

REMARQUES SUR LA POSITION SYSTEMATIQUE
DE DEUX EPHEMEROPTERES
DU JURASSIQUE INFERIEUR DE SIBERIE ORIENTALE

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

Etudiant les Insectes fossiles du Jurassique inférieur de Ust-Baleï (Sibérie Orientale), F. BRAUER, J. REDTENBACHER & L. GANGLBAUER (1889) ont décrit les larves de 3 Ephéméroptères : l'une — déjà connue et dont nous ne nous occuperons pas ici — *Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD; les deux autres, inédites : *Mesoneta antiqua* et *Mesobaetis sibirica*. Leurs données ont été reprises par divers auteurs : A. HANDLIRSCH (1908), A. LAMEERE (1917), T. D. A. COCKERELL (1925), D. LAURENTIAUX (1953), B. B. ROHDENDORF (1957), G. DEMOULIN (1954, 1956, 1958).

En 1962, O. A. TSHERNOVA a redécrit et refiguré les deux espèces nouvelles, apportant de nouveaux éléments sur leur morphologie. Il s'impose maintenant de rediscuter la position systématique de ces Insectes.

Mesoneta antiqua BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER, 1889.

Les auteurs de la description originale disposaient de 13 exemplaires, mais il n'en ont décrit (très brièvement) que 3 et n'en ont figuré que 2 (loc. cit., figs. 2a et 2b). A. HANDLIRSCH (loc. cit.) a légèrement remanié la description originale et a repris l'iconographie originale dans ses figures 32 et 31 (pl. XLVI).

Ces auteurs n'ont en aucune manière envisagé la question de la position systématique de *Mesoneta*, se contentant d'y voir un Ephéméroptère. C'est aussi l'avis de T. D. A. COCKERELL (loc. cit.) qui se limite d'ailleurs à rappeler le situs géologique de l'Insecte.

Dès 1917 cependant, A. LAMEERE avait suggéré la possibilité de voir dans *Mesoneta* « une larve d'Odonate primitif ». Mais il n'a pas été suivi.

D. LAURENTIAUX (loc. cit.) a placé avec doute cette larve dans les *Mesephemeridae*. Peu après, B. B. ROHDENDORF (loc. cit.) l'a transférée dans une famille inédite (et non décrite) des *Mesonetidae*. En 1958, je l'ai moi-même introduite sans commentaire dans les *Ephemerevellidae*. O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) a adopté mon point de vue mais ses propres données nouvelles m'obligent à reconsidérer la question.

Pour ce faire, je me baserai, en les comparant, sur les textes et figures de BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER (loc. cit.) et ceux de O. A. TSHERNOVA (loc. cit.). Comme, dans les lignes qui suivent, les allusions à ces deux travaux seront fréquentes — et pour éviter la répétition fastidieuse et inutile de références bibliographiques —, je les citerai respectivement comme B. R. G. et TSH.

Je préciserai d'abord que la figure 2b de B. R. G. et la figure 79 de TSH. me semblent suffisamment concordantes pour que j'admette qu'elles représentent une même espèce (sinon le même spécimen). Je laisserai de côté la figure 2a de B. R. G. Elle n'est pas suffisamment explicite et je soupçonne qu'elle est à l'origine de l'hypothèse de A. LAMEERE (loc. cit.) sur la nature odonatologique de l'Insecte.

Selon B. R. G. (texte), le corps a une longueur de 8 mm, à laquelle il faut ajouter 3,5 mm pour les filaments abdominaux. D'après TSH. (fig. 79), le corps aurait une longueur de 12 mm, plus 5-6 mm pour les filaments abdominaux.

La tête est orthognathe ou suborthognathe, assez petite, avec (TSH., texte) de gros yeux. En fait, ces yeux me paraissent (TSH., fig. 79) de format banal.

Le pronotum (TSH., fig. 79) est assez court, transverse, son bord antérieur un rien plus court que son bord postérieur, avec un rapport largeur/longueur d'environ 3 fois. Le métanotum doit être très réduit car on n'en voit rien; le mésonotum (TSH., fig. 79) est trapézoïdal, avec sa plus grande largeur en arrière, et il est deux fois plus long que le pronotum. Les ptérothèques mésothoraciques sont à peine développées; celles du métanotum sont invisibles.

