| Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.<br>Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet. | 47 | 29 | Brux. | 15.9.1971 |
|--|----|----|-------|-----------|
|--|----|----|-------|-----------|

# CONTRIBUTION A L'ETUDE MORPHOLOGIQUE, SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENIQUE DES EPHEMEROPTERES JURASSIQUES (1)

VI. L'aile postérieure des Hexagenites Scudder et les rapports Hexagenitidae-Chromarcyidae-Oligoneuriidae

PAR

## Georges Demoulin (Bruxelles)

J. Walther a décrit et figuré (1904, fig. 18) une trace contenue dans une plaque calcaire jurassique de Solenhofen appartenant à la collection Redenbacher (nunc in Humboldt Universität, Berlin E.). Il a présenté cette trace comme un « Strudelloch eines Insektes », c'est-à-dire comme une sorte de creux dû au tourbillon engendré dans la vase par les mouvements désordonnés d'un insecte tombé à l'eau et s'y noyant. Cette explication est certainement un peu naïve, mais effectivement l'empreinte montre un insecte embourbé au centre du creux.

Jusqu'à présent, personne ne connaissait l'identité de cet insecte. Monsieur le Prof. Dr. K. W. Barthel (Berlin W.) a réexaminé l'empreinte et a reconnu dans l'insecte un Ephéméroptère. Mon éminent collègue — avec une grande amabilité dont je le remercie ici très vivement — a attiré mon attention sur ce fossile, m'en envoyant tout d'abord un moulage en latex, puis se chargeant de m'obtenir le prêt de l'original et de me le faire envoyer.

Le fossile s'est avéré appartenir à l'espèce Hexagenites cellulosus (HAGEN), seul représentant connu en Europe de la famille Hexagenitidae. Il comprend une aile antérieure droite pratiquement complète, mais dont la nervulation secondaire est presque entièrement effacée; une aile postérieure droite dont ne manque qu'une partie de la région anale; et enfin

<sup>(1)</sup> Les cinq premières parties de cette série sont parues sous le titre : Contribution à l'étude... des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. Les récentes découvertes en Asie paléarctique m'obligent à élargir le cadre géographique de cette contribution.

un fragment basilaire de l'aile antérieure gauche, rabattu en travers de l'aile postérieure droite et qui correspond à la région radio-médio-cubito-anale.

Fait assez piquant et qui mérite peut-être d'être signalé : le moulage en latex — examiné par transparence un peu à la façon d'une « lame mince » — s'est montré bien plus aisé à étudier que le fossile original. C'est donc d'après le moulage qu'a été réalisée la figure 1 ci-contre, nécessairement inversée.

L'aile antérieure ne nous apprend rien que nous ne connaissions déjà. Il en va tout autrement de l'aile postérieure.

Tout d'abord, il est confirmé que la longueur de l'aile postérieure vaut la moitié de celle de l'aile antérieure, comme je l'avais supposé précédemment (DEMOULIN, G., 1970a). Par sa forme générale, cette aile postérieure rappelle celle des *Ephemeropsis* Eichwald, mais en moins anguleux et avec une nervation moins pléthorique. Comme je l'avais supposé (DEMOULIN, G., op. cit.), la MA est bifide et il y a une IMA; la fourche de MA est pratiquement au même niveau que celle de RS. MP est également bifide avec une IMP; sa fourche est nettement plus basilaire que celle de MA. Le champ cubito-anal n'est que fort imparfaitement conservé; CuA est manifestement simple et apparemment séparée de CuP par une série d'intercalaires.

Le déchiffrement de l'aile postérieure de H. cellulosus permet de mieux établir les caractères généraux de la famille Hexagenitidae et ceux qui distinguent les deux genres constituant cette famille : Hexagenites Scudder et Ephemeropsis Eichwald.

