

Michael Hubard

St. Louis, Mo.

SUPER-ORDRE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

ORDRE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

(EPHEMEROIDEA Handl. 1908 = AGNATHA Meinert 1883 = PLECTOPTERA Pack. 1886)

par

RAYMOND DESPAX

Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

Définition. — Insectes archaïques, ayant conservé des caractères primitifs, à métamorphoses incomplètes (hémimétaboles). Imagos fragiles, à vie remarquablement brève, à teguments mous et glabres. Tête relativement petite, peu mobile, à appareil buccal profondément régressé, non fonctionnel (Agnathes de Cuvier); antennes courtes, de 2 articles, surmontés d'une soie (Subulicornes de Latreille); yeux composés grands, souvent plus développés chez les mâles et différents de forme de ceux des femelles; 3 ocelles. Mésothorax développé, prothorax et métathorax réduits; pattes inégales, les antérieures les plus grandes, surtout chez les mâles. Ailes membraneuses, glabres, non plissées, inégales, les postérieures plus petites, parfois très réduites, vestigiales ou même nulles; au repos, les ailes sont relevées dans le plan

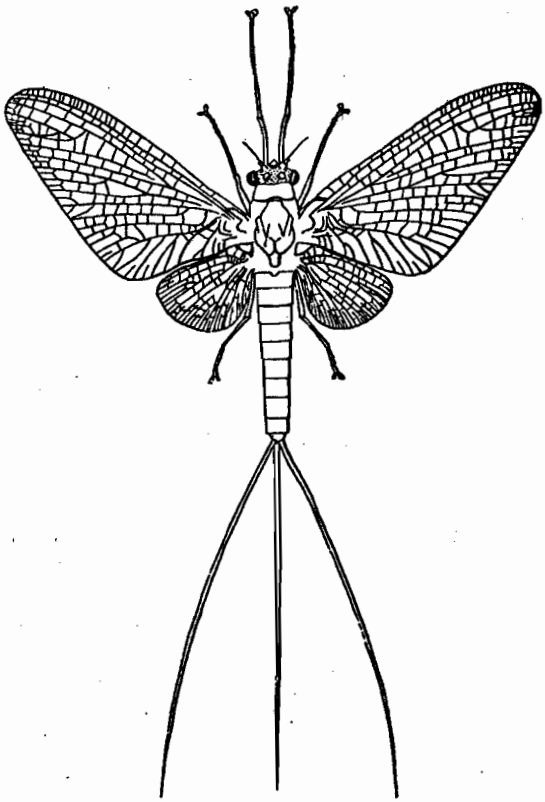


FIG. 1. — Potamanthus flaveola Walsh (d'après NEEDHAM).

vertical et appliquées les unes contre les autres; nervation le plus souvent abondante, riche en nervures transverses, caractérisée par la présence de nervures intercalaires situées dans la partie marginale et distale de l'aile, entre les grandes nervures longitudinales. Abdomen allongé, subcylindrique, de 10 segments apparents (1), subégaux, terminé par 3 appendices filiformes, multiarticulés : 2 cerques symétriques et un appendice médian, impair, *filum terminale*, paracercue ou cercoïde; parfois désignés, tous trois, sous le nom de « soies caudales ». Gonopores pairs, s'ouvrant, chez la femelle, sur la membrane intersegmentaire, en arrière du 7^e sternite abdominal; portés, chez le mâle, par un pénis double ou bifide placé entre le 9^e et le 10^e sternite; des gonopodes articulés dépendant du 9^e segment.

Larves aquatiques, à appareil buccal broyeur fonctionnel, à appareil respiratoire formé d'expansions trachéo-branchiales, de formes variées, portées presque toujours par l'abdomen et, exceptionnellement, par le thorax et la tête; abdomen terminé par 3 soies caudales, très rarement par 2 seulement.

Entre l'état de larve et celui d'imago s'intercale un stade intermédiaire, la subimago; ailée comme l'imago, elle en diffère par ses couleurs plus ternes, la brièveté plus grande des appendices, et par l'opacité des ailes qui sont ciliées à leur marge; la subimago doit subir une dernière mue pour passer à l'état définitif d'imago (2).

ADULTES

MORPHOLOGIE EXTERNE

La *tête*, relativement petite, est réunie au thorax par une articulation peu mobile, ne permettant guère de mouvements qu'en direction dorso-ventrale, comme chez les Plécoptères et les Orthoptères; elle est fréquemment transverse, sa largeur étant encore accentuée par la proéminence des yeux composés, latéraux.

Le *clypeus*, caréné, surmonte un appareil buccal atrophié dont les diverses pièces, comparées à celles de la larve, sont régressées, réduites de taille, déformées, faiblement chitinisées et molles. Cette atrophie n'est pas également prononcée chez toutes les espèces et pour toutes les pièces, mais, dans tous les cas, l'appareil est non fonctionnel et l'imago ne peut s'alimenter.

(1) Il existe, en réalité, un 11^e segment, mais très réduit et peu distinct.

(2) Ce stade intermédiaire est un cas unique dans toute la Classe des Insectes; sa signification a été discutée. Il semble que ce soit la persistance d'un état primitif où les individus continuent à muer après avoir acquis la forme adulte. Cet état, les Crustacés l'ont conservé à l'époque actuelle, alors que tous les Insectes l'ont perdu, à l'exception des seuls Éphéméroptères. Heymons souligne cet archaïsme en employant pour désigner ce type exceptionnel de métamorphose les termes de Prométabolie et de Palaeométabolie.

Les antennes sont courtes, subulées, formées de 2 articles basilaires épais et d'une soie grêle, multiarticulée.

Les ocelles, au nombre de 3, peuvent être égaux, mais souvent l'ocelle impair est le plus petit.

Les yeux latéraux, composés, sont toujours remarquablement volumineux, ils occupent parfois une grande partie de la tête. En règle générale, ils sont plus grands et plus convexes chez les mâles; ils peuvent être de formes très différentes dans les deux sexes. Dans certaines familles, telles que les *Potamanthidae* et les *Ephemerellidae* par exemple, l'œil composé est divisé, par un sillon, en deux portions distinctes, l'une supérieure, l'autre inférieure, parfois de couleur différente; dans ces yeux, dits « ascalaphoïdes », ces deux parties diffèrent aussi par leur structure et, vraisemblablement, par leur rôle visuel (voir plus loin). Cette division de l'œil atteint son maximum chez les *Baëtidae* où les mâles semblent posséder 2 paires d'yeux composés (fig. 2, b) : la portion

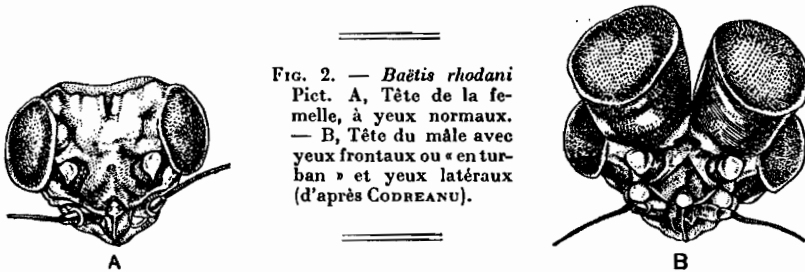


FIG. 2. — *Baëtis rhodani* Pict. A, Tête de la femelle, à yeux normaux. — B, Tête du mâle avec yeux frontaux ou « en turban » et yeux latéraux (d'après CODREANU).

supérieure très séparée de l'autre, est portée par une protubérance, cylindrique ou conique, formant socle; elle constitue les « yeux frontaux » ou « yeux en turban »; la portion inférieure semblant représenter, seule, les yeux latéraux habituels (1).

Le *thorax*, robuste, est surtout constitué par le mésothorax très développé, convexe dorsalement. Le prothorax, annulaire, demeure petit, transverse, séparé du mésothorax par un sillon bien marqué. La prédominance du segment thoracique moyen est liée au grand développement relatif des ailes antérieures; le métathorax, portant des ailes réduites, est aussi réduit, peu distinct, facile à confondre avec un premier tergite abdominal.

Les ailes sont membraneuses, minces et glabres, le plus souvent transparentes et irisées, parfois lactescentes (*Caenidae*) ou opaques (*Oligoneuriidae*). Les deux paires ont la même structure mais non la même taille; les postérieures sont, chez les Éphéméroptères actuels toujours plus petites que les antérieures (2). La disproportion peut être extrêmement accentuée : dans les genres

(1) Chez *Baëtis rhodani* (Pict.), des anomalies individuelles, d'ailleurs fort rares, intéressent les organes de la vision. Quelques individus portent un « œil en turban » unilatéral, l'œil du côté opposé étant du type femelle normal. Parfois l'œil en turban existe des deux côtés, mais inégalement développé. On a ainsi un mélange « en mosaïque » de caractères mâles et femelles. Ces individus anormaux seraient soit des intersexués, soit des gynandromorphes. Cette seconde façon de voir semble la plus plausible.

2) C'est un caractère évolué; chez les formes fossiles, au Permien et même au Jurassique, les deux paires d'ailes étaient souvent égales.

Baëtis et *Centroptilum*, l'aile postérieure n'atteint guère que le sixième ou le huitième de la longueur de l'aile antérieure (fig. 10, a); chez *Cloëon* et chez *Caenis*, elle disparaît complètement.

Au repos, les ailes demeurent plates et ne se plient point à la façon d'un éventail; elles ne sont pas couchées en toit, au-dessus de l'abdomen, comme chez les Trichoptères ou les Lépidoptères hétérocères, mais relevées verticalement et appliquées les unes contre les autres comme chez les Lépidoptères rhopalocères.

Les nervures sont généralement nombreuses. C'est là un caractère primitif que montrent les formes fossiles et que beaucoup des formes actuelles ont conservé, tandis que d'autres, plus évoluées ont une nervation simplifiée, tels, par exemple, les *Baëtis*, *Caenis*, *Oligoneuriella* et *Prosopistoma*.

La nervation fournit de très importants caractères systématiques (1).

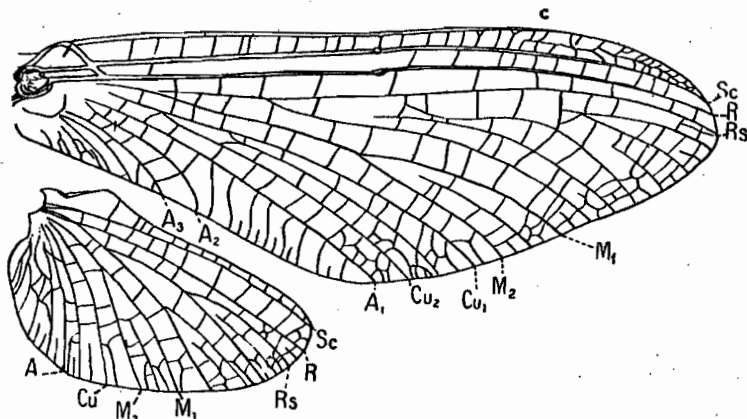


FIG. 3. — *Siphonurus aestivalis*. EAT. c, costale; Sc, sous-costale; R, radius; Rs, secteur du radius; M₁ et M₂, médianes; Cu₁ et Cu₂, cubitales; A₁, A₂, A₃, anales (d'après SCHÖNEMUND).

On peut aisément reconnaître les nervures des Insectes primitifs, avec leurs relations habituelles (fig. 3). Depuis le bord antérieur de l'aile renforcé par la costale, on rencontre successivement les nervures fondamentales suivantes, émanées de la base même de l'aile: la sous-costale, le radius, la médiane, la cubitale et les anales. Le radius donne naissance au secteur du radius qui se détache non loin de sa base (et c'est là encore un caractère primitif). Le secteur du radius, la médiane et la cubitale se ramifient et leurs branches atteignent la marge de l'aile (2). Entre ces branches se situent des nervures intercalaires, très caractéristiques; elles occupent seulement la région distale de l'aile; elles sont tantôt isolées, tantôt groupées par paires; tantôt elles demeurent sans relations avec les grandes branches longitudinales voisines, tantôt elles s'y relient par l'intermédiaire de nervures transversales, mais elles n'émanent jamais directement de la base de l'aile. A l'aile antérieure,

(1) Malheureusement, la nervation a été diversement interprétée; la désignation des nervures principales varie avec les auteurs. La terminologie de Comstock-Needham a été employée par la majorité des systématiciens en Europe. Il ne paraît pas souhaitable de la voir abandonner.

(2) C'est surtout à propos des ramifications du secteur du radius et de la médiane que se manifeste le désaccord entre les auteurs.

la partie distale du champ costal est fréquemment opaque et traversée de nombreuses petites nervures, c'est le ptérostigma. De petites dilatations ampullaires (*bullae*) s'observent vers le milieu de la sous-costale et du secteur du radius.

L'aile, chez les Ephéméroptères est un organe stable; on ne signale pas, dans cet ordre, des cas de brachyptérie ou d'aptérie comparables à ceux que montrent les Trichoptères et surtout les Plécoptères, qu'il s'agisse de variations individuelles, ou géographiques, ou liées au dimorphisme sexuel.

