

REMARQUES CRITIQUES SUR DES LARVES « EPHEMEROMORPHES » DU PERMIEN

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

Dans la faune actuelle, il est assez aisé de reconnaître quand une larve appartient à l'ordre des *Ephemeroptera*. Elle présente un ensemble de caractères dont certains — une fois réunis — suffisent à la définir : métathorax réduit avec ptérothèques minimales ou nulles ; ptérothèques mésothoraciques grandes, triangulaires, plus ou moins nettement rapprochées sur la ligne médiane du corps et cachant ainsi la plus grande partie du métathorax et des premiers segments abdominaux; pattes à tarse simple, avec un seul ongle; abdomen avec des trachéobranches paires disposées sur les urites I-VII au maximum mais pouvant être en nombre réduit ou même manquer; une paire de cerques latéraux multi-articulés dépendant du dixième urite; souvent un paracerbe, filament multi-articulé prolongeant le onzième tergite abdominal. En dehors de caractères structuraux plus discrets, la simplicité des tarsi et leur ongle unique suffisent à distinguer la larve des Ephéméroptères de celle de certains Odonates ou Plécoptères avec laquelle on pourrait être parfois tenté de la confondre.

Ce type larvaire éphéméroptérien existe depuis au moins le Jurassique, époque à laquelle semblent être apparus les premiers adultes à ailes postérieures réduites et ailes antérieures triangulaires.

De périodes géologiques plus anciennes encore, on n'a décrit que trois larves. *Mesoplecteron longipes* HANDLIRSCH date du Trias. Elle est de type éphéméroptérien banal, sinon que son métathorax est bien moins réduit et porte des ptérothèques presque aussi développées que celles du mésothorax. Contrairement à celles des formes plus récentes, ces ptérothèques s'écartent fortement d'avant en arrière et les mésothoraciques ne sont pas triangulaires. Il est probable que, sur le vivant, les ptérothèques divergeaient moins et que leur obliquité a été exagérée

sur le fossile par la compression dorso-ventrale du thorax au cours de la fossilisation. Mais, de toute façon, ces ptérothèques ne convergeaient certainement pas vers l'arrière. On ne sait malheureusement rien du nombre (ni de la forme) des trachéobranches de cette larve dont la position systématique reste inconnue.

Phthartus rossicus HANDLIRSCH date du Permien inférieur. L'aspect général de cette larve est entièrement connu. Le métathorax est pratiquement aussi grand que le mésothorax; les ptérothèques, homonomes, divergent légèrement. Il y a des trachéobranches paires, apparemment latéro-ventrales, sur les neufs premiers segments abdominaux. Malheureusement, pour cette larve également, on ne peut fixer une position systématique précise.

Misthodotes sharovi TSHERNOVA date également du Permien inférieur. Cette larve rappelle assez bien la précédente, mais ses trachéobranches (9 paires) sont plus grandes, plus lamellaires, et latérales. On ignore malheureusement tout du thorax et des ptérothèques. Par contre, on a pu rapporter ce stade jeune à un adulte connu. On sait ainsi qu'elle appartient aux *Misthodotidae*, dont les adultes étaient pourvus de quatre ailes pratiquement homonomes.

Du Permien, on a décrit des adultes d'autres familles, tous à ailes homonomes; *Protereismatidae*, *Eudoteridae* et *Mesephemeridae*. Aucune de ces familles n'est connue au stade larvaire, bien qu'on ait parfois tenté d'attribuer *Phthartus rossicus* aux *Protereismatidae*, dont les adultes sont les Ephéméroptères s. str. (= *Plectoptera*) les plus archaïques que l'on connaisse.

Chez les larves permo-triasiques connues, les tarsi sont déjà simples et uni-ongulés. Il semble que, dès l'origine, les *Plectoptera* ont montré une certaine stabilité des caractères généraux, l'évolution ayant essentiellement porté sur la réduction du métathorax et des ptérothèques II et sur une diminution du nombre des trachéobranches pour en arriver parfois de nos jours jusqu'à la disparition totale des ébauches alaires II et des appendices branchiaux. Rappelons — si besoin en est — que le plan général de nervation alaire des adultes ne s'est pas modifié non plus depuis le Permien et que, si les formes à ailes homonomes (permo-jurassiques) montrent généralement à la base de ces ailes (au moins les antérieures) une structure particulière de la nervure costale (« costal brace »), cette structure a persisté au moins chez certaines formes « euplectoptères » (*Hexagenitidae* du Jurassique).

