

Extrait des *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*

TOME XC - 1954 — XI - XII

---

# Quelques remarques sur les Archodonates

PAR

**Georges DEMOULIN (Bruxelles)**

---

IMPRIMERIE DES SCIENCES, s. a.  
75, Avenue Emile de Beco  
BRUXELLES

## Quelques remarques sur les Archodonates

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

L'ordre des Archodonates a été créé en 1932 par A.V. MARTYNOV pour y placer la famille des *Palaeothemidae*, basée sur une seule espèce du Permien supérieur d'Iva Gora, sur la rivière Sojana (prov. d'Arkhangelsk): *Palaeothemis libelluloides* MARTYNOV. En 1935, le nom générique, préoccupé, a été changé par son auteur en *Permothemis*, la famille s'appelant désormais *Permothemidae*. L'insecte n'était connu que par une aile supposée être mésothoracique.

Arguant de la présence d'une ébauche de pseudonodus, et de celle d'un ptérostigma, le savant paléontologue russe considérait *Permothemis* comme un premier essai d'acquisition du type Odonate, issu d'un ancêtre commun aux Libellules actuelles. D'où le nom donné à l'ordre créé par A.V. MARTYNOV pour sa forme permienne.

En 1937 cependant, G. ZALESKY, décrivant *Ideliella decora*, forme affine découverte dans le Permien supérieur de Tikhye Gory sur la rivière Kama, a montré que *Permothemis libelluloides* ne possédait pas de nodus, celui décrit par A.V. MARTYNOV n'étant qu'un artefact. G. ZALESKY a essayé à cette occasion de mettre en évidence certaines similitudes de structure des Archodonates avec les Mégaséoptères, et plus spécialement avec les Protohyménoptères.

Un an plus tard, A.V. MARTYNOV a rapproché de *Permothemis* non seulement *Ideliella*, mais aussi *Kansasia pulchra* TILLYARD, du Permien inférieur d'Elmo (Kansas), forme que son auteur avait placée (1937) dans les Paléodictyoptères *Spilapteridae*. A.V. MARTYNOV a également inclus à cette occasion dans les Archodonates *Permoneura lameerei* CARPENTER, du Permien d'Elmo. J'en reparlerai plus loin. Ces différentes espèces ne sont con-

nues que par des ailes isolées, toujours considérées comme méta-thoraciques.

C'est à l'occasion de la description de *Permothemia caudata*, du Permien supérieur de Tshekarda, que B.B. ROHDENDORF a quelque peu révolutionné nos idées sur les Archodonates. Il a en effet montré que ces insectes étaient diptères, dépourvus entièrement d'ailes postérieures, avec un mésothorax fort développé aux dépens du segment thoracique suivant. L'abdomen, constitué de dix segments, portait une paire de longs cerques multiarticulés. Il y avait en outre, dépendant probablement du onzième tergite abdominal, un court appendice conique, sans doute homologuable à un paracercue (ébauche ou reste?). Le prothorax était également bien développé. On ne sait rien de la tête ni des pattes.

B.B. ROHDENDORF a montré que l'aile des Archodonates présentait certains points communs avec celle des Mégaséoptères aussi bien qu'avec celle des Ephéméroptères. Mais il ajoute que les Mégaséoptères possédaient des ailes postérieures aussi développées que les antérieures; quant aux Ephéméroptères, ils n'ont présenté une atrophie complète de l'aile métathoracique qu'à partir du Tertiaire. L'auteur reste assez indécis sur les affinités des Archodonates.

En 1949, R. JEANNEL, qui ne cite que *Permothemis*, *Kansasia* et *Permoneura*, n'est pas plus affirmatif. Quant à D. LAURENTIAUX (1953), qui rejette *Permoneura* des Archodonates, il considère cet ordre d'insectes comme constitué de Paléodictyoptères fort spécialisés mais n'émet aucune hypothèse sur les affinités proches du groupe. Notons que cet auteur, sans le dire explicitement, semble admettre chez les Archodonates la disparition des ailes antérieures, avec acquisition par conséquent d'un mode de locomotion aérienne qui n'a été réalisé — et encore imparfaitement — que par les Strepsiptères, Hyménoptéroïdes (?) connus seulement à partir du Tertiaire.

Entretemps, en 1951, un dernier Archodonate a été décrit du Permien supérieur de la rivière Barda, dans les Monts Ourals: *Uralothemis bellus* ZALESSKY.

