

CLASSE DES INSECTES

(INSECTA LINNÉ 1758)

par

DANIEL LAURENTIAUX

Assistant à l'École Nationale Supérieure des Mines, Paris

La classe des Insectes est le terme supérieur de l'embranchement des Arthropodes, par sa physiologie, son haut psychisme, et l'organisation sociale de certains groupes.

Les adultes et les imagos sont opisthogéniques (voir p. 385), hyponeuriens, trachéens, hexapodes, antennates (une seule paire d'antennes homologues des antennes A_1 des Crustacés). Leurs téguments, durcis par la chitine, forment un exosquelette résistant.

Le corps, segmenté, est distinctement divisé en trois régions (*tagmes*) : tête, thorax et abdomen. Les six premiers segments (céphaliques) forment la tête, centre des organes sensoriels. Le thorax, centre locomoteur, est constitué de trois segments plus ou moins indépendants, possédant chacun une paire de pattes (hexapodie) ambulatoires articulées, diversement adaptées, et, lorsqu'elles existent, les ailes. Les ailes du prothorax sont, au plus, rudimentaires et non fonctionnelles (ailerons prothoraciques); le mésothorax porte les ailes antérieures, le métathorax les postérieures. L'abdomen, tagme végétatif et gonadique, admet douze segments ou urites (six chez les Collembes). Orifice génital postérieur (huitième sternite abdominal).

L'ontogenèse post-embryonnaire peut être, pratiquement amétabolique, hétérométabolique (muees successives plus ou moins nombreuses, déterminant l'acquisition progressive des divers organes adultes, mais sans diapause nymphale), holométabolique (dominée par un stade nymphal, repos végétatif engendrant l'adulte).

Histoire de la paléontologie

L'Antiquité. — La littérature antique ne semble faire aucune allusion particulière aux « restes pétrifiés » d'insectes, mais les inclusions entomologiques de l'ambre n'étaient pas ignorées des Anciens. Le caractère fossile, sinon l'âge reculé de ces débris facilement reconnaissables, et les processus généraux de leur enrobage, étaient interprétés d'après

des observations faites sur les gymnospermes résineux méditerranéens et orientaux. Les ambres baltes et siliciens, le copal africain, les résines orientales, parfaitement connus, étaient bases d'échanges.

Nous résumerons, d'après l'*Histoire Naturelle* de Pline l'Ancien, et selon une traduction de du Pinet (1622) les connaissances des naturalistes de l'époque. « Or que l'ambre soit liquide du commencement, il appert en plusieurs choses qu'on voit souvent à travers d'iceluy, comme fourmis, mouchons..., qui s'y sont prins, estant encores frais et par après se sont trouvés dedans estans endurcis... » (*De Succino*, livre 37, chap. 3).

Moyen Age. — RENAISSANCE. Le renouveau scientifique de la Renaissance ressuscite les conclusions des Anciens sur les fossilisations dans la « pierre d'ambre », et de nouveau les références abondent.

Au livre XII de son *Historia de gentibus septentrionalis* (1555), l'archevêque d'Upsal, Olacus Magnus, écrit :

« *Hæc ille dicit videlicet ex arboris succo, nimirum abietis, vel pini vel utriusque succinum nasci, ut defluens viscosa tenacitate sibi quodcumque obvium ut sunt... vespæ, formicæ... sibi incorporet.* »

Le philosophe Agricola (1657), un peu plus tard, précise :

« *In eis interdum transfluunt aut bestiolæ, volucres uti muscæ, culices, apes... quæ omnia prius in mare involvarunt ... vel irrepserunt, vel inciderunt, quæ posterius a præstantissimum illud bitumen cum ex terra profluere in mare corripuit et se inclusit atque sic inclusa simul cum eo in lapidem sunt mutata.* » (Livre I, p. 601.)

Ainsi, ce sont surtout les insectes de l'ambre qui ont été remarqués. Ceci n'a rien d'étonnant de par la facture extraordinaire des fossilisations, et l'interprétation facile des objets paléontologiques englués.

Bien que l'on soit dépourvu de références à leur sujet pendant longtemps, il semble que les insectes des « pierres figurées » avaient déjà été remarqués au milieu du XVII^e siècle. Kircher écrit en 1664, dans le chapitre *De lapidibus*, L. 8, s. 1, p. 30 : « ... non defunt in lapidibus quadruplices animalium classes videas in eis primo omnes generis insecta uti muscas, papiliones, vermes et similia usque ad ipsos pulices et cimices : cujusmodi sunt nonnullæ alteræ species. »

XVIII^e siècle. — Mais la réalité organique des entomolithes, longtemps considérés comme des « bizarreries de la nature », ne s'affirmera définitivement qu'à la fin du XVIII^e siècle.

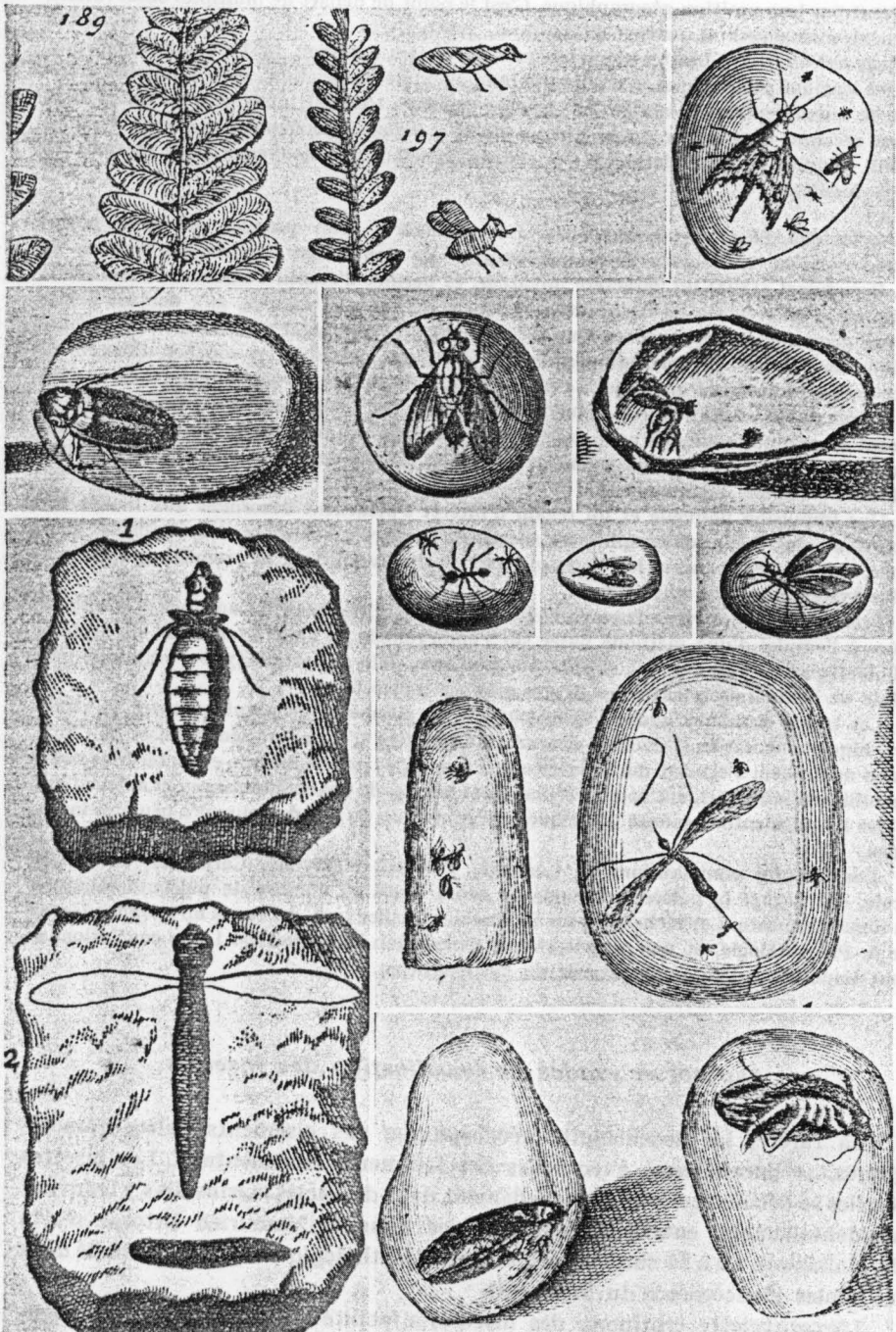
Avec Schröter (1780), on voit que les grands gisements d'Oeningen, du Monte Bolca, de Solnhofen, avaient déjà acquis une large réputation. L'auteur hessois affirme dans le chapitre « Entomolithes » de ses « Lithologisches Real und Verballexikon » : « Ich habe nicht nöthig erst anzumerken, was für seltene Versteinerungen wahre Insekten... » « Il est également facile, ajoute-t-il, de se persuader d'où provient cette rareté. Comme les libellules, les papillons, les mouches et beaucoup d'autres semblables... beaucoup d'insectes ont de nombreuses parties du corps tendres et extrêmement fragiles, lesquelles ne résistent pas à la destruction et à la décomposition... »

En 1759, Liebnecht classait les restes d'insectes selon leur mode de fossilisation, en entomolithes (insectes pétrifiés), entomotypolithes (insectes en empreintes) et entomomineralisata (insectes enrobés dans l'ambre et minéralisés).

On connaît de très anciennes figurations d'insectes de l'ambre (voir ci-contre) dans la *Metallotheca* de M. Mercati (1717); Scheuchzer (1723) figure des insectes tertiaires dans *Herbarium diluvium*. Luidius (1760) signale des empreintes (?) carbonifères (*Hasia sublerranæ*).

1830-1890. Les premières monographies. — 1830 marque le début des premières spéculations paléontologiques à caractère scientifique. L'essentiel des observations portera longtemps sur des faciès faunistiques de type moderne : monographie de Berendt (1830) sur le succin; de Germar (1839), Brodie (1845) sur les faunes jurassiques; de Hagen (1852) sur les entomofaunes du Miocène; de Heer (1847) sur celles tertiaires d'Europe occidentale.

Durant un demi-siècle, les conclusions de Brullé (1833) donnent le ton aux recherches. Admettant la notion d'espèces disparues, cet auteur affirme que les insectes fossiles (ter-



Figurations d'insectes fossiles (d'après Luidius, Mercati, Scheuchzer et Sendelius).

tiaires) se montrent analogues aux formes vivantes par les caractères génériques, mais différent par leur position géographique. C'est le point de départ de multiples observations paléontologiques et paléogéographiques, synthétisées par Heer (*Climat et végétation du pays tertiaire*). Les blattes stéphaniennes de Wettin (Germar, 1851) n'apportaient pas, malgré leur âge paléozoïque, d'originalité fondamentale. Cependant, avec le nombre croissant de monographies, la notion de « groupe disparu » s'élargit, mais ce n'est qu'en 1854 qu'est reconnu un premier grand groupe éteint : *Palæodictyoptera* (Goldenberg). Scudder (1879), revisant les blattides, crée des cadres systématiques nouveaux pour recevoir les types fossiles.

Après 1890. Phases synthétiques. — La découverte d'un premier ensemble paléozoïque riche et varié avec faune stéphanienne de Commeny, donne aux travaux de Ch. Brongniart (1894) un caractère novateur, et permet d'établir l'existence d'une faune carbonifère différenciée de toutes celles connues actuelles et fossiles, aux doubles points de vue géographique et systématique. Brongniart, en s'appuyant sur de patientes comparaisons nervuraires et anatomiques, voyait dans cet ensemble les souches directement ancestrales des groupes modernes : « On a quelquefois eu tort de vouloir faire rentrer dans les cadres de nos classifications actuelles les insectes des temps primaires. Il en est qui en offrant de grandes analogies avec des types existant de nos jours, s'en écartent cependant par certains caractères et constituent de véritables formes de transition entre des familles actuelles » (*Thèse*, introduction).

Une impulsion nouvelle et un regain d'intérêt s'attachent désormais aux faunes fossiles d'insectes. Les monographies se succèdent (Sellards, Schlechtendal) au début de ce siècle, qui voit éclore avec les *Fossilen Insekten* de Handlirsch, la première grande synthèse systématique et phylétique.

Prolongement des vieux travaux d'Adophl et de Rechtenbacher, Comstock et Needham, grâce à l'emploi d'une méthode basée sur l'embryologie de l'aile, établissent un système d'homologies nervuraires qui, précisé par Lameere, Tillyard et Martynov, reste une base solide de comparaison entre les divers groupes d'insectes.

Ces trente dernières années, la découverte de gisements géographiquement et stratigraphiquement variés (Dévonien écossais, Carbonifère d'Europe occidentale et de Chine, Trias australien, Permien nord-américain, Permo-Lias russo-sibérien, etc.), certains riches de milliers d'individus, ont comblé d'immenses lacunes de nos connaissances, et aujourd'hui, seules les paléontofaunes d'Afrique et d'Amérique du Sud demeurent à peu près inconnues.