Les pattes grêles et fragiles sont très inégales; les antérieures sont les plus longues; leur élancement s'observe dans les deux sexes, mais elle atteint son maximum chez les mâles; portées en avant, elles assument un rôle tactile, suppléant ainsi les antennes courtes et les palpes atrophiés. Chez les mâles, ces pattes démesurées saisissent et maintiennent la femelle lors de l'accouplement. Les autres pattes sont encore plus courtes et ont tendance à se réduire. Déjà chez *Polymitarcis*, les pattes postérieures sont courtes et faibles et chez quelques *Campsurus* tropicaux, les pattes moyennes et postérieures sont réduites à des moignons et ne peuvent supporter l'animal. C'est là un exemple des stigmates de dégénérescence qui frappent souvent ces imagos à la vie si fugitive.

Les tarses sont de 4 à 5 articles, rarement de 2; ils sont rarement atrophiés. Leur dernier article porte 2 ongles souvent dissemblables, l'un en crochet, l'autre en palette.

L'*abdomen* est allongé et paraît formé de 10 segments; ils sont en général subcylindriques, un peu déprimés du côté sternal. Cependant, dans le genre néo-zélandais *Oniscigaster*, certains segments présentent des élargissements latéraux, vestiges, peut-être, des lobes latéraux segmentaires des Paléodictyoptères.

Les segments sont presque semblables; ceux qui avoisinent les gonopores présentent seuls quelques particularités. Chez les femelles, la marge postérieure du 7^e sternite se prolonge au-dessus des ouvertures génitales; parfois le 9^e sternite s'étend, lui aussi, vers l'arrière en une « plaque ventrale ». Chez les mâles (fig. 4), le 9^e sternite, élargi, porte sur les côtés de son bord postérieur une paire de gonopodes servant à l'accouplement. Ces appendices sont rarement inarticulés (*Campsurus*, *Caenis*); le plus souvent ils sont formés de 3 à 4 articles, rarement plus (6 à 7 chez les *Palingenia*). Entre eux se situe un pénis double ou bifide, portant un gonopore à l'extrémité de chacun de ses lobes; ceux-ci peuvent être flanqués de sclérites allongés, parfois aigus ou en crochets : les titillateurs.

L'extrémité abdominale porte, en règle générale, 3 appendices sétacés, multiarticulés, les « soies caudales »; elles peuvent être fort longues, surtout chez certains mâles où elles atteignent 2 et même 3 fois la longueur du corps; elles dépendent d'un 11^e segment abdominal réduit et masqué par le segment

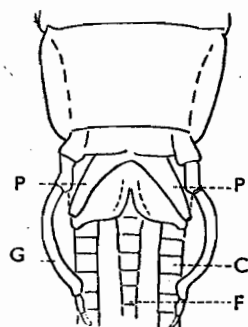


FIG. 4. — *Pentagenia vittigera*. Walsh. Extrémité de l'abdomen du mâle, vue ventrale. C, cerques; F, filum terminale ou cercoïde; G, gonopodes; P, pénis double (d'après NEEDHAM).

précédent. Les soies latérales sont des cerques; la soie médiane, très caractéristique, émane du tergite, c'est le *filum terminale*, paracerque ou cercoïde; elle peut être aussi longue ou plus longue que les cerques; fréquemment elle se raccourcit (*Polymitarcidae*) jusqu'à devenir vestigiaire (*Chirotonetes*) ou même disparaître complètement (*Baëtidae*). Grâce à la présence d'une articulation qui permet aux cerques de se plier vers leur base, ils peuvent jouer un rôle accessoire pendant l'accouplement.

ANATOMIE INTERNE

L'anatomie interne de l'imago montre une nette prédominance des organes reproducteurs sur ceux de la vie végétative. Les premiers conservent des dispositions remarquablement primitives, les seconds ont régressé ou ont assumé des fonctions nouvelles. En même temps, les organes de la vision atteignent un développement particulier.

Le *tube digestif* de l'imago, comparé à celui de la larve, montre de notables différences. Contrairement à ce que l'on a parfois cru, la bouche n'est pas oblitérée, mais les portions stomodéales et proctodéales du tube ont diminué de calibre et leur paroi s'est renforcée; l'intestin moyen, au contraire, se dilate considérablement et sa paroi s'amincit jusqu'à ne plus être qu'une fine membrane; il perd toute fonction digestive et se remplit d'air.

L'intestin antérieur est muni de faisceaux musculaires dilatateurs et de fibres annulaires sphinctériennes; c'est lui qui, par une sorte de jeu de pompe, règle l'accès de l'air dans l'intestin moyen; quant à l'intestin postérieur, refoulé par la dilatation de l'intestin moyen, il décrit quelques anses et s'oppose à l'échappement de l'air par l'arrière. Ces dispositions réalisent un allègement du corps de l'insecte, propre à faciliter ses évolutions aériennes; de digestif qu'il était chez la larve, cet appareil serait devenu aérostatique chez l'imago (1). Cette remarquable transformation serait liée à la fois à la brièveté de la vie imaginale, dispensant de toute alimentation, et aux nécessités du comportement sexuel avec danses nuptiales aériennes, assurant la reproduction, cette fonction essentielle et presque unique de l'individu adulte.

Les *tubes de Malpighi* sont nombreux; on en compte, suivant les espèces, de 40 à plus de 100.

Le *cœur* dorsal est long, il est divisé en 9 ventriculites contractiles, situés dans l'abdomen; le sang y circule de l'arrière vers l'avant. L'aorte antérieure lui fait suite dans le thorax, jusqu'à la tête; elle porte dorsalement

(1) Cette façon de voir est classique. Cependant, Palmén attribue au tube digestif un rôle différent du rôle aérostatique. Cette poche, remplie d'air, appuyée sur les gonades, leur transmettrait la pression exercée par la musculature abdominale, provoquant ainsi l'émission rapide des produits sexuels. Drenkelfort incline lui aussi dans ce sens. Ainsi le tube digestif participerait encore aux fonctions reproductrices, mais d'une façon bien différente de celle qui lui est le plus souvent attribuée.

2 diverticules sanguins situés l'un dans le mésothorax, l'autre dans le métathorax. Ce sont vraisemblablement des ampoules pulsatiles assurant l'irrigation sanguine des ailes (1). Une dernière chambre qui paraît être un 10^e ventriculite, termine le cœur en arrière (fig. 5); il en part 3 vaisseaux, les aortes postérieures, qui pénètrent dans les soies caudales. La disposition des valvules séparant cette dernière chambre du cœur des précédentes est telle que la systole envoie le sang vers l'arrière dans les aortes postérieures. De ce fait on peut considérer cette cavité non comme un ventriculite du cœur mais comme une ampoule pulsatile, assurant l'irrigation des soies caudales.

Le système trachéen est relativement simple, mais il s'y rattache, dans sa portion céphalique, un organe particulier, remarquable, l'organe de Palmén.

On compte 2 paires de stigmates thoraciques et 8 paires de stigmates abdominaux. Dans le thorax et l'abdomen, 2 grands troncs trachéens courent le long du tube digestif; les divers rameaux trachéens s'en détachent. Dans la tête, des rameaux trachéens émanés des troncs latéro-dorsaux et latéro-ventraux se croisent en X. Le point de croisement se situe, dans le plan médian, au-dessus de l'œsophage, un peu en arrière du cerveau (fig. 6, A). Ce carrefour anastomotique constitue l'organe de Palmén. Il contient un corpuscule formé de couches concentriques de chitine disposées autour d'un double nodule central (fig. 6, B). Ces couches proviennent de l'intima des troncs trachéens; leur nombre

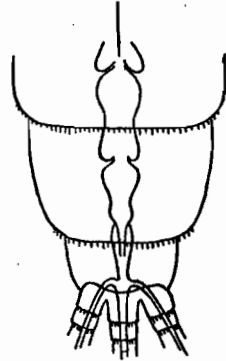


FIG. 5.—*Cloëon dipterum* L. Extrémité de l'abdomen de la larve, montrant la terminaison du vaisseau dorsal et le départ des aortes postérieures (d'après ZIMMERMANN).

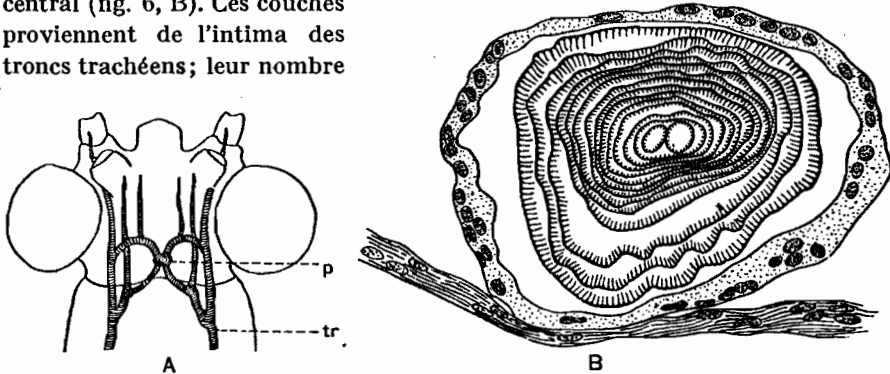


FIG. 6.—Organe de Palmén. A, Position de l'organe (p) dans la tête d'*Ephemera vulgata* L.; tr. troncs trachéens. — B, Coupe longitudinale (d'après Gross).

égale celui des mues subies par l'individu, au cours de son développement postembryonnaire. On a attribué à l'organe de Palmén un rôle sensoriel et probablement équilibrateur (voir plus loin).

(1) Leur importance relative semble l'indiquer : l'ampoule mésothoracique est toujours plus grande que l'ampoule métathoracique, comme les ailes antérieures sont plus grandes que les postérieures et, lorsque ces dernières disparaissent, l'ampoule métathoracique est absente, elle aussi.

Le *système nerveux* central est, en général, peu condensé et ne diffère guère de celui de la larve, tel qu'il sera décrit plus bas. L'appareil sensoriel est caractérisé par l'importance des yeux contrastant avec la réduction des antennes et des palpes. Ainsi la vision devient-elle le sens capital de l'imago, les autres sens, odorat et tact ne jouant plus qu'un rôle effacé. Toutefois, les pattes antérieures, allongées, portées vers l'avant, assument une fonction tactile comme chez les Diptères Chironomides et Culicides.

Le *système endocrine rétro-cérébral* est très particulier (fig. 7). On note tout d'abord la simplicité du *sympathique* qui est dépourvu de ganglion hypocérébral. Le *corps cardiaque* est impair et logé dans la paroi dorsale de l'aorte;

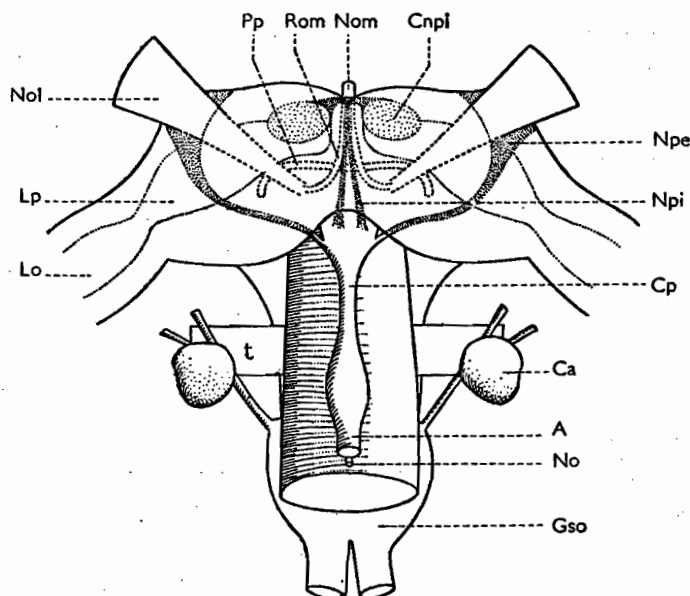


FIG. 7. — Complexe endocrine rétro-cérébral d'*Ephemera vulgata*. A, aorte; Ca, corps allaté; Cp, corps cardiaque (paracardiaque de CAZAL); Cnpi, noyau d'origine du nerf paracardiaque interne; Gso, ganglion sous-œsophagien; Lo, lobe optique; Lp, lobe protocérébral; No, nerf œsophagien; Nol, nerf ocellaire latéral; Nom, nerf de l'ocelle médian; Npe, nerf paracardiaque externe; Npi, n. paracardiaque interne; Pp, pont protocérébral; t, tentorium (d'après P. CAZAL).

situation qui ne se retrouve pas chez les autres Insectes; il est remarquablement riche en fibres nerveuses et contient des noyaux qui appartiennent, peut-être, à des éléments ganglionnaires; deux paires de nerfs l'innervent (*nerfs paracardiaques* de CAZAL). Les deux *corps allates* sont situés loin en arrière du cerveau, au-dessus des bras tentoriaux; ils sont innervés par un nerf partant de la *masse sous-œsophagienne*.

