

Contribution à l'étude des Éphéméroptères

XVI. — Recherches critiques sur le complexe amétropo-métrétopodien

PAR

J. A. LESTAGE

SOMMAIRE :

I. Historique	155
II. Systématique	163
a) Les Amétropodidés	163
b) Les Métrétopodidés	167
1. Le genre <i>Metretopus</i> ETN.	168
2. Le genre <i>Pseudiron</i> Mc D.	172
3. Le genre <i>Siphloplecton</i> CLEM.	174
III. Tableau des groupes	179

*
* *

I. — HISTORIQUE

En 1885, EATON établissait ses "sections" qui devaient constituer plus tard les familles composant l'ensemble des *Ephemeroptera*, des *Agnatha*, des *Ephemerida*, etc., noms donnés ou ressuscités par les auteurs pour ces Paléoptilotes.

EATON avait créé sa "Section 13" pour y placer trois genres (*Atopopus*, *Ametropus*, *Thalerosphyrus*) qui lui semblaient offrir assez de caractères spécialisés pour justifier leur isolement. Ces caractères étaient: 1° la longueur des tarses postérieurs, jamais plus petits que les tibias; 2° le comportement de la "1st axillar" (ma CuP) des ailes antérieures qui est parallèle à la "2^d axillar" (mon A¹). Ainsi différençait-il la

section "*Atopopus*-type" de la section "*Ecdyurus*-type", qui a les tarsi III plus courts que les tibiae, et dont la "1st axillaire nervure seldom approaches the anal angle so nearly as in sectio 13" (1).

Quant aux trois genres susdits, ils avaient comme traits spéciaux :

1. Champ axillaire des ailes II dilaté et pourvu d'une riche nervulation. Tarsi III probablement plus grands que les tibiae. Cercode présent. *Ametropus*.
2. Champ axillaire des ailes II étroit, petit, pauvre en nervures. Cercode avorté.
 1. Tarsi III (♂) doubles des tibiae. *Atopopus*.
 2. Tarsi III (♂) égaux aux tibiae *Thalerosphyrus*.

La critique n'a pas adopté les vues de EATON ; elle a relégué *Atopopus* et *Thalerosphyrus* parmi les vrais Ecdyonuridés actuels, et elle a fait de *Ametropus* un type spécialisé représentant un groupe à part, dont l'importance est allée de la simple tribu (*Ametropini* NEEDHAM (21), LAMEERE (9), à la sous-famille (25) et à la famille (29).

A l'époque où EATON composait son œuvre historique, le genre *Ametropus*, décrit en 1878 par ALBARDA, ne renfermait qu'une seule espèce (*fragilis* ALB.) qui resta longtemps hollandaise (Rotterdam, Arnhem), mais qui fut découverte plus tard en Russie, au Caucase, en Arménie, et le genre lui-même perdit son endémisme paléarctique du fait de son existence au Canada Occidental.

En 1901, EATON fit connaître un nouveau genre, *Metretopus*, créé pour une espèce nordico-paléarctique (*norvegicus* ETN.), dont l'ampleur de la dispersion à l'époque historique résulte de sa découverte dans la même région canadienne. Ce genre fut également inscrit dans la suite parmi les Amétropodidés (ULMER, 29).

En 1917, me basant sur NEEDHAM (24) et ne m'occupant que des larves, j'avais admis l'isolement des Amétropinés (12).

A la même date, mais en utilisant aussi l'adulte, LAMEERE admit l'opinion de NEEDHAM et engloba ses *Heptageniini* + *Ametropini* parmi ses *Heptageniinae* ; il reconnaissait que les seconds étaient allés au-delà des premiers dans l'évolution, les 2^e et 3^e anales des ailes supérieures étant particulièrement allongées et aboutissant à l'angle anal ; admettant aussi l'hypothèse de EATON concernant la larve anonyme du Chili, il en fit le type larvaire des *Ametropini* (9). J'ai émis depuis une autre opinion sur le situs de cette larve (= *Chiloporter Eatoni* LEST.), et

(1) EATON (6), p. 230.

LAMÉERE a changé d'idée, car nous connaissons maintenant les premiers stades d'*Ametropus* (15).

En 1920, voyant plus grand que KLAPALEK (8), ULMER établissait la première classification générale des Éphéméroptères et les divisait en 3 sous-ordres : les *Ephmeroidea*, les *Baetoidea*, les *Heptagenioidea* (29), classification qui subissait encore l'influence de NEEDHAM (24), et que ce dernier n'a pas modifiée en 1935, puisqu'il admet encore la trilogie des *Ephemeridae*, des *Baetidae*, des *Heptageniidae* (25). Est-elle justifiée ? Pour ma part, j'ai toujours regretté cette division triphylétique, admettant mieux, d'une part, les *Siphonuroidea*, stock primitif où l'on veut voir la souche-mère des formes récentes, et, d'autre part, les *Ephmeroidea*, rameau nettement différencié, au moins par l'adulte, puisque l'homogénéité larvaire n'y existe plus depuis l'introduction dans ce phylum des *Oreianthus* à larve coenidienne (28).

ULMER considère comme étant des *Heptagenioidea* les *Baetiscidae* + *Siphonuridae* + *Ametropodidae* + *Ecdyonuridae* (*Heptageniidae*) ; ces deux familles ont plus d'affinités entre elles, et voici ce qui les différencie des *Siphonuridae* :

a) *Siphonuridae* : Im Analraume des Vorderflugels mehrere bis zahlreiche Zwischenraumadern, die S-formig gebogen von Analder I zum Flügelrande verlaufen (fig. 1).

b) *Ametropodidae* : Im Analraume I des V.-flügels nur ein Paar langer Zwischenraumadern ; manchmal ist ein zweites Paar Zwischenraumadern angedeutet, dann aber sind diese zwei letzteren Adern, die nahe der Analader II liegen, sehr kurz, also umgekehrt wie in folg (fig. 2).

c) *Ecdyonuridae* : Im Analraume I des V.-flügels zwei Paar langer Zwischenraumadern, von denen das längere Paar stets nahe der Analader II liegt. 2 Schwanzborsten (fig. 3).

On voit, par cela, que ULMER n'a caractérisé que l'unique champ anal ; or, il y a deux choses à considérer : les nervules sigmoïdales et les intercalaires ; les premières, quel que soit leur polymorphisme, dépendent de la cubitale supérieure (CUA) chez les Siphonuridés, et de l'anale supérieure chez les Amétropodidés ; les secondes, tant chez les Amétropodidés que chez les Ecdyonuridés, appartiennent toujours au champ cubital.