L'abdomen est deux fois plus long que l'ensemble tête + thorax. De l'avis général, il est déprimé et sa largeur maximum (au niveau des urites 3-4 ou 3-5) vaut la $\frac{1}{2}$ de sa longueur. Selon TSH. (fig. 79), il y a des paratergites assez étroits sur les urites I-IX. Sur chaque segment, ils sont presque aussi larges au bord antérieur qu'au bord postérieur et, à partir de l'urite IV, ils s'étirent progressivement vers l'arrière en épine triangulaire. Sur l'urite IX, ces épines atteignent à peu près le milieu de la longueur de l'urite X. Ce dernier est fort court (B. R. G., texte et fig. 2b; TSH., fig. 79).

Les chiffres donnés plus haut montrent que les filaments abdominaux valent en longueur près de la moitié du corps. B. R. G. (fig. 2b) les représentent nus, mais, selon TSH. (fig. 79), ils sont longuement ciliés : les cerques au bord interne, le paracerque des deux côtés. Le paracerque est un rien plus court que les cerques.

Les pattes (TSH., fig. 79) sont assez minces, cylindriques, avec le fémur valant à peu près la moitié de l'ensemble tibia-tarse. A la patte I, le rapport tibia-tarse vaut presque 1/1, mais à la patte II il se réduit à 3/4 et, à la patte III, il n'est plus que de 1/2. Les données de B. R. G. ne permettent pas de vérifier ces proportions. Les ongles, courts et pointus, semblent légèrement courbés.

Ce sont les trachéobranchie qui sont le moins bien connues. Selon B. R. G. (texte), elles sont simples, faibles, foliacées, disposées latéralement, et au nombre de 7 paires. Mais, sur le premier exemplaire décrit, les deux premières paires ne sont pas rattachées au corps et, sur un autre exemplaire, elles manquent (accidentellement ?) sur les 4 dernières urites. La figure 2b de B. R. G. montre ces appendices sur les urites III-VII à gauche et sur les urites V-VII à droite (!).

Quant à TSH. (texte), elle indique comme caractère général des *Ephemerellidae* la présence de 5 paires de trachéobranchie, sur les urites III-VII (1). Mais sa figure 79 montre chez *Mesoneta* 6 paires de trachéobranchie (sur les urites II-VII) et ces appendices sont figurés comme d'étroites baguettes (peut-être s'agit-il en fait de lamelles vues par la tranche ?).

On voit que, dans l'ensemble, les données des auteurs sont concordantes mais qu'il y a doute quant au nombre et à la forme des trachéobranchie. B. R. G. (texte) ajoute que la forme de l'abdomen rappelle celle de la larve de *Chirotonetes* figurée par A. E. EATON (1883-1888) à la figure 1 de sa planche 49. Rappelons au besoin que la figure en question représente en réalité un *Ameletus*.

Ayant ainsi rassemblé tout ce qui est connu du stade larvaire de *Mesoneta antiqua*, nous pouvons maintenant tenter d'en définir les affinités systématiques.

Quand, jusqu'en 1958, j'ai placé *Mesoneta* dans les *Ephemerellidae*, j'étais avant tout influencé par les données de B. R. G. qui nous présentaient un Insecte à cerques et paracercue nus et à trachéobranchie en nombre apparemment réduit. La position latérale de ces trachéobranchie et la forme déprimée de l'abdomen pouvaient résulter d'un écrasement lors de la fossilisation. Suite au travail de TSH., il n'est plus possible de maintenir ce point de vue. Les trachéobranchie des *Ephemerellidae* ne sont d'ailleurs jamais ni simples ni latérales. Sans doute, dans la superfamille des *Ephemerelloidea* (sensu G. DEMOULIN, 1958), se trouvent les *Tricorythidae*, dont la sous-famille des *Tricorythinae* présente des larves un peu déprimées, avec 5 paires de trachéobranchie sur les urites III-VII. Mais ces trachéobranchie ne sont encore une fois pas simples, les filaments abdominaux ne sont pas ciliés et les mandibules présentent des structures particulières qu'on ne retrouve nullement chez *Mesoneta*. Le type trachéobranchial permet également d'éliminer les *Caenidae* et

