

Extrait des *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*
Tome LXXV, 1935

Contribution à l'étude des Éphéméroptères ⁽¹⁾

X. — Une énigme française :

La Cœnis maxima JOLY.

PAR

J. A. LESTAGE

INTRODUCTION

C'est presque une règle de croire que tout type larvaire éphéméroptérien est, au moins dans sa morphologie générale, si bien représentatif que nulle erreur n'est à craindre pour sa localisation générique et, à fortiori, pour son inclusion dans l'un des trois groupes que propose la classification : les *Heptagenioidea*, les *Baetoidea*, les *Ephemeroidea*.

Les exceptions — elles sont récentes et peu connues de la généralité — n'affectaient jamais encore le dernier groupe, dont l'évolution s'est maintenue inchangée, avec toutes les particularités qui la définissent si nettement à tous les stades du développement.

On sait, je pense, que :

A. — La *larve* éphéméroïdienne typique possède (voir fig. 1) :

1° des mandibules très grandes transformées en outils de fouissage par adaptation à une existence hypogée, ou même endogée chez des types plus spécialisés ;

2° des trachéo-branchies formées de deux longues lanières plumeuses qui sont remontées secondairement sur le dos, autre disposition en concordance avec l'écologie spécialisée de ces larves.

B. — L'*adulte* possède aux ailes antérieures une nervation absolument typique, caractérisée par la forte courbure que font, en arrière, les nervures (voir fig. 2).

(1) Je remercie M. le Professeur LAMEERE qui a bien voulu me permettre d'utiliser quelques clichés de son *Précis de Zoologie*.

La seule exception connue concernait la larve Potamanthidienne : sauf chez une espèce néarctique (1), les apophyses mandibulaires sont encore courtes et les trachéo-branchies, bien qu'étant semblables à celles des autres familles, sont encore décombantes le long de l'abdomen. La larve en question n'est pas encore fouisseuse, mais simplement lithobionte.

On pourrait encore mentionner comme exception la très curieuse larve néarctique de *Leptophlebia Pockii* NEEDH.; mais, si son appareil mandibulaire peut apporter quelque confusion, du fait d'une certaine ressemblance avec celui des Ephéméroïdiens, tous les autres caractères, larvaires et imaginaires, font vite écarter cette forme du stock susdit.

La question se pose cependant, aujourd'hui, de savoir si quelque autre exception flagrante ne vient pas détruire l'intrinsèque harmonie du plan éphéméroïdien, au point que le dualisme larvo-imaginal susciterait un sérieux embarras.

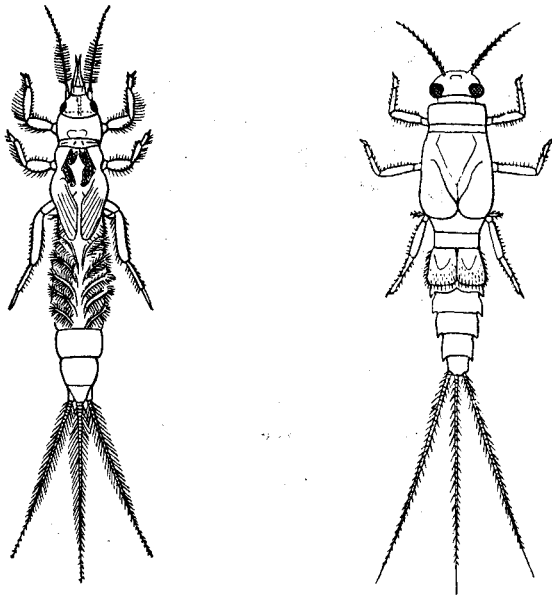


Fig. 1. — A gauche, larve du type éphéméroptérien (*Ephemera vulgata* L.); à droite, larve du type cœnidien (*Cænis macrura* STEPH.). — C'est à ce dernier type qu'appartiennent les larves de *Cænis maxima* JOLY et de *Oretanthus purpureus* TRAV. (D'après LAMBEERE).