On voit que les interprétations tant systématiques que phylogéniques sont encore fort confuses. Avant de tenter de les préciser, il est indispensable de souligner un premier point d'ordre morphologique: la stabilité du plan général de nervation (exception faite toutefois pour *Permoneura* que, pour cette raison et

aussi à cause de sa taille comparativement beaucoup plus grande, je rejette, avec D. LAURENTIAUX, des *Archodonata*). En outre, étant donné tout ce que l'étude de l'évolution de l'aile dans les divers ordres de Ptérygotes nous a appris, je crois pouvoir admettre que la similitude de coupe de l'aile antérieure chez les divers Archodonates postule la similitude également de morphologie de l'aile postérieure: c'est-à-dire, ici, sa disparition. De la même façon, j'admets chez tous les Archodonates connus la prédominance de développement du mésothorax au détriment du méta-thorax. Quant à l'abdomen et ses appendices, il semble vraisemblable qu'ils ne devaient guère différer d'un genre à l'autre. B.B. ROHDENDORF (*loc. cit.*) déjà a admis l'identité des grandes lignes de structure chez tous les Archodonates.

Il reste cependant, au sujet de cette coupe systématique, un point très important, sur lequel je ne puis me montrer d'accord avec les auteurs qui ont traité de ces insectes: l'identification des différentes nervures longitudinales de l'aile antérieure.

#### LA NERVATION DES *Archodonata*.

Sur l'aile mésothoracique des Archodonates, je vois d'abord, à partir du bord antérieur, trois nervures parallèles: C, SC et R<sup>1</sup>; indépendamment de la présence éventuelle, entre ces nervures, de quelques nervures transverses éparses sur la longueur de l'aile, il y en a quelques apicales incluses dans un ptérostigma plus ou moins bien développé. De la base de l'aile (apparemment) naît ensuite une nervure basse; R<sup>s</sup>. A peu près à son tiers basal, elle se divise en deux branches. La postérieure, qui la prolonge directement, bifurque en un point situé au deuxième tiers de sa longueur ou un peu plus loin. Ses deux rameaux, que j'homologue à R<sup>4</sup> et R<sup>5</sup>, sont parfois fourchus; parfois aussi, ils encadrent une marginale, haute, qui est une vraie intercalaire (IR<sup>4</sup>). La branche antérieure de R<sup>s</sup> s'écarte d'abord assez brusquement de R<sup>4+5</sup>, et donne d'abord naissance à une nervure haute, intercalaire (IR<sup>3</sup>), parfois courtement bi- au trifide à son extrémité. Cette branche antérieure, que je puis maintenant homologuer à R<sup>2+3</sup>, se redresse encore plus, mais s'incurve ensuite rapidement, de façon à s'étendre parallèlement à R<sup>1</sup>. A son point d'inflexion, elle est unie à R<sup>1</sup> par une transverse récurrente (que les auteurs classiques prennent pour la base de R<sup>s</sup>). A peu près au même niveau que R<sup>4+5</sup>,

$R^{2+3}$  bifurque. Le rameau antérieur,  $R^2$ , est parallèle à  $R^1$ , et peut présenter à son extrémité distale une courte bi- ou trifurcation. Le rameau postérieur, plus ou moins parallèle à  $IR^3$ , peut également être courtement bi- ou trifurqué distalement. Il y a parfois, entre les deux rameaux, une nervure haute, intercalaire:  $IR^2$ . De la base de l'aile naît ensuite une nervure (M) qui se divise immédiatement en une branche haute (MA) et une branche basse (MP). MA, qui court parallèlement à  $R^5$ , porte de 1 à 4 rameaux dirigés obliquement vers l'arrière. MP comprend essentiellement une nervure antérieure basse (concave), pouvant être distalement bi- ou trifurquée. Non loin de son origine, MP donne naissance, vers l'arrière, à un ensemble ramifié sur l'identité duquel je reviendrai bientôt. De la base de l'aile, derrière M, naît une nervure basse distalement bi- ou trifide; comme elle est la première nervure basse après MP, je ne puis y voir que CUP. Derrière elle vient  $A^1$ , nervure haute portant apicalement de 1 à 4 nervules postérieures (bi- à quadrifurcation). Elle est suivie par  $A^2$ , courte nervure simple ou apicalement bifide. J'en reviens maintenant à l'ensemble ramifié qui naît de la base de MP. Il consiste en une nervure haute divisée en deux ou trois branches principales elles-mêmes plus ou moins dichotomisées. Située entre MP et CUP, nervures basses, et étant elle-même haute, cette nervure ne peut être que CUA, et on doit admettre qu'elle est à sa base fusionnée avec M-MP. Cette homologation est d'ailleurs confirmée par la structure nervuraire de l'aile de *Uralothemis bellus* ZALESKY: on y voit effectivement la MP simple naissant banalement de MA, et entièrement indépendante de CUA.