(1) En réalité, il y a des trachéobranchie lamellaires seulement sur III-VII chez les *Ephemerellinae*, mais chez les *Teloganodinae* il y en a sur II-VII. En outre, dans les deux sous-familles, il peut y avoir des trachéobranchie en baguettes sur I.

les *Prosopistomatidae*, ces derniers ayant en outre des formations thoraciques qui n'ont rien de commun avec celles des *Mesoneta*.

C'est aussi la structure des trachéobranchies qui permet d'écarter les *Palingenioidea* + *Ephemeroidea* et les *Neoephemeroidea*, tout autant que la morphologie des filaments abdominaux et, éventuellement, celle des pièces buccales.

Restent les *Siphonuroidea*, les *Oligoneurioidea* et les *Heptagenioidea* (sensu G. DEMOULIN, 1958). C'est effectivement dans ces super-familles que la taille, les épines paratergales abdominales et la position des trachéobranchies invitent à chercher des affinités. Toutefois, parmi les familles composant ces trois super-familles, il en est certaines qu'il faut immédiatement éliminer. C'est ainsi que les *Baetidae* et les *Siphlaenigmatidae*, avec leur taille relativement petite et leur abdomen presque ou totalement dépourvu de paratergites abdominaux ne peuvent être pris en considération. Il en est de même des *Leptophlebiidae*, dont les trachéobranchies sont généralement d'un type différent (et très souvent doubles). Les *Heptageniidae* ont sans doute l'abdomen déprimé et pourvu souvent d'épines paratergales, mais leurs filaments abdominaux dépourvus de longs cils, leur tête prognathe et ovalaire ne se retrouvent pas chez *Mesoneta*. Quant aux *Baetiscidae*, leurs particularités morphologiques si originales obligent également à les rejeter.

Les seules familles que nous puissions réellement prendre en considération sont les *Siphonuridae*, les *Isonychiidae*, les *Oligoneuriidae* et les *Ametropodidae*. A ces familles de la faune actuelle (et dont on connaît quelques fossiles), il faut ajouter le complexe *Paedephemeridae* + *Hexagenitidae*, constitué à mon avis de formes fossiles et de formes actuelles. Mais on ne connaît pas les larves des *Paedephemeridae* et, parmi les *Hexagenitidae*, les *Hexagenitinae* ont des larves siphonuriennes tandis que les *Chromarcyinae* ont des larves oligoneuriennes.

Si on tente d'être plus précis, les difficultés augmentent du fait que nous ignorons jusqu'à quel point les spécimens connus de *Mesoneta* ont bien livré tous les caractères qu'on souhaiterait pouvoir examiner.

On peut toutefois supposer que si la larve de *Mesoneta* possédait un filtre ciliaire sur les pattes I, le fait aurait été constaté au moins sur l'un ou l'autre des 13 exemplaires syntypiques. L'absence très vraisemblable de ce filtre permet d'éliminer les *Isonychiidae*, les *Oligoneuriidae* et les *Hexagenitidae* *Chromarcyinae*. La brièveté des ptérothèques mésothoraciques fait cependant penser aux *Oligoneuriidae* et l'appartenance de *Mesoneta* à cette famille expliquerait la non-visibilité des trachéobranchies I (dont l'existence est affirmée mais non figurée tant par B. R. G. que par TSH.). Mais cette non-visibilité résulte plus vraisemblablement d'un accident de fossilisation et la brièveté des ptérothèques n'est pas exclusive aux *Oligoneuriidae*.