Les *ocelles* sont caractérisés, à la fois, par la minceur de la cornée cuticulaire, très bombée mais non épaissie, et par la nature cellulaire du cristallin. Chez *Hexagenia* (fig. 8, A), le cristallin est formé par l'élongation des cellules épidermiques cornéagènes. Chez *Cloëon* ou chez *Baëtis* (fig. 8, B), la cornée est tapissée, en dessous, par des cellules cornéagènes normales, restées cubiques comme les cellules épidermiques voisines, elle recouvre un cristallin composé de plusieurs assises de cellules d'origine probablement épidermiques.

Les yeux composés sont eucônes. Lorsque, chez les mâles, ils sont divisés en deux portions, la supérieure et l'inférieure sont dissemblables (fig. 9). La

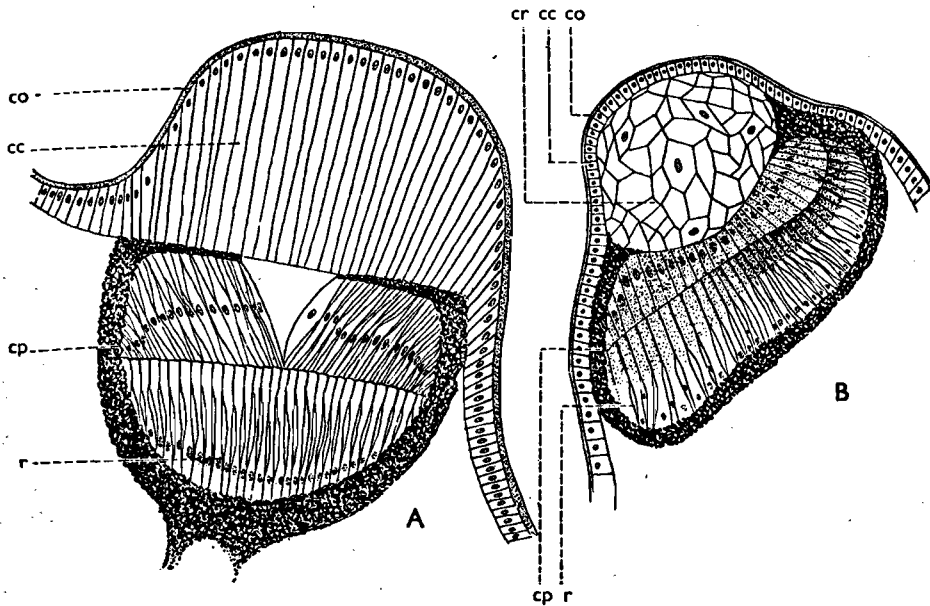
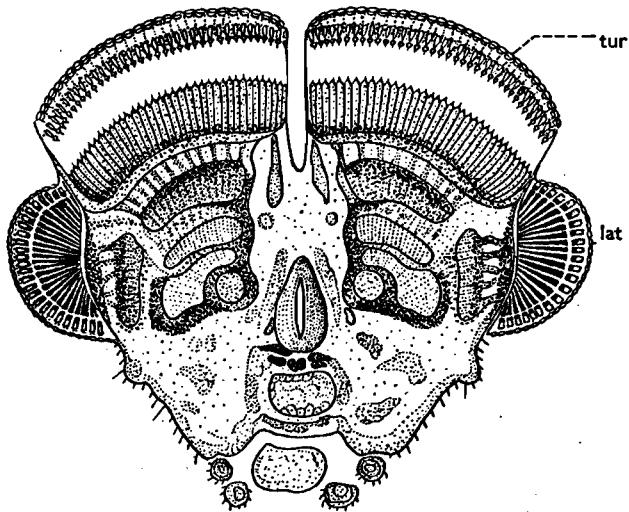


FIG. 8. — Coupes d'ocelles. A, d'*Hezagenia*. — B, de *Baëtis*. cc, cellules cornéagènes; co, cornée; cp, couche pigmentaire; cr, cristallin cellulaire; r, cellules rétiniennees (d'après W. SEILER).

partie supérieure (yeux frontaux ou en turban) est composée de longues ommatidies, incomplètement isolées les unes des autres par un pigment peu abondant; leurs cornéules sont relativement grandes. Ce seraient des yeux fonctionnant

FIG. 9. — *Cloëon fuscatum* L. Coupe transversale de la tête passant par les yeux composés : tur, yeux « en turban », ou frontaux; lat, yeux latéraux (d'après ZIMMER).



par superposition. Ils assureraient la vision des objets éloignés et la vision en lumière atténuée, pendant l'activité crépusculaire ou nocturne. La partie inférieure (yeux latéraux) comprend des ommatidies plus courtes, séparées par

un pigment plus abondant et à cornéules plus petites. Ces yeux fonctionneraient par apposition, assurant la vision des objets proches et par bonne lumière, pendant l'activité diurne. Le grand développement des yeux frontaux de certains mâles serait lié au comportement sexuel, facilitant la recherche des femelles au cours des danses nuptiales exécutées, le plus souvent, au crépuscule (1).

L'*organe de Palmén* serait un appareil stato-récepteur, jouant un rôle dans l'équilibration (2). Bien qu'existant déjà chez la larve, il ne paraît pas avoir chez elle, de rôle certain. Il fonctionnerait seulement chez l'adulte, en enregistrant ses changements de position dans l'espace au cours des montées et des descentes alternées du vol nuptial.

Dans l'*appareil reproducteur*, le tractus génital demeure à un état remarquablement primitif dont il existe peu d'autres exemples chez les Insectes.

Les gonoductes primaires (mésodermiques) restent séparés sur tout leur trajet; il n'y a donc pas de gonoducte secondaire commun (ectodermique) et il existe 2 gonopores distincts : il n'y a pas de glandes annexes, mais il existerait un *receptaculum seminis* sur le trajet des oviductes des *Campsurus*.

Les ovaires, du type panoïstique, comprennent un grand nombre d'ovarioles disposés en grappe dorsale; ils sont sacciformes et prolongés par les oviductes pairs; ils apparaissent si complètement bourrés d'œufs mûrs chez l'adulte qu'ils remplissent presque totalement la cavité du corps depuis l'arrière de la tête jusqu'à l'extrémité de l'abdomen. Les gonopores pairs s'ouvrent en arrière du 7^e sternite.

SYSTÉMATIQUE

La systématique moderne des Éphéméroptères repose sur la Monographie de Eaton (1883-1888); elle est basée principalement sur la morphologie des adultes. Les classifications subséquentes en dérivent : Bengtsson (1909), Klapalek (1909), Petersen (1910), Ulmer (1920), Handlirsch (1929). Elles n'en diffèrent guère que par la valeur systématique accordée aux coupures primitives de Eaton qui avait reconnu 13 « types » structuraux, répartis en 3 « groupes ».

Ainsi Ulmer attribue la valeur de Familles aux « types » de Eaton et il conserve leur disposition en trois groupes qu'il considère comme autant de sous-ordres.

A l'opposé, Handlirsch ne reconnaît aucun sous-ordre et n'admet qu'une seule famille,

(1) Cette interprétation du rôle des diverses régions oculaires est classique. Elle a été discutée : Mlle Verrier (1940-1941) admet que les deux portions oculaires fonctionnent toutes deux par apposition. Il n'y aurait donc pas, pour chacune d'elles, adaptation à un mode différent d'activité. Par ailleurs, la portion des yeux, morphologiquement hypertrophiée chez les mâles, serait en réalité fonctionnellement réduite et « à possibilité physiologique très limitée ».

(2) Une certaine analogie structurale entre cet organe, avec son nodule chitineux, et des otolithes ou statolithes, à concrétions calcaires, suggère cette interprétation. Mais elle demeure encore hypothétique.

mais il la subdivise en sous-familles et en tribus qui, au nombre total de 14, correspondent dans leur ensemble aux 14 familles de Ulmer.

La considération des formes larvaires peut mener à des groupements différents. Car, parfois, certaines espèces qui se ressemblent étroitement à l'état adulte ont des larves très dissemblables.

L'évolution de la forme adulte et de la forme larvaire paraît s'être faite indépendamment et la différenciation est souvent plus avancée chez les larves. Cependant, mais plus rarement, de larves en apparence identiques dérivent des adultes différents. Quoi qu'il en soit, les cas de pœcilogonie sont fréquents et compliquent grandement la tâche du systématicien.

Ainsi, Needham (1905), tout en suivant les grandes lignes de la classification de Eaton, fait-il passer certains de ses types d'un groupe dans l'autre. Lestage (1916) s'inspire de Needham, mais répartit les familles en deux groupes très inégaux : Cryptobranches et Nudi-branches, suivant la disposition des branchies larvaires. Lameere (1917) cherche à combiner les caractères larvaires et adultes; il aboutit à une division en deux familles superposables à la division de Lestage : *Prosopistomidae* (= Cryptobranches) et *Ephemeridae* (= Nudi-branches). Ces derniers se distribuent en 5 sous-familles avec 8 tribus. C'est système, l'un des plus originaux, s'inspire de considérations phylogénétiques ingénieuses.

Cependant, Schoenemund (1930), plus pragmatique, reprend la disposition classique en 13 familles, se refusant même à envisager leur distribution en groupes ou séries distinctes. Nous admettons une division en 14 familles réparties en 6 séries.

Série I. — SIPHLONURIDIENNE.

A l'aile antérieure, la 1^{re} cubitale et la 1^{re} anale sont parallèles ou peu divergentes à la base. Les larves sont du type nageur à corps subcylindrique (1) (fig. 14).

FAMILLE SIPHLONURIDAE Ulmer 1920. — A l'aile antérieure (fig. 3), la sous-costale est bien distincte; le 1^{er} espace anal étroit à la base, élargi vers l'apex, traversé par des intercalaires en S allant de la 1^{re} anale à la marge, certaines bifurquées, parfois séparées par de courtes intercalaires libres. Seconde anale beaucoup plus courte que la 1^{re}, parallèle à la 3^e. Aile inférieure ovalaire. Tarses postérieurs à 5 articles mobiles. Cercoïde réduit, vestigiaire ou nul. Yeux du mâle simples ou faiblement ascalaphoïdes, subcontigus.

Genres : *Ameletus* Eat., *Parameletus* Bengts., *Dipteromimus* Eat., *Siphonurus* Eat., *Oniscigaster* Eat., *Isonychia* Eat., etc.

FAMILLE BAËTIDAE Klapalek 1909. — Ailes transparentes (fig 10, A). A l'aile antérieure, la sous-costale est bien distincte; la médiane n'est pas ramifiée; en arrière d'elle, 2 intercalaires, dont une correspond à la seconde médiane, mais reste sans relation avec la 1^{re}. Le nombre des nervures transverses est réduit. Aile postérieure très réduite ou absente. Tarses postérieurs de 4 articles (si un 5^e article existe, il est ankylosé au tibia). Cercoïde nul. Yeux du mâle « en turban ».

Genres : *Baëtis* Leach, *Cloëon* Leach, *Callibaëtis* Eat., *Neobaëtis* Nav., *Centroptilum* Eat., etc.

FAMILLE OLIGONEURIIDAE Ulmer 1920. — Ailes troubles, à nervation réduite (fig. 10, B) : à l'aile antérieure, la sous-costale est indistincte, confondue avec le radius sauf à la base; 4 ou 5 nervures longitudinales seulement

(1) Les caractères larvaires seront précisés et complétés plus loin.

et un très petit nombre de nervures transversales. Tarses postérieurs de 4 articles. Cercoïde tantôt présent (parfois réduit) ou nul. Yeux du mâles simples, plus ou moins écartés.

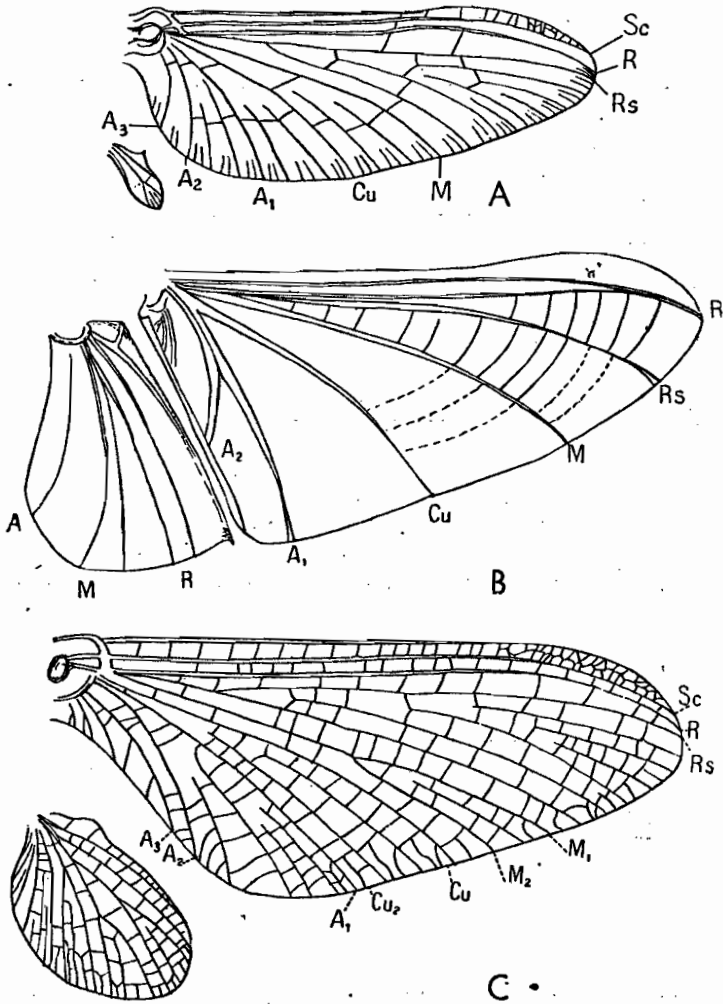


FIG. 10. — Ailes. A, de *Baëtis pumilus* Burm. — B, d'*Oligoneuriella rhenana* Imb. C, d'*Ecdyonurus venosus* Fabr. (d'après SCHÖNEMUND). Mêmes lettres que dans la figure 3.