Les récentes contributions de Lameere, Tillyard, Martynov, Carpenter, et de leur école, ont dégagé la paléontologie du cadre étroit où nombre de paléontologistes la tiennent encore. Les recherches sur les insectes fossiles sont devenues un chapitre fécond de la Paléontologie, et non plus la simple description de curiosités. Leurs conclusions se sont imposées à l'entomologiste et au systématicien.

Aspects et modes de fossilisation des insectes

La rareté, la discontinuité géographique des gisements paléontologiques, se parallélisent avec celles des sédiments continentaux. Les insectes fossiles se découvrent exceptionnellement dans des faciès marins; ils s'y trouvent accidentellement entraînés (ampéliptères dans le Namurien littoral marin de Hollande), ou à la suite de remaniements lithologiques (ambre emballé dans les sables glauconieux du Samland).

L'exosquelette chitineux des insectes a facilité leur fossilisation. La fossilisation par enrobage a transmis les traces les plus généralement parfaites, saisissant les organismes *in situ* et conservant à peu près les volumes. La congélation naturelle est un mode très exceptionnel de conservation des insectes;

il a permis de retrouver, dans les terres glacées de Sibérie, des *Anoplura*, en même temps que leur hôte parasite. Au contraire, l'inclusion par engluement dans les résines végétales et les exsudats ambrifères est un cas classique. L'ambre oligocène baltique est le plus célèbre; mais on connaît des ambres insectifères birmans, siciliens, canadiens, roumains, etc., crétaqués, tertiaires; plus près de nous, les copaliers ont permis une fossilisation analogue de formes pléistocènes africaines. Les processus de cette momification qui nous a transmis un luxe inespéré de détails sont complexes, les actions chimiques mises en jeu imparfaitement expliquées. Les tissus organiques ne nous sont pas parvenus, et l'insecte est réduit à son enveloppe chitineuse, plus résistante aux oxydations intervenues avant que l'enrobement résineux fût suffisant et assez dur, pour devenir imperméable à l'oxygène.

A rappeler aussi les cas de silicifications brutales qui nous ont permis de connaître notamment les restes collemboliens de Rhynie, ébouillantés et saisis dans une émission geysérienne, les « pétrifications » comme celles des sources calcaires dont en France nous avons l'exemple classique avec les travertins de Sézanne. En ce cas particulier les insectes sont connus sous forme de mou-
lages.

Le mode le plus général de préservation des insectes correspond aux milieux sédimentaires, lacustres ou fluviatiles, lithologiquement les plus divers : calcaires, argiles et leurs correspondants diagénétiques, schistes, marnes, certains limons fluviatiles, meulière, grès, phosphorites, cinérites et certaines cendres volcaniques, etc. La finesse de l'empreinte est en fonction directe de celle du sédiment récepteur, de son homogénéité et de sa consolidation. La constitution d'une matrice insectifère, riche en matériel éolien fin (Solnhofen), en cendres volcaniques ténues (Florissant), ou à partir de boues colloïdales (Commentry), a permis une délicate impression des organismes. A la fossilisation en nodules, cas particulier des précédents, on doit de très beaux gisements (Mazon Creek, South Staffordshire).

La chitinisation des téguments, variable selon les groupes et les organes, en détermine l'aptitude à la fossilisation. La résistance de l'exosquelette aux agents physico-chimiques est hétérogène. Les membranes intersegmentaires et articulaires, amincies et fragiles, et certaines structures (*clavus* des homoptères, *vena dividens* des dictyoptères, etc.) créent naturellement des zones préférentielles de rupture et de dissociation.

Par suite des pressions exercées, la fossilisation par impression ne conserve généralement pas les volumes. Les pièces homogènes à deux dimensions, et par suite les ailes, sont donc de fossilisation plus facile.

Il est fréquent qu'un groupe entomologique ne soit connu que par un seul type d'organes, et l'évolution de la chitinisation de celui-ci peut en déterminer une représentation variable selon les époques, indépendamment de l'importance du groupe *in vivo*. La fossilisation ne nous transmet qu'un visage défiguré des faunes vivantes et des statistiques, en rapport avec les aptitudes propres à chaque groupe, les écologies, les conditions particulières de chaque gîte et de chaque niveau. Les insectes sont parfois surpris dans leur milieu écologique et leurs activités éthologiques : insectes enrobés dans les succins qui nous ont transmis des faciès variés, arboricoles (prédominants) aquatiques,

sous-forestiers, etc. Le fait est plus rare (faunes limnobiologiques) pour les fossilisations par impression, généralement allochtones. Cependant, l'arrivée subite de sédiments convenables recouvrant les fonds (ou les bords) lacustres desséchés et bourniers collants, a permis de saisir d'intéressants ensembles d'insectes qui y séjournèrent; plusieurs gîtes de Commeny sont de ce type.

Le plus souvent, l'insecte a, par rapport à son milieu, subi un déplacement avant ou après la mort. L'importance de ce déplacement est variable, réduit à un court entraînement dans le bassin sédimentaire (coup de vent, pluie, happement par les vaguelettes), ou transport appréciable d'éléments géobiotiques plus ou moins éloignés. Les agents dynamiques de cette allochtonie sont essentiellement éoliens et hydrodynamiques (ruissellement, courants lacustres, etc.). Le vent déplace les organismes vivants, mais son action hautement sélective est rapidement limitée par leur taille; elle sera nulle sur des types lourds ou vivant au sol. Ce facteur éolien a joué un rôle important dans l'entraînement de microfaunes oligocènes dans les lagunes potassiques d'Alsace.

Le ruissellement, agent collecteur des formes vivantes ou abattues au sol, est à l'origine de nombreuses fossilisations d'orthoptères, protorthoptères, dictyoptères, etc.; en augmentant les vicissitudes physiques de la fossilisation et les causes de destruction des connexions et des organes, il ruine rapidement les débris les moins chitinisés et élimine les moins robustes.

D'actions inégales et variables, éminemment sélectives, ces transports ont des effets communs: dénaturation des associations naturelles par un tri mécanique et faunistique, rassemblement de fossiles sur des espaces plus ou moins restreints lorsque l'accumulation des organismes collectés aboutit dans un milieu sédimentaire convenable.

Le pouvoir de dégagement de l'insecte englué intervient aussi, en fonction de sa taille et de sa force (les insectes dans les ambres sont généralement des formes naines), ou de son pouvoir d'automatisation (papillons se dégageant par automatisation des écailles).

La fossilisation des insectes, phénomène continu dans ses mécanismes, se révèle discontinue dans ses résultats. La distribution des restes dans les gisements est, des points de vue géométrique et statistique, très diverse. Les distributions dispersées sont généralement le fait de fossilisations individuelles (inclusions dans les résines, chutes isolées dans les zones sédimentaires). Les distributions groupées résultent en général d'une invasion sédimentaire soudaine, saisissant sur place une faunule qui permet en ce cas de retrouver des associations naturelles et des faits paléoécologiques. L'importance horizontale de cette « couche à insectes » est variable selon l'importance de l'invasion et sa soudaineté.

Le plus souvent le groupement d'insectes fossiles est du type dit « en nid » ou « localités », paquet de restes dont la répétition horizontale dans des niveaux très voisins peut donner l'illusion d'une couche fossilifère continue. Les nids correspondent en réalité à un apport constant d'organismes en des zones préférentielles de fossilisation. Leur dissection lithologique a montré qu'ils ne traduisaient pas des envasements soudains et accidentels, les organismes fossiles appartenant à des feuilletts schisteux ou des bancs différents. Il s'agirait

donc plutôt de la localisation répétée de conditions sédimentaires favorables, en des points d'accumulation des organismes, soit correspondant à l'amortissement de courants lacustres de dérive ou à leurs tourbillons de confluence soit à des obstacles temporaires. La durée de cet ensemble de conditions déterminera l'épaisseur du nid, dont le caractère zoologique et physique homogène est lié aux actions sélectives des transports.

Le terme « insectes fossiles » comprend les organismes (ou leurs fragments) aux divers stades de leur ontogenèse (fig. 1), et toute trace relative à la paléobiologie des entomofaunes : pistes et galeries, pontes et fourreaux larvaires, bois perforés et

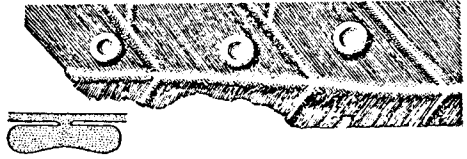


FIG. 1. — Galle de *Neuroterus* sur une feuille de chêne, $\times 3$. Pliocène inférieur du Lager Berg, Vienne (d'après Berger).

feuilles rongées, nids d'hyménoptères, galles, boules alimentaires, etc. Peut-être doit-on aussi retenir certaines représentations préhistoriques qui ont pu permettre des conclusions paléogéographiques (Chopard 1928).

GÉNÉRALITÉS SUR L'AILE

Depuis Linné, l'aile a servi de critère systématique. Brauer (1885) a distingué fondamentalement les insectes primitivement aptères (*Apterygota*) et ceux ailés ou secondairement aptères (*Pterygota*).

Plane, légère, rigide, peu putrescible, l'aile est la pièce entomologique fossile la plus fréquente. Des groupes fossiles ont été établis uniquement sur des documents alaires. Le paléontologiste doit rester prudent, afin de ne pas confondre phylogénie et phylogenèse de l'aile, en négligeant la part des phénomènes d'homéomorphie dont la paléontologie a fourni de remarquables exemples : rostre des protohémiptères et des dictyoneurides, spécialisation associée à une nervation généralisée.

Branchies modifiées pour Gegenbauer, l'aile est en fait (Muller) un procès scutal spécialisé, évagination plane où s'enfoncent des éléments longitudinaux, chitineux, saillants, de soutien : les nervures pourvues d'une trachée, d'un canal cœlomique, et éventuellement d'un nerf en relation avec les soies externes. Des saillies paranotales aux divers segments post-céphaliques, existent chez de nombreux Arthropodes. Certains insectes primitifs ont conservé le souvenir de cette condition généralisée et de cette homonomie première (paléodictyoptères, larves de blattes paléozoïques, etc.), mais la concentration thoracique des fonctions locomotrices donne un rôle alifère aux trois segments du thorax. Seuls méso- et métathorax portent des ailes fonctionnelles, mais initialement les trois segments homonomes possédaient des diverticules alaires innervés. L'exemple des larves actuelles de *Calotermes* pourvues de trois ébauches de sacs alaires conservées par atavisme est classique (Imms). Le prothorax des formes éteintes les plus primitives est fréquemment pourvu d'ai-

l'eron irrégulièrement innervés, fixes (paléodictyoptères, protorthoptères, etc.). Les limbes des disques prothoraciques des blattes paléozoïques en sont probablement les homologues; les coléorhynches, lignée relique, en offrent un exemple unique actuel (Myers et China, 1929) et les larves d'*Hemiodæcus* montrent, à la base des expansions prothoraciques, des sutures analogues à celles des ailes mésothoraciques, ce qui en précise l'analogie. Ce stade d'aileron a été certainement, dans l'évolution de l'aile, un stade très ancien, au moins dévonien, acquis à partir des aptérygotes. Les lépismes évoquent, avec leurs expansions thoraciques à invagination trachéenne, le passage du stade aptère au stade ptérygote. L'ébauche nervuraire des trois paires homonomes d'ailerons a été initialement confuse et variable, elle le demeure toujours dans l'aileron prothoracique, où se retrouve seulement la disposition (*Peloriidæ*) primaire de deux groupes trachéens antérieur et postérieur.

Au stade de parachutage ou de glissement (suivant peut-être le saut grâce aux styles abdominaux), succèdent les phases de vol mécanique rendu possible par l'acquisition d'une articulation des ailerons, devenus ailes, du méso- et métathorax. Le mécanisme articulaire divers se fait à partir de pièces chitineuses basales ou sclérites. L'aile peut n'acquies qu'une mobilité verticale (*paléoptère*). Cette condition primitive est celle de nombreuses formes paléozoïques (paléodictyoptères, *Protohephemeroidea*, permoplectoptères, protozonates, eumégaséoptères, etc.). Au repos les ailes s'étaient dans un plan horizontal. Les odonates et nos éphéméroptères ont conservé cette modalité primitive *paléoptère*, mais chez les zygoptéroïdes et éphémères, les ailes se dressent verticalement au repos; chez les *néoptères* au contraire, les ailes peuvent se replier vers l'arrière, sur l'abdomen, les antérieures plus ou moins croisées, recouvrant les postérieures, à plat ou en toit.

À l'homonomie ou sub-homonomie alaire du paléoptère, s'oppose le système en principe hétérodynamique du néoptère, dont l'aile métathoracique tend à augmenter sa surface portante par un élargissement basilo-interne. L'aile antérieure se chitïnise généralement davantage que l'aile postérieure, très membraneuse. Sa chitïnisation et son rôle protecteur s'accroissent, l'aile devient un tegmen, un hémélytre ou un élytre, et sa nervation s'oblitére de plus en plus. Son rôle dans la mécanique du vol tend à se limiter à celui d'un stabilisateur. En s'articulant, l'aile a acquis un système nervuraire organisé à partir de groupes de trachées dont l'individualité initiale se retrouve chez de rares formes actuelles (blattes, plectoptères), s'oblitérant le plus généralement à l'état imaginal. L'identification nervuraire et la recherche de la nervation fondamentale ont dominé le problème de l'aile, nomenclatures et interprétations ayant longtemps été propres à chaque groupe sinon à chaque auteur.