Si on admet donc comme acquise la présence chez *Mesoneta* de 7 paires de trachéobranchies semblables, ce genre doit être rapproché des *Siphlo-*

nuridae (+ *Hexagenitidae Hexagenitinae*) ou des *Ametropodidae*. C'est ici le moment d'utiliser un caractère auquel j'ai fait allusion plus haut : le rapport de longueur tibia/tarse. La brièveté relative du tibia, qu'on observe chez *Mesoneta*, trouve son équivalent chez *Ametropus* (*Ametropodidae Ametropodinae*) et chez *Acanthametropus* (*Siphonuridae Acanthametropodinae*). On sait que, faute de connaître l'adulte, la validité des *Acanthametropodinae* est contestée. D'autre part, la différence de structures des ongles I qui, selon G. F. EDMUNDS, R. K. ALLEN & W. L. PETERS (1963), permet de différencier les deux sous-familles n'est peut-être pas aussi tranchée qu'il serait souhaitable. En fait, *Mesoneta* participe à la fois de *Ametropus* et de *Acanthametropus*. Du premier, il a les trachéobranches simples et l'absence de callosités dispersées un peu partout sur le corps; du second, il a la tête suborthognathe avec gros yeux latéraux et les pattes I dépourvues d'épines ongulaires (?) et d'appendice coxal (??).

J'ajouterai que, si la brièveté des ptérothèques mésothoraciques chez la larve de *Mesoneta* figurée par TSH. (fig. 79) n'est pas due uniquement à son jeune âge, on peut la rapprocher de la même brièveté montrée par la larve de *Ametropus albrighti* TRAVER que J. R. TRAVER a figurée (1935, pl. XXXV).

Enfin, si on s'en tient à l'allure générale, il est certain que *Mesoneta* rappelle mieux *Ametropus* que *Acanthametropus*.

C'est pourquoi, tant que de nouvelles observations ne viennent pas infirmer mon hypothèse, je propose de placer le genre *Mesoneta* dans les *Ametropodidae Ametropodinae*.

Mesobaetis sibirica BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER, 1889.

Ici encore, B. R. G., qui disposaient de 5 exemplaires, n'en ont décrit et figuré (fig. 3) qu'un seul, le plus grand. A. HANDLIRSCH (loc. cit.) a un peu complété la description et repris la figure originale dans sa figure 30 (pl. XLVI). T. D. A. COCKERELL (loc. cit.) s'est limité, ici aussi, à la citation du situs géologique.

B. R. G. ne se sont pas préoccupés de la position systématique de l'Insecte, pas plus que T. D. A. COCKERELL (loc. cit.). Mais A. HANDLIRSCH (loc. cit.) a trouvé *Mesobaetis* très proche de *Phthartus* (du Permien européen). Cette apparente proximité a amené A. LAMBEERE (loc. cit.) à considérer *Mesobaetis* comme un *Protereismatidae* ou un *Mesephemeridae*. En 1954, j'ai proposé de considérer ce genre comme un *Leptophlebiidae*; B. B. ROHDENDORF (loc. cit.) et O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) ont été du même avis. Mais, ici encore, la question est à reconsidérer.

Les seules données utilisables sont celles de B. R. G. (texte et fig. 3) et celles de TSH. (texte et fig. 76). Il faut y ajouter les quelques nota-

tions de A. HANDLIRSCH (loc. cit.). J'ignore si A. HANDLIRSCH a pu disposer du matériel ou si ses indications sont tirées de l'examen de la figure originale.

Selon B. R. G. (texte), la longueur totale de la larve est de 20 mm, dont 5,6 mm pour les filaments abdominaux. A. HANDLIRSCH (loc. cit.) fournit des mesures concordantes : 14 mm pour le corps et 6 mm pour les filaments. D'après TSH. (fig. 76), il faut compter 11 mm pour le corps et 4,7 mm pour les filaments. B. R. G. (texte) compare d'abord *Mesobaetis*, pour l'allure générale, au *Chirotonetes* (rectius *Ameletus*) de A. E. EATON déjà cité plus haut, puis lui attribuent une silhouette de *Centroptilum*, longue et étroite, mais avec des paratergites abdominaux de *Callibaetis* pourvus d'épines surtout visibles sur les segments VIII-IX.