Cette opinion d'ULMER n'a pas varié en 1932-33 dans son étude sur la faune chinoise (30), car la nomenclature y reste inchangée ; ses cubitales (CU¹ et CU²) sont pour moi les médianes postérieures (MP¹,

MP²), et ses anales (A¹, A²), je les considère comme étant les cubitales antérieures (CUA¹, CUA²); il marque A² le point terminus de ce que j'appelle CUP et A¹, et A³ mon A². Il en résulte que les intercalaires pairées sont anales pour lui, cubitales pour moi, et que les nervules sigmoïdales ont une origine bien différente, puisqu'elles naissent de A¹ chez les Amétropodidés, de CUA chez les Siphonuridés.

Cette conception de l'évolution du champ cubito-anal indique de façon rationnelle pourquoi l'on doit écarter toute idée de rapprochement des Amétropodidiens d'avec les Siphonuridiens, au moins au stade adulte. Nous verrons plus tard pour la larve (fig. 4 et 5).

En 1934, établissant toujours sa classification sur un plan supérieur d'ordre phylogénétique, LAMEERE (11) différencie les Éphéméroptères en Spilaptéroïdes et Ephéméroïdes; ceux-ci renferment les types disparus des Protoéphéméroïdes, Permoplectoptères, Mésoplectoptères et les formes actuelles, les Euplectoptères. Ces derniers sont diphyllétiques: il y a le rameau des Éphéméridés, qui comprend l'ensemble des familles ulméiennes, sauf celle des *Prosopistomatidae* LEST., où LAMEERE place *Prosopistoma* + *Baetisca*, qu'il considère comme "se rattachant probablement à la souche des Éphémérides" (11), alors que l'École américaine y voit une "aberrant pair" (1).

LAMEERE dit que les Amétropines ont une larve possédant tous les caractères typiques des Siphonurines. L'imago a conservé 5 articles libres à tous les tarse. L'aile I se différencie de celle des groupes voisins par la dilatation de l'espace intercubital qui renferme deux secteurs intercalaires; deux autres, beaucoup plus courts, peuvent se trouver du côté de la cubitale postérieure; le 1^{er} espace anal s'est étendu, la 1^{re} anale et la cubitale postérieure sont particulièrement allongées et aboutissent près de l'angle anal.

Laissons de côté la larve et le pentamérisme tarsal dont il sera question plus loin. De quels "groupes voisins" s'agit-il? LAMEERE situe les Amétropodines entre les Baétines et les Ecdyonurines, que suivent les Éphémérellines, Cœnines, etc. Le comportement du champ cubito-anal se montre analogue chez les Amétropines et les Ecdyonurines, avec cette différence de la longueur inverse des intercubitales; mais ce caractère est-il si définitif que tel type sera franchement Ecdyonuridien si la plus grande paire de ces intercubitales se trouve le long de CUP (fig. 3), et tel autre type franchement Amétropodidien si c'est la plus

(1) NEEDHAM et C^o (25).

PLANCHE I,

TROIS TYPES D'AILES ANTÉRIEURES

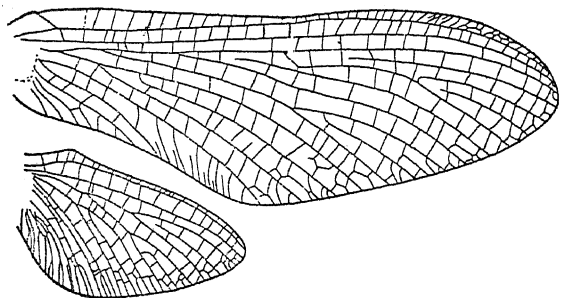


Fig. 1. — Ailes d'un Siphonuridien (*Siphonurus lacustris* ETN.) Pas d'intercalaires cubitales. La série pectiniforme des nervules dépend de CUA.

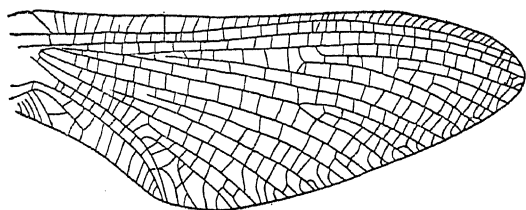


Fig. 2. — Aile I d'un Ametropidien (*Ametropus fragilis* ALB.). Deux paires d'intercalaires cubitales; allongement et parallélisme de CUP et de A¹, de laquelle naît la série pectiniforme des nervules anales.

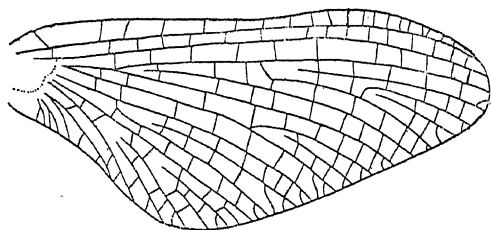


Fig. 3. — Aile I d'un Ecdyonuridien (*Heptagenia sulphurea* MULL.). Deux paires d'intercalaires cubitales inversées. Comportement différent de CUP et de A¹. Plus de série pectiniforme de nervules cubitales ou anales.

(Clichés du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

petite qui a cet emplacement (fig. 2) ? Ecartons les autres groupes dont le plan alaire est différent.

En outre, s'il n'y avait que les *Ametropus* à différencier des composantes des "groupes voisins", y compris les Ecdyonuridés, on pourrait admettre la valeur du caractère du comportement des intercalaires pairées, mais il y a *Metretopus*, qui n'a plus du tout la même allure, si l'on en écarte le *M. balcanicus* ULM., chez lequel, d'après ULMER, se montre la formation d'une deuxième paire d'intercalaires cubitales. A tous points de vue il y a opposition évidente entre le plan alaire des *Ametropus* et des *Metretopus*, et les Américains ne s'y sont pas trompés, comme nous allons le voir.

* * *

Le splendide ouvrage que l'École américaine a consacré à la faune éphéméroptérienne néarctique (25) conserve la vieille trilogie des *Ephemeridae*, des *Baetidae*, des *Heptageniidae*. En somme, on pourrait croire que ces trois familles correspondent aux trois sous-ordres d'ULMER. Le tableau suivant va montrer la différence.