Comme je l'ai souligné à diverses reprises, on reconnaît immédiatement les Hexagenitidae au parallélisme, ou plus exactement à la concentricité des deux branches de la MA. Ce caractère est particulièrement bien marqué aux ailes antérieures chez les deux genres et aux ailes postérieures chez Ephemeropsis; il est peut-être à peine moins net aux ailes postérieures chez Hexagenites. Parmi les traits de structure qui permettent de séparer aisément les deux genres, on peut citer : l'envergure (45 mm au maximum chez Hexagenites; de 75 à 90 mm chez Ephemeropsis); les rapports de position à toutes les ailes de MP² et CuA¹ (séparées par quelques intercalaires marginales chez Hexagenites; géminées chez Ephemeropsis).

Il me faut revenir sur la question des nervures intercalaires situées derrière CuA¹. Et même, avant tout, préciser quelque peu ce qu'il faut entendre par « triade ». Ce terme a tout d'abord été utilisé pour définir une structure nervuraire correspondant à la bifurcation d'une nervure longitudinale : les deux branches de la fourche ainsi formée étant de même signe, il peut se former une nervure intercalaire de signe opposé : ces trois nervures alternées constituent une « triade ». Notons immédiatement que ce terme ne tient pas compte de la façon dont s'est formée la fourche initiale. Comme chaque branche de cette fourche peut à son tour être bifurquée — et les nouvelles branches ainsi formées pouvant à leur

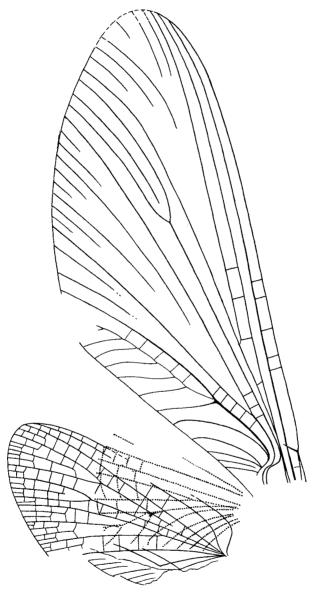


Fig. 1. — Hexagenites cellulosus (HAGEN), imago; × 7,25.

Ailes antérieure et postérieure droites et fragment d'aile antérieure gauche, nervation d'après un moulage en latex de l'empreinte originale.

N.B. — Les nervures de l'aile antérieure gauche sont, pour plus de clarté, figurées en pointillé bien que, en réalité, elles se superposent à celles de l'aile postérieure droite.

tour bifurquer — on peut se trouver en présence d'une « cascade de triades ». Il n'y a de limites que celles apportées par les dimensions de l'aile.

Lorsque le champ de CuA¹ contient des intercalaires non réunies par des nervules transverses, ces intercalaires — généralement plus ou moins sinueuses — s'attachent sur CuA¹ : on les appelle alors « sigmoïdales ». Mais, lorsqu'il y a une quantité suffisante de nervules transverses, on peut trouver des intercalaires qui sont rattachées, soit directement soit par l'intermédiaire de transverses, à CuA¹, à CuP, ou entre elles. Quand l'intercalaire la plus basilaire s'attache directement à CuA¹ et si elle est de signe (+), elle constitue une authentique CuA². D'autre part, un réarrangement accompagné de réduction des nervules transverses peut amener la formation d'une ICuA, nervure longitudinale plus ou moins festonnée sur laquelle s'attachent alors les autres intercalaires (éventuellement « sigmoïdales »).