Cette stabilité vient cependant d'être récemment remise en question. De l'Oklahoma d'une part et de Moravie d'autre part, J. KUKALOVA (1968) vient de décrire des larves permienes pourvues de neuf paires de trachéobranches simples, lamellaires, et de trois filaments caudaux ciliés. L'allure générale est indiscutablement éphéméroptérienne. Mais les ptérothèques méso- et métathoraciques, homonomes, sont attachées latéralement à des notums quadrangulaires et s'incurvent obliquement vers l'arrière, rappelant d'assez près ce que montrent les larves carbonifères

de *Megasecoptera*. D'autre part, les tarse sont 5-articulés et portent deux ongles.

Dans l'ordre des *Ephemeroptera*, c'est là un type larvaire fort inattendu. Pour J. KUKALOVA cependant (op. cit., p. 313), la position systématique de ces larves ne fait aucun doute, car « the venation of ... the nymphal wings is like that in the Permian family *Protereismatidae* and in particular like that of the genus *Protereisma* ».

Sans doute, si les *Protereismatidae* sont vraiment les *Plectoptera* les plus archaïques, on pourrait admettre que les étroites ressemblances existant entre leurs adultes et ceux des *Misthodotidae* ne se retrouvent pas nécessairement chez les larves.

Mais l'examen des figures présentées par J. KUKALOVA (op. cit.) entraîne quelques remarques.

Selon cet auteur (op. cit., p. 315), en dehors du fait que MA est basilairement indépendante de R+RS, la nervation ébauchée dans les ptérothèques de ces larves est « much as in the adult of *Protereisma* » sinon que les nervules transverses sont « more irregular and reticulate than in the adult ».

Effectivement, on voit (op. cit., fig. 2, larve âgée) entre les nervures longitudinales toute une série de nervules intercalaires en zigzag dont la plupart sont seulement marginales mais dont quelques-unes remontent assez loin vers la base de l'aile.

Il est classique, chez les éphémérologues, de tirer des indications de la nervation des ptérothèques pour définir la position systématique des larves. Mais cela n'est possible justement que parce que cette nervation concorde parfaitement avec celle des adultes qui doivent en sortir. Il en serait tout autrement chez les *Protereisma*, si l'attribution générique proposée par J. KUKALOVA s'avère correcte.

Mais il y a plus grave. Malgré les affirmations répétées de J. KUKALOVA (op. cit.), la nervation générale de ses larves ne correspond pas à celle des *Protereisma*, ni même à celle des *Plectoptera*. Chez ceux-ci, R^{4+5} est toujours simple; MA et MP sont bifides, en principe avec une intercalaire. Or, chez les larves de KUKALOVA, R^4 et R^5 — bien que issues d'une tige commune — se séparent nettement bien avant leur extrémité distale et MA est simple. On notera que les anastomoses du réseau nervulaire transverse définissent des ébauches de nervules marginales sigmoïdales qui viennent par l'arrière se rattacher à MA et à MP^1 (la dernière et la plus longue sigmoïdale derrière MP^1 pouvant à la rigueur passer pour une IMP mal définie). Enfin, trait qui n'a rien d'éphéméroptérien, la base de MP est rattachée à celle de CuA par un arc transverse nettement marqué.

Ces divers traits de nervation sont absolument opposés au type nervuraire des *Plectoptera* et, a fortiori, à celui des *Protereismatidae*. Sans doute, chez *Triplosoba pulchella* (BRONGNIART) (*Protephemeroptera*), MA est présumée simple; mais cette nervure ne porte pas de sigmoï-

dales et les autres nervures alaires de *Triplosoba* se conforment au plan général éphéméroptérien.

Malgré certaines similitudes structurales, les larves de KUKALOVA ne peuvent donc être considérées comme appartenant aux *Ephemeroptera*.