II. — BAETIDAE (NEEDHAM)	BAETOIDEA (ULMER)
<i>Ametropinae</i>	<i>Leptophlebiidae</i>
<i>Metretopinae</i>	<i>Ephemerellidae</i>
<i>Siphonurinae</i>	<i>Coenidae</i>
<i>Leptophlebiinae</i>	<i>Baetidae</i>
<i>Baetiscinae</i>	<i>Oligoneuriidae</i>
<i>Ephemerellinae</i>	<i>Prosopistomatidae</i>
<i>Coeninae</i>	
<i>Baetinae</i>	
III. — HEPTAGENIIDAE (NEEDHAM)	HEPTAGENIOIDEA (ULMER)
<i>Heptageniinae</i>	<i>Baetiscidae</i>
	<i>Siphonuridae</i>
	<i>Ametropodidae</i>
	<i>Ecdyonuridae</i>

Les *Ametropodidae* sont donc des *Heptagenioidea* pour ULMER, des *Baetidae* pour l'École américaine ; pourtant, les *Heptageniidae* de celle-ci, comme les *Heptagenioidea* de celui-là, sont différenciés par le même caractère fondamental : les tarsi III sont pentamères, c'est-à-dire que tous les articles de ces tarsi sont "libres" ; les *Baetoidea*

d'ULMER, comme les *Baetidae* de NEEDHAM, n'ont que 3 ou 4 articles libres, le 1^{er} étant plus ou moins coalescent avec le tibia. On voit donc la contradiction immédiate, et il y a encore opposition avec ce que disait LAMEERE en 1917 (9), qui englobait ses *Ametropini* + *Heptageniini* dans la sous-famille des *Heptageniinae* parce que les uns et les autres ont "tous les tarses de 5 articles distincts". S'agit-il d'un pentamérisme absolu ou d'un pentamérisme relatif? Est-ce pour tenter d'atténuer cette contradiction que la "Biology of Mayflies" a fait de son groupe des *Baetidae* un complexe assez hétérogène comprenant un stock de formes ayant les "hind tarsi with three or four freely movable joints", mais dont le 1^{er} article "is united immovably" avec le tibia (p. 427) ?

Il fallait donc chercher un caractère qui pût faire négliger l'emploi de ce trait primitif ou évolué. On a choisi, pour mieux différencier le phylum *Siphonurinae* + *Metretopinae* du phylum *Ametropinae* + *Ephemerellinae* + *Leptophlebiinae* quelque chose qui concerne l'aile inférieure : si *of* est présent, on a affaire au premier stock ; si *of* est absent, c'est au second. Il s'agit donc du simple comportement de ce que NEEDHAM appelle R⁴ et R⁵, qui sont non séparés chez le premier phylum, séparés chez le second (1), et de ce qui est pour moi la médiane antérieure qui a sa furca (MA¹, MA²) habituelle, ou ne l'a pas. Partant de cette particularité de la nervation de l'aile inférieure, il devenait rationnel d'isoler *Metretopus*, qui a cette furca, d'*Ametropus*, qui ne l'a pas. D'où la création de deux sous-familles différenciées comme suit :

1. *Ametropinae* : aile I avec deux paires d'intercalaires cubitales, l'antérieure la plus grande. De A¹ naît une série pectiniforme de nervules reliant cette nervure à la marge (2).

2. *Metretopinae* : aile I avec 2 à 4 intercalaires cubitales libres basalement. Pas de série pectiniforme de nervules naissant de A¹.

(1) Voici l'explication de cette formule : the anterior division of the radial sector is a low-lying or concave vein ; the posterior is a convex vein. The fork in the latter is one of the best venational landmarks, for it usually strongly developed, stands well out in the middle of the wing beyond the level of the other primary forks. For brevity and convenience of reference we will call this the *outer fork* and label it *of* (p. 117).

(2) Mais les "cubital intercalaries" de NEEDHAM sont tantôt la "series of focking or sinuate veinlets attaching CU² to hind margin" (donc mes nervules cubitales des *Siphonuridae*, et nervules anales des *Ametropodidae*), tantôt les vraies intercubitales qui n'existent jamais chez les *Siphonuridae*.

Nous verrons plus loin ce que sont ces intercubitales, et quels autres caractères différencient ces deux groupes. Retenons déjà ceci : que les *Ametropinae* et les *Metretopinae* (melius *Ametropodinae* et *Metretopodinae*) ne peuvent pas être inclus parmi les formes ayant tous les tarses de 5 articles absolument libres (pentamérisme absolu), car les tarses antérieurs seuls ont ce caractère chez les Amétrétopodins, et seulement les tarses antérieurs du mâle chez les Métrétopodins. C'est à cause de cette ankylose tibio-tarsale que ces deux groupes ne sont plus des Heptagéniidiens, mais des Baétidiens pour l'École américaine.

Il est bon, à ce propos, de méditer encore ces paroles écrites par LAMEERE en 1917 (9), à propos du pentamérisme tarsal : "A première vue, c'est là un caractère très important, et l'on serait tenté de le prendre comme base pour la division de la famille en 2 grandes catégories. Mais l'on arriverait ainsi à un résultat déplorable, en brisant de réelles affinités. En réalité, la coalescence du 1^{er} article des tarses, qui peut se produire aussi parfois aux pattes antérieures, est une particularité phylogénétique, et elle a dû apparaître par convergence dans divers groupes" ; et après avoir dit que EATON avait aussi reconnu la variabilité de ce caractère, LAMEERE ajoutait : "Nous ne retiendrons donc de ce caractère qu'une notion, à savoir que les Éphémères ayant les 5 articles des tarses bien distincts sont primitives par rapport à leurs congénères" (p. 53). De l'acceptation de ce principe et de ce qui en découle, résulte la conception que l'on a des composantes des *Baetidae* (ou *Baetoidea*) et des *Heptageniidae* (ou *Heptagenioidea*). Mais, à mon avis, on pourrait mieux encore concevoir l'évolution diphylétiqne (dans ses grandes lignes) des *Ephemeroptera* actuels en admettant seulement deux catégories :

1. Les *Siphonuroidea*, série primitive, de laquelle on peut établir les lignées plus ou moins étroites renfermant toutes les familles, sauf celles du groupe suivant.

2. Les *Ephmeroidea*, série plus évoluée, mais ayant perdu son faciès homogène larvaire depuis l'inclusion des *Oreianthus* néarctiques (et peut-être paléarctiques [17]), à type larvaire ayant évolué dans le sens des Brachycercidiens (Coenidiens).

On sait ce qui caractérise ces deux rameaux, du moins provisoirement, car nul ne peut dire ce que l'avenir nous réserve d'inédit chez ces énigmatiques Paléoptilotes.

Etudions maintenant de façon plus détaillée les groupes qui nous intéressent.