La présence d'une CuA<sup>2</sup> et d'une ICuA est constatée chez les Hexagenitidae; mais, contrairement à ce que semble affirmer O. A. TSHERNOVA (1961), elle n'est pas limitée à cette famille : on la retrouve par exemple chez Siphlurites explanatus Cockerell (Isonychiidae Coloburiscinae), forme oligocène de Florissant (Cfr. Demoulin, G., 1970b). D'autre part, le type structural des intercalaires (autres que CuA<sup>2</sup> et l'ICuA) n'est pas étroitement stabilisé. Chez Hexagenites, la ICuA est unie à CuA1 par 4 ou 5 nervules transverses et porte en direction du bord postérieur une série de nervures sigmoïdales non reliées entre elles par des transverses. Notons au passage que la partie la plus distale de la ICuA est beaucoup moins régulièrement tracée que le reste de la nervure. Chez Ephemeropsis, l'ensemble du dispositif cubital est nettement moins simplifié. Il y a l'équivalent d'une ICuA longitudinale, mais celle-ci est bien plus festonnée, constituée par la partie basilaire de la branche distale de trois triades « bossues » successives. Ces trois triades contiennent chacune une intercalaire reliée aux branches des fourches par des nervules transverses nombreuses. CuA1 et « ICuA » sont reliées entre elles également par de nombreuses transverses. Les intercalaires les plus distales (près du tornus) participent encore beaucoup moins à la constitution d'une ICuA chez Ephemeropsis que chez Hexagenites. Contrairement à ce qu'affirme O. A. TSHERNOVA (op. cit.), on ne peut donc pas parler d'une « importante similitude » de structure du champ de CuA chez les Hexagenitidae.

Depuis longtemps, j'ai prétendu que Chromarcys magnifica Navas, espèce asiatique actuelle, devait être rapproché des Hexagenitidae. Personne n'a voulu admettre ce point de vue. Tout au plus O. A. TSHERNOVA (1970) admet-elle « certains liens » entre Chromarcys et les Hexagenitidae; mais elle rapproche le premier genre des Oligoneuriidae (et des Mesonetidae) dans une super-famille Oligoneurioidea et les secondes près des Aenigmephemeridae dans une super-famille Hexagenitoidea.

En fait, Chromarcys présente deux problèmes distincts : 1°) faut-il considérer ce genre comme appartenant (éventuellement dans une sous-famille distincte) à une famille déjà connue (Hexagenitidae ou Oligoneuriidae) ou bien faut-il y voir le représentant d'une famille distincte (Chromarcyidae) ? 2°) Quels sont les rapports phylétiques de Chromarcys avec les autres Ephéméroptères ?

Discutons tout d'abord la position systématique de Chromarcys. J'ai déjà indiqué précédemment (DEMOULIN, G., 1967) combien l'aile antérieure de cet insecte rappelle celle des Hexagenitidae. Disons que, par la gémination de MP<sup>2</sup> avec CuA, elle rappelle surtout celle des Ephemeropsis. Dans le champ de MP, la similitude va même jusqu'à la présence de courtes intercalaires entre MP1 et IMP (aussi chez Hexagenites). Au premier abord, par contre, le champ cubital semble différer : il est décrit chez Chromarcys (Cfr. TSHERNOVA, O. A., 1970) comme pourvu d'intercalaires (= sigmoïdales) qui partent de CuA1 ou sont reliées par des transverses. C'est dans un sens analogue que je l'avais compris auparavant (Demoulin, G., 1967). Mais, comme je l'ai dit plus haut, la plus basilaire des nervures intercalaires peut constituer — et constitue ici une CuA2. La ressemblance avec Ephemeropsis est donc en fait bien plus étroite encore. Chez Chromarcys toutefois, les nervules transverses sont... transversales pour la plupart et n'ébauchent pratiquement pas encore une ICuA longitudinale. L'aile postérieure de Chromarcys rappelle également celle des Hexagenitidae et plus spécialement celle de Ephemeropsis, dont elle partage la surabondance nervuraire. Elle en diffère toutefois par la simplicité de MA. On sait qu'une MA non ramifiée se rencontre chez divers Ephéméroptères et que cette simplicité fait parfois partie des caractères systématiques familiaux; parfois, elle n'a de valeur que générique. Or, on constate chez les Hexagenitidae (s. str.) que Ephemeropsis, dont l'aile postérieure vaut un peu plus de la moitié de l'aile antérieure, possède une fourche de MA plus longue que sa tige; chez Hexagenites, dont l'aile postérieure vaut juste la moitié de l'antérieure, la fourche de MA est nettement plus courte que sa tige. Il serait donc compréhensible - sans plus - que chez Chromarcus, dont l'aile postérieure vaut moins de la moitié de l'antérieure, la fourche de MA soit réduite au point d'être absente.