Cette interprétation nouvelle de la nervation des Archodonates nous permet de reviser les opinions émises sur la position systématique à assigner à ces insectes.

#### POSITION SYSTÉMATIQUE DES *Archodonata*.

Cette façon différente de déchiffrer la nervation des Archodonates a pour avantage d'apporter un argument supplémentaire à la thèse de B.B. ROHDENDORF (*loc. cit.*), selon laquelle ces insectes permien présentait déjà un mode d'évolution annonçant celui que, au Tertiaire seulement, allaient manifester les Ephémères.

J'irai même plus loin. Certaines similitudes dans le processus évolutif ne s'expliquent, à mon avis, que par une communauté du

patrimoine phylétique. Les Archodonates, par le nombre de leurs nervures et les rapports que celles-ci présentent, sont proches des Ephéméroptères, et je crois pouvoir admettre que les uns et les autres sont issus d'un même ancêtre paléodictyoptérien encore inconnu (ou tout au moins encore insoupçonné). En pratique, en présence d'ailes isolées, on séparera les deux groupes systématiques comme suit :

a. — Aile (antérieure) dépourvue de « costal brace » ou de nervure humérale ; MA indépendante de R<sup>s</sup> ; MP et CUA généralement fusionnées à la base.

#### ARCHODONATA.

b. — Aile pourvue en principe d'un « costal brace » ou d'une nervure humérale ; MA anastomosée à sa base avec R ou R<sup>s</sup> ; MP indépendante du CUA.

#### EPHEMEROPTERA.

Sans doute, il n'est pas certain que les *Protephemeroidea* sont pourvus d'un « costal brace ». On ne peut non plus oublier les *Lithoneuridae*, dont l'aile postérieure — mis à part l'anastomose basilaire R<sup>s</sup>-MA — rappellerait, par le tracé de MP-CUA et l'absence de « costal brace », l'aile mésothoracique des Archodonates. Telle quelle cependant, la clé ici proposée peut rendre service.

C'est en tout cas en m'appuyant sur ses données que je vais tenter maintenant de résoudre le problème de la position systématique exacte d'un Paléoptère du Permien inférieur d'Elmo, qui a provoqué déjà bien des controverses. Je veux parler de *Doter minor* SELLARDS, 1907.

#### POSITION SYSTÉMATIQUE DU GENRE *Doter* SELLARDS.

Cet insecte a d'abord été placé, par son auteur, à proximité des *Protephemeroidea*. Mais, en 1919, A. HANDLIRSCH l'a transféré dans les Paléodictyoptères. Toutefois, en 1936, R.J. TILLYARD l'a réintégré dans les Ephémères, mais parmi les Permoplectoptères. C'est cette dernière opinion qui a prévalu jusqu'à présent. Tout récemment cependant (1954), j'ai montré que *Doter* était tout au plus un Permoplectoptère aberrant, et je ne l'ai conservé dans ce sous-ordre qu'avec des réserves.

En effet, *Doter* serait le seul Permoplectoptère à R<sup>3</sup> simple et

non précédée d'une  $IR^2$ , à  $MP^1$  et  $IMP$  bifides, et à  $CUA$  simple. Notons qu'en outre on n'a pas observé chez *Doter* le « costal brace » et l'anastomose basilaire  $R^3-MA$  bien connus chez les authentiques Permoplectoptères. Nous savons déjà que ce genre ne peut être placé non plus dans les *Protephemeroidea*.

L'inclusion de *Doter* parmi les Ephéméroptères repose uniquement sur les données originales de E. SELLARDS (*loc. cit.*). Celui-ci a figuré une paire d'ailes encore attachées à un fragment de tho-