Les larves présentent un aplatissement ventral sensible qui relie ces formes aux suivantes.

Genres : *Oligoneuria* Pict., *Elassoncuria* Eat., *Lachlania* Eat., *Noya* Nav.

Série II. — ECDYONURIDIENNE.

Ailes transparentes. A l'aile antérieure, la sous-costale est distincte : 1^{re} anale et 1^{re} cubitale parallèles ou peu divergentes. Tarses postérieurs de 5 articles mobiles. Yeux des mâles simples ou subascalaphoïdes, contigus. Larves rampantes, aplaties.

FAMILLE ECDYONURIDAE Ulmer 1920. — A l'aile antérieure (fig. 10, C), 1^{er} espace anal étroit à la base, élargi à l'apex, avec de longues intercalaires, non courbées en S, groupées en deux paires, la plus longue des deux rapprochée de la seconde anale, celle-ci beaucoup plus courte et plus courbe que la 1^{re}. Aile postérieure ovale. Cercoïde nul.

Genres : *Ecdyonurus* Eat., *Rhithrogena* Eat., *Heptagenia* Walsh, *Iron* Eat., *Epeorus* Eat., *Arthroplea* Bengts., *Afronurus* Lest., etc.

FAMILLE AMETROPIDAE Ulmer 1920. — Mêmes caractères que les Ecdyonuridae, mais 1^{er} espace anal ne contenant qu'une paire de longues intercalaires et des vestiges d'une seconde paire, très courte, rapprochée de la 1^{re} anale. Cercoïde bien développé ou rudimentaire.

Genres : *Ametropus* Alb., *Metretopus* Eat.

Série III. — LEPTOPHLÉBIDIENNE.

Ailes transparentes. A l'aile antérieure, la sous-costale est distincte; 1^{re} cubitale et 1^{re} anale parallèles à la base ou peu divergentes. Tarses postérieurs de 4 articles (ou avec un 5^e ankylosé au tibia). Yeux des mâles fortement ascalaphoïdes, très rapprochés. Larves rampantes, peu déprimées.

FAMILLE LEPTOPHLEBIIDAE Ulmer 1920. — A l'aile antérieure, nombreuses nervures transverses; médiane bifurquée; 1^{re} et seconde anales séparées à leur base, seconde anale rapprochée de la 3^e; pas d'intercalaires libres entre la 1^{re} anale et la seconde cubitale. Aile postérieure presque toujours présente. Cercoïde présent, rarement court.

Genres : *Leptophlebia* Westw., *Atalophlebia* Eat., *Adenophlebia* Eat., *Thraulodes* Ulm., *Thraulodes* Ulm., *Habrophlebia* Eat., *Habroleptoides* Schoen., *Choroterpes* Eat., *Fullea* Nav., etc.

Série IV. — EPHÉMÉRIDIENNE.

A l'aile antérieure, la 1^{re} cubitale et la 1^{re} anale divergent fortement dès la base. Tarses postérieurs de 4 articles mobiles (parfois moins). Lorsque l'on compte 5 articles, le basilaire est ankylosé au tibia. Larves du type fouisseur (sauf chez les *Potamanthidae* où elles sont du type rampant).

FAMILLE POTAMANTHIDAE Klapalek 1909. — Ailes transparentes et brillantes. A l'aile antérieure, sous-costale entièrement visible; 3^e anale bifurquée, non reliée à la marge postérieure par des nervures transverses; des intercalaires libres à la marge postérieure, surtout nombreuses à l'aile postérieure. Cercoïde présent ou nul. Yeux des mâles simples ou faiblement ascalaphoïdes, rapprochés.

Genres : *Potamanthus* Pict., *Potamanthellus* Lest., *Potamanthodes* Ulm.

FAMILLE EPHEMERIDAE Klapalek 1909. — Ailes transparentes et brillantes (fig. 11, A). A l'aile antérieure, sous-costale entièrement visible; 3^e anale non bifurquée, reliée à la marge postérieure par de nombreuses nervures trans-

verses; nombreuses intercalaires libres, à la marge postérieure, surtout à l'aile inférieure. Pattes toutes fonctionnelles. Cercoïde présent ou nul. Yeux des mâles simples (au moins extérieurement), plus ou moins écartés.

Genres : *Ephemera* L., *Neophemera* Mc. D., *Hexagenia* Walsh. *Eatonica* Nav., etc.

FAMILLE POLYMITARCIDAE Klapalek 1909. — Ailes translucides, faiblement brillantes chez les mâles, ternes chez les femelles, à nombreuses nervures. A l'aile antérieure, sous-costale entièrement visible; pas d'intercalaires libres

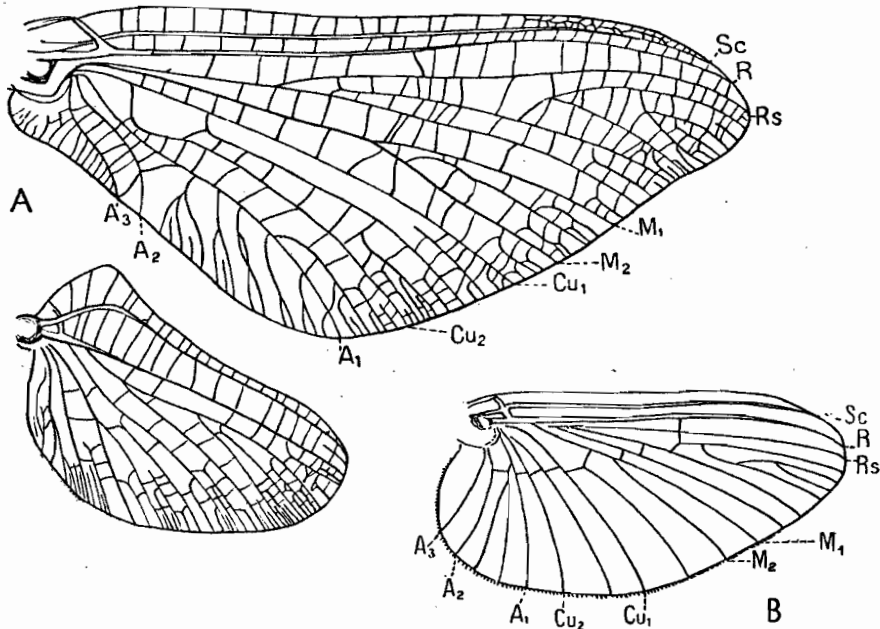


FIG. 11. — Ailes. A, d'*Ephemera vulgata* L. — B, de *Caenis macrura* Steph. (d'après SCHENEMUND).
Mêmes lettres que dans la figure 3.

à l'aile postérieure. Pattes souvent courtes et faibles. Cercoïde souvent nul chez les mâles, le plus souvent présent chez les femelles. Yeux des mâles simples, écartés.

Genres : *Polymitarcis* Eat., *Campsurus* Eat., *Asthenopus* Eat., *Asthenopodes* Ulm., *Tortopus* Needh. et Murphy, *Euthyplocia* Eat., etc.

FAMILLE PALINGENIIDAE Klapalek 1909. — Ailes troubles, riches en nervures. A l'aile antérieure, sous-costale indistincte vers l'apex. Pattes courtes et faibles chez les femelles. Cercoïde nul dans les deux sexes. Yeux des mâles simples, écartés.

Genres : *Palingenia* Eat., *Anagenesia* Eat., *Mortogenesisia* Lest., *Plethogenesisia* Ulm., etc.

Série V. — EPHÉMÉRELLIDIENNE.

A l'aile antérieure, sous-costale entièrement visible; 1^{re} cubitale et 1^{re} anale parallèles à la base, puis divergentes. Tarses postérieurs de 4 articles (ou de 5, avec l'article basilaire ankylosé au tibia). Cercoïde presque toujours présent. Larves rampantes.

FAMILLE EPHEMERELLIDAE Klapalek 1909. — Ailes transparentes, à nervures transverses nombreuses. A l'aile antérieure, médiane bifurquée; 1^{re} et 2^e anales très rapprochées à la base, éloignées de la 3^e; au moins 2 intercalaires libres entre la 1^{re} cubitale et la 1^{re} anale. Ailes postérieures presque toujours présentes. Yeux des mâles ascalaphoïdes, contigus.

Genres : *Ephemerella* Walsh, *Ephemerellina* Lest., *Torleya* Lest., *Chitonophora* Bengts., *Teloganodes* Eat., etc.

FAMILLE CAENIDAE Klapalek 1909. — Ailes troubles, laiteuses, ciliées à la marge, nervures transverses rares (fig. 11, B). A l'aile antérieure, médiane bifurquée; 1^{re} et 2^e anales distantes à la base, la 2^e rapprochée de la 3^e; pas d'intercalaires libres. Ailes postérieures très réduites, fréquemment absentes. Yeux des mâles simples, très écartés.

Genres : *Caenis* Steph., *Eurycaenis* Bengts., *Caenodes* Ulm., *Tricorythus* Eat., etc.

Série VI. — PROSOPISTOMATIDIENNE.

Courte série composée seulement de deux genres, très séparée de toutes les séries précédentes par ses larves rampantes, à branchies cachées par une expansion thoracique (larves cryptobranches de Lestage).

FAMILLE PROSOPISTOMATIDAE Ulmer 1920. — Subimago seule connue. Nervation simplifiée, sans nervures transverses. Ailes postérieures oblongues, présentant un angle inférieur aigu. Cercoïde présent. Yeux écartés. Affinités probables avec les Caenidae. Un seul genre : *Prosopistoma* Latr.

FAMILLE BAËTISCIDAE Ulmer 1920 — Nervation abondante, à nombreuses nervures transverses. A l'aile antérieure, la 1^{re} cubitale et la 1^{re} anale sont parallèles, les 1^{re}, 2^e et 3^e anales subparallèles et subégales; 1^{er} espace anal étroit, non élargi à l'apex. Aile postérieure subcirculaire, à intercalaires nombreuses. Cercoïde atrophié. Yeux des mâles simples, écartés.

Genre : *Baëtisca* Walsh.

ETHOLOGIE

Epoque d'apparition. — En dépit de l'appellation vulgaire de Mouches de Mai, les Ephéméroptères adultes se rencontrent surtout en été. Dans l'hémisphère nord, ce sont les mois de juin à septembre qui voient apparaître la plupart des espèces. Quelques-unes cependant sont printanières, telle *Rhithro-*

gena haarupi Esb. Peters. (le véritable *March Brown* des pêcheurs anglais) qui, en Angleterre et dans les Pyrénées, se montre dès le début de mars, parfois avant même que la neige ait disparu sur le sol. L'apparition de certaines petites formes : *Baëtis rhodani* Pict., *Leptophlebia marginata* L. s'échelonne de mai à octobre.

Subimago. — Sitôt dégagée de l'exuvie nymphale, la subimago va, d'un vol lourd, s'abriter au milieu des herbes, des broussailles ou sur les arbres du bord de l'eau. Elle y demeure immobile jusqu'à la dernière mue. Elle se débarrasse de la très mince pellicule qui la recouvrait tout entière. Cependant les mâles d'*Oligoneuriella* ne se dépouillent point de leur pellicule; et chez *Palingenia* et *Campsurus*, les femelles ne subissent pas de mue subimaginale. La durée du stade subimaginal varie, selon les espèces entre quelques minutes et quelques heures (rarement plus de 40). Plus longue est la durée de ce stade, plus longue aussi sera la vie de l'imago.

Reproduction. — Pour l'imago, son éthologie tout entière est dominée par la fonction reproductrice; toutes les autres fonctions lui apparaissent subordonnées et ne persistent que dans la mesure où elles concourent à l'assurer.

L'accouplement a lieu au cours d'évolutions aériennes : vol nuptial ou danses nuptiales. Elles s'exécutent, le plus souvent, au cours de la matinée, au crépuscule et aux premières heures de la nuit (1). Les individus sont généralement moins actifs et s'abritent aux heures les plus chaudes et les plus ensoleillées, comme aussi, pendant les jours pluvieux et froids. Cependant quelques espèces exécutent leurs danses en plein soleil, *Leptophlebia praepedita* Eat., par exemple.