À la fin du siècle dernier, deux types de nervures ont été distingués : les unes occupant le sommet de plis longitudinaux, sont dites hautes, convexes ou positives (+); les autres, basses concaves ou négatives (—), se logent au fond de sillons alaires. Cette topographie, précieuse pour le paléontologiste, est singulièrement remarquable chez les formes archaïques, et décelable chez les groupes fossiles primitifs. Avec l'évolution, les nervures, généralement hautes, tendent à s'abaisser, la topographie nervuraire à s'homogénéiser. La distinction devient difficile chez les groupes supérieurs.

La morphologie comparée et la méthode embryologique de Comstock et Needham (1898-1918) ont permis de retrouver le plan fondamental, et en gros archétypique, de la nervation alaire. Leurs résultats, encore largement utilisés, ont été amendés ou précisés.

Lameere (1922), avec sa règle d'alternance, expose que du bord externe au bord interne se succèdent initialement une nervure convexe et une nervure (ou un groupe) concave, qu'il considère — en quoi il est moins suivi notamment en ce qui concerne la région anale et les rapports de la costale et de la sous-costale — comme le secteur de la précédente. On y reconnaît, outre les anales internes, huit nervures fondamentales plus ou moins ramifiées.

A la costale (Co +) espacée du bord de l'aile (espace pré-costal, pc) ou marginale, succèdent, du bord externe au bord interne, une sous-costale basse (Sc—), un radius *sensu stricto* ou antérieur (R1 +), un groupe postérieur bas (Rs—) issu d'un tronc commun, une médiane haute (MA +), suivie d'une médiane basse (MP—), nées d'un tronc commun médian (toutes appartenant

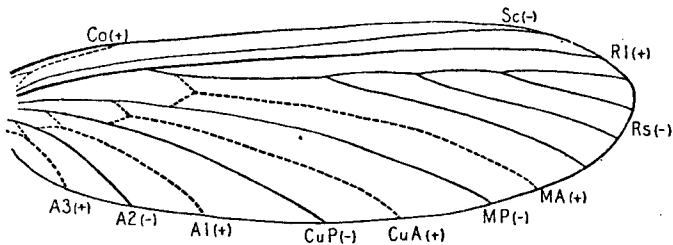


FIG. 2. — Diagramme d'une aile archétypique de paléodictyoptère illustrant l'origine triadique des veines hautes (+) dans la théorie de R. J. Tillyard (d'après Tillyard).

en principe au groupe trachéen antérieur); suit la cubitale antérieure haute (CuA +) individualisant une cubitale postérieure (CuP—).

La nervation dite complète des paléodictyoptères illustre ce thème nervuraire primitif et la loi d'alternance (fig. 2).

Très rapidement, la nervation alaire s'écarte de ce schéma simple. Des branches nouvelles enrichissent les divers groupes nervuraires; des veines fondamentales disparaissent pour ne plus réapparaître au cours de l'évolution. Ainsi, l'une des caractéristiques des odonoptères est la perte de MP, CuA étant au plus vestigial chez les protodonates, disparu complètement chez nos libellules. En d'autres cas, chez les plectoptères, Rs est indépendant, depuis la base, de R1. Les nervures s'accolent, se fusionnent plus ou moins temporairement. Les *Cacurgoidea* (protorthoptères) fournissent un exemple de ces variations nervuraires évolutives (CuA sort d'un tronc commun avec MP et indépendant de CuP, puis s'individualise de la médiane en une brusque inflexion, etc.). La distribution des poils en relation avec les nerfs nervuraires peut aider parfois à retrouver les trajets de nervures disparues.

Les nervures et leurs ramifications découpent l'aile en un certain nombre d'aires ou champs nommés en fonction des veines correspondantes (aire sous-costale, champ anal, cubital, médian, etc.).

Tillyard (1925) a fait remarquer que les veines hautes des paléodictyoptères s'écartaient après leur individualisation du tronc basal, lequel se prolongeait

directement par une veine concave. Il conclut à un schéma archétypique et à l'origine secondaire et triadique des veines convexes (fig. 2). L'évolution nervuraire de l'aile s'accompagne d'une évolution morphologique (brachyptérisme, microptérisme, élytrification, etc.).

La condition néoptère est certainement polyphylétique. Les mégasécopères paléozoïques comptent des formes voisines, les unes paléoptères, les autres néoptères, et on croit saisir un exemple de passage intra-ordinal, indépendamment des autres *Neoptera*, de la condition paléoptère à la condition néoptère. Martynov a signalé lui-même, chez les lignées évoluées, des exceptions à ce schéma systématique simple. Ainsi, le port relevé au repos, des ailes de papillons rhopalocères; chez ces néoptères aussi la *neala* (éventail membraneux, en arrière du champ anal) manque, de même elle est fréquemment absente chez de nombreux petits paranéoptères.

ORIGINE DES INSECTES

Les Collemboles dévoniens, hexapodes les plus anciens découverts, sont aussi spécialisés que les actuels. De façon cryptogène, au Namuro-Westphalien, nous apparaissent, diversifiés et typiques, les ptérygotes.

La paléontologie reste incapable de renseigner sur les formes de transition aux insectes et force est de faire appel aux données complexes de l'embryologie et de la morphologie comparées.

THÉORIE TRILOBITIQUE. — Selon Handlirsch (1908), les paléodictyoptères-ptérygotes les plus archaïques — ayant à l'époque fourni les plus vieux restes entomologiques — sont à l'origine de tous les autres insectes, et dérivent des Trilobites, qui auraient modifié, en ailes de type paléoptère, certaines de leurs plèvres inarticulées et acquis l'hexapodie.

La théorie trilobitique a surtout été basée sur des ressemblances superficielles externes (fig. 3) et sur l'homonomie des caractères de deux types d'Arthropodes archaïques. Le passage de la plèvre à l'aile expose un mécanisme, non une filiation; de même la trilobation, caractère généralisé, nullement spécial aux Trilobites et aux paléodictyoptères (blattes paléozoïques, certaines larves d'insectes actuels, isopodes, etc.). L'individualisation de certaines plèvres de Trilobites, bien que parfois remarquable dans les premiers segments post-céphaliques, n'implique nullement l'amorce d'une division en plusieurs régions (tagmisation) ou d'une différenciation appendiculaire.

La théorie trilobitique a été réfutée notamment par Tillyard (1930). Nous en rappellerons une des objections décisives : il est incontestablement établi que les insectes ont débuté par un type aptère et que l'aptérisme des *Apterygota* est primitif et non néoténique. Certains des points de comparaison proposés par Handlirsch s'adressent à des organes non homologues : cerques supposés de Trilobites (*Neolenus*) et gonopodes mâles de paléodictyoptères

PTERYGOTA

SUPER-ORDRE DES PALÆODICTYOPTERA GOLDENBERG 1854

Les paléodictyoptères représentent un des types d'insectes les plus caractéristiques des temps primaires, auxquels ils ne survivent pas. Ils constituent un complexe de paléoptères namuro-permiens ayant surtout en commun leur notable archaïsme morphologique et nervuraire. Ce sont encore les ptérygotes les plus généralisés que nous connaissions.

Handlirsch (1908) leur admet un rôle fondamental dans l'avènement du monde entomologique (théorie trilobitique, voir p. 406). Ils représentaient pour l'auteur viennois le type initial d'insectes, source de tous les autres insectes, aptérygotes compris.

L'homonomie des segments abdominaux par la présence de plèvres paranaotales inarticulées, l'existence d'une paire d'ailerons prothoraciques immobiles, souvenir d'un stade alaire primitif et de l'équivalence initiale des trois segments du tagme thoracique, la nervation complète (selon le schéma de Comstock et Needham) illustrant le principe d'alternance originelle de Lameere sont les caractéristiques définissant principalement le groupe.

Le groupement actuel des *Palæodictyoptera* répond à la notion d'ordre-fagot (P. Pruvost) et bien qu'un important pourcentage semble pouvoir être rapporté à un même ordre, cette entité systématique n'est effectivement pas figurative d'un cadre naturel. Aucune systématique valable n'a encore pu être dressée. Celle de Lameere (1935) qui distribue les divers paléodictyoptères en deux super-ordres : odonoptères et éphéméroptères, cherche à exprimer phylétiquement deux des faciès nervuraires, odonatoïde et éphéméroïde, des *Palæodictyoptera*. En pratique, le systématicien doit encore se limiter à l'énoncé des différentes familles.

Tête dégagée, petite, arrondie orthognathe. Yeux latéraux composés, parfois proéminents (*Eubleptus*). Trois ocelles frontaux. Antennes droites, multiarticulées, généralement longues.

En accord avec leur archaïsme général, on admettait jusqu'ici que les paléodictyoptères possédaient une structure buccale primitive, de type broyeur. Handlirsch les croyait carnassiers, Lameere phytophages. Des empreintes particulièrement bien conservées montrent, par la présence d'un rostre, l'existence d'une adaptation à la succion des sèves végétales. Cette spécialisation existe déjà chez *Lithomantis carbonarius* Woodward, du Westphalien ancien. Le rostre est court chez *Lycocercus goldenbergi* Brongniart, très long chez *Mecynostoma dorhni* Brongniart. La présence d'un bec suceur chez ces deux dernières formes a conduit Lameere à réunir celles-ci, malgré les différences nervuraires, à *Eugereon* (voir p. 424) dans ses pseudohémiptères. Lameere admet un plan commun, du type de celui bien connu d'*Eugereon*, à toutes ces structures rostrales. Les affinités des différents paléodictyoptères, mal établies sur les caractères nervuraires, permettent difficilement d'estimer la généra-

lité de ces dispositions et de ce mode nutritionnel. Une très récente découverte (Laurentiaux, 1952) permet d'établir que les sténodictyoptérides figurant les plus typiques paléodictyoptères, étaient également pourvus d'un rostre, anatomiquement proche de celui d'*Eugereon*. Cette importante constatation permet de penser que la succion des végétaux et la présence d'un rostre eugéréonien étaient générales chez les paléodictyoptères, en cela singulièrement spécialisés.

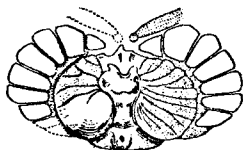


FIG. 10. — *Stilbocrocis heeri* Schlechtendal. Sarre. Pronotum, $\times 1,5$ (d'après Schlechtendal).

Thorax à segments bien séparés; prothorax admettant peut-être chez certains (*Omoptilus* Pruvost 1919, Westphalien du Nord de la France) une chitination plus épaisse en bouclier, et des ornements épineux. Expansions prothoraciques aliformes, plus ou moins courtes, qui ontogénétiquement sont de véritables ailes, mais fixes, dans un plan horizontal. A l'intérieur de ces ailerons on voit s'en-

foncer un système trachéen non organisé en nervation, irrégulier, plus ou moins anastomosé. L'archéodictyon (1), de ces ailerons est toujours du type de celui des ailes fonctionnelles. Selon Waterlot (1934), ces ailerons auraient pu se spécialiser en se transformant en sacs aërifères (*Stilbocrocis* Handlirsch, fig. 10).

Les ailes de ces segments méso- et métathoraciques, sont généralement allongées, fonctionnelles et primitivement homonomes. Type d'articulation paléoptère inconnu. L'aile postérieure s'élargit diversement chez certaines formes dans la région cubito-anale (*Breyeriidæ*). Pattes semblables, longues. Segmentation tarsale diversement interprétée, pentamère selon Lameere, trimère selon Handlirsch. Abdomen admettant onze segments, homonomes à l'exception du onzième différencié. Les dix premiers portent (sauf chez certains types particuliers) une paire d'expansions paranotales triangulaires aplaties. Gonapophyses formant oviscapte court, observées chez diverses femelles (*Dunbaria*, *Lycocercus*). Gonapophyses mâles peu connues (*Stenodictya lobata*, fig. 11) (2).

Onzième segment portant une paire de longs cerques multiarticulés. Tillyard reconnaît chez *Dunbaria fascipennis* Tillyard,

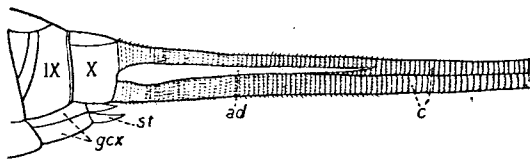


FIG. 11. — *Dunbaria fascipennis* Tillyard. Permien inférieur de l'Elmo (Kansas). Extrémité abdominale. *ad*, appendice dorsal; *c*, cerque; *gca*, gonocoxites; *st*, styles (d'après Tillyard).

un *appendix dorsalis* insegmenté (fig. 11), d'interprétation discutée : Lameere veut y voir un paracerque (1935), ce qui est contesté par Jeannel (1949).

Les paléodictyoptères sont des formes probablement thermophyles et hygrophyles se déplaçant par un vol lourd dans les forêts tropicales du Carbonifère, époque où ils présentent une large distribution. Ils se raréfient consi-

(1) Ensemble des éléments de soutien internervuraires.