* * *

Il n'est pas douteux cependant que ces larves permienes appartiennent à des formes proches des Ephéméroptères. A l'appui de ce rapprochement, on peut citer l'allure générale, les trachéobranchies, les trois filaments caudaux. On n'oubliera toutefois pas que, même de nos jours, on trouve des larves pourvues de cerques et paracerques qui ne sont pas des Ephéméroptères : ce sont celles des Odonates. Les trois filaments caudaux se retrouvent même chez les Aptérygotes tels que les *Thysanura* et on sait qu'un paracerque peut même exister en l'absence de cerques latéraux (*Monura*). Il n'est donc pas douteux que les trois filaments caudaux des Ephéméroptères et des larves de KUKALOVA sont d'origine fort ancienne. De même, on trouve des trachéobranchies abdominales en dehors des Ephéméroptères (chez certains Odonates archaïques, par exemple).

Mais la nervation alaire permet une approche plus étroite du problème.

Avant d'en discuter, je voudrais toutefois envisager la valeur que peut avoir la présence d'un « costal brace » chez les Ephémères et formes voisines.

Comme je l'ai rappelé plus haut, cette structure signalée d'abord chez certains types « permioleptoptères » a été retrouvée chez les *Hexagenitidae* jurassiques. Chez les autres types « euplectoptères », par suite de la réduction de la branche antérieure de ce « brace », la base de la Costa s'est confondue — comme le reste de la nervure — avec le bord antérieur de l'aile.

On pourrait admettre avec J. KUKALOVA (op. cit., p. 325) que le « costal brace » avait chez les larves un rôle de soutien; un argument en faveur de cette hypothèse est le fait que, chez les Ephéméroptères (adultes) du Permien, cette structure est bien mieux développée à l'aile antérieure (plus exposée) qu'à l'aile postérieure.

On notera qu'une structure analogue, à rôle apparemment semblable, existe chez les Odonates. Mais ici elle est constituée par la SC et s'avance bien plus loin vers l'apex de l'aile (elle se termine au « nodus »); il n'y a donc pas homologie avec la structure costale des Ephéméroptères.

Le « costal brace » a pu disparaître au cours de l'évolution, mais sa présence à la fois chez les Ephéméroptères et chez les larves de KUKALOVA semble bien être un argument en faveur d'une hypothèse d'origine commune.

En fait, la nervation alaire des larves susdites peut sans difficultés se superposer à celle qu'on connaît chez les *Archodonata*. La structure

de R⁴, R⁵, MA et MP¹ me paraît déjà être un argument sérieux. J'ajouterai que la nervule courbe qui unit les bases de MP et de CuA pourrait préfigurer la capture de MP par CuA décrite chez les Archodonates hyperspécialisés du Permien (*Permothemistidae*). Enfin, notons qu'on retrouve dans les ébauches alaires figurées par J. KUKALOVA (op.cit.) les nombreuses petites fourches marginales des nervures longitudinales qu'on observe fréquemment sur les ailes adultes des Archodonates du Permien.

Sans doute, les *Archodonata* sont-ils connus comme des « éphéméromorphes » diptères. J'ai d'ailleurs une part de responsabilité dans cette réputation. Mais il est évident que *Permothemia caudata* ROHDENDORF et *Doter minor* SELLARDS sont des formes très spécialisées et doivent descendre d'ancêtres à quatre ailes. Les autres Archodonates du Permien ne sont connus que par des ailes isolées et peut-être s'est-on trop hâté de les intégrer dans un type diptère figé. Quoi qu'il en soit, on ne peut oublier que l'espèce carbonifère *Rectineura lineata* BOLTON, Archodonate présumé, possédait encore un archédiction bien plus archaïque que les rares nervules transverses des Archodonates permien et même que le réseau nervulaire des larves de KUKALOVA.

On pourra certes objecter qu'on n'a jamais encore découvert d'adultes d'Archodonates qui puissent admettre des larves à quatre ptérothèques. Mais ce n'est pas plus étonnant que de ne pas avoir jusqu'à présent découvert de larves attribuables à des Archodonates diptères. Les données paléontologiques sont, par nature, toujours fort fragmentaires. Il n'est d'autre part pas plus invraisemblable d'admettre la coexistence au Permien d'Archodonates des deux types que de devoir constater l'existence actuelle d'Ephéméroptères aussi dissemblables que les *Palingenia* ou les *Chromarcys* d'une part, et les *Cloeon*, les *Caenis* ou les *Prosopistoma* d'autre part.

