une conformation inédite aussi ; les premiers semblent comme télescopés, puis les suivants s'allongent progressivement.

Les cerques sont bien développés, frangés en dedans ; le cercode est présent, plus grêle et plus court que les cerques chez le mâle, aussi long qu'eux chez la femelle.

Tout n'est que poils chez cet animal déjà si curieux, et je n'ai encore jamais vu une vestiture aussi riche, aussi dense, que celle qui se trouve sur les côtés de l'abdomen.

Les trachéo-branchies sont placées sous les sept premiers sternites abdominaux ; la première paire est simple, c'est-à-dire composée d'une unique lamelle lancéolée beaucoup plus longue que large, garnie d'une frange de soies continues sur les deux côtés, se rejoignant à l'apex de l'organe qui est acuminé, et plus longues que la largeur de la lamelle. Les paires suivantes sont composées de deux lamelles moins longues que celle de la première paire, mais semblables à elle, et aussi richement frangées ; la septième paire est la plus petite.

Si nous recherchons quel groupe, parmi les larves connues, nous offre un type trachéo-branchial rappelant celui de cet hôte de la Volga, nous ne voyons que les Ephéméroïdes qui puissent servir de base de comparaison. Mais il serait fort intéressant de savoir, en même temps que la réalité de ces analogies, si les trachéo-branchies ont la simplicité de celles des Ephéméroïdes les plus généralisés, les Potamanthidiens, ou la complexité de celles des types plus spécialisés.

Chez les Ephéméroïdes, à part les Potamanthidiens, les lamelles sont bien encore insérées latéralement, mais elles se sont secondairement ployées sur les tergites, ce qui a facilité l'œcologie très spéciale de ces animaux hypogés.

Chez la larve de la Volga, les lamelles ont tout à fait reculé sous le ventre ; elles se sont aussi secondairement ployées sous les sternites et incurvées en arrière.

Il serait bien intéressant de savoir quel est le genre de vie de l'animal, surtout si l'on rapproche de cette extraordinaire morphologie, celle, non

moins extraordinaire, des pattes dont les fémurs médians et postérieurs rappellent ceux des Ecdyonuridiens avec leur pilosité formidable, mais sans les ongles qui favorisent l'accrochage chez les types adaptés à la vie rhéophile. Je ne puis, en effet, croire, comme le disent HUBAULT (4) et POPOVICI-BAZANOSANU (14), que tout soit faux dans l'hypothèse des organes adhésifs permettant aux êtres lotiques de se maintenir dans les biotopes tourmentés.

ULMER, qui connaît bien tout ce qui concerne les Ephéméroptères, n'a rien trouvé de plus significatif, pour expliquer les organes respiratoires de la larve de la Volga, que de les comparer à ceux des *Branchipus*, et cette seule comparaison vaudrait une étude fouillée de la morphologie interne et externe de cet animal qui est arrivé dans l'évolution à ressembler sous ce rapport à un Phyllopode.

A quel groupe appartient la larve russe ? L'analyse critique de divers caractères a conduit ULMER à la rapprocher des Oligoneuriidiens. Il est vrai que cette constatation a surtout pour fondement ce que les ptérothèques montrent comme nervation générale. Seules, des nervures apparaissent, dans lesquelles le savant spécialiste trouve une Costale, une nervure fourchue à la moitié de son parcours (= le Secteur de la Radiale), une nervure (= la Médiane) à naissance commune avec une suivante aussi longue (= Cubitale ou ? Médiane), et deux autres nervures à origine commune (= Anales, ou Médiane et Anale). Cela rappelle assez bien ce que NEEDHAM et MURPHY (13) ont figuré pour *Lachlania pallipes*. Seulement celle-ci a une larve typiquement Oligoneuriidienne, et ce n'est certes pas le cas pour la larve de la Volga ; ULMER avoue qu'elle montre des genitalia de Polymitarcidien.

Il n'y a aucune erreur à reconnaître que cet animal, par le mélange de tous ces caractères, est un type très spécial, tout à fait neuf, et anormalement Ephéméroptérien par son ensemble. Il n'est pas possible de le caser dans aucun des groupes connus. Aussi, en l'honneur de BEHNING qui l'a capturé et de ULMER qui l'a signalé, je lui donnerai le nom de *Behningia Ulmeri* nov. gen. et nov. sp.

\*  
\*

Un deuxième type larvaire non moins intéressant est celui que l'Expédition BRADLEY a découvert au Chili et que NEEDHAM et MURPHY (13), qui l'ont trop brièvement étudié, ont attribué dubitativement au genre *Metamonius*.

A cause précisément de son caractère monotypique, le genre *Metamonius* était pour ainsi dire condamné à recevoir toutes les larves découvertes

dans ce pays, à commencer par celle, toujours inédite, signalée voici longtemps par EATON (1) dans sa monographie. Il est vrai que cette localisation m'est personnelle (9), mais je la crois mieux fondée que celle de LAMEERE (5) qui y voyait un *Metretropus*. D'abord, la faune néotro-pique ne renferme encore aucun Amétropidien ; ensuite, ESBEN PETERSEN (2) a fait connaître la larve de *Metretropus* et elle n'a absolument rien de particulier.