(2) Interprétées chez cette espèce comme *cerci* par Handlirsch (1908), gonapophyses mâles d'après Lameere (1935).

dérablement au Permien (1). L'écologie larvaire, supposée aquatique par Handlirsch, est inconnue. Handlirsch avait signalé un certain nombre de larves de paléodictyoptères qui ont fait rapidement figure de classiques (notamment *P. anglicanum* Handlirsch, du Westphalien de Sedgley, Angleterre). Il admettait un développement des ailes perpendiculairement au thorax à partir de bourgeons latéraux. Ces données et ces fossiles ont servi de point de départ à diverses théories (Lemch, 1940; Forbes, 1943). Une revision objective de Carpenter (1948) a révélé la caducité de ces interprétations et indiqué clairement que l'on ne sait rien sur l'écologie (supposée aquatique par analogie avec les paléoptères vivants) larvaire, ni sur le développement des ailes.

Il semble toutefois que *Valdeana medeirosi* Teixeira (fig. 12) figure, avec ses ailes longues, inégales, un stade non imaginal de *Dictyoneuridæ* (2). On assisterait à un développement plus accéléré des ailes mésothoraciques.

Les ailes des paléodictyoptères montrent de fréquentes traces de pilosité, le long des veines principales notamment, et de coloration, soit soulignant les nervations principale et secondaire (très strictement comme chez *Dictyoneurella* Laurentiaux), soit en fasciés et pupilles (*Lamproptilia* Brongniart), soit en taches rectangulaires (*Stobbsia* Woodward), soit en bandes transversales (*Dunbaria* Tillyard).

La nervation peut être généralement caractérisée par l'indépendance initiale des groupes nervuraires, son caractère

complet, le caractère topographique nettement indiqué suivant la loi d'alternance de Lameere (1922) mais avec costale marginale, l'absence de nervation intercalaire longitudinale. Toutefois, on verra que cette définition souffre des exceptions.

L'archéodictyon est, tantôt de type transversal, tantôt réticulé, et plus ou moins serré dans les deux cas. Le type transversal semble initial, et les nervures transversales robustes des formes les plus primitives (*Climacoptera*, *Macropteridæ* Laurentiaux 1949) ont été probablement actives (circulation du sang). Le type réticulé, probablement dérivé par irrégulation du précédent, se resserre avec l'évolution du groupe.

L'aile reste, dans l'état de nos connaissances, le seul élément susceptible de fournir une base à une classification générale du super-ordre. La systéma-

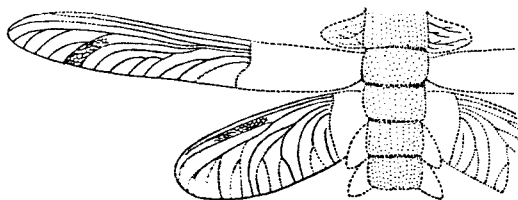


FIG. 12. — *Valdeana medeirosi* Teixeira. Stéphanien du Portugal. Génotype, $\times 2/3$ (inspiré de Teixeira).

(1) L'écologie larvaire supposée aquatique est, pour Martynov, une des causes majeures d'extinction du groupe. On peut aussi se demander si la spécialisation rostrale des paléodictyoptères ne se doublait pas, chez la plupart d'entre eux, d'une spécialisation physiologique et d'une association avec des espèces végétales définies. En ce cas, le bouleversement floristique de la fin du Carbonifère aurait pu accélérer, par la raréfaction ou la disparition de nombre de ces espèces végétales nécessaires, le déclin corrélatif de ces paléoptères (Laurentiaux, 1952).

(2) C. Teixeira ne fait aucune interprétation en ce sens, admettant tacitement le genre comme figuratif d'un adulte particulier.

tique pratique proposée ici, demeure donc non entièrement satisfaisante en ce qu'elle ne peut faire suffisamment appel aux caractères anatomiques. Elle distingue deux grands types de paléodictyoptères : l'un réunit les formes à nervation complète et champs nervuraires indépendants (Eopaléodictyoptères, Eubleptides, Protohémiptères), l'autre des paléodictyoptères s'individualisant des précédents par des éléments nervuraires originaux (fusion de veines principales, triades, nervation incomplète etc...).

ORDRE DES EOPALEODICTYOPTERA LAURENTIAUX

Les *Eopaléodictyoptera* s'axent autour des deux grands groupes Spilaptérides et Lithomantides-Dictyoneurides. Les Eubleptides sont affines aux Spilaptérides. Les Dictyoneurides, chez lesquels un

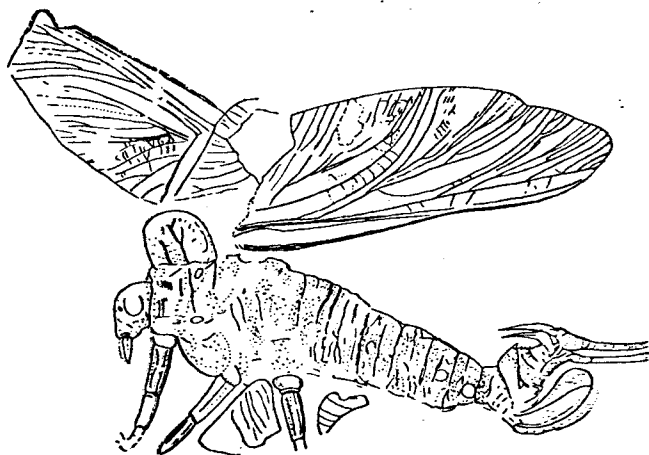


FIG. 13. — *Lycocercus goldenbergi* Brongniart. Stéphanien supérieur de Commentry, $\times 3/4$. Génotype (d'après Brongniart).

rostre eugéronien a été mis en évidence, aboutissent avec une légère spécialisation nervuraires aux Protohémiptères dont le terme extrême (*Calvertiella*) répond avec ses fusions de veines à la base (R-M; CuP-A1) (fig. 23) au second des types de Paléodictyoptères qui ont été précédemment distingués.

GRUPE DES LITHOMANTIDES. — On réunit dans ce groupe, qui ne représente probablement pas un ensemble naturel, un certain nombre

de formes généralement connues par de seules ailes dont la nervation principale est structurellement du type dictyoneuride, mais dont l'archéodictyon est de mode transversal. Ce système transversal est robuste et régulier chez les types anciens (*Hadroneuria*), s'irrégularise en s'affaiblissant chez les formes plus évoluées (*Lithiosalis*).

Le genre *Hadroneuria* Handlirsch 1908 est connu du Westphalien inférieur d'Europe centrale (*H. bohémica* Nowack) et du Limbourg hollandais (*H. heidei* Laurentiaux); *Eurytenia* Handlirsch 1908, du Westphalien nord-américain (*E. virginiana* Handlirsch) paraît proche du précédent.

Le nord-américain *Eurythmopteryx* Handlirsch 1908 (*E. antiqua* Handlirsch) et l'euro-péen *Lithiosalis* Scudder 1881 (plusieurs espèces du Houiller anglais) montrent des transversales plus faibles et plus irrégulières. Le genre typique de *Lithomantidæ* HANDLIRSCH 1906 (*Lithomantis carbonarius* Woodward, Westphalien inférieur d'Écosse) est remarquable par la présence d'un rostre témoin de l'antiquité de la spécialisation à la succion des végétaux, mais rien n'est connu de l'organisation interne de ce bec suceur.

Malgré les différences nervuraires, on veut rapprocher des Lithomantides le genre stéphanien *Lycocercus* Handlirsch 1908 (*Lycocercidæ* HANDLIRSCH 1908) de Commentry. Un tel rapprochement paraît surtout établi par la présence d'un court rostre chez l'espèce typique *Lycocercus goldenbergi* (Brongniart) (fig. 13).

La famille westphalienne des *Synarmogidæ* HANDLIRSCH 1925 est tenue par Hand-

lirsch comme le témoin d'un ordre disparu de protorthoptères — *Synarmogoidea* Handlirsch 1925 — « issu » de paléodictyoptères. Ce paléontologiste n'avait à sa disposition qu'une moitié basale d'aile (*Synarmoge ferrarii* Handlirsch 1925, fig. 14). L'espèce a été récemment redéfinie sur une aile complète (= *Climacoptera antiqua* Laurentiaux 1949, Westphalien ancien du Nord de la France), qui a pu être rapportée, au regard des hauteurs nervuraires, à un paléodictyoptère typique et archaïque apparemment proche des Lithomantides par sa nervation (Laurentiaux 1950, 1952).

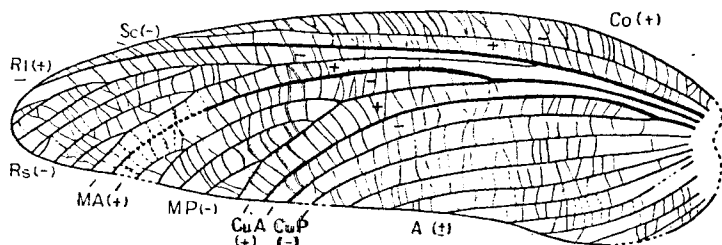


FIG. 14. — *Synarmoge ferrarii* Handlirsch. Westphalien inférieur de Valenciennes (Nord). Aile mésothoracique gauche, $\times 1,1$. Néotype (d'après Laurentiaux).

Au voisinage des Lithomantides on peut situer les *Macropteridæ* LAURENTIAUX 1949 (*Macroptera greberi* Laurentiaux 1949, Westphalien B du Nord de la France) (fig. 15).

GRUPE DES DICTYONEURIDES. — La famille des *Stenodictyopteridæ* BRONGNIART 1893 (= *Dictyoneuridæ* auct.) est l'ensemble le plus représenté (Westphalien moyen — Stéphanien supérieur) et le plus représentatif de la faune de paléodictyoptères.

La nervation principale primitive, un réseau internervuraire qui a donné son nom à la famille, la caractérise, sans que ce dernier caractère lui soit exclusif. L'aile postérieure est à peine plus large que l'antérieure, et le nombre de cellules de cet archéodictyon augmente considérablement avec l'évolution de la famille. Martynov considère cette famille

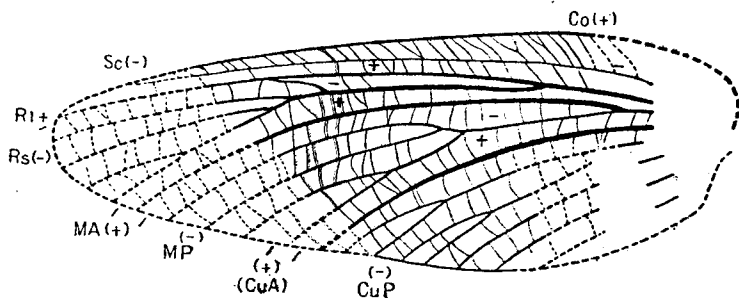


FIG. 15. — *Macroptera greberi* Laurentiaux. Westphalien moyen de Valenciennes (Nord). Aile mésothoracique gauche, $\times 8/10$ env. (d'après Laurentiaux).

comme la plus primitive, ce qui n'est nullement prouvé. *Dictyoneurella* Laurentiaux 1949 (fig. 16), *Boltonia* Pruvost 1919, *Dictyoneura* Goldenberg 1854, *Stenodictyoneura* Leriche 1911, *Mecynoptera* Handlirsch 1904 (1), *Eumecoptera* Handlirsch 1906, *Saarlandia* Guthörl 1930, *Goldenbergia* Scudder 1885, *Cleffia* Guthörl 1931, *Dictyoneurula* Handlirsch 1906, sont les principaux genres du Westphalien sarro-franco-belge. *Stilboecrois* Handlirsch 1908, *Athymodictya* (*A. parva* Handlirsch, Westphalien supérieur de Mazon Creek, Illinois) montre un réseau ténu comme les genres stéphaniens de Commeny : *Stenodictya* (fig. 17) et surtout *Microdictya* Brongniart.

(1) Handlirsch a choisi ce genre comme type d'une famille nouvelle *Mecynopteridæ* Handlirsch 1904 (Westphalien belge); en fait, une révision en cours m'incite à le replacer dans le cadre des *Stenodictyopteridæ* Brongniart.

Des précédents dictyoneures, se rapproche la famille des *Jongmansiidæ* LAURENTIAUX 1950, monospécifique, *Jongmansia tuberculata* (Bolton), du Westphalien ancien

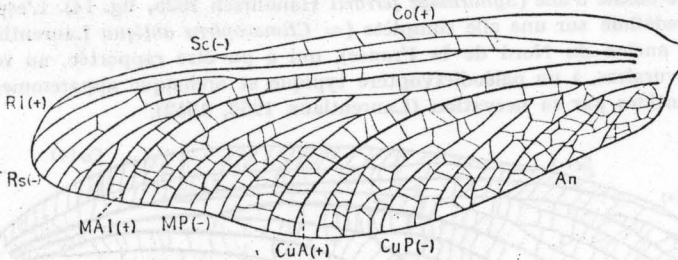


FIG. 16. — *Dictyoneurella perfecta* Laurentiaux. Aile mésothoracique gauche, $\times 4/3$. Génotype; Coll. Musée Houillier de l'Université de Lille (d'après Laurentiaux).

anglo-néerlandais, à réseau ténu et nervurage spécialisé, notamment par l'étroitesse de l'espace costo-radial (fig. 18).