Remarquons d'ailleurs, à ce sujet, que la MA de l'aile postérieure des Chromarcys n'est peut-être pas encore entièrement stabilisée. G. ULMER (1939) a figuré les deux ptérothèques II d'une larve de « Pseudoligoneuria » feuerborni ULMER; l'une de ces ptérothèques montre une MA simple comme chez Chromarcys magnifica NAVAS, mais l'autre (op. cit., fig. 112) montre une indiscutable et nette fourche de MA à peine plus courte que la tige de cette nervure.

Les autres traits de structure imaginale des *Chromarcys* sont bien moins connus. On peut les tirer de la  $\circ$  de *Chromarcys magnifica* Navas (Cfr. Demoulin, G., 1967) et du  $\circ$  d'une espèce thaïlandaise indéterminée (Cfr. Tshernova, O. A., 1970). Les pattes ont une allure

plutôt Oligoneuriidienne; les antérieures ont 5 articles au tarse et les ongles émoussés ( $\sigma$ ) ou 4 articles au tarse et les ongles dissemblables dont un crochu ( $\varphi$ ) (2). Les gonostyles semblent rappeler ceux des *Oligoneuriidae* les plus archaïques (ceux des *Hexagenites* rappellent surtout ceux des *Palingeniidae*!).

Enfin, on ne peut oublier que la larve des *Chromarcys* est de style Oligoneuriidien tandis que celle des *Ephemeropsis* est de type Siphlonuroïde (on ne connaît pas celle de *Hexagenites*).

Il résulte de ce qui précède que Chromarcys, combinant des caractères d'Hexagenitidae et d'Oligoneuriidae, ne peut être rattaché à aucune de ces deux familles sans modifier fortement la définition de celles-ci. C'est pourquoi, d'accord avec O. A. TSHERNOVA (1970), j'estime devoir considérer Chromarcys comme constituant une famille distincte : les Chromarcyidae (Cfr. Appendice).

En matière de systématique, créer un taxon nouveau pour une forme « anticonformiste » n'est jamais qu'une solution de facilité. Si le classement général en est moins perturbé, c'est là le seul avantage (pour notre tranquillité d'esprit!). Le vrai problème est ailleurs : quels sont les rapports phylétiques de la forme « aberrante » avec les autres?

C'est le problème que nous allons devoir envisager ici à propos des Chromarcyidae : quels sont leurs ancêtres et quels sont, éventuellement, leurs descendants. Deux thèses principales s'affrontent ici.

Depuis plus de quinze ans, j'ai proposé — sur la base des données accessibles à l'époque — de rapprocher le genre actuel Chromarcys Navas des genres jurassiques Hexagenites Scudder et Ephemeropsis Eichwald. Cette proposition reposait essentiellement sur la présence, à l'aile antérieure de ces divers genres, d'une MA à branches concentriques. La redescription de la 9 holotype de Chromarcys magnifica Navas (Demoulin, G., 1967) m'a permis de mettre en évidence la grande ressemblance de nervation existant entre cette espèce et les Ephemeropsis (dont l'adulte venait d'être tout récemment décrit de façon complète et satisfaisante). Plus récemment, la discussion (Demoulin, G., 1969a) de la nervation (seule connue) des Aenigmephemeridae m'a amené à voir chez ces derniers des descendants des Siphlonuridae, descendants susceptibles d'avoir été à l'origine d'une part des Hexagenitidae + Chromarcyidae et d'autre part des Oligoneuriidae.

De son côté, dans un travail de systématique générale — auquel j'ai déjà fait allusion plus haut et dont les conclusions phylogéniques restent à publier — O. A. TSHERNOVA (1970) a rapproché les Aenigmepheme-

<sup>(2)</sup> Un même dimorphisme sexuel touchant les ongles se retrouve chez les *Isonychia* Eaton (*Isonychiidae Isonychiinae*).

ridae des Hexagenitidae (super-famille Hexagenitoidea) (3) tandis qu'elle rassemble les Mesonetidae, les Chromarcyidae et les Oligoneuriidae dans une super-famille Oligoneurioidea.