* * *

II. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

1. Les *Ametropodidae*

Adultes. — Les yeux du ♂ sont entiers. Les tarsi sont pentamères, mais le 1^{er} article des tarsi II et III est alors plus ou moins fusionné avec le tibia.

Les tarsi I sont environ 5 fois plus longs que les tibia (♂) ou seulement 2 3/4 (♀). Tous les ongles sont différents. Le cercode est présent chez les deux sexes. Les forcipules ont 4 articles.

L'aile I a le tornus à hauteur de la petite paire des intercubitales. La nervation est riche, bien marquée, régulière. Il y a deux paires d'intercalaires cubitales : la plus longue naît de CUA; la naissance des 2 intercubitales de la petite paire est divergente. CUP et A¹ sont très grandes, parallèles, et elles s'incurvent en dedans à leur terminus au tornus. De A¹ naît une série pectiniforme de nervules régulières, droites, équidistantes, aboutissant à la marge.

L'aile II est grande, à calus costal aigu. MA a le même comportement qu'à l'aile I, c'est-à-dire que IMA et MA² sont isolées à leur naissance (1). Le reste de la nervation ne pourrait être qu'interprété, faute de netteté dans le dessin donné par les auteurs qui se sont bornés à reproduire celui de EATON. Il eût été bon que les Américains nous donnassent une figure explicative de l'aile II de l'*Ametropus Neavei* Mc D.

Larve. — On nous dit que le type larvaire amétropodidien a "general appearance somewhat resembling those of the *Metretropinae*"; or celle-ci "are quite similar in body form to those of the *Siphonurinae*", mais elle a des "distinct structural peculiarities which set them apart from all others".

Cette famille ne renferme que l'unique genre *Ametropus*.

GENRE *AMETROPUS* ALB.

ALBARDA, *Ent. Mont. Mag.*, 1878, XV, p. 129. —
EATON, *Rev. Monogr.*, 1885, p. 231. — ULMER, *Stett. ent. Zeit.*, 1920, 81, p. 136. — NEEDHAM et C^o, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 429.

Je renvoie à EATON pour l'adulte.

Le type larvaire retiendra notre attention. Il est basé sur une forme

(1) C'est la R⁴, R⁵ de NEEDHAM.

néarctique (*A. Albrighti* NEEDH. et C^o) du sexe femelle, "not fully mature", dont on ne connaît ni la subimago, ni l'imago ; mais cette attribution est basée sur la nervation fragmentaire des ptérothèques (1).

L'allure générale rappelle les larves siphonuridiennes, mais la tête a subi une si notable réduction que les pièces buccales sont remarquablement mises en évidence. Les yeux sont latéraux, mais réduits et situés de chaque côté de l'insertion des antennes. Les ocelles sont placés sur une petite plage précéphalique s'avancant entre les antennes. Les mandibules, que l'on indique comme "reminiscent of those *Siphonurus*", ont cependant la canine interne beaucoup moins développée, de même que la garniture interne des soies racle-planctoniques des maxilles, et ces dernières ont une texture générale que l'on dit "rather similar to that structure in *Hexagenia* and *Ephemera*", types ayant une écologie bien différente. Les palpes maxillaires, de 3 articles, sont bien développés, mais normaux ; par contre, les palpes labiaux n'ont guère l'allure siphonuridienne ; le grand développement du 1^{er} article contraste avec le suivant, et le 3^e se différencie du 2^e sous la forme d'un petit processus aigu qui, par son mode d'insertion, rappelle la pince terminale des *Baetisca* ou du *Parametetus chelififer* BGTN. (3).

Le pronotum est peu développé, nettement plus large que long. Le prosternum porte à son bord postérieur un prolongement membraneux qui s'étend en avant et en arrière ; au bord interne des hanches antérieures est fixé un appendice membraneux allongé dont la zone distale est abondamment pourvue de soies longues et denses. Cette formation inédite n'a pas reçu d'explication, mais on ne peut s'empêcher de la comparer, jusqu'à un certain point de vue, à l'énorme frange pileuse qui garnit les pattes antérieures du Siphonuridien *Isonychia*.

Les pattes sont grêles, les antérieures sont les plus petites ; toutes sont terminées par un long ongle en forme de griffe qui est aussi grand que les tarsi des pattes II et III, et double des tibias ; cette griffe est simple ; celle des pattes I est armée de 4 à 5 épines.

L'abdomen est très allongé ; les apophyses latérales qui prolongent l'angle apical externe des segments rappellent celles des Siphonuridiens. La vestiture pileuse des cerques et du cercode est également identique à celle des larves de ce groupe.

Les trachéo-branchies des 7 premiers segments de l'abdomen sont toutes simples, obovales, lamelliformes, longuement frangées sur leur marge externe, à trachéation pennatiséquée.

(1) "The quite typical venation seems to leave no doubt as the proper placing of the species" (p. 431).

Ces larves ont une longueur de 15-17 mm., et les cerques en ont 6 à 8.

* * *

Ce type néarctique personnifie-t-il le type Amétropodidien, voire le genre *Ametropus* ?

Il serait intéressant de rechercher en Hollande la larve de l'*A. fragilis* ALB., pour savoir ce qu'elle est en réalité. Or, chose curieuse, DE VOS n'a pas mentionné cette espèce dans son étude de 1930 (5). La station de Rotterdam aurait-elle disparu, et aussi celle de Arnhem ? SCHOENEMUND écrivait à cette époque : " Seit dieser Zeit ist sie nicht mehr gemeldet worden ; einige von mir im Juli und August nach Arnhem unternommene Exkursionen verliefen ergebnislos " (26).

D'après NEEDHAM, la larve américaine a une écologie qui semble identique à celle de la larve de *Potamanthus* ; or, celle-ci " live on the bottom amid rather cleandirt, silt, and sand " (p. 185), ce qui n'est pas tout à fait l'habitat des larves de *Siphonurus* que j'ai observées en maints endroits, notamment au cours de mes récentes recherches près des sources de la Lomme et dans plusieurs dérivations minuscules de la Basseilles ou de ses affluents. La vestiture pileuse des appendices caudaux ne fournirait donc pas un argument décisif sur l'éthologie.

* * *

Quelques considérations. — De tout ce qui précède, peut-on conclure, tant pour l'adulte que pour la larve, à une parenté avec les Siphonuridiens ? Non, pour le premier, car le comportement du champ cubito-anal montre une évolution trop différente, qui rapproche les Amétropodidiens des Ecdyonuridiens, et c'est pourquoi les auteurs mettent ces deux groupes l'un à côté de l'autre.