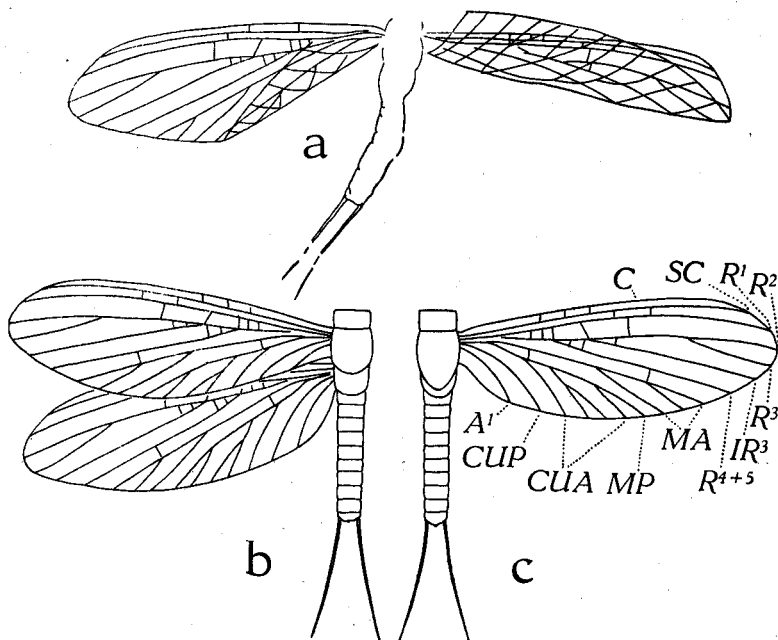


FIG. 1. — *Doter minor* SELLARDS.

- a) Holotype imago d'après E.H. SELLARDS, 1907); gr. : x 6.  
 b) Reconstitution comme Ephéméroptère (?) Permoplectoptère (Original).  
 c) Reconstitution comme Archodonate (Original).  
 N.B. — On ne connaît rien de la tête ni des pattes.

rax, que prolonge un abdomen seulement silhouetté et pourvu de cerques latéraux assez longs. Influencé par la découverte sensationnelle d'Ephémères permien, E. SELLARDS ne pouvait qu'être porté à intégrer dans cet ordre l'insecte incomplet qu'il avait sous les yeux. Autrement dit, il devait homologuer la seule paire d'ailes préservée à des structures métathoraciques. Pareille interprétation (fig. 1b) n'est cependant nullement inattaquable.

Rien en effet, dans la figure originale (reprise dans ma figure 1a) ne nous interdit de supposer qu'il s'agit d'ailes antérieures, articulées sur un mésothorax développé aux dépens d'un métathorax réduit fortement. Nous nous trouvons alors devant un insecte dont l'aspect général (fig. 1c) rappelle étrangement celui des Archodonates. On admettra que, si la nervation alaire de *Doter* se conforme au plan général de celle des Archodonates, rien ne nous empêchera de déplacer l'insecte d'Elmo dans ce groupe systématique.

En fait, *Doter* se rapproche déjà des Archodonates par les caractères qui justement s'opposent à son inclusion parmi les Permolectoptères. Un point reste cependant à préciser. Dans mon travail de 1954, j'ai admis que la MP de *Doter* était classiquement constituée de MP<sup>1</sup>, IMP et MP<sup>2</sup>, les deux premières branches étant distalement bifides. Les deux nervures suivantes (et dernières), je les prenais pour CUA et CUP. Mais pareille interprétation se justifiait avant tout par le désir, faute de données concrètes, de retrouver chez *Doter* le plan classique de nervation des Ephéméroptères. Puisque rien n'est connu de la position haute ou basse de ces deux dernières nervures, rien ne nous empêche d'y voir en fait CUP et A<sup>1</sup>. La nervure pluriramifiée qui les précède ne peut ainsi être qu'un complexe MP-CUA tel qu'on le connaît justement chez les Archodonates. J'homologuerais alors comme MP ce que je croyais auparavant être MP<sup>1</sup> (apicalement bifide). Les prétendues « IMP » et « MP<sup>2</sup> » seraient des branches de CUA. On objectera que la première branche (l'ex-« IMP ») ne peut naître de MP, mais devrait avoir une base commune avec l'ex-« MP<sup>2</sup> » comme c'est le cas chez *Permothemis*, *Ideliella*, etc... Mais cette objection tombe d'elle-même si l'on veut noter que, chez *Permothemia caudata* ROHDENDORF, le spécimen typique montre une aile antérieure à CUA naissant anormalement de MP. Cette anomalie doit être assez fréquente (on rencontre des cas analogues chez les vrais Ephéméroptères), et ne peut s'opposer à l'interprétation que je propose de la nervation de *Doter minor*. J'ajoute que l'on retrouve chez *Doter* la nervure transverse récurrente qui unit R<sup>2+3</sup> à R<sup>1</sup>; mais ici, elle est située au niveau du point d'origine de IR<sup>3</sup>, c'est-à-dire un peu moins distalement que chez les Archodonates classiques.