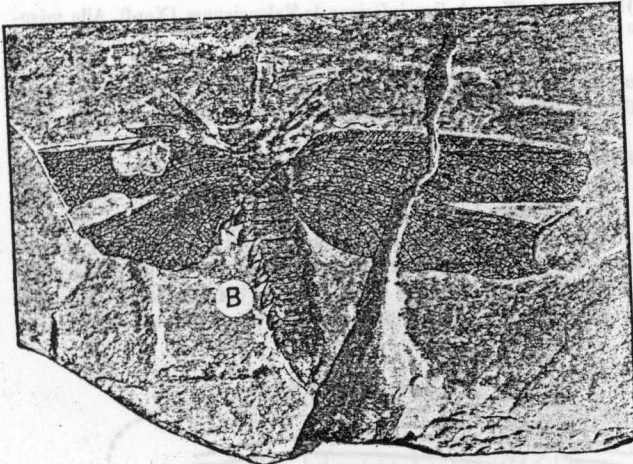


FIG. 17. — *Stenodictya lobata* Brongniart. Stéphanien supérieur de Commentry (Allier). Génotype, $\times 2/3$. Coll. Laboratoire Paléont. du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

GROUPES DES BREYERIIDES. — Homogène et stable, ce groupe qui a peut-être une valeur sub-ordinale, s'axe sur deux familles : *Breyeriidæ* HANDLIRSCH 1904, du Westphalo-stéphanien d'Europe occidentale, et *Thesoneuridæ* CARPENTER 1943, du Westphalien supérieur nord-américain.

Les *Breyeriidæ* admettent deux genres définis, établis sur des ailes métathoraciques remarquables par leur élargissement cubito-anal :

Breyeria de Borre 1875, connu du Westphalien d'Europe occidentale et du Stéphanien de Commentry (= *Borrea*). Nervation principale à courbure nulle et terminaison oblique au bord interne chez

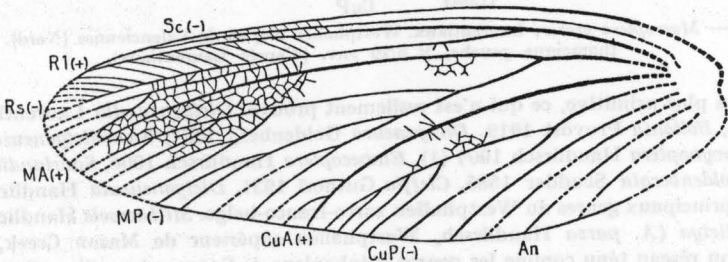


FIG. 18. — *Jongmansia tuberculata* (Bolton). Westphalien inférieur du Limbourg néerlandais. Aile mésothoracique gauche, $\times 2/3$ (d'après Laurentiaux).

les formes primitives (*B. limburgica* Laurentiaux, Westphalien inférieur du Limbourg hollandais); à courbure accentuée et terminaison normale au bord interne chez les for-

mes plus évoluées [*B. borinensis* de Borre (fig. 19), Westphalien anglo-belgo-néerlandais]; chez *B.* (= *Borrea* Brongniart) *lachlani* Brongniart, terminaison de Sc sur R1. Des ailes antérieures du genre (*Breyeriopsis* Laurentiaux 1949) ont été récemment identifiées (1) (fig. 19).

Stobbsia Handlirsch 1908, du Westphalien de Staffordshire, Grande-Bretagne, représente un genre plus généralement primitif que *Breyeria*. Aile postérieure seule connue, colorée, avec Sc se terminant sur Co; veines principales subrectilignes (*S. woodwardiana* Handlirsch).

GROUPE DES SPILAPTÉRIDES. Les *Spilapteridæ* (Brongniart) et les *Lamproptilidæ* (Brongniart), sont supposés par Lameere (1917-1935) comme représentatifs d'un groupe allié aux éphémères et constituant le stock paléozoïque des *Ephemeroptera* Lameere

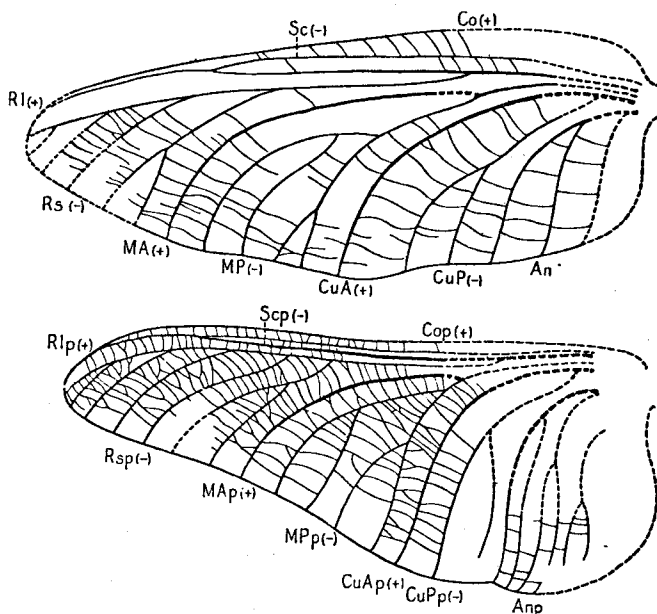


FIG. 19. — NERVATION DES BREYERIIDÆ. De haut en bas : *Breyeria* (*Breyeriopsis*) *delruei* Laurentiaux. Westphalien du Pas-de-Calais; aile antérieure gauche, $\times 1,5$. *Breyeria berinensis* de Borre. Westphalien de Belgique; aile postérieure droite, gr. nat. Génotype (d'après Laurentiaux).

avec les mégaséoptères de Commeny et les *Eubleptidæ* américains. Ces platyptériens étaient différenciés des vrais éphémères par l'absence de paracerve et d'intercalaires longitudinales. Les affinités supposées par Lameere ne sont pas retenues. La systématique de ce groupe reste confuse.

On y notera une nervation enrichie, les CuA et MA étant eux-mêmes divisés. La nervation transversale est de type plus ou moins régulier. Les ailes, souvent anguleuses, sont généralement colorées (deux ou trois bandes transversales). L'aile postérieure est basalement quelque peu élargie. Les saillies paranotales et les ailerons prothoraciques n'existeraient pas chez plusieurs genres (*Campsonaura*, *Homalonneur*). L'abdomen se prolonge par deux cerques longs et multiarticulés.

Ce groupe constitue un ensemble évolué, très abondant dans le Stéphanien supérieur de Commeny (2) : *Homalonneurina* Handlirsch 1908; *Homalonneur* Brongniart 1893; *Homalonneurites* Handlirsch 1908; *Bequerelia* Brongniart 1893; *Campsonaura* Brongniart 1893;

(1) Non trouvées en connexion, une nomenclature particulière leur a été appliquée.

(2) Un spécimen inédit du Namurien belge, très proche parent des formes du Stéphanien supérieur, constitue la plus vieille trace de paléodictyoptère (Laurentiaux, 1952).

Epithete Handlirsch 1908; *Spilaptera* Brongniart 1893; *Paleoptilus* Brongniart 1893, etc., tous genres que l'on range compréhensivement dans la famille des *Spilapteridæ*.

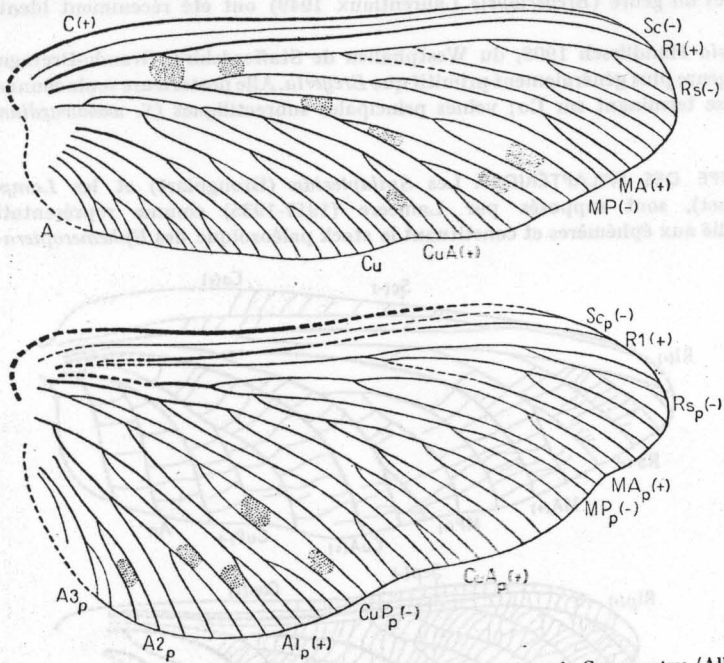


FIG. 20. — *Lamproptilia grand'euryi* Brongniart. Stéphanien supérieur de Commentry (Allier). Nervations méso- et métathoracique, gr. nat. Génotype, Coll. Lab. Paléont. du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Le groupe n'est plus représenté au Permien que par trois genres monospécifiques : *Dunbaria* Tillyard 1925; *Kansasia* Tillyard 1937 (Permien inférieur du Kansas, Amérique du Nord); *Permiakovia* Martynov 1940 (Permien russe de la rivière Sylve).

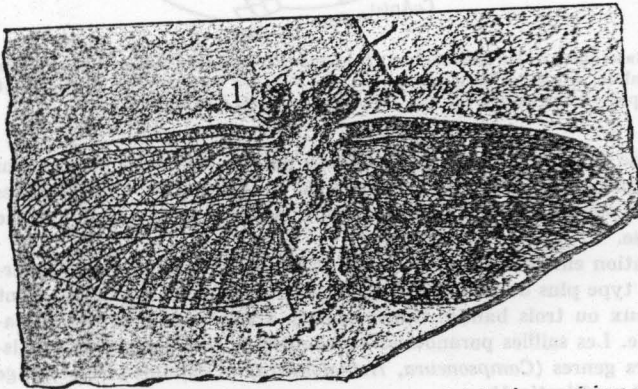


FIG. 21. — *Homioiptera woodwardi* Brongniart. Stéphanien supérieur de Commentry, $\times 1/2$: (1) ailerons prothoraciques. Génotype; Coll. Lab. Paléont. du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Les *Fouqueidæ* HANDLIRSCH (*Fouquea la-croixi* Brongniart), du Stéphanien de Commentry, paraissent peu distincts des *Spilapteridæ*.

GRUPE DES LAMPROPTILIDES. — La famille des *Lamproptilidæ* (BRONGNIART), souvent rapprochée du groupe précédent, a été établie pour deux espèces

du genre *Lamproptilia* Brongniart 1885, du Stéphanien de Commentry (*grand'euryi* et *stirrupi* Brongniart).

Des ailerons thoraciques sont présents et l'aile métathoracique est élargie dans la région anale (fig. 20).

GRUPE DES HOMOIOPTÉRIDES. — Trois espèces du Stéphanien de Commeny dans la famille des *Homoiopteridæ* HANDLIRSCH, forment une lignée divergente, caractérisée entre autres par une nervation plus pauvre et des transverses plus rares : *Homoioptera woodwardi* Brongniart (fig. 21); *Graphiptiloides williamsoni* Brongniart; *Homoeophlebia gigantea* Agnus, cette dernière espèce, remarquable par son envergure alaire (environ 41 cm) est l'un des géants du Stéphanien. Des ailerons prothoraciques existaient, et l'aile de la seconde paire est élargie dans la région anale. Une systématique de valeur ne pourra être établie, qu'après une meilleure connaissance des structures anatomiques.

ORDRE DES EUBLEPTIDODEA *nov. ord.*

Lignée particulière, les *Eubleptidæ* HANDLIRSCH 1906 sont pauvrement connus par l'espèce monotypique *Eubleptus danielsi* Handlirsch, du Westphalien supérieur de Mazon Creek (Illinois), tenu pour « Urtype » par Handlirsch.

Ailes ovalaires (14 mm), apex large, arrondi, nervation principale pauvre sans aspect singulier; MA bifide, CuA simple, nervation transversale rare. Yeux proéminents, prothorax sans ailerons, segments thoraciques égaux. Abdomen dépourvu de saillies paranales prolongé par des cerques multiarticulés probablement longs.

ORDRE DES PROTOHEMIPTERA HANDLIRSCH 1908

On peut rapprocher diverses familles de paléodictyoptères — malheureusement connues par la seule nervation mésothoracique — souvent comparées aux odonoptères (*Protodonata*) mais dont la nature paléodictyoptère reste incontestable. On peut penser

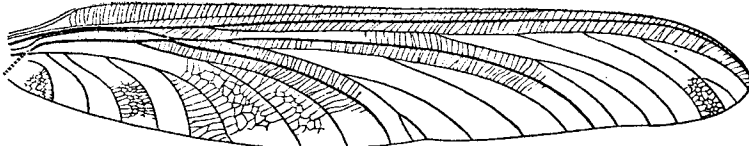


FIG. 22. — *Dictyoptilus sepultus* Brongniart. Stéphanien supérieur de Commeny (Allier). Aile mésothoracique droite, $\times 11/12$. Coll. Lab. Paléont. du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

qu'il s'agit de paléodictyoptères non phylétiquement alliés aux odonoptères, mais convergents avec ceux-ci par certains caractères nervuraires.