Pendant ces danses, les mâles, réunis par groupes, s'élèvent rapidement en quelques coups d'ailes suivant une ligne presque verticale, puis se laissent retomber lentement. Leur corps allégé par le tube digestif rempli d'air est soutenu par des ailes étalées et par les soies caudales allongées. Arrivés près du sol, ils remontent vivement ensuite, exécutant ainsi une série de montées et de descentes alternées.

Lorsque des femelles surviennent, les mâles, en vol ascendant, les saisissent par en dessous, se servant, pour les maintenir des pattes antérieures aux tarses allongés, agrippés au thorax, et des gonopodes entourant l'extrémité abdominale (fig. 12).

Le couple alourdi, descend lentement vers le sol et se sépare, le plus souvent en y arrivant, l'accouplement, très bref, étant alors terminé.

Dans certaines familles (*Palingeniidae*, *Polymitarciidae*, *Ephemeridae*, *Oligoneuriidae*, *Caenidae*), la rencontre des sexes est facilitée par l'apparition en masse des adultes. Des individus innombrables se réunissent en immenses essaims, depuis longtemps rendus célèbres par les descriptions classiques de Swammerdam (1675) et de Réaumur (1742). Chez les *Palingenia*, l'accouplement peut avoir lieu au vol, mais parfois aussi, les mâles saisissent les femelles par en dessus alors qu'elles reposent sur l'eau.

(1) Beaucoup de ces espèces crépusculaires sont attirées par les lumières et viennent tourbillonner autour des lampes allumées.

Très tôt après l'accouplement, les femelles gagnent l'eau pour y pondre. La ponte s'exécute suivant trois modes : tantôt les œufs sont émis en deux grosses masses que la femelle porte appendues à son abdomen et qu'elle dépose

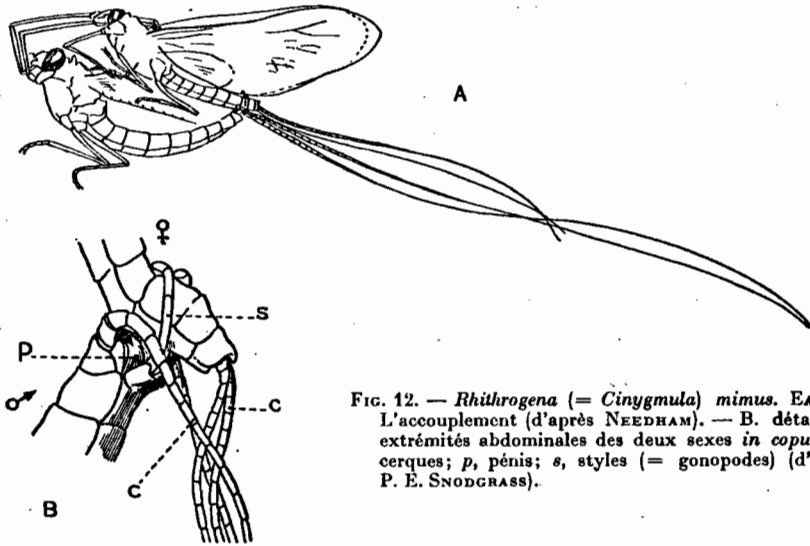


FIG. 12. — *Rhythrogena* (= *Cinygmula*) *mimus*. EAT. A, L'accouplement (d'après NEEDHAM). — B, détail des extrémités abdominales des deux sexes *in copula*, c, cerques; p, pénis; s, styles (= gonopodes) (d'après P. E. SNOODGRASS).

en bloc sur l'eau; les œufs s'éparpillent en coulant au fond (*Polymitarcis Ephemera ignita* Poda); tantôt les œufs sont pondus successivement, en nombreux petits paquets, pendant que la femelle volète au-dessus de l'eau où

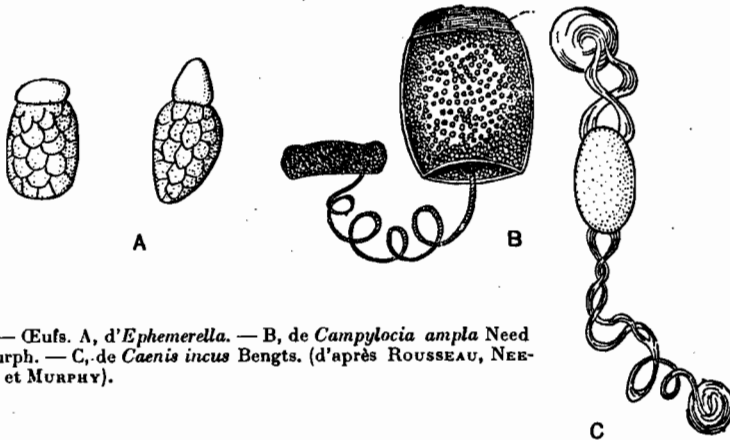


FIG. 13. — Œufs. A, d'*Ephemera*. — B, de *Campylocia ampla* Need et Murph. — C, de *Caenis incus* Bengts. (d'après ROUSSEAU, NEEDHAM et MURPHY).

elle plonge, par instants, le bout de son abdomen (*Ephemera*, certaines *Rhythrogena*); tantôt enfin la femelle pénètre sous l'eau et va déposer ses œufs sur des supports immergés (*Baëtis*) (1).

Œufs et Ponte. — Les œufs ont diverses formes (fig. 13), les uns sont simplement sphéroïdaux ou ellipsoïdaux, à chorion peu ornémenté, avec par-

(1) Cependant la femelle de *Baëtis bioculatus* L. demeurerait à la surface de l'eau et y émettrait ses œufs qui couleraient au fond et se colleraient aux supports.

fois un pôle tronqué (*Ephemerella*) ou muni d'une sorte de coiffe (*Ephemerella*); d'autres portent des filaments partant des pôles (*Caenis*, *Campylocia*) ou de divers points du chorion (*Potamanthus luteus* L.). Ces prolongements, déroulés dans l'eau, s'enchevêtrent aux objets immergés et maintiennent les œufs en place.

Le nombre des œufs est élevé : 800 à 1 000 pour une femelle de *Paraleptophlebia submarginata* Steph., 1 500 à 2 000 chez *Leptophlebia vespertina* L., environ 6 000 pour *Polymitarcis virgo* Ol. et plus de 8 000 pour *Hexagenia bilineata* Say.

Viviparité. — L'oviparité est la règle, la viviparité l'exception; elle existe cependant chez *Cloëon dipterum* L. Cette espèce est ovipare dans le nord de l'Europe, vivipare dans le sud (1).

Les femelles vivipares, aussitôt après l'accouplement ne gagnent point l'eau pour y pondre. Elles cherchent un lieu abrité et y demeurent au repos pendant deux ou trois semaines. Durant cette vie, exceptionnellement longue, l'embryon se développe dans l'œuf; les femelles pondent alors; ponte et éclosions sont simultanées, les larvules se dégagent des enveloppes ovulaires dès que les œufs arrivent au contact de l'eau.

Des œufs contenant des embryons avancés ont été observés dans les oviductes de *Callibaëtis viviparus* Needh. et Murphy.

Ameletus ludens Needh. est parthénogénétique.

La **durée du développement embryonnaire**, chez les ovipares, varie considérablement suivant les circonstances. Elle est de quatre à six semaines entre 20° et 25° C. chez *Palingenia longicauda* Ol. D'une durée normale d'une dizaine de jours chez *Ephemerella danica* Müll., elle peut se prolonger jusqu'à plus de trois mois; une durée de six à sept mois a été observée chez *Polymitarcis virgo* Ol.

Prédateurs et Parasites. — Au cours de leur brève existence, les adultes sont la proie de divers prédateurs : les Hirondelles, pendant le jour, les Chauves-Souris, aux heures crépusculaires, les pourchassent durant leurs évolutions aériennes. Les Poissons moucheronnant en surface gobent les subimagos à l'instant de leur apparition et les femelles au moment de la ponte. Les pêcheurs désignent sous le nom de « manne » cette provende que constitue pour les Poissons les grands essaims d'Ephémères. Enfin les Odonates dévorent les petites espèces, et un Hyménoptère : *Crabro walkeri* Shuk. approvisionne son nid de *Cloëon dipterum* L.

(1) C'est l'un des cas de pœcilogonie géographique retenu par Giard.

LARVES

MORPHOLOGIE EXTERNE

Les larves (1), aquatiques, sont d'un type plus primitif encore que les imagos. Bien des traits archaïques larvaires disparaissent chez l'adulte sous des modifications cœnogénétiques régressives (atrophie des pièces buccales, réduction des antennes) ou progressives (développement des yeux).

Cependant la morphologie des larves est loin d'être uniforme. L'étude d'un type peu spécialisé permettra de prendre une idée de l'organisation larvaire. Il sera ensuite aisé d'apprécier, par comparaison, les variations considérables que l'on rencontre chez les larves, selon leurs différents modes de vie.

C'est la série siphonuridienne qui contient les larves les moins spécialisées et, vraisemblablement, les plus primitives (*Siphonurus*, *Cloëon*, *Baëtis*, etc.) (2).

Chez elles, la forme générale, les proportions relatives des trois grandes régions du corps et leur constitution segmentaire sont peu différentes de celles des adultes. Le corps est peu déprimé, l'abdomen subcylindrique est long, terminé par 3 soies caudales ciliées qui constituent une rame caudale efficace (fig. 14).

Ces larves diffèrent cependant des adultes par l'état fonctionnel de l'appareil masticateur, par les antennes plus longues que la tête, par l'absence d'ailes et par la possession de trachéo-branchies abdominales.

L'appareil buccal est du type broyeur. Le labre est transverse. Les mandibules, puissantes, rappellent celles de certains Crustacés; elles présentent une gnathobase broyeuse (procès molaire), de fortes dents terminales (canines), généralement au nombre de 2, flanquées d'un appendice articulé ou non (*Lacinia mobilis* ou *prostheca*) qui disparaît parfois (fig. 15).

Les mâchoires n'ont qu'un seul lobe terminal, il représente vraisemblablement, les lobes interne et externe fusionnés. Le labium est normalement constitué; les palpes maxillaires et labiaux sont triarticulés. L'hypopharynx est grand et flanqué de 2 lobes (*superlinguae*) remarquablement développés.

Le thorax des larves âgées porte des fourreaux alaires qui contiennent les ébauches plissées des ailes de l'adulte. Les pattes, subégales sont grêles, à segments cylindriques, les tarsi, uniarticulés, sont terminés par un ongle unique.

(1) Chez ces Insectes hémimétaboles, le sens des mots larve et nymphe varie avec les auteurs. Pour beaucoup d'auteurs anglo-saxons, le terme nymphe signifie tous les stades que nous désignons ici du nom de larve. Pour nous, la nymphe est le dernier stade aquatique, celui qui précède immédiatement la subimago. Pour éviter toute amphibologie, le terme de naïade a été proposé par Comstock, mais il n'est guère employé hors d'Amérique.

(2) Elles ressemblent, en effet, à des formes larvaires fort anciennes telles que *Phtartus rossicus* Handl., fossile du Permien de Russie.

L'abdomen compte 10 segments distincts; chacun des 7 premiers porte une paire de trachéo-branchies lamelleuses. Leur homologie a été controversée. Leur aspect foliacé, leur position parfois apparemment dorsale, et leur réseau trachéen ont suggéré un rapprochement avec des formations alaires (Durken, 1907) et une dérivation à partir des lobes latéro-dorsaux segmentaires des Paléodictyoptères. Mais, en réalité, leur insertion est primitivement latéro-ventrale; elles proviennent de mamelons abdominaux embryonnaires. Bien qu'elles réalisent des organes larvaires « pro-

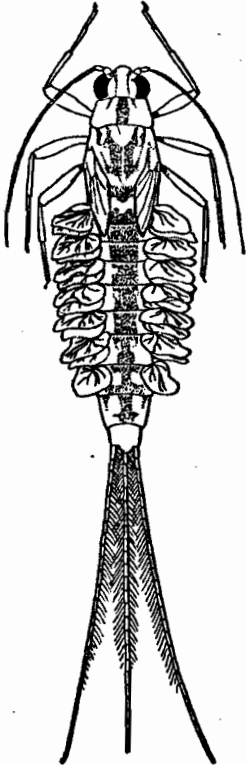


FIG. 14.

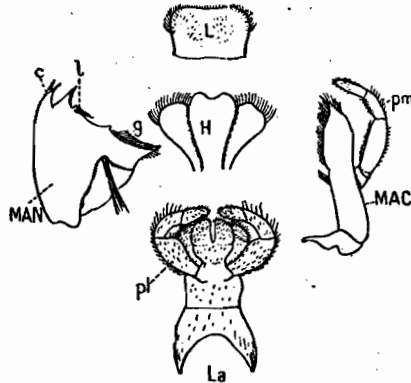


FIG. 15.

FIG. 14. — *Cloëon dipterum*. L. Larve de type nageur (d'après M.-L. VERRIER).