Il va sans dire qu'on ne peut, dans l'ordre des Archodonates, admettre deux sous-ordres basés sur le nombre de paires d'ailes. Les formes diptères ont pu, à l'intérieur du cadre ordinal, se réaliser polyphylétiquement.

* * *

Croyant se trouver en présence de larves de *Prottereismatidae*, J. KUKALOVA (op. cit.) s'est à bon droit interdit de leur donner des noms spécifiques. Cette prudence ne se justifie plus maintenant; je propose donc la création d'un certain nombre de noms qui faciliteront les citations ultérieures. Pour les descriptions détaillées, je renvoie au travail original de J. KUKALOVA (op.cit.). Je me limiterai ici à quelques indications générales. Je ne crois par ailleurs pas souhaitable de multiplier les noms spécifiques, faute d'un matériel plus abondant et surtout faute d'adultes.

KUKALOVIDAE fam. nov.

Larves à ptérothèques subhomonomes, longuement ovalaires, divergeant nettement vers l'arrière. Méso- et métanotum assez étroits, leur largeur n'atteignant pas les $3/2$ de leur longueur. Trachéobranches subovalaires allongées.

Kukalova gen. nov.

Larves à méso- et métathorax présentant une zone tergale quadrangulaire dont les angles latéro-postérieurs sont étirés en une paire de proéminences anguleuses.

Espèce type : *Kukalova americana* gen. nov. sp. nov.

Kukalova americana sp. nov.

Protereisma sp. (nymph n° 1), KUKALOVA, 1968, p. 313.

Devant le bord supérieur des tergites méso- et métathoraciques et des urotergites I-IX, un callus médian proéminent. Trachéobranches en ovale pointu, chacune à peu près de même longueur que le segment qui la suit (voir remarque plus bas). Urites apparemment sans paratergites.

C'est la seule espèce connue d'Amérique (Oklahoma). Je désigne comme Holotype l'exemplaire figuré par J. KUKALOVA (op. cit., figs. 1-2 et pl. 29).

Remarque. — J. KUKALOVA (op. cit., p. 314) voit dans ce spécimen une exuvie et attribue aux deux premiers urites des trachéobranches minces et de taille nettement supérieure aux suivantes, montrant une série de lignes longitudinales délicates. On peut se demander s'il s'agit bien là de trachéobranches. En fait, il semble que nous nous trouvons devant une larve fossilisée au moment d'une mue. En effet, la moitié antérieure du fossile est bien plus nettement définie, surtout les ébauches alaires. L'orientation des pattes fait penser à un insecte s'agrippant au substrat pour s'extraire de sa vieille dépouille. Dans cette hypothèse, les prétendues trachéobranches I et II pourraient bien être des fragments des vieilles ptérothèques vidées de leur contenu. Celles-ci cacheraient alors les vraies trachéobranches I et II.

Kukalova moravica sp. nov.

Protereisma sp. (nymph n° 2), KUKALOVA, 1968, p. 316.

Il n'y a pas de callus médians thoraco-abdominaux mais, par contre, les urites portent des paratergites nets. Les trachéobranches ont une forme qui rappelle celle de l'espèce précédente, mais sont presque moitié

moins longues que les segments qui les suivent. Le mésonotum est nettement plus long que le métanotum.

Cette espèce provient de Moravie et n'est représentée que par un seul spécimen que je désigne comme Holotype (J. KUKALOVA, op. cit., fig. 3). Il est probable qu'une meilleure connaissance ultérieure obligera à placer cette espèce dans un genre distinct de celui de la précédente.

Outre *K. moravica* sp. n., trois autres larves ont été décrites de Moravie, chacune sur un seul exemplaire. Je propose d'en attendre une meilleure connaissance avant de les nommer. Provisoirement, on peut les citer comme

Kukalova sp., larve n° 3

Prottereisma sp. (nymph n° 3), KUKALOVA, 1968, p. 318, fig. 4.

Kukalova sp., larve n° 4

Prottereisma sp. (nymph n° 4), KUKALOVA, 1968, p. 318, fig. 5.

