

SUR LA POSITION SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENETIQUE
DES RALLIDENTINAE (EPHEMEROPTERA)

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

De Nouvelle-Zélande, J. G. PENNIKET (1966) a décrit une nouvelle sous-famille, les *Rallidentinae* (monotypique : *Rallidens mcfarlanei* PENNIKET), qu'il a placée dans les *Siphonuridae*. Cela porte à sept le nombre des sous-familles classiquement admises dans la famille.

Je rappelle toutefois que, à la suite de B. D. BURKS (1953), j'ai (DEMOULIN, G., 1958) séparé les *Isonychiinae* des autres *Siphonuridae* pour en faire une famille distincte. Tenant compte de la proposition de G. F. EDMUNDS, R. K. ALLEN & W. L. PETERS (1963), j'admets que la famille des *Isonychiidae* (sensu mihi) contient au moins deux sous-familles : *Isonychiinae* et *Coloburiscinae*. Mais le découpage des *Siphonuridae* classiques en deux familles pose la question de la position systématique de *Rallidentinae*.

Selon J. G. PENNIKET (loc. cit.), l'adulte de *Rallidens* ressemble à celui de *Isonychia*, mais les ailes antérieures sont plus étroites. La larve, d'autre part, rappelle celle de *Metamonius* (*Siphonurinae*) dont elle s'écarte surtout par la structure particulière des mandibules et par la présence d'une touffe de caecums sous la lamelle des trachéobranchies.

Ayant pu disposer de 2 larves paratypiques, je dois apporter de minimes additions et corrections à la description originale. Si, aux mandibules, la prosthéca est dépourvue d'un pinceau de cils, on peut supposer que ce pinceau est préfiguré, sous une forme plus archaïque, par des cils disposés en série sur le bord entre la mola et les canines et qui s'avancent jusque sur la moitié basilaire de la prosthéca (chez *Metamonius*, il n'y a pas de frange ciliaire mais la prosthéca porte un pinceau). D'autre part, on ne peut pas dire exactement que les ongles sont dépourvus de dentelure : la moitié basilaire de leur bord interne porte une minuscule serrulation (comme chez *Metamonius*). Deux autres détails n'apparaissent pas dans la description originale. D'une part, le « tendeur » (= « dorsal

longitudinal brace ») des lamelles trachéobranchiales manque pratiquement sur celles du premier urite (c'est aussi le cas chez *Metamonius*). D'autre part, les tibias (au moins II et III) sont obliquement clivés (I, II et III chez *Metamonius*).

Les genres *Metamonius* EATON (Chili), *Nesameletus* TILLYARD (Nouvelle-Zélande) et *Ameletoides* (Australie) présentent un ensemble de caractères correspondant apparemment à un groupe systématique infra-subfamilial que J. G. PENNIKET (loc. cit.) définit conventionnellement sous le nom de « *Metamonius-complex* » (= *Nesameletus-complex* de G. F. EDMUNDS & AL., 1963; J. ILLIES, 1968, emploie indifféremment les deux expressions).

Selon l'auteur néo-zélandais (loc. cit.), il existe d'étroites affinités phylétiques entre *Rallidens* et le groupe *Metamonius*, soit par filiation d'un des deux à l'autre, soit par origine commune. L'ancêtre devait posséder le tendeur des lamelles trachéobranchiales et l'évagination en doigt de gant de l'articulation cardino-stipitale de la maxille. Cet ancêtre possédait-il déjà aussi les caecums sous les lamelles trachéobranchiales? Ces caecums se retrouvent chez divers genres appartenant à plusieurs sous-familles de *Siphonuridae* (sensu lato). Leur absence chez d'autres est-elle primitive, ou résulte-t-elle de pertes convergentes? J. G. PENNIKET (loc. cit.) penche pour la deuxième hypothèse, laissant toutefois aux *Oniscigastrinae* et aux *Siphonurinae* (sauf le groupe *Metamonius*) la possibilité d'avoir eu, dès l'origine, des trachéobranchies sans caecums. Personnellement, je suis pour l'autre hypothèse (lamelles simples à l'origine), mais je réserve pour plus tard la discussion générale de ma manière de voir. Ici, je me limiterai à vérifier jusqu'à quel point elle est valable pour les *Rallidentinae* et les formes affines.

Il y a quelques années (G. DEMOULIN, 1968), j'ai montré que, chez les *Isonychiinae* et les *Coloburiscinae*, les ailes antérieures offrent un champ de CuA élargi par rapport à celui des autres formes siphonuridiennes (CuA est parallèle au bord anal de l'aile, voire même s'en écarte progressivement de la base vers l'apex). C'est ce type spécial de structure alaire, s'ajoutant à divers caractères larvaires déjà soulignés par B. D. BURKS (loc. cit.), qui m'a amené à isoler ces deux sous-familles dans une famille distincte : les *Isonychiidae*.