La larve chilienne de BRADLEY n'a aucun rapport avec celle de EATON, mais, comme cette dernière, elle est extraordinaire.

De prime d'abord, elle semble avoir aussi un certain air d'Oligoneu-riidien avec sa grosse tête très arrondie, saillante en dôme et biseauté en avant, avec ses gros yeux dorsaux, ses apophyses abdominales. Mais quelles pattes curieuses évoquant celles de certains Coléoptères Catopi-niens (3) par les épines disposées en séries parallèles qui s'étagent sur les fémurs ! Signalons aussi les séries d'épines qui garnissent le dessus des apophyses abdominales. Le dernier article des palpes maxillaires et labiaux évoque l'idée d'une brosse très poilue. Quant aux organes respiratoires, leur morphologie est déconcertante, comme leur emplace-ment. Il y en a sur toute la face ventrale céphalo-thoracique ; il n'y en a plus du tout sur l'abdomen.

Nous trouvons en effet :

1) deux paires de longs cœcums tubuleux à la base du stipe des maxilles, ce qui rappelle les appendices analogues des larves Oligo-neuriidiennes, mais ne se peut comparer aux riches houppes que pos-sèdent toutes les larves de ce groupe actuellement connues ;

2) une paire de cœcums semblables situés à la base du labium, ce que nous connaissons chez des Plécoptères (8), mais ce qui est une nouveauté chez les Ephéméroptères ;

3) une paire de petits cœcums à la base des hanches antérieures, rappelant les trachéo-branchies coxales de certains autres Plécoptères (18), et aussi celles des *Isnychia*, mais non comparables aux houppes plantureuses de celles-ci ;

4) un gros cœcum au milieu du prosternum, du mésosternum, du métasternum, chose inédite chez les Ephéméroptères.

Comme je le disais plus haut, c'est, sur l'abdomen, la disparition totale, absolue, définitive, de tout organe respiratoire, précisément là où il s'en trouve normalement partout ailleurs chez les Ephéméroptères.

Quelle intéressante étude anatomique fournirait l'étrange animal !

On ne saurait absolument pas douter de l'absence des susdits organes sur l'abdomen, car les auteurs ont examiné deux larves, et il serait plus

qu'étrange que toutes les deux eussent perdu toutes leurs trachéo-bran-  
chies, et que NEEDHAM et MURPHY n'y eussent rien vu.

A quel groupe appartient l'animal inconnu ?

Etudiant ce qu'il apparaît de la nervation future dans les ptérothèques  
de la vieille larve, les deux auteurs américains opinent pour le groupe  
des *Metamonius*. C'était fatal !!

Evidemment ce rudiment de nervation a un modelé de Siphonuri-  
dien, mais il me paraît trop spécial pour être celui que nous connaissons  
chez *Metamonius*.

*Metamonius* est encore archaïque ; la cubitale antérieure est longue ;  
ses rameaux ne sont que des nervures simples ; la deuxième cubitale est  
droite et allongée, de même que la première anale.

La nervation de la nouvelle larve montre une CU<sup>1</sup> plutôt courte avec  
des rameaux fourchus comme on en voit chez *Coloburiscus* ; CU<sup>2</sup> et A<sup>1</sup>  
offrent la courbure caractéristique des *Isonychia*, des *Coloburiscus* et...  
des Leptophlébiidiens. C'est donc un Siphonurien spécialisé, ayant  
des traits d'*Isonychia*, mais d'autres qui lui sont propres, et sa larve lui  
est particulière. Ce n'est pas celle d'un *Metamonius*, et, par conséquent,  
pas celle de *M. anceps*, mais d'un genre bien nouveau. Lequel ?

J'ai passé en revue tous ceux qui existent dans la faune néotropique,  
dont plusieurs doivent certainement se trouver au Chili. Cette incursion  
m'a fait regretter qu'un homme comme le Dr PORTER n'ait pu trouver  
personne dans son entourage pour consacrer à ce groupe passionnant un  
peu de l'enthousiasme qui animait plusieurs de ses collaborateurs pour  
l'étude ou la recherche des représentants d'autres groupes. Et ce serait  
pourtant œuvre fort utile, ne serait-ce que pour savoir quelles affinités  
plus grandes existent entre la faune Ephéméroptérienne chilienne et  
celle de l'Australie.