FIG. 15. — *Siphonurus aestivalis* Eat. Pièces buccales : H, hypopharynx; L, labre; La, labium; Mac, mâchoire gauche; Man, mandibule droite; c, canines; g, gnathobase; lacinia mobilis (d'après SCHÖENEMUND).

visaires » (1), les trachéo-branchies, loin d'être des néo-formations, seraient des formations fort anciennes, dérivées de véritables appendices abdominaux ayant assumé des fonctions respiratoires, comme cela a souvent eu lieu chez les Crustacés.

ANATOMIE INTERNE

Dans son organisation interne, la larve diffère de l'adulte, surtout par l'état fonctionnel de l'appareil digestif, contrastant avec le développement incomplet des organes reproducteurs.

(1) Tout « provisoires » que soient ces organes respiratoires larvaires, on connaît quelques exemples de leur persistance, à l'état de vestiges chez les adultes; c'est le cas de certains *Campsurus* et de *Chirotonetes albimanicatus* Needh. Mais ces cas sont bien moins fréquents que chez les Plécoptères.

Le tube digestif est rectiligne. L'intestin antérieur est court; l'œsophage s'élargit en arrière en un jabot indistinct. L'intestin moyen est la partie la plus longue; elle s'étend du prothorax au 7^e segment abdominal; sa paroi, à l'encontre de ce qui existe chez l'adulte, est épaisse, revêtue d'un feuillet péritonéal externe, elle est formée d'une assise conjonctivo-musculaire à fibres longitudinales, d'une assise musculaire à fibres circulaires et d'un épithélium interne à hautes cellules. Sa lumière est comparativement étroite. La portion antérieure de l'intestin moyen est riche en cellules glandulaires, sa portion postérieure est plus musculeuse. L'intestin postérieur est court, l'intestin grêle et le rectum sont, extérieurement, mal séparés. Les tubes de Malpighi sont nombreux, comme il a été dit pour l'adulte.

Le rectum paraît jouer un rôle respiratoire, au moins au début de la vie larvaire, lorsque les larvules sont encore abranches. Les larves sont apneustiques et le système trachéen contient un liquide avec du gaz carbonique dissous.

L'organe de Palmén, dépendant du système trachéen, existe déjà chez la larve; mais son rôle paraît nul pendant la vie larvaire.

L'appareil circulatoire est presque semblable à celui des adultes; cependant, la circulation dans les soies caudales paraît plus importante chez les larves; peut-être ces appendices jouent-ils un rôle respiratoire, au moins accessoire, pendant la vie aquatique.

Le système nerveux central est généralement peu condensé. Outre le cerveau céphalique, on compte 3 ganglions thoraciques et 8 abdominaux, mais le 1^{er} ganglion abdominal, déplacé vers l'avant s'accolle au ganglion métathoracique. Il paraît ainsi n'y avoir que 7 ganglions abdominaux. Une tendance à la condensation se dessine dans quelques genres (*Cloëon* et *Oniscigaster*) où l'on ne distingue plus que 6 ganglions abdominaux; elle atteint son apogée chez *Prosopistoma*, genre si aberrant par tant de côtés. Là, la chaîne nerveuse ventrale se condense en une masse thoraco-abdominale unique qui n'est pas sans analogie avec le gros ganglion thoracique étoilé des Crustacés brachyures.

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES

Les variations morphologiques que peuvent présenter les larves ont été systématisées par Pictet (1843) qui en a distingué plusieurs types : types nageur, rampant, fouisseur, aplati, correspondant à des types éthologiques divers. Malgré une part de schématisation qui justifie des critiques de détail, ces types ont une réelle valeur.

Le type nageur est celui de la série Siphonuridienne; de ce type fondamental dérivent toutes les autres formes. Déjà dans cette première série, les larves d'*Oligoneuriella*, tout en conservant les franges natatoires des soies caudales, ont un corps plan convexe, aplati ventralement, elles réalisent le passage au type suivant.

Le type plat est celui de la série Ecdyonuridienne (fig. 16, A) : le corps est remarquablement déprimé ainsi que la tête qui est très large, à clypeus arrondi et à yeux dorsaux. Les fémurs eux-mêmes sont aplatis. Les soies caudales dépourvues de franges natatoires sont nues ou brièvement ciliolées. Les branchies abdominales, généralement au nombre de 7 paires, sont insérées latéra-

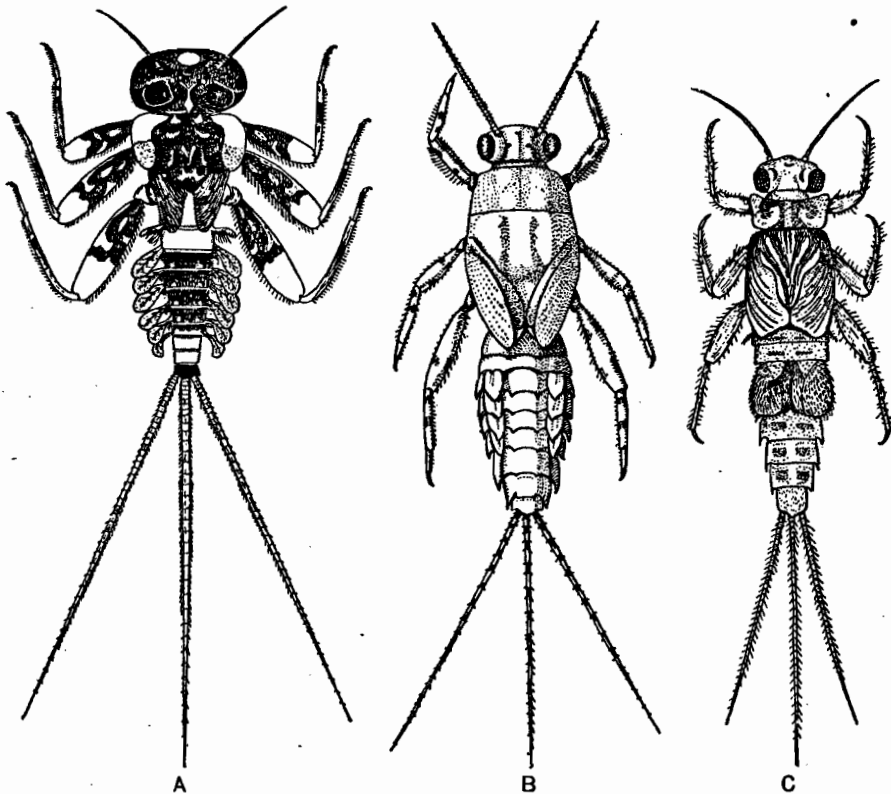


FIG. 16. — Larves. A, d'*Ecdyonurus forcipula* Koll., type plat. — B, d'*Ephemerella ignita* Poda. — C, de *Caenis macrura* Steph., type rampant (d'après SCHENEMUND).

lement et composées chacune d'un mince lobe foliacé recouvrant une touffe de filaments branchiaux, insérés à sa base.

Le type rampant existe dans les séries Leptophlébidiennne et Ephémérellidienne. Il se rattache aisément au type nageur dont il conserve la forme générale allongée et peu déprimée et les yeux latéraux; mais les soies caudales ont perdu les franges natatoires; les pattes n'offrent pas d'aplatissement fémoral. Dans la série Leptophlébidiennne, les branchies, au nombre de 7 paires, sont latérales et formées de 2 lobes foliacés, souvent étroits ou laciniés. Dans la série Ephémérellidienne, plus spécialisée, les branchies diminuent en nombre; elles sont reportées dorsalement et souvent imbriquées. Chez les *Ephemerellidae* (fig. 16, B), il n'y a que 5 paires de branchies, elles consistent chacune en un lobe protecteur, élytroïde, recouvrant un nombre variable de minces lamelles respiratoires. Chez les *Caenidae* (fig. 16, C), les branchies sont au nombre de 6 paires, mais la 1^{re} est vestigiare; la 2^e, au contraire est très

élargie, en élytre, recouvrant et protégeant les 4 branchies suivantes.

Le type fouisseur (fig. 17, A), très caractérisé, domine dans la série Ephéméridienne (exception faite des *Potamanthidae* qui conservent le type rampant et relient ainsi cette série aux précédentes). Le corps est cylindroïde; la tête porte, en avant, une crête clypéale en relief; les yeux sont latéraux. Aux mandibules la dent externe, terminale, prend des dimensions énormes et forme une sorte de défense faisant saillie en avant de la tête. Les pattes, surtout les antérieures, sont puissantes, pileuses ou denticulées et servent à fouir. Les branchies en lanières bifides, plumeuses, sont insérées latéralement et portées rabattues sur le dos. Les soies caudales latérales sont frangées.

Les larves de la série Prosopistomatidienne sont cryptobranches. Les branchies, au nombre de 5 paires, sont recouvertes et cachées par un bouclier thoracique. Chez *Baëtisca*, le bouclier ne se soude pas aux côtés du corps et la cavité branchiale est béante en arrière; les yeux sont latéraux. Chez *Prosopistoma* (fig. 17, B), le bouclier se fusionne avec les côtés du corps; la cavité branchiale ainsi formée communique avec l'extérieur par 3 orifices exigus : 2 inférieurs, latéraux, inhalants; et un

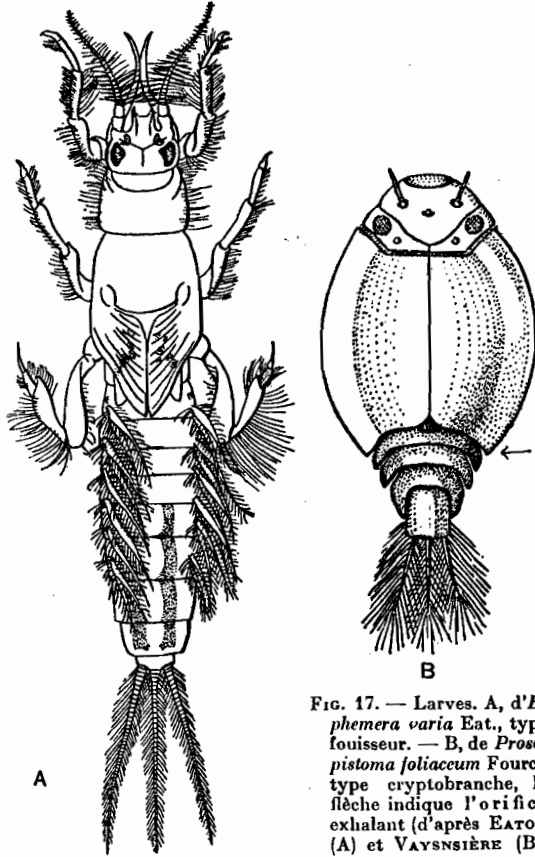


FIG. 17. — Larves. A, d'*Ephemera varia* Eat., type fouisseur. — B, de *Prosopistoma foliaceum* Fourc., type cryptobranch, la flèche indique l'orifice exhalant (d'après EATON (A) et VAYSNIÈRE (B).

orifice dorsal exhalant. Le corps est extrêmement plat ventralement; les pattes sont grêles, les yeux sont dorsaux. Les soies caudales courtes, sont frangées et rétractiles dans le dernier segment abdominal. Cette forme, l'une des plus aberrantes de l'ordre, a été d'abord prise pour un Crustacé et décrite par Geoffroy sous le nom de « Binocle à queue en plumet » (1).

D'autres variations intéressent les pièces buccales et les branchies.

(1) Une autre forme larvaire, très aberrante, elle aussi, et peu connue, est celle du genre *Behningia*, de Russie. Les branchies sont ventrales, les pattes antérieures filiformes, les autres puissantes, toutes terminées par un tarse d'une seule pièce et sans griffe. Le corps, très velu, a un aspect étrange. Il est difficile de faire rentrer cette larve dans une des catégories établies. Elle représente vraisemblablement une famille distincte que Lestage rapproche des *Oligoneuriidae*.

Les palpes maxillaires peuvent varier de taille : très grands chez *Arthroplea*, ils présentent, au contraire, chez les *Ephemerellidae* une tendance à la réduction pouvant aboutir (chez *Ephemerella deficiens* Morg.) à leur complète disparition. Le nombre de leurs articles peut se réduire à 2 seulement comme chez plusieurs *Ephemeridae* et chez les *Ecdyonuridae*. Des variations analogues s'observent sur les palpes labiaux; à l'opposé, une larve chilienne figurée par Eaton et restée inconnue, a un palpe labial exceptionnellement long, composé de 2 articles basilaires normaux suivis d'une sorte de flagelle multiarticulé, antenniforme.

A côté des variations de nombre et de position des branchies, déjà indiquées, on rencontre, dans quelques cas, des branchies ailleurs que sur l'abdomen : filaments branchiaux en touffes à la base des mâchoires chez des *Oligoneuriidae* ou, parmi les *Siphonuridae*, chez *Isonychia* qui possède, en outre, de semblables touffes à la base des hanches antérieures.

ÉCOLOGIE ET ÉTHOLOGIE

Habitat et adaptations. — Les larves, presque toutes dulçaquicoles (1), se distribuent en groupements différents suivant les biotopes.