La tête semble bien être orthognathe. Pour A. HANDLIRSCH (loc. cit.), elle est « mässig gross ». Yeux composés inconnus.

D'après TSH. (fig. 76), le pronotum est rectangulaire, court et transverse, environ trois fois plus large que long. Le mésonotum, deux fois plus long, est transverse, sa largeur à peu près double de sa longueur. Le métanotum, visible, est un peu plus court. Les ptérothèques mésothoraciques, seuls visibles, sont apparemment encore loin de leur développement maximum. B. R. G. (texte et fig. 76) ne fournissent aucune indication sur ces parties du corps.

La longueur de l'abdomen semble (B. R. G. et TSH.) être à peu près le double de celle de l'ensemble tête + thorax. Sa largeur vaut 1/5 (B. R. G., fig. 3) ou 1/3 (TSH., fig. 76) de sa longueur. L'urite X est court, les autres urites étant, d'après A. HANDLIRSCH (loc. cit.) presque deux fois plus larges que longs. La présence d'épines paratergales abdominales, signalée par B. R. G. (texte), n'est reprise ni par A. HANDLIRSCH (loc. cit.) ni par TSH. (texte et fig. 76).

Les cerques et paracerque sont subégaux (B. R. G., fig. 3; TSH., fig. 76). Leur longueur par rapport à celle du corps n'est pas certaine : environ 2/5 (B. R. G., texte) à 5/12 (TSH., fig. 76). Ils sont dépourvus de cils.

Les pattes sont assez grêles et incomplètement connues. Aux pattes I, les fémur et tibia semblent subégaux et plus grands que le tarse. Il faut noter au passage que, en raison des dimensions indiquées, le spécimen figuré par TSH. (fig. 76) n'est pas celui figuré par B. R. G. (fig. 3). Il n'est que plus curieux de constater que les deux exemplaires ont conservé seulement et uniquement les mêmes parties des diverses pattes.

B. R. G. (texte) ne parle pas des trachéobranches; A. HANDLIRSCH (loc. cit.) les décrit comme simples, en lancettes, ciliées, latérales; TSH. (texte) signale simplement qu'elles sont mal connues. Par ailleurs, B. R. G. (fig. 3) montre 6 paires de trachéobranches (sur II-VII) dont il ne reste qu'une trace vaguement bi- ou trifide. TSH. (fig. 76) montre également 6 paires de trachéobranches, également sur II-VII, mais elles sont foliacées, à apex assez pointu, sans axes trachéens visibles.

Ces bases sont sans doute assez fragiles, mais il est cependant permis de tenter de préciser la position systématique de *Mesobaetis*.

Quand, en 1954, j'ai proposé de considérer *Mesobaetis* comme un *Leptophlebiidae*, j'étais avant tout influencé par les données de B. R. G. (fig. 3) : les trachéobranches semblaient en général trifides et les filaments abdominaux sont nus. Mais les nouvelles données de TSH. (fig. 76) ne permettent plus d'être aussi catégorique.

L'affirmation de A. HANDLIRSCH (loc. cit.) selon laquelle *Mesobaetis* est très semblable à *Phthartus* doit provenir d'une mauvaise interprétation de B. R. G. (fig. 3). Effectivement, cette figure semble montrer des traces de trachéobranches sur les urites VIII-IX, mais il s'agit certainement d'une illusion, comme le prouve la figure 76 de TSH. C'est cette erreur qui a amené A. LAMEERE (loc. cit.) à l'attribution systématique dont j'ai parlé plus haut. On n'oubliera d'ailleurs pas que, à cette époque, une mauvaise connaissance des larves d'*Ephemeropsis* laissait supposer que celles-ci possédaient huit paires de trachéobranches (sur les urites I-VIII). Et ce chiffre avait l'avantage de confirmer un déroulement « logique » de l'évolution régressive des trachéobranches : 9 paires au Primaire (*Phthartus*), 8 paires au Secondaire (*Ephemeropsis*) et 7 paires au maximum au Tertiaire-Quarternaire.