Je ne vois donc plus d'obstacle à l'inclusion de *Doter* dans les Archodonata. Notons cependant que *Doter* constitue, dans l'ordre



où je le place, une forme relativement simple. Il n'y a pas de ptérostigma. Les nervures principales et leurs branches sont relativement peu bifurquées distalement : ce n'est en fait le cas seulement que de MP et CUA. Il y a à cela au moins deux explications, qui, d'ailleurs ne s'excluent pas. Tout d'abord, il n'est pas douteux que les multiples bifurcations présentées par les nervures des formes russes sont dues à une spécialisation. Ces formes sont d'ailleurs les plus récentes (Permien supérieur). Celles du Kansas, plus anciennes (Permien inférieur) peuvent être moins compliquées. *Kansasia* est à ce sujet démonstratif avec son secteur radial constitué uniquement de nervures non bifurquées. Une autre explication du peu de complication nervurale de *Doter* peut se tirer, je pense, de son envergure relativement plus faible que celle des autres Archodonates : petite taille et simplicité de nervation vont souvent de pair.

Pour rendre cette note aussi complète que possible, j'essaierai maintenant d'établir les rapports systématiques des différentes formes d'Archodonates. Je les synthétiserai dans le tableau suivant, après avoir observé que les différences relevables entre les genres *Permothemia* ROHDENDORF (1940) et *Uralothemis* ZALESKY (1951) me paraissent être seulement des variations interspécifiques, voire individuelles.

#### CLÉ DES Archodonata.

- A. — Aile dépourvue de ptérostigma ; pas de IR<sup>2</sup> ; R<sup>4+5</sup> simple ; une nervure transverse oblique unissant R<sup>1</sup> à R<sup>2+3</sup> au point d'origine de IR<sup>3</sup>.

##### *DOTERIDAE* HANDLIIRSCH, 1919.

Un seul genre : *Doter* SELLARDS, 1907.

Une seule espèce : *D. minor* SELLARDS, 1907.

- AA. — Aile pourvue d'un ptérostigma costo-subcostal ; R<sup>4</sup> distincte de R<sup>5</sup> ; nervure transverse unissant R<sup>1</sup> à R<sup>2+3</sup> au-delà de l'origine de IR<sup>3</sup> et au niveau d'une inflexion brusque de R<sup>2+3</sup>.
- B. — Branches de R<sup>3</sup> ne présentant pas de petites bifurcations distales ; pas de IR<sup>4</sup> ; R<sup>5</sup> non unie près de sa base à MA, celle-ci plurifurquée-pectinée.

##### *KANSASIIDAE* fam. nov.

Un seul genre : *Kansasia* TILLYARD, 1937.

Une seule espèce : *K. pulchra* TILLYARD, 1937.

BB. — Branches de R<sup>8</sup> présentant de petites bifurcations plus ou moins bien développées ; R<sup>5</sup> unie près de sa base à MA par une transverse.

PERMOTHEMIDAE MARTYNOV, 1937.

a) Pas de IR<sup>2</sup> ni de IR<sup>4</sup> ; MA bifide.

*Ideliella* ZALESSKY, 1937.

Une seule espèce : *I. decora* ZALESSKY, 1937.

aa) IR<sup>2</sup> présente ; MA plurifide.

b) Pas de IR<sup>4</sup> ; A<sup>1</sup> simple ou courtement bifide.

*Permothemia* ROHDENDORF, 1940.

(= *Uralothemis* ZALESSKY, 1951.)

1. MA trois fois divisé ; branche postérieure de CUA à trois rameaux distaux ; A<sup>1</sup> simple.

*P. bella* (ZALESSKY, 1951).

2. MA quatre fois divisée ; branche postérieure de CUA à quatre rameaux distaux ; A<sup>1</sup> courtement bifide.

*P. caudata* ROHDENDORF, 1940.

bb) IR<sup>4</sup> présente ; A<sup>1</sup> plurifide.

*Permothemis* MARTYNOV, 1935.

Une seule espèce : *P. libelluloides* MARTYNOV, 1932.