Je ne citerai que pour mémoire le point de vue de l'école américaine, selon lequel *Chromarcys* constitue une sous-famille spéciale des *Oligoneu-riidae*. Ce point de vue est respectable, mais je dois lui reprocher de refuser systématiquement de tenir compte des formes fossiles.

Au risque d'une lapalissade, je rappellerai que — faute de pouvoir remonter le cours du temps — la phylogénie est un ensemble d'hypothèses. Encore pouvons-nous nous estimer heureux si les données paléontologiques sont suffisantes. Ce n'est pas tout à fait le cas ici. En effet, les Aenigmephemeridae ne sont connus que par un seul genre, une seule espèce, un unique fragment d'aile antérieure; on ne sait rien de la larve, pas plus d'ailleurs que de celle de Hexagenites. Mais c'est le privilège de la phylogénie de se contenter de ce qu'elle a!

Si, comme le pense O. A. TSHERNOVA (op. cit.) les Aenigmephemeridae sont proches des Hexagenitidae; et si, avec moi (DEMOULIN, G., 1969a), on admet que les premiers sont les ancêtres des seconds : il faut alors supposer également que les larves des Aenigmephemeridae étaient d'un type Siphlonuridien, comme leurs présumés ancêtres (Siphlonuridae) et leurs présumés descendants (Hexagenitidae). Un même raisonnement nous amène à admettre que les adultes des Aenigmephemeridae possédaient des pattes normalement développées. Rappelons en passant que les Hexagenitidae montraient des gonostyles rappelant ceux des Palingeniidae.

Si on fait provisoirement abstraction de leur nervation alaire, les *Chromarcyidae* sont tout autres. Les adultes ont des pattes et des gonostyles qui rappellent de près ceux des *Oligoneuriidae* (s. str.). De même, les larves sont d'un type absolument Oligoneuriidien (= lithophile) et ne se distinguent de celles des *Oligoneuriidae* que par la forme et la position de leurs trachéobranchies I, qui sont ici semblables de forme et de position à celles des six paires suivantes.

Il faut ouvrir ici une parenthèse. On admettra que, en matière de trachéobranchies (considérées en tant que appendices segmentaires pairs), la similitude de forme et de position est plus archaïque que la dissimulitude. D'autre part, il semble évident que des larves de type Oligoneuriidien peuvent dériver de larves de type Siphlonuridien, une évolution inverse étant exclue. Et les *Isonychiidae* sont là pour prouver que le passage d'un type à l'autre est aisé (on comparera à ce sujet les *Rallidens* Penniket aux *Murphyella* Lestage).

<sup>(3)</sup> O. A. TSHERNOVA (op. cit.) attribue aux *Hexagenitoidea* des ailes postérieures plus grandes que la moitié des antérieures. Effectivement, chez *Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD, le rapport des longueurs est de 4/7 env.; mais chez *Ephemeropsis marty-novae* TSHERNOVA et chez *Hexagenites cellulosus* (HAGEN) le rapport est de 1/2. On ne sait rien de l'aile postérieure des *Aenigmephe:neridae*!

Personne, je pense, ne voudrait placer Murphyella dans les Oligoneuriidae, et ce malgré sa larve de type Oligoneuriidien; les caractères de nervation s'y opposent. Il s'agit donc d'un cas de parallélisme larvaire.

Il en est de même, à mon avis, des Chromarcyidae et des Oligoneuriidae. On ne doit pas perdre de vue que, en dehors de la structure homonome de ses trachéobranchies I, Chromarcys possède une larve qui, dans le cadre du type Oligoneuriidien, n'est nullement « archaïque » : on doit la comparer à celle (présumée) des Spaniophlebia (Cfr. Demoulin, G., 1955) qui, dans le groupe Oligoneuriidien, est passablement spécialisée. Je vois donc dans les Chromarcys des Ephéméroptères dont l'évolution a été parallèle à celle des Oligoneuriidae.

