

Contribution à l'étude des Ephéméroptères Jurassiques d'Europe Centrale

III. — Phylogénie et Zoogéographie ⁽¹⁾

par Georges DEMOULIN

Dans quelques notes récentes (1955a, b, c), j'ai tenté d'établir que les *Palingeniidae* et les *Behningiidae* d'une part, les *Oligoneuriidae* d'autre part sont issus indirectement de formes à quatre ailes subhomonomes, fort proches, voire identiques, aux *Protereismatidae*. Faute de données précises, autres que celles de la morphologie comparée, et pour la facilité du présent exposé, nous appellerons ces ancêtres « protéréismatoïdes ».

Si l'on admet cette hypothèse phylétique, une question se pose de prime abord. On sait en effet que les Palingéniides, Behningiides et Oligoneuriides actuels ont en commun la gémiation qui affecte, au moins en partie, les nervures longitudinales des ailes. Mais on ne voit pas comment des formes issues d'un même « type » ancestral peuvent présenter deux modes de gémiation différents (cfr. DEMOULIN, G., 1952, 1954). Sans doute, cette différence est en rapport avec les positions diverses que peuvent emprunter les nervures marginales, dont l'apparition me paraît en relation directe, chez les formes archaïques, avec la gémiation. Mais ce n'est là que déplacer le problème. Une explication, hypothétique à vrai dire, me semble cependant pouvoir être avancée.

Alors que, dans la lignée « palingénidienne » (cfr. DEMOULIN, G., 1954, 1955b), la gémiation nervurale a débuté dès le Permien (*Mesephemeridae*), les « oligoneuriides » ne l'ont acquise (cfr. DEMOULIN, G., 1954, 1955c) qu'au Jurassique, et encore de façon peu marquée au début (*Paedephemeridae*). C'est peut-être là que réside la cause essentielle de l'existence de deux types de

(1) Les deux premières parties de cette étude ont paru dans *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg.*, XXXI, nos 39 et 55.

gémiation chez les descendants des « Protéréismatoïdes » primitifs. Mais on saisira mieux l'influence probable de cette différence dans les temps de réalisation du groupement nervuraire, si on la met en rapport avec un autre décalage chronologique. Il s'agit des époques différentes où les deux lignées ont commencé à voir se réduire leur aile postérieure. Chez les « Oligoneuridiens », l'aile II est, dès le Jurassique (*Paedephemeridae*), déjà bien plus courte que l'antérieure; chez les « Palingénidiens », cette diminution de superficie ne débute qu'au Crétacé (*Ephemeropsidae*). Il en résulte que la gémiation des nervures longitudinales est antérieure à la réduction de l'aile II chez les « palingénidiens » et postérieure chez les « oligoneuridiens ». J'estime que ces hétérochronies ont pu être à l'origine des deux « types » de gémiation qui distinguent les deux lignées ici étudiées.

Pour que les hypothèses émises précédemment sur la filiation des diverses familles issues des « protéréismatoïdes » puissent être entièrement admises, il s'indique de les confronter avec les données de la paléogéographie. Pour ce faire, je rappellerai tout d'abord ce que l'on connaît actuellement de la répartition des familles en question.

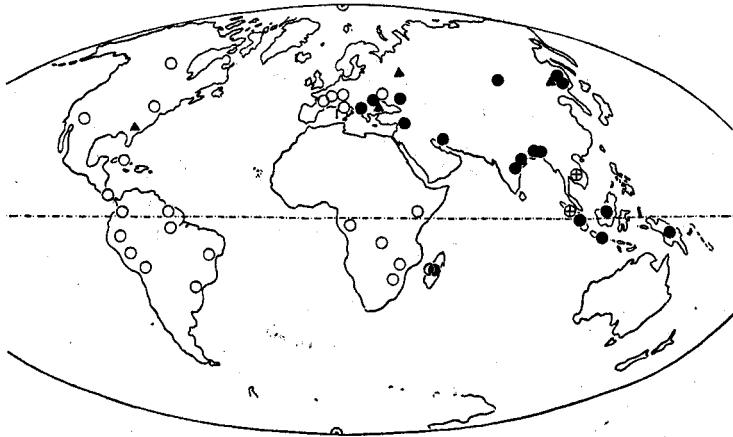
Les *Protereismatidae* qui ont duré pendant tout le Permien, sont connus du Kansas et du Nord-Est de la Russie. Il s'agit d'un groupe essentiellement laurentien (*sensu* R. JEANNEL, 1942). Les *Mesephemeridae*, apparus au Permien supérieur dans le Nord de la Russie (*Palingeniopsis*), se retrouvent au Jurassique supérieur en Bavière (*Mesephemera*). Au Crétacé, toute l'Asie paléarctiques est occupée par les *Ephemeropsidae*, famille géonémiquement angarienne (*sensu* R. JEANNEL, *loc. cit.*).