La larve rappelle-t-elle une origine Siphonuridienne ? Oui, si l'on veut que ce soit dans ce stock qu'il faille chercher l'ancêtre dont sont sortis les autres rameaux (1).

Mais, si l'adulte montre des affinités Ecdyonuridiennes par sa nervation cubito-anale, la larve n'a rien des Ecdyonuridiens (Heptagénidiens) typiques, auxquels, d'accord avec l'Ecole américaine, je préfère conserver leur aspect homogène à tous les stades, et n'y plus voir de relations Siphonuridiennes, c'est-à-dire m'écarter de l'opinion

(1) Cfr. LAMBEERE (9).

qui fait des Siphonuridiens la souche-mère des autres catégories, du moins de plusieurs d'entre elles, en dehors des *Prosopistomatidae*, pour l'origine desquels je renvoie à LAMEERE (9).

Est-il défendu de remonter plus haut, plus loin, pour des groupes actuels, et de vouloir chercher leur origine dans le cadre de types disparus? Est-il défendu de supposer que l'un ou l'autre type récent ne puisse être la relique conservée de formes anciennes?

En mettant en parallèle, hypothétiquement, des types comme *Ametropus* et le Permien *Protereisma*, comment ne pas remarquer, chez tous deux, la conformité du développement du champ cubital, son élargissement, et la formation tantôt d'une paire d'intercalaires, tantôt de 2 paires, la seconde petite et naissant, comme l'antérieure longue, de CUA, mais, celle-là, presque au terminus de cette nervure. Cette formation est très nette à l'aile II de *Protereisma permianum* SELL. pour les 2 paires d'intercubitales, et chez *P. gracile* SELL. pour l'unique paire (1).

TILLYARD, hypnotisé par la recherche de la reconstitution des triades, voyait dans la seconde intercalaire de la grande paire le pendant furcal de son CUA¹, alors que ce peut être aussi simplement ICUA², comme chez les *Ametropus*, sauf que les paires d'intercubitales sont inversées chez celui-ci (fig. 2); mais cette formation Amétropodidienne a-t-elle une si grande valeur que, comme je l'ai dit, ce soit un réel caractère de ce dernier groupe, comme l'inverse (la petite paire des intercubitales est antérieure à la grande) est un réel caractère des Ecdyonuridiens (Heptagénidiens)? De telles formations ne sauraient-elles pas être un peu ...secondaires, comme d'autres que nous connaissons chez les *Ephemera* (19) et chez les *Potamanthidae* (13)?

Peut-on nier, quand on a fait de l'Ephéméroptérologie pendant plus d'un quart de siècle, qu'il y ait encore beaucoup de "mystery" dans le complexe généalogique et évolutif de ces Paléoptilodes (voir le désaccord rien que sur la nervation)? Peut-on affirmer que la question soit définitivement tranchable avec le pauvre matériel dont nous disposons encore, et surtout le matériel larvaire, bien que celui-ci nous fournisse aujourd'hui des types parfois énigmatiques et absolument déroutants, trop souvent inconnus par des reconstituteurs de l'ordre des Ephéméroptères qui ignorent toutes les études récentes?

(1) Cfr. TILLYARD (27), p. 248, et CARPENTER, F. M. : The lower permian Insects of Kansas. — Part. 6: Deloptera, Protelytroptera, Plectoptera, etc. (*Ann. Amer. Acad. of Arts and Science*, vol. 68, n° 11, 1933).

C'est peut-être une trouvaille fortuite, une hypothèse féconde, qui nous aideront à mieux comprendre pourquoi et comment, quelque fut l'ancêtre, nous avons, d'une part, des descendants qui sont les actuels Amétropodidiens et Ecdyonuridiens, avec la conservation d'un type larvaire qui est, d'un côté, moins différencié (Siphonuridiens et Amétropodidiens), mais davantage d'un autre côté (Ecdyonuridiens). Convergence, me dira-t-on! C'est possible, mais n'est-ce pas aussi une autre hypothèse? Celle que j'énonce n'a pas valeur plus grande, mais je ne puis voir encore comment on pourrait déduire, *sans trop d'ajoutes ni trop de retranchements*, les Amétropodidiens des Siphonuridiens.

On ne connaît que 2 espèces du genre *Ametropus*, plus une larve :

1. *A. fragilis* ALB. (paléarctique) (fig. 1).

ALBARDA, *Ent. Mont. Mag.*, 1878, XV, p. 129. — EATON, *ibid.*, 1881, XVIII, p. 22. — EATON, *Rev. monogr.*, 1885, p. 231. — ULMER, *Stett. ent. Ztg.*, 1920, 81, p. 135. — NEEDHAM et C^o, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 430.

2. *A. Neavei* Mc D. (néarctique).

Mc DUNNOUGH, *Can. ent.*, 1928, 60, p. 9. — NEEDHAM et C^o, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 431.

Le ♂ est inconnu,

3. *A. Albrighti* NEEDH. et C^o (néarctique).

NEEDHAM et C^o, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 431.

L'adulte est inconnu.

* * *

II. — Les *Metretopodidae*.

Le concept de ce groupe a été modifié, depuis sa création par ULMER en 1920, du fait de l'introduction de genres placés auparavant parmi les Siphonuridés et les Ecdyonuridés.

ADULTES. — Les tarsi ont 5 articles, mais le 1^{er} article (sauf aux tarsi I du ♂) est plus ou moins coalescent avec le tibia. Tous les ongles sont différents. Les tibia II et III sont plus courts que les fémurs. Le cercode a disparu. Les forcipules ont 4 segments.

Les ailes I ont une nervation heptagénéiienne ; le champ cubital a 1 ou 2 paires d'intercalaires. A¹ n'émet pas de série pectiniforme de nervules vers la marge.

LARVE. — Celles qui sont connues (*Metretopus* et *Siphloplecton*) ont l'allure générale des larves siphonuridiennes.