Mais ce parallélisme, s'il exclut la possibilité de l'origine d'une des deux familles à partir de l'autre, ne rejette pas de ce fait la possibilité d'une origine commune à partir d'une forme plus ancienne. Quelle pourrait être celle-ci ?

Pour répondre à cette question, il faut d'abord noter que tout parallélisme est d'abord la conséquence d'une divergence initiale. Une telle divergence se retrouve justement entre les Chromarcyidae et les Oligoneuriidae. En quoi consiste-t-elle? Au premier abord, on pourrait être tenté de la chercher dans l'apparente opposition qui se manifeste dans la nervulation transverse : très dense chez les Chromarcuidae, elle est pratiquement nulle chez les Oligoneuriidae. Mais les Palingeniidae (par exemple) sont là pour nous prouver qu'on peut trouver les deux types dans une même famille. En fait, la divergence porte — comme je l'ai toujours dit — sur la structure de MA aux ailes antérieures. Alors que dans les deux familles ici comparées on trouve un champ de MP élargi et une CuA1 plus ou moins nettement parallèle au bord postérieur, on constate que chez Chromarcys le champ entre MA1 et MA2 est fort étroit, alors qu'il est particulièrement large chez les Oligoneuriidae. L'élargissement de ce champ est évidemment facilité par le rejet vers la base de l'aile de la fourche de MA; et c'est justement ce que montrent les Oligoneuriidae. alors que la tige de MA est plus longue que ses branches chez Chromarcys.

J'estime donc pouvoir chercher l'origine des *Chromarcyidae* et des *Oligoneuriidae* parmi des formes dont l'aile antérieure montre un champ de MP très large, une CuA¹ parallèle au bord postérieur, et dont les branches de MA s'écartent de façon modérée (c'est-à-dire à la façon des *Siphlonuridae*). Encore le parallèlisme de CuA¹ avec le bord postérieur est-il un critère de moindre importance, car on le retrouve chez bien d'autres familles d'Ephéméroptères.

Et comme j'ai montré plus haut que le type larvaire Oligoneuriidien peut s'acquérir rapidement, j'en reviens à maintenir mon hypothèse d'une origine (indépendante!) des Chromarcyidae et des Oligoneuriidae à partir des Aenigmephemeridae.

Mais il me reste à préciser les rapports phylétiques des *Chromarcyidae* et des *Hexagenitidae*. Et, ici, je m'écarterai légèrement de mon hypothèse antérieure, qui était peut-être un peu trop simple.

En effet, c'est sans doute à tort que j'ai cru les *Chromarcyidae* plus proches des *Hexagenitidae* que des *Oligoneuriidae*. En fait, ils se placent (systématiquement parlant!) à mi-chemin entre les deux autres familles.

Et puisque nous devons nous en tenir - par la force des choses à ce que, par une sorte de pléonasme, j'appellerai les « hypothèses phylogéniques », pourquoi ne pas envisager la possibilité, pour les Aenigmephemeridae, d'avoir présenté - comme le font actuellement les Isonychiidae - une série de formes différant par leurs types larvaires mais ayant en commun une nervation semblable à celle de Aenigmephemera demoulini TSHERNOVA. De ces formes, les plus plésiomorphes auraient donné naissance aux Hexagenitidae, dont la seule spécialisation (vérifiable) aurait consisté dans le rétrécissement de MA; d'autres formes, à larves déjà quelque peu lithophiles, seraient à l'origine des Chromarcyidae, à MA également rétrécie; enfin, les plus apomorphes auraient formé les Oligoneuriidae, à larves également lithophiles, mais ayant acquis - à partir de la nervation aenigméphéméridienne banale - un type nervuraire essentiellement caractérisé par l'atrophie de la nervulation transverse, le reiet des fourches nervuraires vers la base avec ouverture des branches de Ma et la gémination totale des nervures longitudinales.