L'adulte de *Rallidens* montre une nervation de l'aile antérieure de type absolument isonychien. Il en est de même de la nervation de l'aile postérieure. Mais, pour pouvoir en déduire que cet insecte appartient aux *Isonychiidae*, il reste d'abord à voir si les données de la larve sont également conciliables avec celles des autres membres de la famille.

Chez les *Coloburiscinae*, il y a un filtre ciliaire sur les pattes I et II; on constate une réduction progressive des caecums trachéobranchiaux, puis celle des trachéobranchies elles-mêmes; parallèlement, des branchies sanguines finissent pas s'avancer jusque sur les sternites thoraciques. La spécialisation des *Isonychiinae* est moindre : il n'y a de filtre ciliaire

que sur les pattes I; les trachéobranches sont entières, avec caecums; il n'y a de branches sanguines que sur les maxilles et à la base des coxas I.

Si on essaie d'imaginer les caractères de formes encore plus archaïques (= moins spécialisées), on peut supposer des larves dépourvues de filtre ciliaire à toute les pattes, avec des trachéobranches à lamelle entière et caecums, et portant des branches sanguines tout au plus sur les maxilles.

Ces ancêtres devaient ainsi présenter des caractères concordant avec ceux de *Rallidentinae* primitifs (les structures mandibulaires originales des *Rallidens* leur étant propre et n'étant apparues au cours de l'évolution que plus tardivement).

Je crois donc que les *Rallidentinae* peuvent être transférés dans les *Isonychiidae*, dont ils constituent à mon avis la sous-famille la plus archaïque connue.

On peut d'ailleurs supposer que des formes plus archaïques encore étaient dépourvues de caecums sous les lamelles trachéobranchiales; elles devaient être fort proche de « Métamoniens » ancestraux. Mais ce qui les différenciait et marquait la naissance des *Isonychiidae* était un caractère des adultes: l'élargissement du champ de CuA aux ailes antérieures. Cet élargissement n'était d'ailleurs pas nécessairement aussi poussé que chez les formes actuelles: l'étroitesse relative des ailes antérieures de l'actuel *Rallidens* est là pour le prouver.

La nervation alaire des ailes postérieures des *Isonychiidae*

Bien que limitées ici aux *Isonychiidae*, les remarques qui vont suivre pourront s'appliquer à n'importe quel autre Ephéméroptère montrant, avec la famille susdite, des similitudes de nervation alaire.

Selon J. G. PENNIKET (loc. cit.), à l'aile postérieure de *Rallidens*, la triade de MP est plus faible que celle de MA et de RS. Chez *Coloburiscus* et chez *Murphyella*, la tige de MP est relativement courte et, par conséquent, les branches (MP¹ et MP²) sont longues (Cfr. par exemple A. E. EATON, 1888, pl. XVIII, figs. 32a et 32b). Par contre, chez *Isonychia* (Cfr. A. E. EATON, loc. cit., pl. XIX, fig. 33b) et chez *Coloburiscoides* (Cfr. R. J. TILLYARD, 1933, fig. 17), la tige de MP est longue, MP¹ et MP² sont courtes; il en est de même chez *Rallidens*.

Telle est l'interprétation classique de MP aux ailes postérieures des *Isonychiidae* (sensu mihi). Cependant, il y a plus de 15 ans (G. DEMOULIN, 1953), discutant la nervation de « *Pseudoligoneuria* » *feuerborni* (ULMER), j'avais émis l'hypothèse que, chez cet insecte, la MP¹ de l'aile postérieure a développé (soit par bifurcation, soit par capture de deux nervules marginales préexistantes) une triade supplémentaire. Dans cette hypothèse, la tige MP s'est raccourcie au point de disparaître et MP¹, IMP et MP² naissent directement de la base. Cette interprétation nouvelle n'est pas contredite par l'alternance des nervures (+) et (-).

J. G. PENNIKET (1962) a longuement discuté le problème des triades du champ cubital des *Siphonuridae* et, à cette occasion, il a figuré des ailes postérieures aberrantes d'*Oniscigaster distans* EATON. L'une d'entre elles montre une nervure bifurquée que l'auteur néo-zélandais identifie comme CuA mais qui pourrait être IMP. La formation de fourches secondaires n'est d'ailleurs pas limitée aux ailes postérieures. J. G. PENNIKET (loc. cit.) a montré une aile antérieure de *O. distans* pourvue d'une CuA². De mon côté, j'ai figuré (G. DEMOULIN, 1965) les deux ailes antérieures d'une ♀ de *Palingenia longicauda* (OLIVIER) chez lesquelles MP² est bifide.