*
* * *

Envisagé dans son ensemble, ce groupe devrait, aux dires de l'École américaine, être placé parmi les Heptagénéiidés si l'on tablait sur la nervation et les genitalia. Mais d'autres caractères s'opposent à cette localisation ; ce sont : la coalescence tibio-tarsale et la morphologie larvaire. C'est pourquoi les Métrétopodidés sont considérés comme des Baétiens, mais des Baétiens "exceptionnels" (p. 427), que l'on considère comme le "connecting link" entre les *Siphonuridae* et les *Heptageniidae* (*Ecdyonuridae*), et dont la différenciation générique s'établit comme suit :

1. *Adultes* : l'aile I a, ou bien une simple paire d'intercalaires cubitales (= *Metretopus*), ou bien 2 paires. Dans ce dernier cas, ou bien le ♂ a les tarsi I triples des tibias, avec le 1^{er} article des tarsi un peu plus long que le 2^e (= *Siphloplecton*), ou bien les tarsi I du ♂ n'ont que le double des tibias et leur 1^{er} article a les 3/4 du 2^e (= *Pseudiron*).

2. *Larves* : toutes les lamelles branchiales sont simples ; les tarsi sont plus grands que les tibias, les ongles I sont différents, et les palpes maxillaires n'ont plus que 2 articles (= *Metretopus*). Ou bien il y a duplication des trois premières paires de lamelles branchiales ; les tibias et tarsi sont égaux, et les ongles I sont semblables ; les p. m. ont 3 articles (= *Siphloplecton*).

1. GENRE *METRETOPUS* ETN.

Créé en 1901 pour une espèce nordique (*M. norvegicus* ETN.), ce genre s'est enrichi, depuis, de plusieurs autres, toutes paléarctiques, et il a perdu son endémisme avec la découverte dans le Canada occidental de la précieuse relique qu'est le *M. norvegicus* ETN.

Mais, même dans la région paléarctique, la géonémie du genre doit être considérée comme bien plus vaste, car il existe en Belgique (*M. Goetghebueri* LEST.) et en France (*M. Hessei* FIZ.).

Je ne crois pas que la formule tibio-tarsale ait une valeur générique. On le verra plus loin.

L'aile antérieure a sa plus grande largeur à hauteur du terminus des intercubitales qui ne sont qu'au nombre de deux, mais dont la longueur peut être différente, l'intercalaire supérieure étant la plus grande chez *M. norvegicus*, la plus courte chez *M. Hessei* (1). Le *pt* est anastomosé en deux séries longitudinales de nervules. A l'aile II, la furca de MP est plus longue que sa tige. Le cercode est avorté.

La larve serait identique à celle de *Siphloplecton*, sauf ce qui a été dit plus haut. L'ongle des pattes antérieures est bifide et constitue une pseudo-pince.

5 espèces sont connues :

1. *Metretopus norvegicus* ETN. (paléarctico-néarctique).

EATON, *Ent. Mont. Mag.*, XXXVII, 1902, p. 254 (imago).
— BENGTSOON, *Lunds Univ. Arsskr.*, N. F. V, 2, 1909, p. 16 (larve). — BENGTSOON, *Ent. Tidskr.*, 34, 1913, p. 305 (ponte). — ESBEN-PETERSEN, *Mém. Acad. Imp. Sc. Petrogr.*, XXVIII, 1916, p. 5 (adulte). — LESTAGE, *Ann. Biol. lac.*, VIII, 1917, p. 437 (larve). — LESTAGE, *Larv. aquat. Ins. Eur.*, 1921, p. 271. — Mc DUNNOUGH, *Can. Entom.*, 57, 1925, p. 187. — ARO, *Suom. Paivankorennoiset*, Helsing, 1928. — BENGTSOON, *Troms. Mus.*, 51, 1928, p. 15. — NEEDHAM at C^o, *Biol. Mayflies*, 1935, p. 435.

♂. Tarses I triples des tibias et doubles des fémurs, les 4 premiers articles subégaux, le 2^e environ les 2/3 du 1^{er}.

♀. Article 1 des tarses I 1 fois 1/3 plus long que le 2^e, les 2^e et 4^e graduellement plus courts, le 5^e égal au 2^e. Les tarses I sont 1 fois 1/3 plus longs que les tibias, et ceux-ci sont subégaux aux fémurs. Pattes II et III (♂ ♀) semblables. Lobes du pénis allongés, parallèles, séparés par une longue échancrure ; chacun des lobes est échancré au sommet. Lame sous-génitale (♀) petite, 2 fois aussi large que longue, subarrondie au sommet dont le milieu est faiblement échancré. Lamelle du sternite IX (♂) très petite, 4-5 fois plus large que longue, le bord postérieur largement échancré en arrondi.

Long. du corps : 10 mm. ; des cerques : 13 mm. (♂).

(1) Du moins d'après le dessin de FIZAINE.

2. *Metretopus alter* BGTN. (paléarctique).

BENGTSSON, *Troms. Mus.*, 51, 1928 (1930), p. 15.

Diffère du précédent par : le 1^{er} article des tarsi III non (♀) ou à peine (♂) plus long que la 2^e; la lame sous-génitale (♀) peu plus large que longue, linguiforme, en forme de demi-ovale non échancré au sommet; la lame du sternite IX (♀) grande, quadrangulaire, à bord distal tronqué droit et échancré triangulairement au milieu, mais peu profondément. Pénis à lobes courts, gros, fusionnés, arrondis au sommet et différenciés apicalement par une incision courte, triangulaire.

Long. du corps : 12 mm.; des cerques : 20 mm. (♂).

3. *Metretopus balcanicus* ULM. (paléarctique).

ULMER, *Arch. f. Naturg.*, 12, 1919 (1920), p. 68.

♂ (♀ inconnue). — Tarsi I environ 2 fois 1/6 plus longs que les tibias, ceux-ci un peu plus petits que les fémurs; (formule tarsale : 2, 3, 4, 1, 5). Tarsi III un peu plus courts que les tibias, ceux-ci subégaux aux fémurs; (formule tarsale : 1 = 2, 5, 3, 4). Le *Pt* est nettement anastomosé. En plus des 2 intercalaires cubitales typiques, il en existe 2 autres, courtes, indistinctement marquées. Lobes du pénis bien différenciés sur les deux derniers tiers, digitiformes, le bord apical externe arrondi, le bord apical interne prolongé en longue pointe.

Long. du corps : 8 mm.; des cerques, plus de 14 mm.

NOTA. — A signaler la formation d'une 2^e paire d'intercalaires cubitales, caractère qui appartient au second rameau Métrétopodien formé de *Siphloplecton* et de *Pseudiron*, et dont l'inclusion dans le genre *Metretopus* détruit l'homogénéité générique. Une révision s'impose dans ce sens.

4. *Metretopus Hessei* FIZ. (France : Dijon).

Ameletus Hessei FIZAINE, *Bull. Soc. Zool. France*, LVI, 1931, p. 25.