En eaux stagnantes ou peu courantes se rencontrent surtout des larves de la série Siphonuridienne, *Cloëon*, *Siphonurus*, nageant bien, grâce à de vifs mouvements ondulatoires de l'abdomen muni de sa puissante rame nataoire formée par les soies caudales longuement frangées.

Dans les eaux à courant plus vif et dans les torrents, la nage devient difficile. Quelques larves du type nageur y persistent cependant, telles les *Ameletus*, *Isonychia* et quelques *Baëtis* montagnards (du groupe *B. alpinus*) mais, chez ces derniers, le cercoïde est très court et les franges nataoires sont réduites. Ces mêmes eaux hébergent un groupement caractéristique, pétricole, formé de larves plates, appartenant à plusieurs séries, mais où domine la série Ecdyonuridienne : *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Epeorus*, *Iron*, etc. Leur forme serait adaptative, elle leur permettrait de s'appliquer étroitement aux pierres et, ainsi, de résister à l'entraînement du courant. Il est possible aussi que cet aplatissement leur permette, non point tant de résister au courant, que de se soustraire à son action; grâce à lui, elles peuvent se placer sur ou sous les pierres, ou entre elles, en des points où le frottement des filets liquides ralentit leur vitesse et amortit le courant.

Certaines de ces rhéophiles montrent des adaptations plus précises : les branchies des *Rhithrogena* sont disposées en ventouse ventrale adhésive (fig. 18, A); dans la série Ephémérellidienne, l'espèce américaine *Ephemerella doddsi* Needh. possède un organe adhésif analogue, mais constitué par les sternites abdominaux, excavés en leur milieu, et aplatis à leur marge (fig. 18, B). Enfin, dans la série Prosopistomatidienne, l'étrange larve de *Prosopistoma*

(1) Une larve de *Palingenia* vivrait en eau saumâtre à Ceylan.

réalise la plus remarquable adaptation à la vie rhéophile et pétricole (fig. 17, B) : l'aplatissement de toute sa face sternale et la structure de ses membres lui permettent d'adhérer si étroitement au substrat qu'il faut employer une pointe de canif pour l'en détacher aisément. Toutes ces larves pétricoles manifestent un rhéotropisme positif des plus constants et un phototropisme négatif fréquent.

Elles nagent mal et à faible distance, se servant tantôt uniquement de leurs pattes, comme les *Epeorus*, tantôt en s'aidant de mouvements de l'abdomen, comme les *Ecdyonurus*.

Dans les divers biotopes vivent encore deux groupements, celui des larves rampantes et celui des larves fousseuses.

Les premières, Leptophlébidiennes ou Ephémérellidiennes, nagent mal et

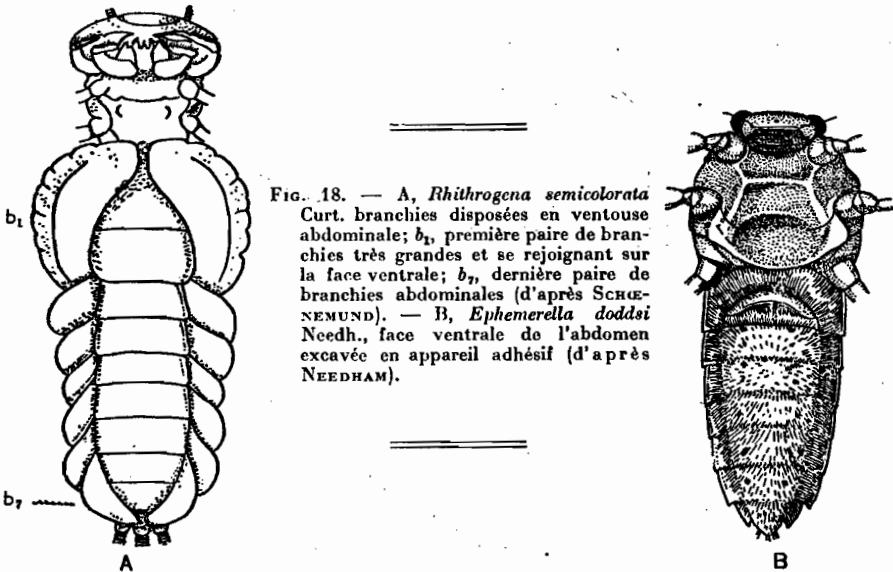


FIG. 18. — A, *Rhithrogena semicolorata* Curt. branchies disposées en ventouse abdominale; b_1 , première paire de branchies très grandes et se rejoignant sur la face ventrale; b_7 , dernière paire de branchies abdominales (d'après SCHREINEMUND). — B, *Ephemerella doddsi* Needh., face ventrale de l'abdomen excavée en appareil adhésif (d'après NEEDHAM).

à courte distance, par des contorsions serpentine de l'abdomen; elles rampent au milieu des pierrailles ou des détritux du fond. Certaines, parmi les *Caenidae*, vivent sur des fonds vaseux, et leurs branchies élytroïdes seraient une adaptation défensive contre la vase; mais bien des *Caenis* vivent dans des eaux pures et sans vase.

Les secondes appartiennent toutes à la série Ephémérellidienne; lorsque la nature du fond ou des berges le permet, elles y creusent des terriers où elles s'abritent. Le terrier est généralement horizontal, en forme de U couché, muni de deux ouvertures. Pour fouir, la tête avec la crête clypéale et les défenses mandibulaires sert de soc, tandis que les pattes écartent les déblais; des mouvements de l'abdomen assurent la progression dans le tunnel, ainsi que le renouvellement de l'eau autour des branchies. Le foussement serait une des manifestations du stéréotropisme propre à ces espèces, ce ne serait pas la seule possible : lorsque la nature du sol ne permet pas le foussement, les larves peuvent cependant vivre sans fouir, elles se logent alors sous ou entre les pierres et se comportent comme la plupart des larves rampantes. C'est d'ail-

leurs là le mode de vie normal des larves de la famille des *Potamanthidae*, dans cette série Ephéméridienne. Les larves fouisseuses, délogées de leurs terriers, nagent mal, par des contorsions du corps.

On rencontre des larves d'Ephéméroptères à presque tous les niveaux. En haute montagne se localisent les espèces les plus sténothermes; les *Rhithrogena* et les *Baëtis* du groupe *B. alpinus* remontent entre 2 200 et 2 400 mètres; *Epeorus alticola* Eat. et *Ecdyonurus helveticus* Eat. vivent entre 1 000 et 2 000 mètres. Des formes plus eurythermes descendent, en s'échelonnant, jusque dans les plaines. *Siphonurus lacustris* Eat. a été observé à 1 860 mètres dans les Pyrénées; *Ephemera danica* Müller est submontagnarde, dans le sud de la France. *Ephemera vulgata* L., les *Oligoneuriella* et *Potamanthus* sont des potamobies; les *Palingenia* et les *Polymitarcys* sont des formes de plaine; *Ephemera simulans* Walk. pullule dans les berges des grands lacs américains, et les *Cloëon* se rencontrent jusqu'au niveau de la mer.

La **nourriture** des larves est essentiellement végétale, formée de végétaux inférieurs ou de débris de végétaux supérieurs broyés par les gnathobases

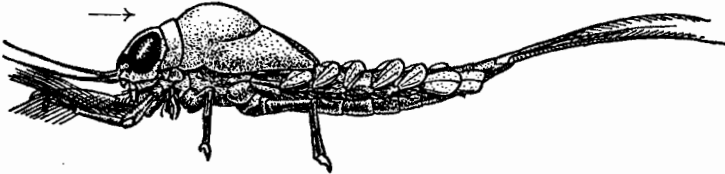


FIG. 19. — *Chironetes siccus* Walsh. Larve à l'affût dans un courant; les pattes antérieures, longuement frangées de soies, tendues en avant de la bouche, arrêtant au passage les particules alimentaires, entraînées par le courant suivant le sens de la flèche (d'après NEEDHAM).

mandibulaires. Les larves fouisseuses sont de véritables limivores, absorbant, tout en creusant leurs terriers, de la terre sableuse, chargée de particules organiques où dominant les algues unicellulaires, surtout Diatomées, et des Protozoaires.

Les larves pétricoles vivent aux dépens du revêtement organique des pierres sur lesquelles elles rampent. Elles le détachent grâce à leurs mandibules dentées aidées par le jeu des mâchoires et des palpes qui agissent comme des râpeaux ou des brosses; le labre et le labium retiennent ensuite les particules détachées. Ces larves ingèrent ainsi, avec de nombreuses algues, quelques menus organismes animaux, ce qui leur a fait parfois attribuer un régime carnivore; il semble bien cependant que les aliments animaux ne jouent qu'un rôle secondaire dans leur alimentation et cela, même dans le cas de larves qui, comme celles de *Prosopistoma*, ont des mandibules dépourvues de gnathobases et que l'on avait pour cette raison considérées comme plus particulièrement carnivores.

Les larves rhéophiles d'*Isonychia* (= *Chironetes*), s'orientent face au courant et se servent de leurs palpes et de leurs pattes antérieures, munis de longues franges de poils comme d'une nasse qui arrête au passage les particules alimentaires entraînées (fig. 19); leur régime est mixte et comprend, avec une forte proportion de matières végétales, des aliments animaux divers.

Enfin *Arthroplea congener* Bengts. possède des palpes maxillaires extraordinairement longs, frangés de poils qui leur donnent un aspect plumeux. Ces organes, par d'énergiques vibrations, créent un courant tourbillonnaire

qui entraîne vers la bouche les particules flottant au voisinage. Ce mode de préhension, unique semble-t-il chez les Ephéméroptères, s'observe, comme l'on sait, chez des larves aquatiques de Diptères (*Dixa*, *Melusina*).

Durée de la vie larvaire. — La vie larvaire contraste par sa longueur avec la brièveté de l'existence à l'état parfait. Elle dure en général environ un an; elle est de deux ans chez nos *Ephemera* et atteint trois ans chez *Palin-genia longicauda* Ol. Les petites formes, *Baëtis* et *Cloëon*, se développent plus rapidement et peuvent avoir deux générations annuelles.

A l'éclosion, les larves sont dépourvues de branchies, celles-ci apparaissent au cours des mues ultérieures. Les mues sont remarquablement nombreuses : on en a observé plus de 20 chez *Cloëon dipterum* L. et 27 chez *Baëtis posticatus* Say. Quelque temps avant la métamorphose, la larve passe au stade nymphal, caractérisé par le grand développement et la coloration foncée des fourreaux alaires.

La **métamorphose** est immédiatement précédée par l'apparition de gaz au-dessous de l'enveloppe nymphale, entre elle et la subimago qu'elle recouvre. Dans un premier cas (*Palin-genia*, *Ephemera*, *Habrophlebia*, *Cloëon*, etc.), les nymphes, ainsi allégées, remontent, comme des ludions, et viennent flotter à la surface. L'enveloppe nymphale s'ouvre alors suivant une fente longitudinale céphalo-thoracique par laquelle l'Insecte ailé se dégage. Il demeure quelque temps à la surface, soutenu par l'exuvie comme un radeau, puis il l'abandonne et prend son vol (1).

Ces phénomènes se succèdent avec une grande rapidité, l'individu ailé ne met, au plus, que quelques minutes pour se dégager; chez *Cloëon dimidiatum* Curt., il ne s'écoule qu'une dizaine de secondes entre l'apparition de la fente dorsale et le moment où l'Insecte ailé prend son vol.

Dans un second cas, la métamorphose a lieu hors de l'eau. La nymphe, prête à se transformer, monte au-dessus de la surface en grimpant le long d'un support, plante ou rocher, en partie émergé; elle s'y agrippe. L'individu ailé se dégage ensuite, et, au bout de quelques instants, quitte la dépouille nymphale qui se dessèche sur place. Ce dernier mode de métamorphose est identique à celui des Plécoptères et des Odonates; on l'observe chez *Siphonurus* et dans beaucoup d'autres genres, plus particulièrement chez les torrenticoles pour qui la métamorphose en surface est rendue impossible par la violence du courant. Les dates auxquelles se place la métamorphose ont été indiquées plus haut, à propos de l'apparition des adultes. Pour quelques espèces, la métamorphose a lieu indifféremment à toute heure du jour ou de la nuit, c'est le cas pour *Hexagenia variabilis* Eat. Il en va de même pour *Siphonurus lacustris* Eat., mais avec une fréquence plus grande vers le soir; pour beaucoup d'espèces, elle a lieu le soir ou la nuit.

Prédateurs et Parasites. — Durant leur vie aquatique, comme pendant leur vie aérienne, les Ephéméroptères sont victimes de prédateurs; ils hébergent en outre des commensaux et des parasites.

(1) D'après Needham, les exuvies flottantes d'*Ephemera simulans* Walk. poussées par le vent sur les rives du lac Michigan, s'y accumulent en bancs de plusieurs acres de superficie et d'une épaisseur de plusieurs pouces.