Si je n'ai rien trouvé qui puisse me permettre de localiser cette larve  
dans un groupe déjà connu, j'ai pu constater que les auteurs américains  
ont omis de mentionner le genre *Bruchella* créé par le P. NAVAS  
(11) pour un Baétidien argentin qui a des ailes de *Baetis* mais  
dépourvues de toute intercalaire. Il a cela de commun avec le nouveau  
genre *Baetodes* de NEEDHAM et MURPHY, mais il en diffère par un  
caractère jusqu'ici spécial aux *Cloeon* et genres dérivés, la disparition  
des ailes inférieures.

Il y a lieu d'ajouter, aux énumérations des deux auteurs américains,  
le genre *Noyopsis*, créé aussi par le P. NAVAS pour un Oligoneuriidien  
de Costa-Rica (12), et une nouvelle *Atalophlebia*, *A. Brieni* LEST.,

découverte au Brésil par M. BRIEN, professeur à l'Université de Bruxelles, lors du voyage dans ce pays de la Mission Jean MASSART.

Puisque nul groupe connu ne peut englober la nouvelle larve chilienne, pas même *Metamonius* pour les raisons énumérées plus haut, je la dédierai donc à ceux qui nous ont fait connaître ce type qui bouleverse toutes les données acquises sur le comportement des trachéo-branchies des Ephéméroptères, sous le nom de *Murphyella Needhami* nov. gen. et nov. sp.

\*  
\* \*

A ceux qui pourraient me reprocher de " baptiser " des Ephéméroptères au stade larvaire, je répondrai, d'abord en leur montrant ce qu'ont fait précisément NEEDHAM et MURPHY (13); ensuite je leur répèterai cette phrase si juste de LAMEERE (5): " Pour découvrir la classification des Ephémères, nous devons utiliser tous les caractères dont nous disposons, aussi bien ceux des adultes que ceux des larves en mettant en harmonie les uns et les autres... ".

Etant admis, ce dont tout le monde doit convenir, que ces types larvaires sont inédits, inédits doivent être les adultes dont ils sont la forme initiale. Ne tenir compte que des adultes dans une étude taxonomique est une erreur scientifique.

## BIBLIOGRAPHIE

1. EATON (1883-88). — A revisional Monograph of recent Ephemeroptera. (*Trans. Linn. Soc. London, Zoology, Second Series, vol. III*).
2. ESBEN-PETERSEN (1916). — Ephemeroptera. Results. Scient. Expéd. des frères Kuznecov à l'Oural Arctique en 1909. (*Mém. Acad. Sc. Pétersbourg, XXVIII, 12*).
3. JEANNEL, R. (1925). — *Silphidae Catopinae (Coléoptères)* avec une étude phylogénétique et paléogéographique de la sous-famille. (*Arch. Zool. expériment., 1*).
4. HUBAULT (1927). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. (*Bull. Biol. France-Belgique, suppl. IX*).
5. LAMEERE, A. (1917). — Etude sur l'évolution des Ephémères. (*Bull. Soc. Zool. France, XLII*).
6. LAUTERBORN (1903). — Trakeenkiemen an den Beinen einer Perliden-Larve (*Taeniopteryx nebulosa*). (*Zool. Anz., XXVI*).

7. LESTAGE, J.A. (1916). — Contribution à la connaissance des larves des Ephémères du Congo belge. (*Rev. Zool Afric.*, IV, 3).
  8. LESTAGE, J. A. (1921). — Etudes sur la biologie des Plécoptères. II. La larve de *Nephelopteryx nebulosa* L. (*Ann. Biol. lacustre*, X).
  9. LESTAGE, J. A. (1924). — Notes sur les Ephémères de la Monographical Revision de EATON. (*Ann. Soc. Entom. Belg.*, LXV, 1924).
  10. LESTAGE, J. A. (1925). — Contribution à l'étude des larves des Ephémères. Série III : Le groupe Ephémérellidien. (*Ann. Biol. lacustre*, XIII, 3-4, 1925).
  11. NAVAS, L. (1920). — Insectos sudamericanos. (*An. Soc. Cientif. Argentin.*, XC).
  12. NAVAS, L. (1952). — Insectos de la America central. (*Broteria*, XXI).
  13. NEEDHAM et MURPHY (1924). — Neotropical Mayflies. (*Bullet. Lloyd Library*, Ent. Ser. 4).
  14. POPOVICI-BAZNOSANU, A. (1928). — Sur la prétendue adaptation morphologique des larves à la vie rhéophile. (*Bullet. Biol. France-Belgique*, LXII, 1).
  15. SMITH, L. W. (1917). — Studies of North American Plecoptera. (*Trans. Americ. Entom. Soc.*, vol. 43).
  16. TILLYARD, R. J. (1926). — The Insects of Australia and New-Zealand, Sydney. (Perlaria, p. 112).
  17. ULMER, G. (1920). — Über die Nymphen einiger exotischen Ephemeropteren. (*Festschrift für Zschokke*, 25).
  18. ULMER, G. (1924). — Eine merkwürdige Ephemeriden-Nymphe aus der Wolga. (*Arbeit. Biol. Wolga-Station*, VII, 3).
-