Kukalova sp., larve n° 5

Prottereisma sp. (nymph n° 5), KUKALOVA, 1968, p. 318, fig. 6.

JARMILIDAE fam. nov.

Larves à ptérothèques longuement triangulaires, celles du métathorax un peu moins grandes que celles du mésothorax. Méso- et métanotum près de deux fois aussi larges que longs; mésonotum prédominant. Trachéobranches étroites, en fer de lance, très longues.

Jarmila gen. nov.

Larves à méso- et métanotum plus sculptés que dans les *Kukalovidae*. Ptérothèques peu divergentes, les bords costaux dans une même paire presque parallèles. « Costal brace » non observé (réduit ? ou nul ?).

Espèce type : *Jarmila elongata* gen. nov. sp. nov.

Jarmila elongata sp. nov.

Ephemeroptera inc. fam. (nymph n° 6), KUKALOVA, 1968, p. 320.

On ne connaît malheureusement pas l'extrémité postérieure de l'abdomen ni ses filaments caudaux; il y a des paratergites abdominaux. Les trachéobranches sont très étroites et très longues (chacune à peu près

aussi longue que les deux segments suivants). La nervation des ptérothèques n'est qu'imparfaitement connue.

Je désigne comme Holotype le seul exemplaire connu (KUKALOVA, op. cit., fig. 7).

Les *Ephemeromorpha* superord. nov.

Estimant les ressemblances suffisamment étroites entre les *Archodonata* et les *Ephemeroptera*, j'ai (G. DEMOULIN, 1954) proposé de grouper ces deux ordres dans un groupe des *Archiptera*, restreignant ce nom autrefois utilisé pour l'ensemble de ce qu'il était convenu d'appeler artificiellement Insectes Pseudonévroptères. Il y avait là matière à confusion. De son côté, B. B. ROHDENDORF (1969) a appelé le phylum *Archodonata* + *Ephemeroptera* du nom de *Ephemeroidea*, nom qu'il est de coutume de réserver à une super-famille de *Plectoptera*. Là aussi, la confusion risque tôt ou tard de se produire.

C'est pourquoi — considérant ici comme suffisamment établie l'étroite parenté phylétique des *Archodonata* et des *Ephemeromorpha* — je propose de grouper ces deux ordres dans un super-ordre des *Ephemeromorpha* s/ord. nov.

La tendance évolutive essentielle des *Ephemeromorpha* est manifestement la concentration dans le mésothorax du pouvoir moteur. Dans toutes les lignées, on assiste à une réduction du métathorax et des ailes qui en dépendent. En même temps, une agilité supplémentaire est acquise par simplification du schéma nervuraire et élimination de l'archédiclyon puis de la nervuration transverse qui en dérive. Cette simplification se retrouve chez les *Archodonata* comme chez les *Ephemeroptera*.

Il est évident que la simplification nervuraire peut impliquer une plus grande fragilité de l'organe moteur. Et celle-ci ne peut alors être compensée que par une diminution de poids du corps tout entier. Chez les *Ephemeroptera*, cette diminution de poids a été acquise par amincissement du squelette (mue imaginale) et par la transformation de l'intestin en vessie aérostatique. La mue imaginale est connue dès les formes les plus anciennes (Permien); mais la présence présumée de pièces buccales fonctionnelles chez les adultes de ces formes suppose la persistance de la fonction digestive de l'intestin. Peut-être la formation d'une vessie aérostatique a-t-elle débuté au Jurassique, en même temps que la réduction du métathorax et de ses ailes.

Chez les *Archodonata* — beaucoup moins bien connus — on n'a pas encore signalé de stade subimago. Cependant, l'allure « cloéonienne » des rares adultes suffisamment conservés semble impliquer un allègement semblable à celui observé chez les *Ephemeroptera*.

Au stade larvaire, les *Archodonata* sont manifestement plus plésiomorphes que les *Ephemeroptera* : les tarsi 5-articulés et les ptérothèques latérales le montrent bien. Le fait que, dès le Permien, les adultes (certains tout au moins !) aient manifesté une telle simplification semblerait

indiquer que ce phylum a dû constamment s'adapter à des conditions vitales de plus en plus défavorables, conditions qui l'ont finalement handicapé au point de provoquer son extinction dès la fin de l'ère primaire.