Nervation complète; CuA simple, toujours bien développé; CuP généralement branchu (sauf chez *Calvertiella*), toujours non onduleux. MP présent et polyfide; Sc long ou court; pas de structure nodale (caractères de paléodictyoptères); tronc commun R + M (ou étroit accollement basal de ces veines); A1 unique, long (caractères odonoptères); CuA plus ou moins brusquement relevé après son individualisation de CuP, s'anastomosant plus ou moins étroitement avec M ou R + M; MA approchant Rs basalement, parfois jusqu'à coalescence locale.

Trois familles monogénériques peuvent être distinguées :

Dictyoptilidæ HANDLIRSCH 1908 (*Dictyoptilus* Brongniart 1893 = *Cockerellia* Meunier 1908) Stéphanien supérieur de Commeny : aile allongée (11 cm) pourvue d'un net pc court, MA approchant Rs avec ou sans contact, Rs polyfide (6 branches), MP quinquefide, CuP bifide, A1 long, Sc très long se terminant sur Co; système intercalaire serré, transversal, en réseau au bord interne (fig. 22).

Protagriidæ HANDLIRSCH 1906 (*Protagrion audouini* Brongniart, Stéphanien supérieur de Commeny) : aile allongée (9 cm), Sc très long, Rs avec neuf branches au bord

interne, MP riche (7 branches), MA partiellement coalescent avec Rs peu après l'origine de cette veine, CuA réuni par une transverse à R + M; système transversal scalariforme, légèrement réticulé dans les zones anale et apicale. Selon Carpenter (1943), cette aile serait dépourvue du pc signalé par Brongniart et auct., l'espace sous-costal étant simplement rétréci à la base.

Calvertiellidæ MARTYNOV 1932 (*Calvertiella permiana* Tillyard 1925, Permien inférieur

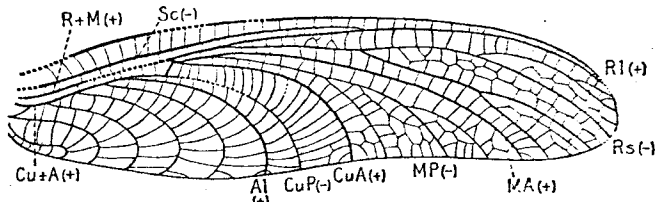


FIG. 23. — *Calvertiella permiana* Tillyard. Permien inférieur de l'Elmo (Kansas). Aile mésothoracique droite, $\times 3$. Génotype (d'après Tillyard).

du Kansas) (fig. 23) : aile plus trapue et plus petite que les précédentes (2,65 cm), Sc court se terminant sur R1 peu après le milieu de l'aile, MP trifide, Rs quinquefide, CuP simple, CuA fortement arqué naissant d'un tronc commun Cu-A, se relevant très brusquement au niveau de

l'individualisation de M pour être coalescent temporairement avec cette veine; système transversal non serré, normal aux veines principales, s'irrégularisant en un léger réticulum apical; pas d'espace précostal, Sc et Co se rapprochant seulement. L'association chez le curieux insecte permien de Schwarzenbarch, *Eugereon böckingi* Dorhn (fig. 24) (*Eugereonidæ* HANDLIRSCH 1908), d'un rostre hémiptéroïde et d'une nervation paléodictyoptère, figurait pour Handlirsch (1908) un intéressant argument de sa théorie sur l'origine paléodictyoptère des autres insectes. Il devait être d'abord suivi, dans l'interprétation des protohémiptères, comme formes transitionnelles des paléodictyoptères aux hémiptères, mais les progrès de la paléontologie font considérer les protohémiptères comme les représentants d'un rameau spécialisé de paléoptères — ordre des *Protohemiptera* — ayant son origine chez les paléodictyoptères, et éteint sans descendance, au plus tard au début du Secondaire, d'où le nom *Pseudohemiptera* suggéré par Lameere (1935).

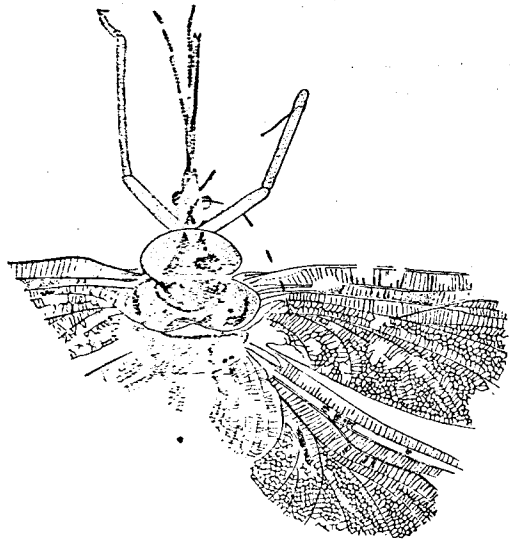


FIG. 24. — *Eugereon böckingi* Dorhn. Permien inférieur de Birkenfeld (Thuringe), $\times 2/3$. Génotype (d'après Dorhn).

La nervation, incomplètement connue, des ailes étalées selon le mode primitif des paléoptères, paraît structurellement complète; l'aile antérieure avec son An1 long, la contiguïté basale de R et M, son CuA approchant M en un point, son archéodictyon basalement scalariforme, réticulé dans la zone interne, a un aspect *dictyoptiloïde*; les courbures nervuraires de l'aile postérieure sont accentuées.

Tête libre, relativement peu développée, allongée dans un sens antéro-postérieur; petits yeux latéraux proéminents à champ visuel réduit; antennes filiformes, long rostre antérieur d'un type suceur labial. La structure rostrale spécialisée étroitement ce paléoptère en lui imposant une éthologie en relation avec le milieu végétal, soit un mode de vie de suceur de sève.

Eugereon böckingi montre admirablement sa structure rostrale naturellement disséquée : le labre devait être probablement allongé; on reconnaît deux paires de stylets et deux éléments à cinq ou six articles que l'on homologue aux palpes labiaux indépendants non réunis pour constituer un fourreau impair. La présence de ces derniers détermine une structure différente de celle de nos hémiptères, chez lesquels ils sont absents d'une façon caractéristique.

La structure rostro-labiale des *Eugereonidae* n'apparaît donc pas comme un stade structural immédiatement antécédent au rostre des rynchotes (par réunion des palpes labiaux segmentés en un organe impair), l'embryologie démontrant (Heymons, 1898) une origine et une organisation du fourreau (submentum, mentum, lobes) différentes chez les hémiptères actuels.

Pattes antérieures graciles à tarse trimère selon Dorhn, terminé par une double griffe qui devait faciliter l'accrochage aux végétaux. Pronotum discoïde, simplement élargi, lisse, non innervé, sans les typiques ailerons des paléodictyoptères.

La nervation des *Dictyoptilidae* permet de conclure à leur descendance d'un stock dictyoneuride. De plus, des analogies nervuraires étroites ont été soulignées (Laurentiaux, 1952) entre *Dictyoptilus* et *Eugereon*. On doit donc admettre chez les dictyoptiloïdes la présence d'un rostre eugéréonien qui exclut toute filiation avec les odonatoptères.

Les ordres suivants répondent au second des deux types de paléodictyoptères précédemment distingués.

ORDRE DES SYNTONOPTERODEA *nov. ord.*

Il comprend la famille des *Syntonopteridae* HANDLIRSCH 1911, du Westphalien supérieur de Mazon Creek (Illinois) : *Syntonoptera* Handlirsch (*S. schucherti* Handlirsch) et *Lithoneura* Carpenter 1938, bispécifique (*L. lameerei* Carpenter 1938 (fig. 25) et *L. mirifica* Carpenter). L'association de caractères nervuraires de paléodictyoptères et d'éphéméroptères semble indiquer une lignée divergente proche de la souche des plectoptères.

Ailerons prothoraciques. Coalescence temporaire de Rs-MA. Intercalaires longitudinales typiques; origine commune CuA-M dans l'aile postérieure et indépendance CuA-CuP. Archéodictyon de type faible et transversal. Élargissement anal métathoracique.

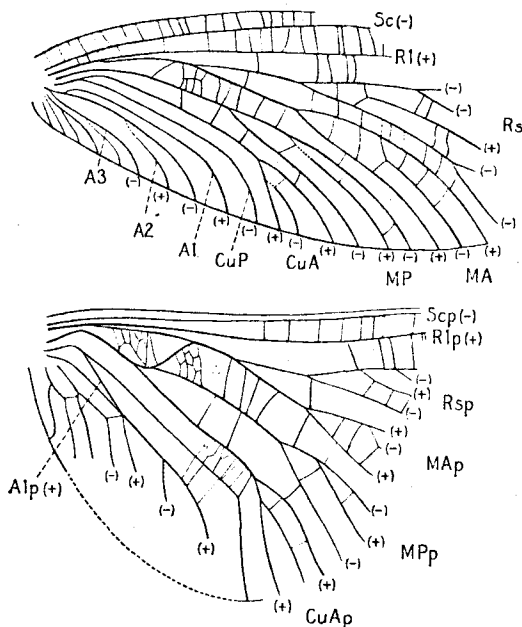


FIG. 25. — *Lithoneura lameerei* Carpenter. Westphalien supérieur de Mazon Creek (Illinois). Nervations méso- et métathoracique (bases), $\times 2$ (d'après Carpenter).

ORDRE DES PERMONEURODEA *nov. ord.*

Permoneura lameerei Carpenter 1931 peut être, au moins provisoirement, isolé des typiques paléodictyoptères, en un ordre nouveau, par l'absence de CuA et la présence d'une très faible portion de MA libre qui se fusionne peu après son individualisation

de MP avec Rs. Ces caractères indiquent une nervation très modifiée et spécialisée. Les affinités de ce groupe restent non définies. Sc, R1 longs et indivis. Rs riche (7 branches). MP trifide tardivement. A1 simple, A2 fourchu. Espaces A1-CuP et CuP-MP larges.

ORDRE DES ARCHODONATA MARTYNOV 1932

Rapproché par Rohdendorf (1940) des éphéméroïdes, ce groupe est défini par *Permothemis libelluloides* Martynov, du Permien supérieur de l'Iva-Gora (Russie septentrionale).

Aile postérieure large (longueur 17 mm), dépourvue de l'arc costal des éphémères, à nervation complète montrant un pt bien caractérisé, traversé par Sc long. « Pseudonodus » au milieu du champ sous-costal. Rs pauvre avec IR convexe intercalé. MA presque simple uni à Rs par une courte transverse au niveau d'un « sub-nodus ». MP avec IMP convexe intercalé. Transverse unissant CuA-M. CuA branchu. CuP presque simple. A1 complexe, A2, A3, A4. Transverses rares.

Martynov (1938) a rapproché les *Archodonata* des *Odonata* en les considérant toutefois comme une lignée divergente sans descendance. Il comprend encore dans l'ordre, *Kansasia pulcher* Tillyard (*Spilapteridæ* in Tillyard) et *Permoneura lameerii* Carpenter. Le groupe est ici limité à *Permothemis*, ses affinités sont imprécises. Rohdendorf (1940) compare les archodonates aux éphéméroptères et croit pouvoir admettre, d'après une étude du thorax, une condition bi-aillée avec fusion du méso- et du métathorax.

ORDRE DES SYPHAROPTERODEA HANDLIRSCH 1911

L'apparence néoptère de l'espèce *Sypharoptera pneuma* Handlirsch, du Westphalien supérieur de l'Illinois, pour laquelle cet ordre *incertæ sedis* a été érigé, serait de nature *post-mortem*, selon Martynov (1938) qui propose d'y voir un terme aberrant de la descendance des spilaptérides. Handlirsch en faisait déjà un paléodictyoptère aberrant.

Segments méso- et métathoraciques égaux, abdomen long, nettement segmenté, sans saillies paranotales, terminé par un court oviscapte. Ailes homonomes (12 mm), à nervation incomplète et veines principales indépendantes. Réduction des nervations M et Cu, Sc court, transversales disséminées.

SUPER-ORDRE DES EPHEMEROPTERA

Les éphémères sont, avec les odonates, les seuls paléoptères actuels, et s'avèrent un groupe archaïque, comme le montrent l'étude anatomique des adultes et surtout des larves, la nervation complète, la présence d'un stade sub-imaginal (paléométabolie). Son ancienneté est soulignée par la distribution discontinue de la plupart des séries actuelles, le caractère paléodémique de nombre de genres et la pauvreté spécifique.

La paléontologie confirme l'antiquité du super-ordre qui, pour le moins, remonte au Carbonifère, avec l'ordre des *Protephemeroidea* Handlirsch. Le Permien inférieur a livré les plus anciens témoins de l'ordre actuel *Plectoptera* Packard 1886, *emend.* Tillyard 1932, mais tous les plectoptères anté-juras-

siques signalés s'inscrivent dans le sous-ordre disparu des *Permoplectoptera* Tillyard 1932.