(1) LESTAGE. — Le Groupe Potamanthidien. (*Mém. Soc. Ent. Belg.*, XXIII, 1930).

Cette exception serait créée par l'énigmatique larve française connue depuis 67 ans sous le nom de *Cœnis maxima* JOLY.

* * *

QU'EST CETTE *CÆNIS MAXIMA* ?

En 1858, JOLY trouvait dans la Garonne, près de Toulouse, donc au pays de cette autre énigme qu'est encore le *Prosopistoma foliaceum* de FOURCROY (1), une "larve d'Insectes orthoptères de la famille des Ephémérines", qu'il qualifiait de "singulière", au sujet de laquelle il se demandait : "M. PICTET l'a-t-il ou non connue ?", et dont il donnait le court signalement suivant : "les organes respiratoires de notre animal sont recouverts et protégés par deux lamelles trapézoïdes légèrement bombées à la face supérieure, excavées à la face inférieure, que l'animal meut à volonté comme des guichets de volets de fenêtres, les baissant et les relevant à son gré pendant un temps plus ou moins long. Je ne puis mieux comparer ces organes protecteurs qu'aux basques écourtées de nos habits noirs, ou mieux aux basques de l'ancienne veste de notre artillerie.

" C'est sous ces lamelles que se trouvent les organes respiratoires externes, doués de mouvements analogues à ceux de l'*Ephemera vulgata* ; il y en a cinq au-dessous de chacune de ces lamelles, dix en tout par conséquent... On voit que ces organes tiennent en quelque sorte le milieu entre les organes *foliacés* des *Cloé* et ceux en houppe de l'*Ephemera vulgata*..." (2).

Cette "larve à basques" se métamorphosa devant JOLY (3), ce qui lui permit "de la rapporter au genre *Cœnis*", dont il donna plus tard une étude plus détaillée.

Or, à la même époque, le même auteur trouvait une autre larve si ressemblante à celle des *Cœnis* que, malgré sa grande taille, il la plaça dans ce genre "jusqu'à plus ample informé" (4). C'est la *Cœnis maxima*.

(1) LESTAGE. — La géonémie, l'habitat et le régime de *Prosopistoma foliaceum*. (*Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.*, 1925, p. 79).

(2) Ici l'auteur renvoie à un mémoire de EATON intitulé "On some points in the anatomy of the immature *Cœnis macrura* of STEPHENS", dans *The Transactions of the Entomological Society of London*, juillet 1868, p. 279-284.

(3) JOLY. — *Rev. Soc. Sav.*, série 2, t. III, 1868, p. 5 (tiré à part).

(4) JOLY. — *Bull. Soc. H.-N. Toulouse*, IV, 1870, p. 142, pl. II ; *Rev. Soc. Sav.*, (2), 1873, p. 69 ; *Feuill. Jeun. Nat.*, VI, 1876, p. 53, pl. II.

Une note de EATON, datant de 1881-82, donne à croire qu'il y eut un échange de correspondances entre lui et JOLY (1). EATON émettait l'opinion que cette larve pouvait être celle d'un *Tricorythus*, genre voisin de *Cænis* qu'il avait créé en 1868 pour des espèces de la Haute Egypte (2), du Cap (3) et de l'Archipel Malais (4).

L'année suivante, EATON eut un nouveau doute sur l'attribution générique de la larve toulousaine. Il admit qu'elle n'était ni une *Cænis*, ni un *Tricorythus*, mais appartenait plutôt à un genre inconnu (5).

A cette époque, VAYSSIÈRE, qui avait reçu en communication de EATON quelques exemplaires de cette larve, l'étudia, d'abord en 1881 (6), mais surtout en 1882 (7). La précision des détails, la richesse iconographique données par cet auteur sont tout ce que je possède, et d'autres aussi, pour comparer cette larve avec celle des *Cænis*.