♂. — Tarsi I environ doubles des tibias, ceux-ci environ les 4/5 des fémurs; (form. tarsale : 3, 2, 4, 5, 1; 3 est subégal à 2, 2 est double de 1, 4 a les 2/3 de 3, 5 a les 3/4 de 4 et est subégal à 1). Tarsi III à peine plus courts que les tibias, ceux-ci ont les 5/6 des fémurs; (form. tarsale : 2 = 5, 1, 3, 4). Lobes du pénis comme chez *balcanicus*.

♀. — Tarses I ayant les $5/4$ ou les $4/3$ des tibias, ceux-ci les $4/5$ des fémurs; (f. t. : 2, 5, 3, 4, 1). Tarses III les $7/8$ des tibias, ceux-ci les $9/10$ des fémurs; (f. t. : 5 = 2, 1 = 3, 4).

Ailes I: *Pt* anastomosé. IMP et MP² libres à leur naissance et la seconde un peu plus longue que la première. Une seule paire d'intercalaires cubitales, la 1^{re} intercalaire plus courte, libre à sa naissance, la 2^e réunie à CUA et à CUP par des nervules.

Long. du corps: ♂, 8-11 mm.; des cerques, le double du corps; ♀, corps 8-12 mm.; cerques, 1 1/2 fois la longueur du corps.

NOTA. — 1^o). FIZAINE s'est efforcé de différencier son *Ameletus Hessei* des autres *Ameletus* paléarctiques; or c'est un authentique *Metretopus*, auquel je consacrerai une étude plus détaillée, ayant reçu du nouveau matériel par l'entremise de mon savant confrère M. PARIS.

2^o). Au sujet de la femelle, FIZAINE signale "une particularité intéressante, et non encore mentionnée chez les Ephémères, qui consiste en ce que la lamelle prolongeant le 3^e sternite (homologues des coxites du ♂) porte généralement une paire de styles d'un développement variable".

Le dessin qui figure cette particularité suffit à démontrer que ces pseudo-styles ne sont pas autre chose que les ébauches des futurs forcipules du ♂. On peut les apercevoir déjà chez les vieilles larves prêtes à éclore (1) et FIZAINE trouvera à ce sujet une étude assez fouillée dans "Biology of Mayflies" (2). Il y a donc quelque chance que sa femelle stylifère soit une subimago ♂.

5. *Metretopus Goetghebueri* LEST. (Belgique).

En 1928, j'avais déjà fait entrevoir l'existence de cette imprévisible composante de la faune éphéméroptérienne belge (3) dont ULMER avait bien voulu, depuis, me confirmer l'exactitude générique.

Grâce à du matériel nouveau, je serai à même de consacrer à cette espèce une étude plus complète dans ma série des "Ephéméroptères de la Belgique", et j'espère bien que, avec l'aide de mon vieil ami, nous pourrons finir par découvrir la larve, ce qui serait infiniment heureux pour une étude comparative.

Je puis, en attendant, dire que l'espèce belge a l'anastomose du *Pt*

(1) Cfr. LESTAGE, (13), p. 170, fig. 13.

(2) In *Biolog. Mayfl.*, p. 110-114.

(3) LESTAGE (29), p. 260.

fort maigre; MP^2 est normale, et IMP^3 naît de MP^2 ; il n'y a qu'une seule paire d'intercalaires cubitales, et la 1^{re} intercalaire est beaucoup plus courte que la seconde.

Je donnerai plus tard le tableau différentiel de *Metretopus*.

GENRE *PSEUDIRON* Mc D.

Mc DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1931, 63, p. 91.

NEEDHAM et C^o, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 436.

Avec cette composante, nous entrons dans la catégorie des formes ayant deux paires d'intercalaires cubitales, comme chez les Amétropodidés et les Ecdyonuridés.

En créant ce genre en 1931, Mc DUNNOUGH prenait soin d'établir ses rapports avec, d'une part, les *Iron* et les *Epeorus*, et, d'autre part, avec *Ametropus*; il le plaçait "close to *Siphloplecton*" lequel fut tour à tour un Ecdyonuridien et un Siphonuridien, et il reconnaissait que la nervation avait le type "Heptagenine", c'est-à-dire Ecdyonuridien. Cela était si évident qu'un homme aussi averti qu'ULMER écrivait en 1932: "Nahe (*Siphloplecton*) steht wohl die nur im weiblichen Geschlecht bekannte Gattung *Pseudiron*, und beide gehören augenscheinlich in die nähere Verwandtschaft von *Thalerosphyrus*" (32), lequel est un Ecdyonuridien. Malheureusement la larve n'est pas connue.

Les Américains n'ont pas signalé la critique d'ULMER et ils ont placé *Pseudiron* parmi les *Metretopinae* avec les caractères suivants:

♂. — Tarses I doubles des tibias, ceux-ci un peu plus courts que les fémurs. Le 1^{er} article des tarses I a les $\frac{3}{4}$ du 2^e, le 4^e est égal au 1^{er}, le 5^e a la moitié du 3^e. Ongles tous différents.

♀. — Tibias beaucoup plus courts que les fémurs; tarses III subégaux aux tibias. Ongles tous différents. A tous les tarses, le 1^{er} article est un peu plus long que le 2^e, lequel est égal au 3^e; celui-ci est moitié plus grand que le 4^e; le 5^e est subégal au 1^{er}.

Le cercode est avorté. A l'aile I, MP^2 s'incurve à sa naissance (1). A l'aile II, MP bifurque à un quart de son terminus à la marge.

Deux espèces sont connues, toutes deux néarctiques:

1. *Pseudiron centralis* Mc D.

Mc DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1931, 63, p. 91. — NEEDHAM et C^o, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 437.

Le ♂ est inconnu.

(1) A étudier comparativement avec les *Ephmeroidea*.

TYPES LARVAIRES SIPHLONURIDIEN

ET ECDYONURIDIEN

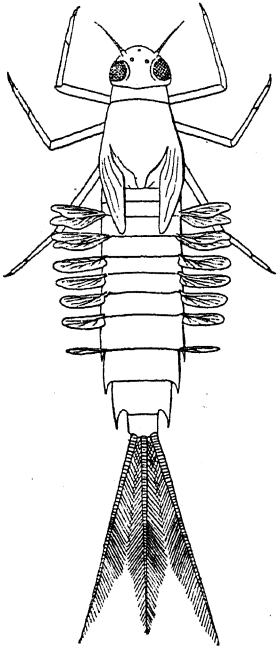


Fig. 4. — Type larvaire Siphonuridien (*Siphonurus lacustris* ETN.). Larve nageuse, non aplatie. Ciliation des cerques et du cercode plumeuse.