La dispersion des familles actuelles est représentée par la carte I. Les *Palingeniidae* ont colonisé l'Europe (où vivent les formes les moins spécialisées: *Palingenia*), l'Asie et le Nord de l'Océanie, et Madagascar. Les *Behningiidae* sont connus d'Europe sud-orientale et orientale, de Sibérie extrême-orientale, et, peut-être (1), d'Amérique du Nord. D'autre part, les *Paedephemeridae*, déjà signalés du Jurassique supérieur bavarois, existent encore, à

(1) La présence de larves de type behningien en Amérique du Nord m'a été aimablement signalée (*in litt.*) par MM. G.F. EDMUNDS (Salt Lake City) et Th.D. DOLAN (Philadelphia), que je remercie vivement.

peine modifiés, en Chine Orientale et dans les Iles de la Sonde. Enfin, les *Oligoneuriidae* paraissent constituer un groupe essentiellement inabrésien d'origine (*sensu* R. JEANNEL, *loc. cit.*), qui ultérieurement, a pu s'étendre sur l'Europe et le Nord de l'Amérique.

En s'appuyant sur ces données, il est possible de présenter, dans ses grandes lignes, une reconstitution de l'histoire des formes « palingéniennes » et « oligoneuridiennes » d'Ephémères. Pour ce faire, il m'a paru plus démonstratif de présenter une série de cartes géographiques commentées, correspondant aux principales



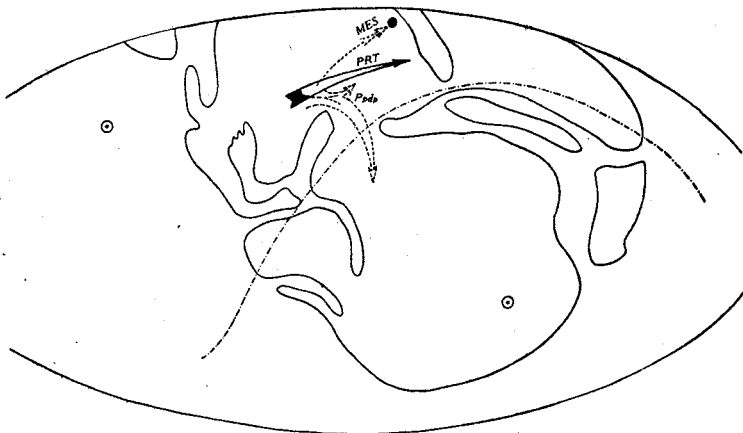
Carte I. — Etat actuel des connaissances sur la dispersion mondiale des *Palingeniidae* (ronds noirs), des *Behningiidae* (triangles noirs), des *Paedephemeridae* (cercles avec croix) et des *Oligoneuriidae* (ronds blancs) à l'Holocène.

périodes géologiques. Sans vouloir prendre position dans la querelle des « wegeneriens » et « anti-wegeneriens », j'ai utilisé pour ma démonstration, parce que me paraissant d'un usage plus aisé, les cartes fournies en fin d'ouvrage par R. JEANNEL (*loc. cit.*).

Carte II — Permien. — Sur la Laurentie permienne, du Kansas à la Bavière, s'étendent les *Protereismatidae*, formes de grande taille, à quatre ailes subhomonomes, pattes allongées et longs cerques. Ils sont apparemment, du moins par leurs formes les plus anciennes, à l'origine des *Meseephemeridae*, qui leur ressemblent fort, mais dont les ailes présentent une gémination nervurale, tandis que les pattes commencent à se raccourcir et

que le paracerque s'atrophie. On a trouvé des Méséphémérides dans le Nord-Est de la Russie permienne.