VAYSSIÈRE fait remarquer qu'il y a "dans le fond de la concavité (de la lamelle élytroïde), au dessous de l'élément chitineux qui s'articule avec le 2^{me} anneau, une houppe trachéo-branchiale, un peu épaissie à la base et se dirigeant vers le bord interne de la plaque, houppe présentant un nombre peu considérable de digitations. En outre, les organes des 4 paires suivantes ont aussi, à la face intérieure des lames, une houppe respiratoire composée de 10-15 cœcums...".

Les conclusions de VAYSSIÈRE sont les suivantes :

1° il n'accepte pas le doute générique de EATON, car il fait de cette larve un *Tricorythus* authentique.

2° L'étude comparative de cette larve et de celle de *Cænis* lui montre des différences n'ayant "qu'une importance secondaire", mais "suffisantes pour le maintien des deux genres".

3° "Des recherches particulières sur les états parfaits de ces deux types d'Éphémères pourraient bien amener la découverte de modifications plus profondes".

Était-il prophète ? Nous le verrons tantôt.

(1) EATON. — *Ent. M. M.*, 1880-81, XVII, p. 196.

(2) La *Cænis varicauda* de PICTET (1843-45).

(3) L'*Oxycypha discolor* de BURMEISTER (1839).

(4) Espèce restée indéterminée. Depuis, les *Tricorythus* ont été différenciés des *Tricorythodes*, et leur géonémie est différente.

(5) EATON. — *Ent. M. M.*, 1881-82, XVIII, p. 71.

(6) VAYSSIÈRE. — *Ann. Sc. Nat.*, (6), XI, 1881, p. 3.

(7) VAYSSIÈRE. — *Ibid.*, (6), XIII, 1882, p. 65.

En 1888, EATON n'est pas encore arrivé à modifier son doute et à accepter le genre *Tricorythus* de façon définitive. Dans sa diagnose de ce genre, il écrit : "*Cœnis maxima* JOLY is perhaps a *Tricorythus* and is provisionally described as such, pending identification" (1). Et plus loin : "I am disposed to suspect that this nymph has been too hastily referred to *Tricorythus*; the adult may be of a genus at present unknown". Dans l'impossibilité de pouvoir déchiffrer les rudiments de la nervation dans les ptérothèques, il avoue que tout cela est "only a conjecture".

Inutile de dire que tout ce que j'ai écrit en 1916 (2) sur cette larve, puis en 1917 (3), fut d'inspiration de VAYSSIÈRE et d'EATON. Donc rien d'original.

Plus heureux que moi, LAMEERE put examiner en 1917 les types de VAYSSIÈRE au Muséum de Paris (4). Il penchait en faveur du genre *Tricorythus*, tout comme l'auteur susdit, bien qu'il lui attribuât la paternité secondaire du genre *Cœnis* (5). Et voici sa conclusion : "Il semble que, avant la transformation des branchies du 2^{me} segment en élytres, l'animal possédait 5 paires de branchies en lamelles non digitées offrant en-dessous une touffe trachéenne comme chez *Ephemerella*. Quand les branchies antérieures ont protégé les autres, des franges sont venues augmenter la surface respiratoire de celles-ci, et alors la première disposition compensatrice s'est réduite (*Tricorythus*) ou a disparu (*Cœnis*)".

En 1935, LAMEERE considère encore cette larve comme un authentique Cœnidien, bien qu'il n'en fasse pas mention expresse. Il écrit : "Il peut se trouver, en outre, une petite touffe de tubes trachéens sous l'élytre et sous les lamelles branchiales. Cette dernière disposition est vraisemblablement primitive" (6).

(1) EATON. — *Rev. Monogr.*, 1888, p. 140.

(2) LESTAGE. — Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques, 1^{re} partie. (*Ann. Biol. lac.*, VIII, 1916, p. 370).

(3) LESTAGE. — *Les larves aquatiques des Insectes d'Europe*. Le volume relié porte la date 1921. En réalité, cet ouvrage a paru en fascicules, et celui concernant cette larve (p. 241) fut publié en mai 1917.