L'archaïsme de nos éphémères est davantage accusé chez les protoéphéméroïdes et chez les permoplectoptères. Il a été précédemment signalé l'existence de formes paléodictyoptères montrant certains caractères nervuraires d'éphémères, tel, notamment, l'ordre des *Syntonopteroidea*, sans que celui-ci, en restant proche de l'origine des plectoptères, leur soit ancestral (Carpenter, 1938).

ORDRE DES PROTEPHEMERODEA HANDLIRSCH 1908

D'abord tenu pour l'ancêtre de nos éphémères, *Triplosoba pulchella* Brongniart (Stéphanien supérieur de Commeny) est l'unique représentant de l'ordre des *Protephemeroidea*, phylum latéral précoc de la vieille souche des *Plectoptera*, mais complètement séparé de la lignée évolutive des éphémères récents.

Handlirsch a donné une reconstitution satisfaisante. Aspect général d'éphémère. Tête large. Trois ocelles frontaux. Yeux composés petits, bien séparés, peu saillants. Segments thoraciques égaux, sans ailerons. Abdomen frêle avec dix segments apparents, égaux ou sub-égaux, sans saillies paranotales, prolongé par trois soies caudales longues (cerques et paracérque). On ne sait rien sur le caractère, probablement fonctionnel, du système broyeur buccal.

Ailes homonomes (21 mm), à apex large et arrondi, étalées à plat au repos. Nervation primitive, réunissant des caractères d'éphémères et de paléodictyoptères, dépourvue de veine humérale (*costal brace*), renforcée par des intercalaires convexes holotriadiques. Sc long. Veines hautes, toutes indivises. Rs-MA libres, sans tendance à une future coalescence. Trois anales visibles (fig. 26).

Les larves, inconnues, sont supposées aquatiques, par analogie avec les autres éphéméroptères, et l'on ne peut préciser l'existence d'un stade sub-imaginal.

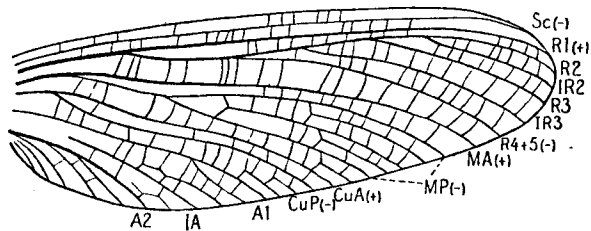


FIG. 26. — *Triplosoba pulchella* Brongniart. Stéphanien supérieur de Commeny (Allier). Nervation de l'aile antérieure droite, $\times 3,33$ (d'après Handlirsch).

ORDRE DES PLECTOPTERA PACKARD 1886 (*emend.* Tillyard 1932)

SOUS-ORDRE DES PERMOPLECTOPTERA TILLYARD 1932

Il faut probablement rechercher l'origine des éphémères actuels dans le stock permoplectoptère, bien que certains caractères nervuraires empêchent d'en situer les familles connues dans l'ascendance directe des types actuels.

Le sous-ordre fossile des *Permoplectoptera* Tillyard 1932 a été établi pour des formes du Permien du Kansas et retrouvé ensuite (*Palingeniopsidæ*) dans le Permien russe.

Les ailes sont sub-homonomes et les postérieures non réduites. On ne note aucune indication d'une future triangulation des ailes, ni de différenciation métrique des segments thoraciques. Le prothorax est élargi transversalement mais sans ailerons différenciés.

Les yeux composés sont bien séparés dans les deux sexes. Selon Carpenter (1933), les ailes sont étalées à plat au repos comme celles des protoéphémères et des paléodictyoptères (au moins chez les *Protereismatidæ*). Tillyard (1932) admettait au contraire le relèvement dans un plan vertical comme chez nos éphémères. L'aspect général des permoplectoptères et la plupart de leurs autres caractères morphologiques — surtout connus chez l'espèce

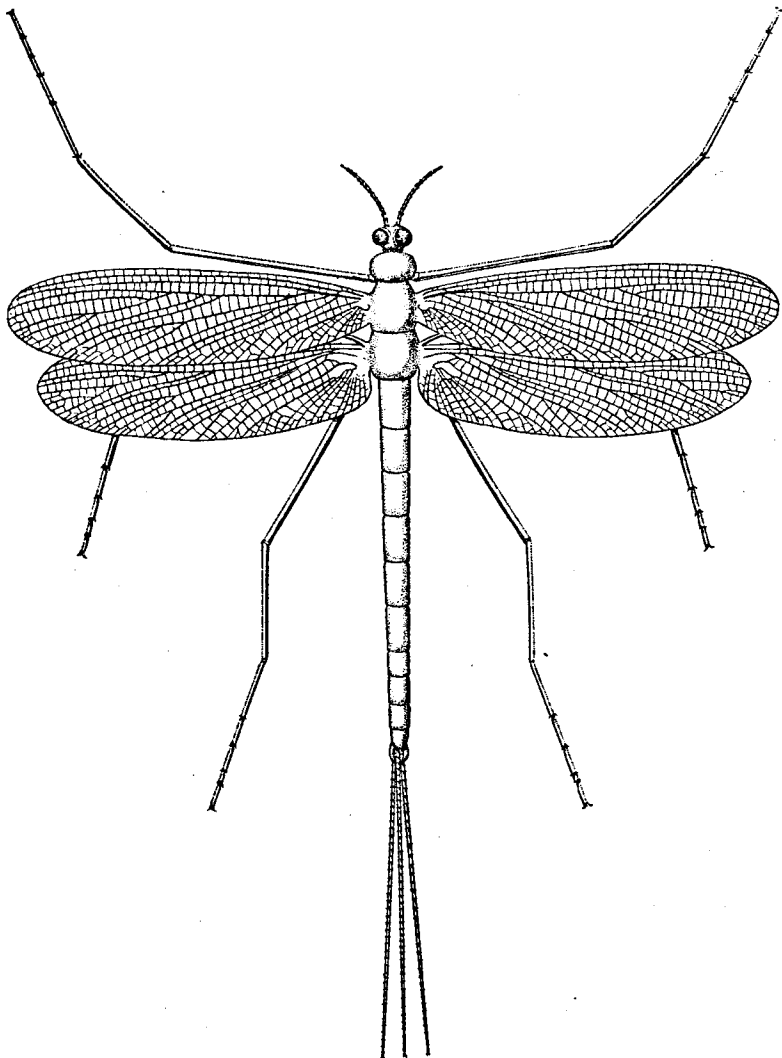


FIG. 27. — *Protereisma permianum* Sellards. Permien inférieur du Kansas. Reconstitution, $\times 3$ environ (d'après Carpenter).

banale *Protereisma permianum* Sellards (fig. 27) — évoquent ceux des éphémères actuels.

Tête assez large pourvue d'antennes à onze segments sub-égaux; pattes graciles à tarse pentamère, avec griffes; abdomen très allongé avec dix segments apparents, prolongé par des soies caudales longues (plus de 40 articles) et le paracercue médian. Les mâles montrent des gonopodes identiques à ceux des éphémères actuels.

Un stade sub-imaginal aérien a été identifié par Tillyard. Un appareil buccal imaginal fonctionnel est probable, en relation avec une durée plus grande de la vie des adultes.

La nervation sur laquelle est basée la systématique des permoplectoptères rappelle celle des éphémères actuels les plus archaïques (série siphonouridienne).

La famille des *Protereismatidæ* TILLYARD 1932 est, jusqu'ici, la plus représentative et la mieux connue du sous-ordre. Bien que monogénérique, *Protereisma* Sellards 1907 (cinq espèces), elle figure dans son seul gisement du Permien inférieur du Kansas, un groupe statistiquement nombreux. Aile ovale (15-25 mm). Arc costal de type analogue à celui des actuels plectoptères. Sc long, parallèle à R1 avec fusion basale. Rs précoce, montrant trois triades (IR2, IR3 *a*, IR3 *b*). R3 fourchu; R4 + 5 s'individualisant dès le milieu de l'aile. MA partiellement coalescent avec Rs, IMA. CuA en connexion (transverse ou fusion locale) avec M. ICuA. CuP indivis non onduleux. A1 dépourvu de triades. L'aile postérieure n'admet que peu de différences nervuraires avec l'aile antérieure: triade IA1 bien définie, écartement différent des veines dans la région basale. R1-Sc non fusionnés basalement, espace sous-costal un peu plus étroit.

La famille des *Misthodotidæ* TILLYARD 1932, du même gisement, n'admet encore que le seul genre *Misthodotes* Sellards 1909 (3 espèces dont la plus banale est *M. obtusus* Sellards). Aile petite (9-12 mm), trapue. MA basalement fusionné avec Rs (fourche sur R3). MA fourchu avec IMA intercalé. MP fourchu avec IMP intercalé. CuA simple sans triade, naissant de CuP. CuP simple, Sc, R1, plus courts que chez *Protereisma*, transverses moins nombreuses, pattes et abdomen moins allongés.

La famille des *Palingeniopsidæ* MARTYNOV 1938 fait connaître le sous-ordre dans le Permien russe et réunit *Loxophaebia apicalis* Martynov, reste très fragmentaire de Tikhije-Gory et *Palingeniopsis præcox* Martynov, fine aile postérieure isolée du Kazanien d'Arkangelsk. Aile large de grande taille (32 mm). Sc-R1, R1-R2, étroitement rapprochés. CuP très fortement onduleux et simple. Trois anales. Triades définies à CuA. Cette famille, voisine de celle des *Protereismatidæ*, évoquerait surtout les *Palingeniidæ* actuels auxquels elle serait alliée, mais non ascendante.

La famille des *Doteridæ* SELLARDS 1907 constitue un groupe rare du Permien du Kansas et n'est connue que par deux espèces monotypiques *Doter minor* Sellards et *Eudoter delicatulus* Tillyard. Petits permoplectoptères (ailes 6 à 7 mm), abdomen allongé avec deux (*Doter*) ou trois (*Eudoter*) filaments caudaux. Aile allongée avec arc costal très court. R1 et Sc n'atteignant pas l'apex. MA fourchu avec IMA intercalé. Le genre *Eudoter* montre un Rs pentafide (IR2, IR3; R3 simple). MP pentafide. CuA, CuP simples sans triade. Veines anales probablement très courtes. Chez *Eudoter*, Rs avec série complète de triades et Rs fourchu; MP branchu avec une triade intercalée; triade probable au CuA; CuP simple.

Les couches permienne de Russie ont livré diverses empreintes que l'on peut rapporter vraisemblablement aux larves de *Permoplectoptera*. Les plus célèbres sont décrites de Kargala (région d'Orenbourg) avec le genre *Phlartus* Handlirsch 1904, *P. netschajewi* Handlirsch (22 mm) et *P. rossicus* Handlirsch (30 mm) (fig. 28), larves primitives de type rampant peu caractéristique.

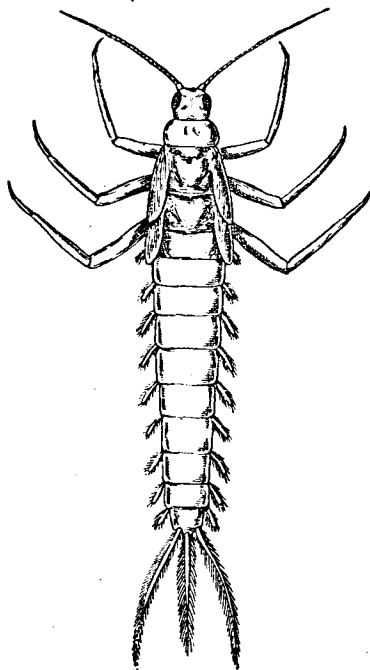


FIG. 28. — *Phlartus rossicus* Handlirsch. Permien supérieur d'Orenbourg (Russie). Reconstitution d'une larve, $\times 2,5$ (d'après Handlirsch).

SOUS-ORDRE DES EUPLECTOPTERA TILLYARD 1932

Il ne semble pas nécessaire d'isoler avec Lameere (1935) les éphémères mésozoïques post-liasiques dans un groupe particulier — *Mesoptectopectera* — tant que leurs caractères anatomiques et nervuraires restent mal connus. Les *Mesephemeridæ* HANDLIRSCH 1906 réunissent jusqu'ici trois genres *Mesephemera* Handlirsch 1906, *M. procera* et *cellulosa* (Hagen), à nervation mal déchiffrée et ailes presque homonomes, *Pædephemera* Handlirsch 1906 (*Pædephemeridæ* in Handlirsch), *P. mullinervosa* Oppenheim, *mortua* (Hagen) et surtout *swcherchlageni* Harde, à aile postérieure un peu réduite mais allongée (2/3 de l'aile mésothoracique). Le genre *Hexagenites* Scudder (fig. 29) (= *Mesephemera*?) à nervation métathoracique seule connue a déjà des aspects modernes et rappellerait surtout (Carpenter 1933) en certains traits nos *Hexagenia* (3 Ax, CuA).

La position de toutes ces formes du Portlandien de Solnhofen (Bavière) reste obscure. Quelques traces sont encore connues du Crétacé asiatique (Ping 1928; Cockerell 1924).