En fait, il n'y a donc pas de ressemblance étroite entre *Mesobaetis* et *Phthartus*. Par un procédé d'élimination des familles semblable à celui que j'ai présenté pour l'espèce précédente, on arrive rapidement à l'impression que *Mesobaetis* est un *Leptophlebiidae* ou un *Baetidae*. Mais le nombre de paires de trachéobranches me semble décisif, car on ne connaît pas de *Leptophlebiidae* dépourvus de trachéobranches sur le premier urite. Par contre, on connaît, dans la faune actuelle, des *Baetidae* avec 6 paires de trachéobranches (sur II-VII); c'est, entre autres, le cas de certains *Centroptilum*. Chez *Baetodes*, il n'y a même plus que 5 paires, sur II-VI, et les filaments abdominaux sont nus. Les caractères connus de *Mesobaetis* n'ont donc rien d'exceptionnel dans cette famille et — sous réserve de nouvelles découvertes — je propose de placer ce genre dans les *Baetidae*.

APPENDICE

Le transfert dans les *Baetidae* de *Mesobaetis sibirica* n'entraîne pas celui de *Lepisma platymera* SCUDDER (1890) dont j'ai montré, en 1956, que c'est un *Leptophlebiidae*. A l'époque influencé par les uniques données de B. R. G. sur *M. sibirica*, j'ai proposé de placer *L. platymera* dans le genre *Mesobaetis*. Actuellement, ce n'est plus acceptable.

En attendant que cet Insecte soit mieux connu, je propose donc de le maintenir dans les *Leptophlebiidae*, dans un genre propre : *Lepismophlebia* gen. nov.

RESUME

Après critique des diverses données de la littérature, proposition de transférer *Mesoneta antiqua* BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER dans les *Ametropodidae* *Ametropodinae* et *Mesobaetis sibirica* BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER dans les *Baetidae*. *Lepisma platymera* SCUDDER, auparavant placé dans *Mesobaetis*, reste dans les *Leptophlebiidae* mais devient l'espèce type d'un genre nouveau : *Lepismophlebia* gen. nov.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BRAUER, F., REDTENBACHER J. & GANGLBAUER L.
1899. *Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens*. (Mém. Acad. Imp. Sci. St-Petersbourg, (7), XXXVI, 15, 22 pp.)
- COCKERELL, T. D. A.
1925. *Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., LI, pp. 129-144.)
- DEMOULIN, G.
1954. *Les Ephéméroptères jurassiques du Sinkiang*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., XC, pp. 322-326.)
1956. *Notule sur un « Lépisme » du Miocène de Florissant*. (Bull. Soc. R. Ent. Belg., XCII, pp. 263-264.)
1958. *Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXIV, 27, 19 pp.)
- EATON, A. E.
1883-1888. *A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies*. (Trans. Linn. Soc. London, (2), Zool., III, 352 pp.)
- EDMUNDS, G. F., ALLEN, R. K. & PETERS, W. L.
1963. *An annotated key to the nymphs of the families and subfamilies of Mayflies (Ephemeroptera)*. (Univ. Utah Biol. Series, XIII, 1, pp. 3-49.)
- HANDLIRSCH, A.
1908. *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen*. (Leipzig, Engelmann, 1430 pp.)
- LAURENTIAUX, D.
1953. *Classe des Insectes*. (in PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, III, pp. 397-527.)
- ROHDENDORF, B. B.
1957. *Recherches paléontologiques en U. R. S. S.* (en russe), (Trav. Inst. Paléontol. Acad. Sci. U. R. S. S., LXVI, 101 pp.)
- TRAYER, J. R. (NEEDHAM, J. G., — & Hsu, Y.-C.)
1935. *Biology of Mayflies*. (Comstock, Ithaca, XIV + 759 pp.)
- T'SHERNOVA, O. A.
1962. *Ordre Ephemeroptera*. (in ROHDENDORF, B. B., *Eléments de Paléontologie*) (en russe). (Moscou, éd. Acad. Sci. U. R. S. S., 560 pp.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.