(4) LAMEERE. — Etude sur l'évolution des Ephémères. (*Bull. Soc. Zool. France*, XLII, 1917, p. 47, 70, 71).

(5) ...dans la larve qui appartient peut-être au genre *Tricorythus*, que A. VAYSSIÈRE a décrite sous le nom de *Cœnis maxima* JOLY. (*Ibid.*).

(6) LAMEERE. — *Précis de Zoologie*, IV, 2, 1934, p. 206.

Telle est, brièvement esquissée, l'histoire européenne de la *Cœnis maxima* de JOLY.

Pendant 65 ans, on en a fait une des composantes du groupe Cœnidien, en la colloquant, d'abord parmi les *Cœnis*, puis parmi les *Tricorythus*, enfin en suggérant qu'elle pouvait bien n'avoir aucun rapport avec l'un ou l'autre de ces genres et qu'elle appartenait à un genre inconnu. Toujours pas trace de l'imago !

Fait intéressant à noter, aucun auteur, et aucun autre pays d'Europe, n'a jamais signalé la capture d'une larve semblable. Serait-elle si exclusivement localisée ? En outre, aucune imago n'a été découverte dont le type nouveau ferait supposer un nouveau type larvaire. Enfin, on sait aujourd'hui que la faune paléarctique ne possède aucun *Tricorythus*, ni *Tricorythodes* ; elle ne renferme que des *Cœnis* et des *Eurycœnis*.

*
* * *

LE GENRE *OREIANTHUS*

En 1931, un excellent éphémérologue américain, Jay R. TRAYER, avait pourtant fourni de nouveaux éléments d'étude. Il signalait la découverte de larves ayant absolument le facies de celles des *Cœnis*, le même système buccal, le même appareil trachéo-branchial, mais s'en différenciant : 1° par l'absence de toute pilosité ; 2° par la présence de deux paires de fourreaux alaires ; par d'autres caractères, cette larve s'apparentait à certaines *Ephemerella* (1). Ceci n'est pas nouveau.

Voici la diagnose de cette larve :

Tête 2 fois plus large que longue. Yeux (♂) non contigus dorsalement. Pronotum un peu plus long que la tête au milieu, beaucoup plus sur les côtés, dont les quatre angles sont acuminés ; marges antérieure et postérieure échancrées ; marges latérales droites. Mésonotum à marge antérieure prolongée latéralement sous forme de lobes semicirculaires. Fourreaux alaires antérieurs prolongés, chez les vieilles larves, jusqu'au milieu du 6° tergite abdominal et cachant presque entièrement le métanotum ; fourreaux alaires inférieurs à peine saillants en arrière des précédents. Une petite saillie pointue prolonge la marge postérieure du métanotum.

(1) TRAYER. — A new Mayfly genus from North Carolina. (*Canad. Entom.*, LXIII, 1931, p. 103-109, pl. VII). Je remercie vivement cet auteur de sa générosité à me communiquer ses précieux travaux dont le sens critique leur donne belle valeur.

Pattes longues, finement ciliées sur les bords ; les postérieures les plus grandes, égales à la longueur de l'abdomen. Ongles simples.

Abdomen graduellement rétréci après le 6^e segment ; bord externe des segments 3 à 9 prolongé en lamelle plate, non saillante aux segments 3 à 5, très prononcée aux segments 6 à 9, où leur angle latéral s'acumine de plus en plus, celui du 9^e segment l'étant très fortement.

Marge postérieure des tergites 1 à 2 et 6 à 8 avec une petite saillie spinofide au milieu, plus marquée sur les segments 1 et 2, moins sur le 8^e, arrondie sur le 10^e.

Sur les côtés du 1^{er} segment abdominal, une micro-branchie dirigée dorsalement ; sur le 2^e segment, deux lamelles élytroïdes soudées sur la ligne médiane et recouvrant toutes les autres paires de trachéo-branchies.

Carques et cercode égaux, garnis de verticilles de poils.