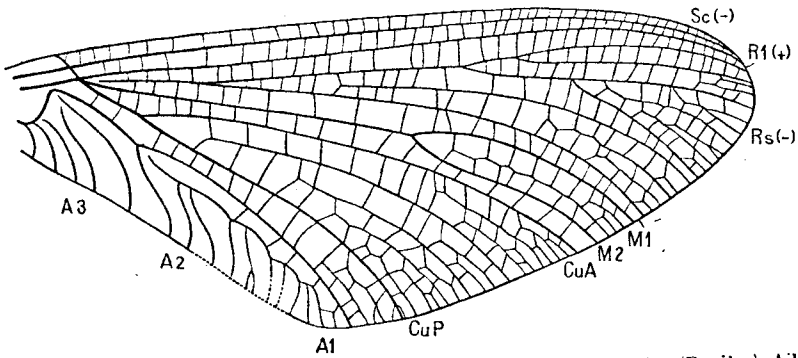


FIG. 29. — *Hexagenites weyenberghi* Scudder. Jurassique supérieur de Solnhofen (Bavière). Aile mésothoracique droite, $\times 6,66$ (d'après Carpenter).

Les larves de ces méséphémères sont de mauvaise conservation : *Mesobælis* Brauer Redchtenbacher 1889, du Jurassique sibérien, paraît proche de *Phlartus*. *Phacelobranchus* Handlirsch 1908, forme géante nageuse (50 mm), possède 8-9 paires de branchies lamelleuses ciliées et des soies ciliées égales. *Mesonota* Brauer Redchtenbacher est un type trapu (8 mm) du même gisement.

Des restes d'éphémères cénozoïques sont signalés de Florissant (Miocène), d'Öeningen, d'Australie. Les mieux connues, celles de l'Ambre baltique, appartiendraient à des genres actuels (*Bælis* Leach, *Siphonuridæ*, *Palingenia* Eaton, *Palingeniidæ* Klapalek; *Leptophlebia* Westwood, *Leptophlebiidæ* Ulmer, etc.).

SUPER-ORDRE DES ODONATOPTÈRES

ORDRE DES PROTODONATA BRONGNIART (emend. CARPENTER 1943)
(*Meganisoptera* MARTYNOV 1932)

L'ordre fossile *Meganisoptera* Martynov (Namurien-Lias) ne représente pas, au moins en ses termes connus, la lignée ancestrale des autres odonates, comme le vieux nom *Protodonata* paraît l'indiquer, mais un phylum indépendant, issu de la même souche, probablement à l'aurore du Carbonifère.

On doit lui rapporter les géants du monde des insectes, leur envergure alaire atteignant parfois 65 cm, ce que signalait déjà Brongniart (1893) dans

singulièrement significative. L'aptérisme secondaire et le microptérisme chez des ptérygotes annoncent leur décadence.

L'aile a permis au groupe d'occuper des biotopes nouveaux, des aires géographiques très étendues, d'envahir le milieu aérien entièrement neuf. Elle fournit des armes nouvelles contre les prédateurs et les vicissitudes climatiques. Si le vol n'est pas le seul apanage de l'insecte, c'est chez lui seul que l'aile ne figure pas un membre transformé : c'est une néoformation acquise par un type animal encore plastique. Les pontes considérables ou protégées de nombre d'insectes, certaines adaptations comme le saut, les métamorphoses — malgré les risques biologiques conséquents — ont été aussi autant de facteurs agissant indépendamment ou simultanément pour assurer le maintien et la luxuriance de la vie entomologique, un des plus puissants régulateurs de la vie continentale.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Les ouvrages précédés d'un astérisque (*) comportent une bibliographie substantielle.

- *1. BOLTON (H.) — A monograph of the fossil insects of the British Coal Measures. London, *Palaeont. Soc.*, t. LXXIII, 1921-22.
- *2. BRONGNIART (C.) — Recherches pour servir à l'histoire des insectes fossiles des temps primaires. Thèse, Saint-Étienne, 1893.
3. CARPENTER (F. M.) — A fossil ant from the Lower Eocene (Wilcox) of Tennessee. Washington, *Journ. Ac.*, t. XIX, 1929.
4. CARPENTER (F. M.) — The lower permian insects of Kansas. Harvard, *Bull. mus. Comp. Zool.*, t. LXX, 1930; *Psyché*, t. XXXVII, 1930; New Haven, *Amer. Journ. Sc.*, t. XXI, XXII, XXIV, 1931-32; Boston, *Proc. Amer. Ac. Arts Sc.*, t. LXVIII, 1933; t. LXX, 1935, t. LXXV, 1943; t. LXXVIII, 1950.
5. CARPENTER (F. M.) — Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum of Comparative Zoology. Pittsburg, *Ann. Carnegie Mus.*, t. XXI, 1932.
6. CARPENTER (F. M.) — Two carboniferous insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois. New Haven, *Amer. Journ. Sc.*, t. XXXVI, 1938.
7. CARPENTER (F. M.) — Studies on carboniferous insects from Commentry, France. *Bull. Geol. Soc. America*, t. LIV, 1943; Menasha, *Journ. Pal. U. S. A.*, t. XXV, 1951.
8. CARPENTER (F. M.) — Supposed nymphs of Palaeodictyoptera. *Psyché*, t. LV, 1948.
9. CARPENTER (F. M.), FOLSOM (J. W.), ESSIG (O. E.), KINSEY (A. C.), BRUES (C. T.), BOESEL (M. W.), EWING (H. E.) — Insects and arachnids from canadian amber. Toronto, *Cont. Canadian Miner.*, t. XL, 1937.
10. CARPENTIER (F.), LEJEUNE-CARPENTIER (M.) — Conformation de l'abdomen d'un insecte protodonate du Stéphanien de Commentry (Allier), France. Liège, *Ann. Soc. Géol. Belgique*, t. LXXII, 1949.
11. COCKERELL (T. D. A.), KENNEDY (C. H.), SNYDER (T. E.), WICKLAM (F. H.), CARPENTER (F. M.) — Insects from the Miocene (Latah) of Washington. New York, *Ann. Ent. Soc. America*, t. XXIV, 1931.
12. COMSTOCK (J. H.) — The wings of insects. Ithaca, 1918.
13. GRAUVOGEL (L.), LAURENTIAUX (D.) — Un Protodonate du Trias des Vosges. Paris, *Ann. Paléont.*, t. XXXVIII, 1952.
- *14. HANDLIRSCH (A.) — Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1908.
15. HANDLIRSCH (E.) — Insekten aus den Phosphoriten des Quercy. Basel, *Schweiz. Pal. Abhand.*, t. LXIV, 1944.
16. IMMS (A. D.) — The ancestry of insects. Liverpool, *Trans. Soc. British Ent.*, t. III, 1936.
17. KUZNETZOV (I. N.) — Ambres à lépidoptères. Leningrad, *Mem. Ac. Sc. U. R. S. S.*, 1941.
18. LAMEERE (A.) — Sur la nervation alaire des insectes. Bruxelles. *Bull. Ac. Roy. Belgique*, t. VIII, 1922.

- *19. LAMEERE (A.) — Précis de zoologie, Paris, édit. Doin, 1935.
20. LAURENTIAUX (D.) — Un insecte nouveau (*Breyeriidae*) du terrain houiller du Pas-de-Calais. Lille, *Ann. Soc. Géol. Nord*, t. LXIX, 1949.
21. LAURENTIAUX (D.) — Les insectes carbonifères du Limbourg hollandais. Heerlen, *Meded. Geol. Sticht. N. Ser.*, 1950.
22. LAURENTIAUX (D.) — Le problème des blattes paléozoïques à ovipositeur externe. Paris, *Ann. Pal.*, t. XXXVII, 1951.
23. MARTYNOV (A. B.) — Ueber zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. Berlin, *Ztschr. Oekol. Morph. Tiere*, t. IV, 1925.
24. MARTYNOV (A. B.) — Résumé des recherches sur les insectes fossiles des couches jurassiques du Turkestan. Leningrad, *C. R. Ac. Sc. U. R. S. S.*, 1925.
25. MARTYNOV (A. B.) — Liassic insects from Schurab and Kisyl-Kiya. *Moscou. Trav. I. Pal.*, t. VII, 1937.
- *26. MARTYNOV (A. B.) — Étude sur l'histoire géologique et phylogénique des ordres des insectes *Pterygota*. *Ibid.*, t. VIII, 1938.
27. MELANDER (A. L.) — A report on some miocene *Diptera* from Florissant, Colorado. *Amer. Mus. Novit.*, t. MCDVII, 1949.
28. PING (P. D.) — Cretaceous fossil insects of China. *Pal. Sinica*, t. XIII, 1928.
29. PITON (L. E.) — Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme). Paris, 1940.
30. PONGRACZ (A.) — Die fossilen Insekten von Ungarn mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der europäischen Insekten-Fauna. Budapest, *Ann. Hist. Nat. Mus. Nation. Hungar.*, t. XXV, 1928.
31. PONGRACZ (A.) — Die oeoäne Insektenfauna des Geiseltates. Halle, *Nova Acta Leopoldina*, t. II, 1935.
32. PROTESCU — Étude géologique et paléobiologique de l'ambre roumain. Bucarest, *Bull. Soc. roumaine Géol.*, t. VIII, 1937.
- *33. PRUVOST (P.) — La faune continentale du terrain houiller du nord de la France. Paris, *Mém. Serv. Carte Géol. France*, 1919.
34. ROHDENDORF (B. B.) — The jurassic fauna of *Diptera* from Kara-Tau and its significance for the understanding of the evolution of *Diptera*. *Moscou, C. R. Ac. Sc. U. R. S. S.*, t. LV, 1947.
35. SCHMIDT (H.) — Eine Insektenfährte aus dem Mitteldevon des Wuppertales. Bonn, *Decheniana*, t. XCVII A, 1938.
36. SCOURFIELD (D. J.) — The oldest known fossil insect. *Nature*, t. CXLV, 1940.
- *37. SNYDER (T. E.) — Catalogue of the termites (*Isoptera*) of the world. Washington, *Smits. Misc. Coll. U. S. A.*, t. CXII, 1949.
38. STATZ (G.) — Neue Funde parasitischer Hymenopteren aus dem Tertiär von Rott am Siebengebirge. Bonn, *Decheniana*, t. XCVIII A, 1938.
39. STATZ (G.) — Geradflügel und Wasserkafer der Oligocänen Ablagerungen von Rott. *Ibid.*, t. XCIX A, 1939.
40. TIEGS (O. W.) — Embryology of Symphyla. Oxford, *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, t. LXXXII, 1940.
41. TIEGS (O. W.) — The development and affinities of the *Pauropoda* based on a study of *Pauropus silvaticus*. *Ibid.*, t. LXXXVIII, 1947.
42. TILLYARD (R. J.) — Permian and triassic insects from New South Wales in the collection of Mr. John Mitchell. *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, t. XLII, 1917.
43. TILLYARD (R. J.) — On the affinities of two interesting fossil insects from the Upper Carboniferous of Commeny, France. *Ibid.*, t. XLIII, 1918.
44. TILLYARD (R. J.) — Some new permian insects from Belmont New South Wales in the collection of Mr. John Mitchell. *Ibid.*, t. XLVII, 1922.
- *45. TILLYARD (T. J.) — Mesozoic insects of Queensland. Brisbane *Queensland Geol. Surv.*, t. CDLXXIII, 1924.
46. TILLYARD (R. J.) — Kansas permian insects. New Haven, *Amer. Journ. Sc.*, t. VIII-XI, XVI, XXI, XXIII, XXXI-XXX-IV, 1934-37.
47. TILLYARD (R. J.) — The evolution of the class *Insecta*. Hobart, *Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania*, 1930.

48. TILLYARD (R. J.) — Evolution of progoneate and opisthgoneate types in the myriapod-hexapod group of terrestrial *Arthropoda*. New Haven, *Amer. Journ. Sc.*, t. XXX, 1935.
49. TILLYARD (R. J.) — The ancestors of *Diptera*. London, *Nature*, t. CXXXIX, 1937.
- *50. TILLYARD (R. J.), FRASER (F. C.) — A reclassification of the order *Odonata* based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Sydney, *Australia Zool.*, t. IX, 1940.
51. TINDALE (N. B.) — Triassic insects of Queensland. Brisbane, *Proc. Roy. Soc. Queensland*, t. LVI, 1945.
52. ULMER (G.) — Die Trichopteren der baltischen Bernsteins. Königsberg, *Schr. Phys. Ockomon. Ges.*, t. X, 1912.
- *53. ZEUNER (F. E.) — Fossil *Orthoptera ensifera*. London, *British Mus. Nat. Hist. Publ.*, 1939.
-
-

TRAITÉ
DE
PALÉONTOLOGIE

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION
DE
JEAN PIVETEAU
Professeur à la Sorbonne

SECRÉTAIRE DE RÉDACTION : COLETTE DECHASEAUX
Maître de Recherches au C. N. R. S.

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
PARIS VI^e

TRAITÉ DE PALÉONTOLOGIE

TOME III

LES FORMES ULTIMES D'INVERTÉBRÉS
MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION

ONYCHOPHORES
ARTHROPODES
ÉCHINODERMES
STOMOCORDÉS

Avec 1275 figures et 17 planches dans le texte

1953