C'est apparemment à la même époque, bien qu'on n'en ait pas encore découverts, que doivent apparaître des formes que j'appellerai « Prépédéphémérides », et qui sont à l'origine non seulement des *Paedephemeridae* et des *Oligoneuriidae*, mais aussi sans doute des *Isonychiidae*, des *Siphonuridae* et des *Ephemeroidea* (1). Ces « Prépédéphémérides », dont l'aile II commence à diminuer de taille tandis que l'aile I conserve une nervation de « protéris-



Carte II. — Etat actuel des connaissances sur la dispersion et les déplacements des *Prottereismatidae* (PRT), des *Mesephemeridae* (MES) et des « Prépédéphémérides » (Ppdp) au Permien.

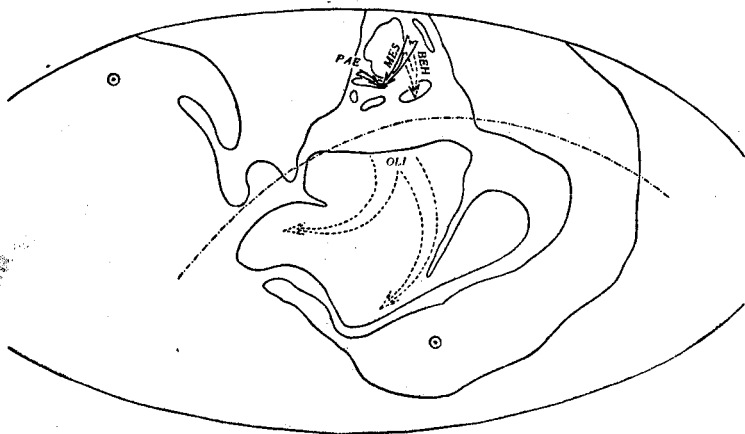
N.B. — Les flèches en trait plein indiquent des déplacements apparemment prouvés par des documents paléontologiques (les taches noires correspondant aux régions où les fossiles ont été découverts); les flèches en trait interrompu correspondent à des déplacements hypothétiques, que rendent vraisemblables des faits paléontologiques ultérieurs. Les traits simples, interrompus, correspondent aux suppositions phylétiques exposées dans cette note.

matéide », gagnent rapidement l'Europe Centrale et, traversant l'équateur, le Nord de l'Afrique (à cette époque englobée, avec l'Amérique du Sud et d'autres régions dans le bloc gondwanien).

Carte III — Postbathonien (entre le Jurassique moyen et le Jurassique supérieur). — Les *Prottereismatidae* se sont éteints. Les *Mesephemeridae*, suivant le déplacement de l'équateur vers le

(1) Non compris les *Palingeniidae* et *Behningiidae*.

Sud, ont gagné l'Europe Centrale (à ce moment largement insulaire), où il ont rencontré les *Paedephemeridae*, descendants directs des « Prépédéphémérides » de l'Europe permienne. Entretemps, les Méséphémérides ont donné naissance (au Trias??) aux *Behningiidae*, dont la gémination nervurale devient totale, tandis que les pattes s'atrophient de plus en plus. L'ancienneté de cette famille peut se déduire non seulement de sa dispersion actuelle, mais aussi de la position archaïque, ventrale, des trachéobranches abdominales des larves. Au Jurassique, ils sont installés en Europe sud-orientale.



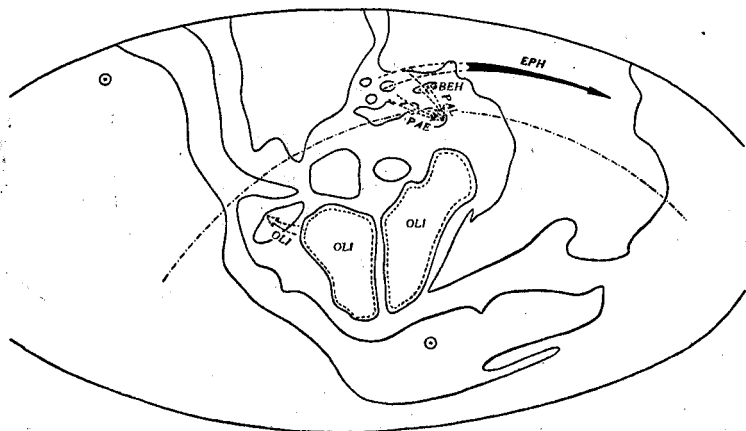
Carte III. — Etat actuel des connaissances sur la dispersion et les déplacements des *Mesephemeridae* (MES), des *Behningiidae* (BEH), des *Paedephemeridae* (PAE) et des *Oligoneuriidae* (OLI) au Postbathonien. Voir le N.B. de la carte II.