\*\*

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- DEMOULIN, G., 1954. — *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes*. (Volume jubilaire V. Van Straelen, I, p. 549.)
- HANDLIRSCH, A., 1919. — *Revision der paläozoischen Insekten*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw., XCVI, p. 511.)
- JEANNEL, R., 1949. — *Les Insectes. Classification et Phylogénie. Les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie* (in GRASSÉ, P.P., *Traité de Zoologie*, IX, Paris.)
- LAURENTIAUX, D., 1953. — *Classe des Insectes* (in PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, Paris, III, p. 397.)
- MARTYNOV, A.V., 1932. — *New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their evolution*. (Trav. Inst. paléo-zool. Acad. Sci. URSS, I, p. 1.)
- , 1938. — *Etudes sur l'Histoire géologique et de Phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota). Palaeoptera et Neoptera-Polyneoptera* (en russe). (Trav. Inst. Pal. Acad. Sc. URSS, VII, 4.)
- ROHDENDORF, B.B., 1940. — *Body structure of Archodonata and position*

- of this order in the system of Palaeoptera. (C. R. Acad. Sc. URSS, XXVI, 1, p. 108.)
- SELLARDS, E.H., 1907. — *Types of Permian Insects. II.* (Amer Journ. Sc., XXIII, p. 345.)
- TILLYARD, R.J., 1936. — *Kansas Permian Insects. XVI. The Order Plecoptera (contd) : the family Doteridae, with a note on the affinities of the order Protohymenoptera.* (Amer. Journ. Sc., (5), XXXII, p. 435.)
- , 1937. — *Kansas Permian Insects. XVII. The order Megasecoptera and additions to the Palaeodictyoptera, Odonata, Protoperlaria, Copeognatha and Neuroptera.* (Loc. cit., XXXIII, p. 81.)
- ZALESSKY, G., 1937. — *Nouveaux représentants des Protohyménoptères et des Archodonates provenant du terrain permien du bassin de la rivière Kama et leurs liens de parenté.* (Ann. Soc. Ent. France, CVI, p. 101.)
- , 1951. — *Un nouveau représentant des Archodonates (en russe).* (C.R. Acad. Sc. URSS, (N.S.), LXXXI, 2, p. 269.)

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

#### ADDENDUM.

Le manuscrit de cette note était terminé, quand j'ai eu connaissance de la description, par H. BOLTON (1), d'un fragment d'aile provenant des British Coal Measures : *Rectineura lineata*. D'après cet auteur, l'insecte, de position systématique incertaine, présentait des traits paléodictyoptériens. Mais le tracé des deux seules nervures bien nettement conservées sur le fossile était tellement original que l'on ne pouvait placer l'insecte dans aucune famille connue.

En effet, si l'on examine la figure donnée par H. BOLTON (*loc. cit.*, fig. 3), on trouve, en partant du bord postérieur, et après un minime fragment distal d'une nervure courbe que j'homologue à CUP, une nervure plurifide dont le tracé est entièrement superposable à celui du complexe MP-CUA de *Doter minor* SELLARDS. Vient ensuite une longue nervure donnant naissance vers l'arrière à quatre branches sigmoïdales, et comparable à la MA de *Kansasia pulchra* TILLYARD ou à celle de *Permothemia caudata* ROHDENDORF. C'est donc à CUA-MP et MA que j'homologue, chez *Rectineura*, les deux ensembles nervuraires dont le tracé avait semblé, à bon droit, peu banal à H. BOLTON. En avant de MA, on observe ensuite une nervure trifide qui, semblablement à ce que l'on trouve chez *Permothemis libelluloides* MARTYNOV, doit

---

(1) BOLTON, H., 1934, *New Forms from the Insects fauna of the British Coal Measures.* (Quart. J. Geol. Soc. London, XC, p. 277.)

être constituée par R<sup>4</sup>, IR<sup>4</sup> et R<sup>5</sup>. Les autres nervures, plus proches du bord costal, sont mal conservées et peu propres à être identifiées avec certitude.

Malgré les lacunes dues à la mauvaise fossilisation, on peut donc admettre que *Rectineura lineata* BOLTON montre une structure nervuraire typique d'Archodonate. C'est dans cet ordre que je propose donc de le ranger. L'insecte diffère cependant des formes permienes par l'abondance des nervules transverses, par places encore organisées en archédiclyon. Il me paraît donc souhaitable de placer *Rectineura* dans une famille spéciale des *Rectineuridae*, fam. nov.

Si mon interprétation est exacte, nous nous trouvons ainsi devant un Archodonate carboniférien, c'est-à-dire bien plus ancien que tout ce que nous connaissions jusqu'à présent dans cet ordre. *Rectineura* avait-il déjà acquis le diptérisme parfait caractéristique des Archodonates permienes? Une question parmi d'autres que la découverte de spécimens plus complets pourrait seule résoudre...

---