Comme on le voit, il n'a pas été tenu compte ici des Mesonetidae, que O. A. Tshernova (op. cit.) rapproche des Chromarcyidae et des Oligoneuriidae. La raison en est que, encore une fois, les données paléontologiques sont insuffisantes : la larve seule est connue. Or la connaissance de l'adulte est ici plus que jamais nécessaire. Si les Hexagenitidae datent du Jurassique supérieur et si les Aenigmephemeridae et Siphlonuridae remontent au Jurassique moyen, les Mesonetidae (avec l'espèce unique Mesoneta antiqua Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer) sont décrits du Jurassique inférieur.

Il est évident qu'on ne peut se baser uniquement sur l'âge actuellement connu des divers groupes pour décider de relations phylétiques. Mais il reste que les *Mesonetidae*, dès le début du Jurassique, présentaient des larves de type lithophile. Faut-il y voir, avec O. A. TSHERNOVA( op. cit.) des *Oligoneurioidea* archaïques? Je ne suis pas à même d'en juger actuellement. Mais le raccourcissement du tibia larvaire (Cfr. DEMOULIN, G., 1969b, 1969c) me semble les écarter de l'origine des *Oligoneuriidae*.

Quoi qu'il en soit, si on accepte le schéma phylogénique que je propose dans ces pages, il faut aussi admettre qu'on ne peut conserver deux super-familles distinctes pour les Aenigmephemeridae et leurs descendants présumés. Les termes Hexagenitoidea et Oligoneurioidea ayant déjà fait l'objet de remaniements quant à leur contenu, ils risquent de prêter à confusion. Je proposerai donc d'utiliser dorénavant le terme

Aenigmephemeroidea pour une super-famille comprenant les Aenigmephemeridae, les Hexagenitidae, les Chromarcyiidae et les Oligoneuriidae.

#### APPENDICE

Les genres Polymitarcys Eaton et Chromarcys Navas ont une désinence identique et leurs noms ont tous deux servi pour la création de sous-familles et de familles que les auteurs écrivent un peu au hasard : -inae, -ynae, -yinae; -idae, -ydae, -yidae. La désinence -arcus provient du grec « arkus », dont le génitif est « arkuos » et le radical « arku- ». Il faut donc écrire Polymitarcyidae et Chromarcyidae.

#### Résumé

Description de l'aile postérieure de Hexagenites cellulosus (HAGEN). Discussion des relations phylétiques de diverses familles jurassiques et proposition de créer une super-famille Aenigmephemeroidea pour les Aenigmephemeridae, Hexagenitidae, Chromarcyidae et Oligoneuriidae.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DEMOULIN. G.

- Une mission biologique belge au Brésil. Ephéméroptères. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 20.)
- Redescription de l'holotype q imago de Chromarcys magnifica Navas et dis-
- cussion des affinités phylétiques du genre Chromarcys Navas (Ephemeroptera, Chromarcyinae). (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLIII, 31.)

  1969a. Sur les rapports phylétiques des Aenigmephemeridae avec les autres familles des Siphlonuroidea (Ephemeroptera). (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLV, 13.)
- 1969b. Sur l'origine et les tendances évolutives des Baetidae et des Siphlaenigmatidae (Ephemeroptera). (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XIV,18.)
- 1969c. Quelques remarques sur certains Ephemeroptera triasiques et jurassiques. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLV, 42.)
- 1970a. Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. V. Hexagenitidae = Paedephemeridae (syn. nov.). (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLVI, 4.)
  1970b. Contribution à la connaissance des Ephéméroptères du Miocène. I. Siphlurites
- explanatus Cockerell. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLVI, 5.)

TSHERNOVA, O. A.

- 1961. Sur la position systématique et l'âge géologique du genre Ephemeropsis Eichwald (Ephemeroptera, Hexagenitidae). (En russe, résumé en anglais. Rev. d'Entom. de l'URSS, XL, 4, p. 858.)

  1970. Sur la classification des Ephemeroptera fossiles et récents. (En russe, résumé en anglais. Rev. de l'URSS, XLIX, 1, p. 124.)

Ulmer, G.

Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln. (Arch. Hydrobiol., 1939, Suppl. XVI, p. 443.)

WALTHER, J.

1904. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. (Denkschr. Med.-naturwiss. Gesellschaft, Jena, XI, p. 133.)