Dans la diagnose de la larve de l'*Oreianthus purpureus* TRAVER (le génotype), l'auteur ajoute, entre autres traits particuliers, que : les fémurs antérieurs sont beaucoup plus aplatis que les autres ; les ongles sont inermes et nus ; les opercules élytroïdes s'étendent jusqu'au premier tiers du 3^e tergite et abritent les branchies des segments 3 à 6, soit 4 paires.

Je laisse de côté les pièces buccales, puisque TRAVER reconnaît qu'elles sont " rather similar to *Cænis* ", et les dessins qu'il en donne le prouvent aisément.

La chance voulut qu'une de ces larves se transformât en subimago (femelle), et que, plus tard, une imago (femelle) fut capturée. Leur examen dut plonger TRAVER dans un étonnement profond, qu'expliquera la diagnose suivante :

Corps trapu, notamment le mésothorax. Tête relativement étroite. Ocelles latéraux un peu plus grands que le médian. Pronotum largement échancré au milieu de la marge postérieure où existe une brèche arquée dans laquelle le mésonotum vient s'adapter.

Prosternum prolongé en carène médiane ; sur la prozone mésosternale, une saillie plus petite et plus arrondie.

Apophyses pleurales des segments abdominaux 1 à 9 développées en lamelles ; celles des segments 8 et 9 à angle postéro-latéral prolongé en pointe aiguë.

Ailes transparentes ; les nervures, surtout C, Sc et R pourpre foncé (imago ♀).

Ailes I avec "first anal and first branch of Cu" (1), (le dessin montre qu'il s'agit de $M^3 + 4$ et Cu^1) fortement divergentes à la base (et aussi coudées en arrière); Cu^2 ($=M^3 + 4$) bifurque de Cu^1 ($=M$), "not appearing to arise from the stem of first anal ($=l'$ actuel Cu^1), as in the case in *Rhoenanthus*". Une longue intercalaire entre Cu^1 et Cu^2 ($=IM$); "A¹ ($=Cu^1$) forked about halfway to wing margin".

Ailes II avec une saillie costale semblable à celle de *Rhoenanthus*; " Cu (M) forked somewhat more than halfway to margin".

Ongles différents à toutes les pattes. Pattes II (♀) les 7/16 de la longueur du corps; tarses les 3/5 des fémurs; tibias un peu plus longs que les fémurs. Pattes II et III à fémurs et tibias égaux; dernier article des tarses le plus grand à toutes les pattes.

Gonopodes (♂) avec un court article distal (d'après les genitalia d'une vieille larve mâle).

* * *

On peut se demander pourquoi TRAYER prend *Rhoenanthus*, un Potamanthiden, comme terme de comparaison; mais, ce sur quoi on doit attirer l'attention, c'est que l'étude de cette aile est faite en se basant sur un *Ephéméroïdien*, ce qu'avoue TRAYER lui-même: "the wing venation of the adult places this genus *Oreianthus* in the subfamily *Ephemerinae*". C'est catégorique!

Donc, d'un côté, une larve absolument cœnidienne; d'un autre côté, un adulte éphéméroïdien.

Quelle conclusion en tirer? Voici celle de TRAYER: "the general appearance of the imago, other than the venation, is a close to certain members of the subfamily *Baetinae* as to the *Ephemerinae*, and I think it is more closely allied to the former than the latter group" (2).

Seulement, à cause même de cette nervation éphéméroïdienne, TRAYER est obligé, dans son "Key of Genera", de rapprocher *Oreianthus* des *Ephemerinae*, tout en l'en isolant, de même que des deux autres groupes. Voici le passage:

1. Cu et A^1 fortement divergentes à la base 2.
- Cu et A^1 parallèles à la base . . . *Heptageninae* et *Baetinae*.
2. A l'aile II, Cu est fourchue plus qu'à moitié chemin vers la marge;

(1) Entre parenthèses, j'indique la nomenclature moderne. Je laisse en partie le texte original pour ne pas détruire le sens exact de la pensée de TRAYER.