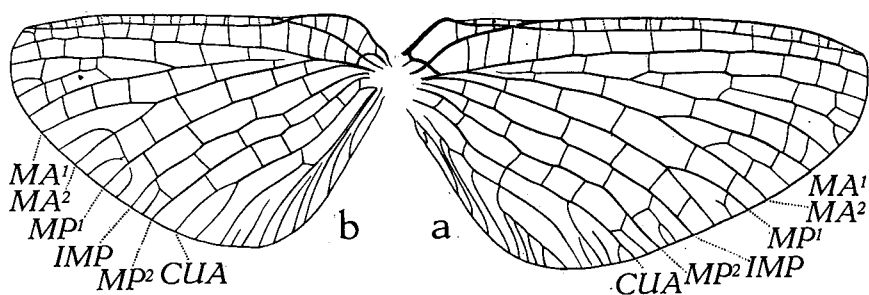


Fig. 1. — Ailes postérieures du genre *Isonychia* : $\times 9$ env.

- a. — *Isonychia ?grandis* ULMER, ♀ subimago, Sarawak, Mt. Penrissen, 4.000 ft.; aile postérieure normale (MP¹ bifide).
 b. — *Isonychia ?winkleri* ULMER, ♀ subimago, Sarawak; aile postérieure aberrante (MP¹ simple).

Ces cas sont considérés comme aberrants. Chez *Rallidens*, *Isonychia* et *Coloburiscoides* au contraire, la furcation de MP¹ est normale. On peut cependant trouver parfois des exemplaires qui permettent de mieux affirmer le phénomène. Ma figure 1a montre une aile postérieure d'*Isonychia* (*I. ?grandis* ULMER, ♀ subimago, Sarawak, Mt. Penrissen, 4.000 ft., MjöBERG) dont la nervation est « normale », avec une MP¹ (sensu mihi) bifide. Par contre, ma figure 1b montre une aile postérieure d'*Isonychia* (*I. ?winkleri* ULMER, ♀ subimago, Sarawak) chez laquelle la MP¹ est simple. Dans les deux ailes figurées, la MP¹ présumée est semblablement suivie de deux longitudinales simples (mes IMP et MP²) puis d'une 3^e longitudinale pourvue de nervules obliques (ma CuA).

Que la nervure simple que, dans la figure 1b, j'identifie comme MP¹ soit le résultat d'une atrophie (comme le voudrait la théorie de J. G. PENNIKET, 1962) ou, au contraire, la persistance d'une simplicité archaïque (comme je le crois), importe peu ici. Ce qui compte, c'est que cette nervure est MP¹ et non pas MP.

On retrouve ainsi, à l'aile postérieure de certains *Isonychiidae*, le même phénomène de complication secondaire du champ nervuraire de MP que

j'ai récemment rappelé chez divers autres *Siphonuroidea* (G. DEMOULIN, 1969).

RÉSUMÉ.

Les *Rallidentinae* constituent, non pas des *Siphonuridae*, mais la sous-famille la plus archaïque des *Isonychiidae*. Leur origine doit être cherchée dans des *Siphonurinae* du type *Metamonius*.

Dans les diverses sous-familles de *Isonychiidae*, il est fréquent de constater la bifurcation secondaire de l'apex de MP¹ à l'aile postérieure.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BURKS, B. D.

1953. *The Mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois*. (Bull. Ill. Nat. Hist. Surv., XXVI (art. 1), 216 pp.)

DEMOULIN, G.

1953. *Les Chromarcyinae subfam. nov., Éphéméroptères Oligoneuriides orientaux*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXIX, 17, 12 pp.)
 1955. *Éphéméroptères nouveaux ou rares du Chili. II*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 58, 16 pp.)
 1958. *Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Éphéméroptères*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXIV, 27, 19 pp.)
 1965. *Contribution à l'étude des Palingeniidae (Insecta, Ephemeroptera)*. (Nova Guinea, N. S., Zool., XXXIII, pp. 305-344.)
 1968. *A propos du genre Stackelbergisca Tshernova et des formes affines (Ephemeroptera, Siphonuridae)*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLIV, 1, 4 pp.)
 1969. *Sur les rapports phylétiques des Aenigmephemeridae avec les autres familles des Siphonuroidea (Ephemeroptera)*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLV, 13, 5 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. Ser., XIII, 1, 55 pp.)

ILLIES, J.

1968. *Ephemeroptera (Eintagsfliegen)*. (Handbuch der Zoologie, 4 (2), 2/5, pp. 1-63.)

PENNIKET, J. G.

1962. *Notes on New Zealand Ephemeroptera. II. A preliminary Account of Oniscigaster wakefieldi McLachlan, recently rediscovered (Siphonuridae)*. (Rec. Canterbury Mus., VII, pp. 375-388.)
 1966. *Id. IV. A new Siphonurid Subfamily: Rallidentinae*. (Rec. Canterbury Mus., VIII, pp. 163-175.)

TILLYARD, R. J.

1933. *The Mayflies of the Mount Kosciusko region. I. (Plectoptera)*. (Proc. Linn. Soc. N. S. W., LVIII, pp. 1-32.)