L'autre branche des « Prépédéphémérides », qui avait atteint la Gondwanie nord-occidentale au Permien, a donné naissance aux *Oligoneuriidae*, dont la gémination nervurale devient également totale (quoique d'un type différent de celui des *Behningiidae*); ici aussi, les pattes s'atrophient progressivement, surtout chez les femelles. Les Oligoneuriides jurassiques occupent tout le continent inabrésien occidental, destiné à constituer l'Afrique et la partie de l'Amérique méridionale située à l'Est des Andes.

Carte IV — Crétacé. — Les *Mesephemeridae* ont disparu, non sans donner naissance aux *Ephemeropsidae*, dont l'aile II commence à diminuer de taille. Cette nouvelle famille colonise rapidement le Nord de l'Angarie crétacée. En même temps, elle aban-

donne, sur l'Europe et la future Asie Mineure, alors insulaires, une branche dont l'aile II n'est plus que de moitié aussi longue que l'antérieure, et dont les pattes, surtout celles des femelles, s'atrophient progressivement : les *Palingeniidae*. Les *Behningiidae* restent apparemment confinés provisoirement sur l'Europe sud-orientale.

D'autre part, les *Paedephemeridae* se déplacent vers l'Est, et rejoignent les Palingéniides sur l'Asie Mineure. Les *Oligoneuriiidae* consolident leur position sur l'Inabrésie occidentale qui, à cette époque, se scinde en ébauches de l'Afrique, de l'Amérique méridionale argentino-brésilienne et des Guyanes.



Carte IV. — Etat actuel des connaissances sur la dispersion et les déplacements des *Behningiidae* (BEH), des *Ephemeroptera* (EPH), des *Palingeniidae* (PAL) et des *Paedephemeridae* (PAE) au Crétacé. Voir le N.B. de la carte II.

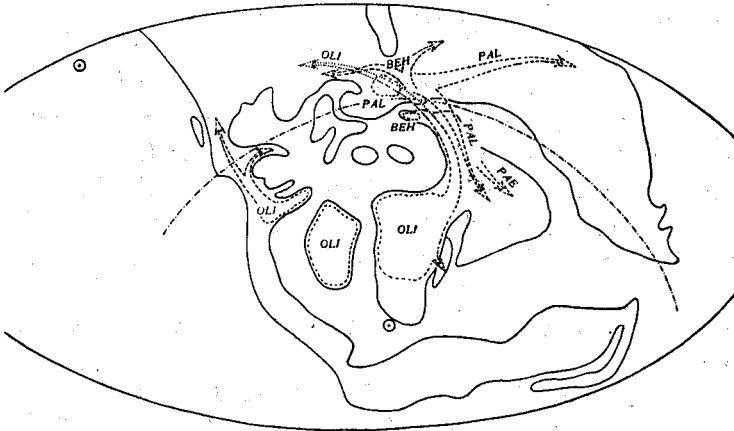
Carte V — Montien (entre le Crétacé et l'Eocène). — Cette époque voit disparaître les dernières familles primitives, tandis que les familles encore représentées actuellement exécutent d'importantes conquêtes et déplacements géonémiques.

Les *Palingeniidae* gardent l'Europe, mais s'avancent à la fois sur l'Angarie septentrionale tertiaire et sur la Lémurie.