(2) TRAYER. — *Journ. El. Mitch. Sc. Soc.*, 47, n° 1, 1932, p. 111.

saillie costale proéminente ; une carène médiane sur le prosternum ;
hanches I distantes entre elles d'une longueur égale à celle du
prosternum *Oreianthus*.

— A l'aile II, Cu est simple ou se bifurque près de la base quand la
saillie costale est présente ; pas de carène prosternale ; hanches I
contiguës *Ephemerinae*.

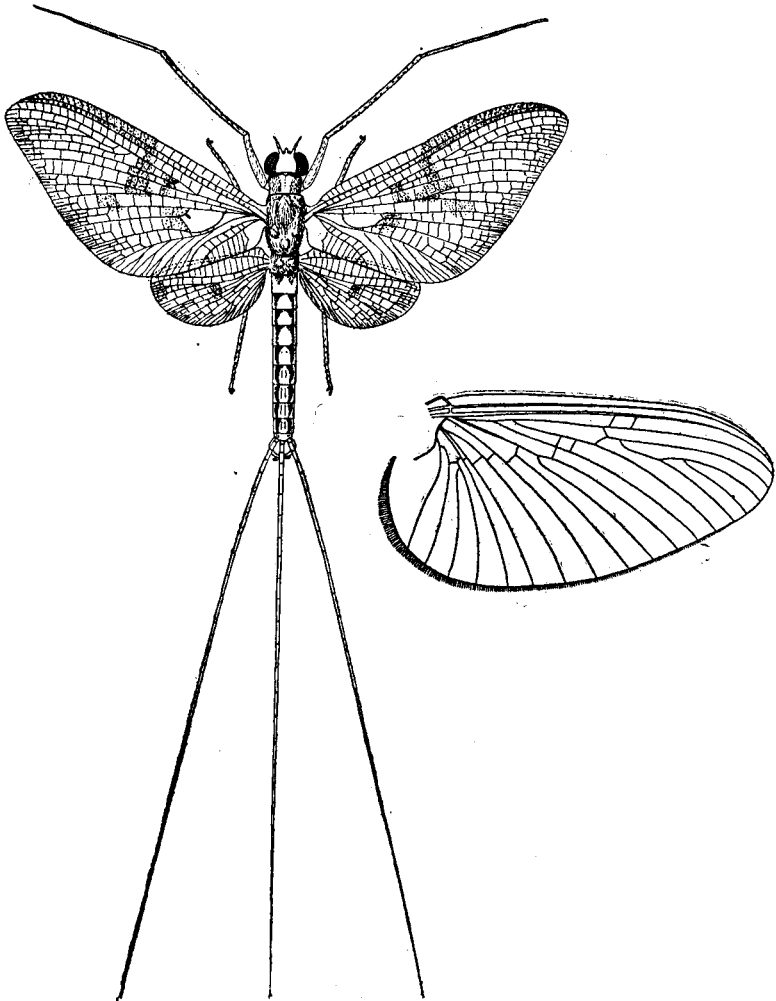


Fig. 2. — A gauche, une imago ♂ d'un Ephéméroptérien (*Ephemera vulgata* L.) ;
à droite, l'aile d'un Cœnidien (*Cæntis horaria* L.). — L'aile du Cœnidien (?) *Oreianthus*
appartient au premier type. (D'après LAMBEERE).

Pour ce qui est de la larve, TRAYER la place entre *Tricorythus* et *Eurycænis* + *Cænis* ; il la considère donc comme un authentique Cœnidien.