La persistance actuelle des *Ephemeroptera* est évidemment la preuve de leur meilleure adaptativité aux changements du milieu.

Les larves des premiers *Ephemeroptera* devaient ressembler de fort près à celles d'*Archodonata* comme les *Kukalovidae*. Elles s'en distinguaient, comme je l'ai dit plus haut, par la structure des pattes et des ptérothèques. Le tarse simple, avec son ongle unique (= dactylopodite) pourrait être pris pour une persistance archaïque; mais il est plus logique d'y voir le résultat d'un décalage ontogénétique : la patte des larves d'*Ephemeroptera* reste en quelque sorte embryonnaire, et ne deviendra adulte qu'à l'occasion de la mue subimaginale. D'autre part, par suite apparemment de modifications au niveau du futur champ articulaire, le bord antérieur (costal) des ptérothèques devient plus rectiligne en même temps que le bord externe s'allonge et s'arrondit.

Cette modification de la forme générale des ptérothèques entraîne celle du plan général de nervation. La nervure R^{4+5} devient simple et le champ radial, développant une série d'intercalaires convexes, justifie mieux son nom en disposant ses nervures selon un plan bien plus rayonnant que chez les formes ancestrales. Le champ médian antérieur s'élargit et MA devient bifide, avec une IMA. Cette furcation est d'ailleurs facilitée par un rejet vers la zone articulaire de la base convexe de MA qui, finalement, vient au contact de $R + RS$ et produit la capture caractéristique RS-MA. D'autre part, le redressement du bord antérieur de l'aile semble réduire l'importance du « costal brace », qui finira par disparaître comme tel ne conservant que la « nervule humérale ».

Evidemment, ce déroulement évolutif amenant au type éphéméroptérien n'est encore, jusqu'à présent, qu'une hypothèse à peu près gratuite. Mais elle me paraît découler assez raisonnablement des données fournies par les *Kukalovidae* et *Jarmilidae*.

Ce schéma a dû débiter bien avant le Permien. On doit nécessairement pouvoir y intercaler les *Protephemeroptera* (*Triplosobidae*). Il est alors satisfaisant de constater que, chez *Triplosoba*, la MA est réputée simple et encore partiellement indépendante de $R + RS$.

La constitution d'un super-ordre des *Ephemeromorpha* ne va pas à l'encontre de la proposition de B. B. ROHDENDORF (1969) concernant ses *Hydropalaeoptera*. En fait, ces derniers doivent comprendre, à côté des *Ephemeromorpha*, un groupe plus plésiomorphe encore. Celui-ci est constitué par les *Odonata*, les *Meganisoptera* et groupes ordinaires voisins et je proposerai de le nommer *Odonatomorpha*. Le discuter sortirait du cadre de cette note. Notons seulement que, dans ce super-ordre, les larves sont également aquatiques dès l'origine et qu'on a toutes raisons de penser qu'elles ont initialement des ptérothèques homonomes, des pattes à tarsi 5-articulés et bi-ongulés, des trachéobranches (9 paires?) abdominales et trois filaments caudaux. C'est

du moins ce qu'on peut imaginer en examinant les larves des formes les plus archaïques d'Odonates actuels.

RESUME

Des larves permienes récemment décrites et attribuées aux *Ephemeroptera* (*Protèreismatidae*) sont transférées aux *Archodonata* dont elles constituent des espèces, genres et familles nouveaux. *Ephemeroptera* et *Archodonata* peuvent être réunis en un super-ordre des *Ephemermorpha* nom. nov. qui, avec le super-ordre des *Odonatomorpha* nom. nov., constitue les *Hydropalaeoptera* de B. B. ROHDENDORF.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DEMOULIN, G.

1954. *Quelques remarques sur les Archodonates*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., XC, p. 327.)

KUKALOVA, J.

1968. *Permian Mayfly nymphs*. (Psyche, LXXV, p. 310.)

ROHDENDORF, B. B.

1969. *Phylogenie* in W. KÜKENTHAL, *Handbuch der Zoologie*. (Berlin, De Gruyter, IV (2) 1/4, 28 pp., 1 fig.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.