Larves et nymphes sont très recherchées par les Poissons (1) : elles entrent parfois, pour une grande part dans leur alimentation; elles constituent un élément important de la productivité piscicole des eaux. Elles jouent, ainsi, un rôle économique non négligeable.

Une larve de Chironomide, *Epoicladius ephemerae* Kieff. vit en commensale épizoïque sur les larves d'*Ephemera vulgata* L., abritées dans leurs terriers. D'autres larves de Chironomides sont de véritables ectoparasites. L'une, *Symbiocladius equitans* Class., vit, en Amérique, sur les larves de *Rhithrogena*. L'autre, *S. rhithrogenae* Zav. vit, en Europe, aux dépens de *Rhithrogena semicolorata* Curt., d'*Heptagenia lateralis* Curt. et exceptionnellement d'*Ecdyonurus fluminum* Pict. Fixé sous les fourreaux alaires de son hôte, ce parasite se nourrit de son sang. Il provoque, en outre, une réaction néoplasique, d'abord locale, puis proliférante et généralisée, comparable aux leucosarcomatoses des Vertébrés. Les nymphes attaquées par ce parasite « cancérigène » se cachectisent et ne parviennent pas à se transformer (voir Codreanu, 1939).

Il existe quelques ectoparasites végétaux : Eccrinides du genre *Amoebidium*, fixés aux cerques et aux branchies des larves de *Cloëon*. Les endoparasites sont divers : Nématodes dans des nymphes d'*Hexagenia bilineata* Say et Protozoaires variés; la seule *Ephemera vulgata* L. en héberge plusieurs espèces. Une *Ophryoglena* se développe chez les nymphes femelles de *Baëtis* et de *Rhithrogena* dont elle détruit les ovaires, mais sans empêcher leur métamorphose; les femelles adultes, stériles, disséminent les *Ophryoglena* comme elles feraient de leur ponte normale. Une florule d'entophytes, Harpellacées du genre *Genistella* ou Eccrinides du genre *Paramoebidium*, occupe le rectum de plusieurs espèces d'Ephémères.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Les Ephéméroptères se rencontrent sur tout le globe, à l'exception de quelques districts insulaires. Ils manquent à Sainte-Hélène et aux îles Hawaï (comme aussi les Trichoptères et les Plécoptères). Les Seychelles n'en comptent que 2 espèces endémiques.

La très grande ancienneté de l'ordre rend compte des articularités de sa distribution géographique. Certains de ses éléments ont une aire de répartition très vaste; quelques genres sont vraiment cosmopolites; d'autres ont une aire disjointe; d'autres enfin paraissent être des paléoendémiques, survivances localisées de formes archaïques.

Dans la série Siphonuridiene, les *Siphonuridae* sont surtout nombreux dans l'hémisphère nord. Ils paraissent complètement absents de la région éthiopienne. Les genres *Siphonurus*, *Isonychia*, *Ameletus* sont holarctiques

(1) C'est ainsi que la Truite européenne, introduite dans les eaux de la Nouvelle-Zélande, y dévore si avidement les larves d'*Oniscigaster wakefieldi* Mc. Lach. qu'elle menace de faire disparaître cette espèce si remarquablement archaïque.

avec une majorité d'espèces néarctiques. Mais des formes affines ont été écartées du genre *Ameletus* pour constituer les *Nesameletus* et les *Ameletopsis* de Nouvelle-Zélande. Le premier de ces deux genres se retrouve au Chili; le genre chilien *Chiloporter* est voisin des *Ameletopsis* néo-zélandais. Ainsi se manifestent, une fois encore dans cette famille, les relations bien connues entre les régions chilienne et australo-néo-zélandaise. Enfin le genre néo-zélandais *Oniscigaster* est un exemple devenu classique de paléoendémisme (1).

Les *Baëtidae* contiennent des genres cosmopolites : *Baëtis* et *Cloëon* (2) ou largement répartis tel *Centroptilum* à la fois holarctique et éthiopien. Les *Callibaëtis* sont propres aux parties chaudes des deux Amériques.

Quant aux *Oligoneuriidae*, ils sont en majeure partie néo-tropicaux avec un élément éthiopien. Le genre *Oligoneuria* auct. a pénétré dans la région holarctique.

La série Ecdyonuridienne occupe surtout l'hémisphère nord. Les *Ametropodidae* paraissent être une petite lignée laurentienne qui a gagné l'Europe à la faveur de liaisons nord-atlantiques : *Metretopus norvegicus* Eat. est l'une des rares espèces indiscutablement communes à l'Amérique du Nord et au nord de l'Europe. Dans les *Ecdyonuridae*, les *Iron* et les *Epeorus* sont holarctiques. Les *Ecdyonurus* et *Heptagenia*, eux aussi largement distribués dans la région holarctique, la débordent cependant; le premier pénètre, avec quelques espèces dans les régions orientales et éthiopiennes, le second a quelques espèces néotropicales. Enfin les *Afronurus* sont éthiopiens, les *Compsoneria* et les *Atopopus* sont orientaux.

La série Ephémérellidienne, elle aussi, est dans son ensemble nordique.

Les *Ephemerellidae* sont, en majorité, néarctiques, avec quelques représentants en Europe appartenant aux genres *Ephemerella*, *Torleya*, *Chitonophora*. *Chitonophora aurivillii* est un second exemple d'espèce holarctique, comme *Metretopus norvegicus*. Le genre *Melanemerella*, d'ailleurs aberrant, est néotropical et les *Teloganodes* sont orientaux. Les *Caenidae* sont cosmopolites avec les *Caenis*, tandis que le genre *Caenodes* (du Soudan égyptien et des Philippines) et le genre *Tricorythus* (d'Afrique et de Malaisie) sont d'intéressants exemples de distribution disjointe.

Les séries Leptophlébidienne et Ephéméridienne, à l'encontre des séries précédentes, sont le mieux représentées dans les régions tropicales et australes du globe. Parmi les *Leptophlebiidae*, le grand genre *Atalophlebia* jalonne les divers fragments du bloc gondwanien. C'est dans cette famille qu'apparaissent le plus clairement les affinités entre Chili, Australie et Nouvelle-Zélande car, outre *Atalophlebia*, les genres *Deleatidium* et *Atalophlebioides* sont communs aux deux régions. Les *Adenophlebia*, *Esbenophlebia*, *Fullea* sont éthiopiens; les *Hagenulus*, *Hagenulopsis*, *Thraulodes* néotropicaux. Le genre *Thraululus*, oriental, australien et néotropical se retrouve en Europe méridionale. Car les *Leptophlebiidae*, fort anciens, ont débordé les limites de la Gondwanie.

(1) Il a été décrit, il est vrai, un *Oniscigaster* de Russie (*O. palearticus* Tshern.), mais on peut, avec Lestage, conserver quelques doutes sur le bien-fondé de l'attribution de l'espèce russe au genre en question.

(2) L'aire énorme de répartition de ces deux genres rend d'autant plus remarquable leur absence de la faune néo-zélandaise.

Ils ont fourni quelques rameaux holarctiques : les *Habrophlebia*, *Leptophlebia* et les *Choroterpes*; ces derniers atteignent même la région néotropicale.

La série Ephémérienne semble, elle aussi, d'origine gondwanienne. Parmi les *Potamanthidae*, les *Rhoenanthus*, *Potamanthindus*, *Potamanthellus* ont peuplé les divers districts orientaux; certains ont atteint la Chine; le genre *Potamanthus* gagne la région paléarctique par l'Inde et le Japon. Parmi les *Palingeniidae*, le genre *Anagenesia* est un exemple typique de lignée gondwanienne orientale, se répartissant non seulement en Indo-Malaisie, au Tonkin et à Ceylan, mais en Chine, en Mandchourie et à Madagascar. Le genre voisin *Plethogenesia* est de Nouvelle-Guinée. Un rameau pénètre vers l'Occident avec *Mortogenesia*, qui s'arrête en Mésopotamie, tandis que le genre *Palingenia* parvient jusqu'en Europe. Les *Polymitarcidae* comprennent quelques genres orientaux : *Asthenopus* (de Java) et *Polyplacia* (d'Indo-Chine) et d'autres, néotropicaux, en particulier le vaste genre *Campsurus*. Les affinités systématiques du genre néotropical *Euthyplocia* et des genres africains *Exeuthyplocia* et *Afroplocia* sont un indice de relations africano-brésiliennes. Quant aux *Polymitarcis*, ils ont une répartition très vaste, passant de la région orientale à la région holarctique, avec même une pointe dans la région éthiopienne. Il en est de même chez les *Ephemeridae* où le genre *Ephemer*a a une répartition extensive très analogue à celle des *Polymitarcys*. Ils sont remplacés dans la région australienne par les *Ichthybotus* (de Nouvelle-Guinée). Le genre *Hexagenia*, à la fois néarctique et néotropical, se retrouve en Sibérie orientale, dans l'Inde et à Bornéo; mais il paraît absent dans la région éthiopienne (1). Les *Pentagenia* et les *Neophemer*a sont néarctiques.

Enfin la petite série Prosopistomatidienne forme un groupe très séparé, avec le genre *Prosopistoma*, à répartition remarquablement disjointe (Europe et Madagascar) et le genre *Baëtis*ca, localisé dans la région néarctique.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.

1909. BENGSSON (S.). — Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Ephemeriden. *Lund Univ. Årsskrift*. N. F., Afd. 2, vol. 5.
1910. DRENKELFORT (H.). — Neue Beiträge der Biologie und Anatomie von *Siphurus lacustris* Eat. *Zool. Jahrb. Anat.*, vol. 29 (importante bibliographie).
1841. DUFOUR (L.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. *Mém. présentés par divers Savants à l'Acad. des Sc.*, vol. 7.
- 1883-1888. EATON (A.-E.). — A revisional Monograph of recent Ephemeridae or May Flies. *Trans. Lin. Soc. London*, 2d S., vol. 3, Zool.
1929. HANDLIRSCH (A.). — *Ephemerida*, in KÜKENTHAL : *Handbuch der Zoologie*, vol. 4.
1876. JOLY (N. et E.). — Contributions à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Ephémérides. *Rev. Sc. nat. Montpellier*, vol. 5.
1909. KLAPALEK (F.). — *Ephemerida*, in BRAUER : *Süßwasserfauna Deutschlands*, cahier 8.
1917. LAMEERE (A.). — Etude sur l'évolution des Ephémères. *Bull. Soc. zool. France*, vol. 42; 1934. Ephéméroptères, in *Précis de Zoologie*, t. 4.
1916. LESTAGE (J.-A.). — Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques

(1) Les *Hexagenia* décrites du Congo belge seraient des *Eatonica*.

- Ann. Biol. lacustre*, vol. 8 (abondante bibliographie). Nombreuses autres publications dans *Mém. ou Ann. et Bull. Soc. ent. Belgique*.
1905. NEEDHAM (J.-G.). — May flies and Midges of New-York. *N.-York State Mus. Bull.* nr. 86.
1935. NEEDHAM (J.-G.), TRAVER (J.-R.) et HSU (Y.-C.). — *The biology of May flies*. N. Y. Ithaca.
1910. PETERSEN (E.). — Døgnfluer *Ephemerida*, in *Danmarks Fauna*, vol. 8, Copenhague.
1843. PICTET (F.-J.). — *Histoire naturelle générale et particulière des Insectes névroptères*. II. Famille des Ephémérines. Genève-Paris.
1742. RÉAUMUR (de). — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes*, vol. 6, 12^e Mém.
1930. SCHOENEMUND (E.). — Eintagsfliegen oder *Ephemeroptera*, in DAHL : *Tierwelt Deutschlands*, 19^e partie.
1675. SWAMMERDAM. — *Ephemeræ Vita*. Amsterdam.
1920. ULMER (G.). — Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren, nebst Bemerk.... etc. *Stett. Entom. Zeitg.*, vol. 81.
1929. ULMER (G.). — *Ephemeroptera*, in BROHMER : *Tierwelt Mitteleuropas*, vol. 3; 1933. Revised key to the genera of *Ephemeroptera*. *Peking Nat. Hist. Bull.*, vol. 7.
1882. VAYSSIÈRE (A.). — Recherches sur l'organisation des larves d'Ephémérines. *Ann. Sci. nat., Zool.*, sér. 6, vol. 13; 1890. Monographie... du genre *Prosopistoma* Latr. *Ann. Sci. nat., Zool.*, sér. 7, vol. 9.
1898. ZIMMER (C.). — Die Facettenaugen der Ephemeriden. *Zeits. wiss. Zool.*, vol. 63.
-

TRAITÉ
DE
ZOOLOGIE
ANATOMIE, SYSTÉMATIQUE, BIOLOGIE

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DE M.

PIERRE-P. GRASSÉ

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne

TOME

IX

INSECTES

PALÉONTOLOGIE, GÉONÉMIE, APTÉRYGOTES,
EPHÉMÉROPTÈRES, ODONATOPTÈRES, BLATTOPTÉROÏDES,
ORTHOPTÉROÏDES, DERMAPTÉROÏDES, COLÉOPTÈRES.

MASSON ET C^{ie} ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE 1949
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN - PARIS (VI^e) -