La question se pose de savoir si cet *Oreianthus* est un Cœnidien par sa larve, ou un Ephéméroïdien par la nervation ; en d'autres termes, si c'est un Cœnidien évolué, sous le rapport de la nervation, dans le sens Ephéméroïdien, ou un Ephéméroïdien à larve évoluée dans le sens Cœnidien. A priori, pareille convergence peut se concevoir, puisque nous connaissons des formes à larve cœnidienne dont l'adulte est un authentique Ephémérellidien, et, fait moins connu, un indubitable Siphonuridien (1). Il faut se rappeler ici cette phrase de LAMEERE, de plus en plus confirmée par les faits, que "la larve, ayant une existence différente de celle de l'imago, peut varier indépendamment de celui-ci. Son habitat aquatique devant être considéré comme secondaire, nous devons nous attendre à ce que, dans certains cas, elle ait évolué davantage que l'adulte" (2).

Voilà le problème posé : avec la larve, nous avons affaire à un Cœnidien, si particulier qu'il soit sous certains rapports ; avec l'adulte considéré "in se", nous avons affaire à une forme qui s'écarte en tout des Cœnidiens, au moins de tous ceux que nous connaissons actuellement, et qui offre des traits absolument particuliers aux Ephéméroïdiens ; mais, si l'on tient compte de l'adulte et de sa larve, nous avons une forme qui, au premier stade, est absolument antithétique avec tout ce que nous connaissons actuellement du complexe éphéméroïdien.

Je me bornerai aujourd'hui à poser le problème pour passer à un autre point intéressant, dont la question suivante indique la portée.

*
* * *

CÆNIS MAXIMA EST-ELLE UN OREIANTHUS ?

Se basant sur les quelques notes critiques que j'avais données en 1916, TRAYER conclut affirmativement : " A comparaison of the published figures of *Cænis maxima* JOLY with the figures of the nymph of *Oreianthus purpureus* leaves no reason to doubt that JOLY 's nymph belongs, neither to *Cænis* nor to *Tricorythus*, but to the new genus

(1) LESTAGE. — Le Groupe Siphonuridien. (*Bull. et Ann. Soc. Ent. Belg.*, LXXV, 1935, p. 78-139).

(2) LAMEERE. — Op. cit. in *Bull. Soc. Zool. France*, XLII, 1917, p. 53.

Oreianthus. EATON was therefore quite correct in his idea that the adult of this nymph might be of an unknown genus". TRAVER admet, cependant, que la larve toulousaine est une autre espèce que la larve néarctique. On s'en doute !

On pourrait admettre à priori l'analogie larvaire, mais je crois qu'il est prématuré de décréter l'identité générique et de poser en fait la présence, en cette unique station française, du genre néarctique *Oreianthus*. La larve ne suffit pas ; l'adulte s'impose pour ce postulat. TRAVER dit bien que la larve américaine possède 2 paires de fourreaux alaires, comme *Cænis maxima* ; que le corps est nu, comme celui de la larve de JOLY ; peut-être l'appareil trachéen est-il identique aussi, bien qu'il soit très insuffisamment décrit chez *O. purpureus*, et c'est là, je crois, le trait particulier de la *Cænis maxima*. De plus, il faut se rappeler qu'une larve de *Cænis* possède sous les opercules élytroïdes au moins un rudiment de la houppe critique de la larve de JOLY (1).

Que l'on m'excuse donc de conserver encore quelque scepticisme au sujet de cette attribution. Peut-être un peu de lumière pourrait-il nous être donné par l'examen des ptérothèques des larves de VAYSSIÈRE enfouies, plus ou moins inutilement, dans les archives du Muséum. C'est peu de chose, mais peut-être cela suffirait-il ?

Serait-il possible que la Station hydrobiologique de Toulouse apportât aussi quelque zèle à retrouver et à mieux étudier la larve que signalait JOLY en 1868 ?

Je ne puis comprendre que la dite Station ait laissé dormir pendant plus d'un demi siècle le problème de la *Cænis maxima*, et pendant plus d'un siècle celui du *Prosopistoma*, les deux énigmes de la faune éphéméroptérienne française !

(Laboratoire de Recherches hydrobiologiques).

(1) Cfr. LESTAGE. — *Op. cit.*, in *Ann. Biol. lac.*, VIII, 1919, p. 378, fig. 37c.