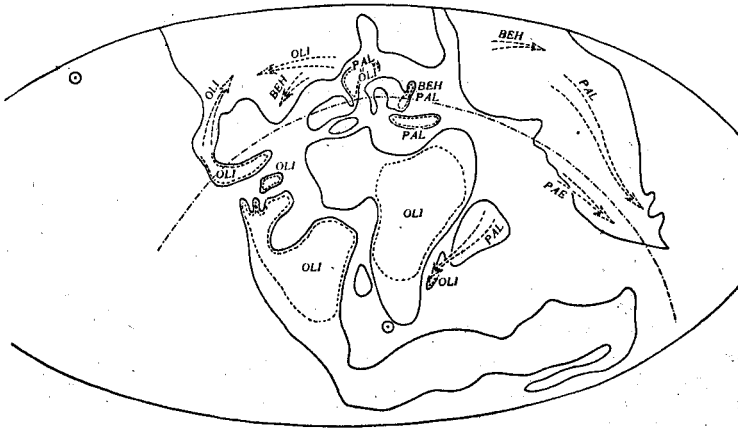
Les *Behningiidae*, partant des confins de la future Mer Noire, s'avancent à la fois sur le Nord de l'Angarie et sur l'Amérique néarctique orientale.

Les *Paedephemeridae*, disparaissant d'Europe, gagnent le Nord de la Lémurie.

Enfin, les *Oligoneuriidae*, sans abandonner les terrains conquis, colonisent Madagascar, l'Amérique Centrale, et poussent une pointe à travers l'Europe jusque sur la partie orientale de l'Amérique septentrionale.



Carte V. — Etat actuel des connaissances sur la dispersion et les déplacements des *Behningiidae* (BEH), des *Palingeniidae* (PAL), des *Paedephemeridae* (PAE) et des *Oligoneuriidae* (OLI) au Montien. Voir le N.B. de la carte II.



Carte VI. — Etat actuel des connaissances sur la dispersion et les déplacements des *Behningiidae* (BEH), des *Palingeniidae* (PAL), des *Paedephemeridae* (PAE) et des *Oligoneuriidae* (OLI) à l'Eocène. Voir le N.B. de la carte II.

Carte VI — Eocène. — Les *Palingeniidae* atteignent par le Nord l'Asie sud-orientale, tandis que, partant de la Lémurie, ils

poussent jusqu'à Madagascar. Ils occupent dès lors toute l'Eurasie. Les *Behningiidae* s'installent sur l'Amérique néarctique orientale, et sur la Sibérie Extrême-Orientale, tout en persistant sur l'Europe orientale et sud-orientale.

De leur côté, les *Paedephemeridae* se localisent sur l'Asie Extrême-Orientale, où on les retrouve aujourd'hui.

Les *Oligoneuriidae*, enfin, voient leur branche centre-américaine gagner vers le Nord, à la rencontre de celle qui, au Montien, a traversé l'Europe. Ils couvrent ainsi l'Afrique et Madagascar, l'Europe, et les deux Amériques à l'exception du Chili.

A ce moment, la colonisation du monde par les lignées « palin-génidienne » et « oligoneuridienne » est pratiquement achevée, et ne manifesterà pas de changements importants jusqu'à nos jours, si ce n'est la conquête de la Nouvelle-Guinée au Pliocène par les *Palingeniidae*, et leur disparition toute récente de l'Europe Occidentale.

On voit que, malgré la pénurie de documents fossiles, il est possible de présenter un tableau cohérent de l'évolution phylogénétique et zoogéographique des Ephéméroptères à nervures géminées. Il n'est pas douteux que, tel quel, il devra encore subir des remaniements à l'occasion de la découverte de nouveaux gisements d'Ephémères fossiles. Mais, dès à présent, et sous la forme actuelle, il peut satisfaire aux exigences de la systématique dite « moderne ».

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DEMOULIN, G., 1952, *Les Behningia Lestage, 1929, et leur position systématique dans la classification des Ephémères*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXVIII, 21.)
- , 1954, *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes* (Vol. Jubil. V. Van Straelen, I, p. 549.)
- , 1955a, *A propos de la position ventrale des trachéobranchies chez la larve des Behningiidae*. (Bull. Ann. Soc. Roy. Ent. Belg., XCI, p. 207.)
- , 1955b, *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. I. Mese-phemeridae*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 39.)
- , 1955c, *Id. II. Paedephemeridae*. (Loc. cit., XXXI, 55.)
- JEANNEL, R., 1942, *Le genèse des faunes terrestres*. (Paris, Presses Universitaires de France.)

Institut royal
des Sciences naturelles de Belgique.