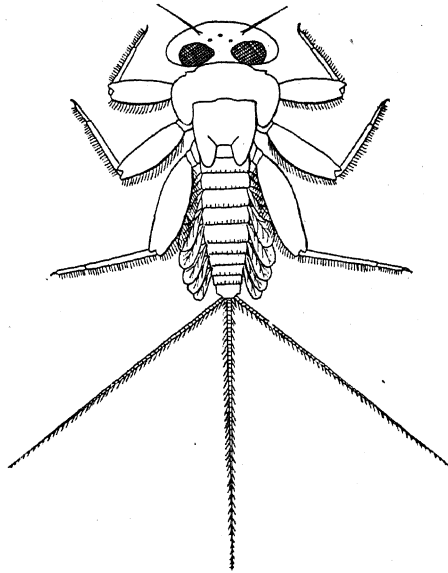


Fig. 5. — Type larvaire Ecdyonuridien (*Ecdyonurus fluminum* ETN.). Larve plate, adaptée à la vie pétricole. Ciliation caudale transformée en simples verticilles.

(Clichés du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

2. *Pseudiron meridionalis* NEEDH. et C°.*Biol. Mayfl.*, 1935, p. 437.

La ♀ est inconnue.

*
* * *

En tablant sur ce qui est dit de ces deux espèces, dont les deux sexes sont inconnus, on peut voir que *Pseudiron* a quelque parenté avec *Metretopus* par les génitalia et la longueur proportionnelle des articles des tarsi II et III, mais il en diffère par le comportement du champ cubital qui a deux paires d'intercalaires. Sous ce rapport, il a du *Siphloplecton*; mais il en est différencié par le plus grand allongement de l'abdomen, par la convexité de la métazone céphalique de la ♀, par les tibias inermes, par les proportions différentes des segments des pattes I du ♂, enfin par la morphologie du pénis.

Peut-on espérer que, cette fois, *Pseudiron* a sa place définitive, car, en 1933, TRAVER écrivait : "as I am considering *Siphloplecton* and its allies as members of the subfamily Baetinae rather than of the Heptageniinae, it is possible that the genus *Pseudiron* may properly belong to the Baetine-group". C'est l'avis de NEEDHAM et C° (25), ce n'était pas celui d'ULMER (32).

Je donne raison à l'Ecole américaine d'avoir distrait *Pseudiron* des Amétropodidés, mais je ne pense pas qu'il doive (avec *Siphloplecton*) former une unité homogène. On verra plus loin mon opinion à ce sujet.

GENRE *SIPHLOPLECTON* CLEM.CLEMENS, *Can. Ent.*, 1915, 47, p. 258.NEEDHAM et C°, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 438.

La difficulté de définir exactement le situs de ce groupe néarctique est bien démontrée par les promenades qu'il a faites.

Je laisse de côté les opinions — qui n'ont plus qu'une valeur historique — de WALKER, WASH et HAGEN. En 1913, CLEMENS y voyait un *Siphylurus*; en 1915, il créait le genre *Siphloplecton* qu'il laissait dans les Siphonuridés (4). Le voici maintenant parmi les Métrétopinés, avec doute pour ULMER qui le rapproche de l'Ecdyonuridien *Thalero-sphyrus*. Mais, ici, nous connaissons la larve qui pourra nous aider.

ADULTE. — ♂ : Yeux entiers, mais contigus apicalement. Tibias I plus courts que les fémurs; tarsi I 3 fois plus longs que les tibias, leur

1^{er} article à peine plus grand que le 2^e, qui est subégale au 3^e; 4^e un peu plus court; 5^e la moitié du 1^{er}; face dorsale du tibia garnie d'épines.

Aux pattes II et III, le 1^{er} article tarsal est fusionné avec le tibia et il est 1 fois 1/3 plus long que le 2^e; les articles 3 et 4 sont graduellement plus courts, les 2^e et 4^e sont subégaux. Tous les ongles sont dissemblables,

♀ : Yeux non contigus. Pattes II et III comme le ♂; tibias les 3/4 des fémurs, ceux-ci subégaux aux tarses, ou un peu plus grands. Ongles dissemblables.

Ailes I environ 3 fois plus longues que larges; champ cubital avec 2 paires d'intercalaires à naissance variable, la paire antérieure la plus courte (comme chez les Ecdyonuridés); parfois la nervure inférieure de chaque paire est très réduite. MP² s'incurve à son origine; Pt anastomosé.

Aile II bien développée, arrondie à l'angle anal, à calus costal obtus; MP bifurque presque à sa base.

Larve. — Facies siphonuridien. Palpes labiaux de 2 articles, maxillaires de 3. Mandibules comme *Siphonurus*. Tibias et tarses I subégaux, et, ensemble, un peu plus grands que les fémurs. Ongles bifides.

Pattes II et III à tibias + tarses subégaux aux fémurs, les tarses étant plus grands que les tibias. Ongles simples, grêles, très grands, inermes, pointus.

Lamelles trachéo-branchiales des segments 1 à 3 doubles, les autres simples; trachéation pennatiséquée. Apophyses latéro-abdominales prolongées en pointe. Cercode égal aux cerques, leur vestiture comme chez les *Siphonurus*.

*
* *

Il ressort des considérations précédentes que le rapprochement avec les Siphonuridiens était à tout le moins douteux, puisque EATON voyait dans une des composantes de ce genre (*S. basale*) une *Heptagenia*, et que l'erreur de CLEMENS, qui plaçait son *Siphloplecton* parmi les Siphonuridiens, fut réparée dans la suite en colloquant le genre parmi les Métrétopodidés. Voilà pour l'adulte.

La larve, au contraire, n'a rien qui puisse faire songer aux Ecdyonuridés, et on lui donne le facies des Siphonuridiens.

Nous nous trouvons ici devant un de ces cas auxquels LAMEERE faisait allusion en écrivant : "Lorsqu'il y a désaccord entre les particularités larvaires et les particularités imaginaires, c'est qu'il y a, d'une part

ou de l'autre, des caractères de convergence soit adaptative, soit fortuite, qui ont été considérés à tort comme ayant une valeur systématique, et il s'agit de rechercher le véritable fil conducteur de la généalogie" (9).

Mais deux cas peuvent être envisagés : la ressemblance imaginale et la dissemblance larvaire, ou bien la dissemblance imaginale et la ressemblance larvaire. Songeant au premier cas, LAMEERE dit : "On peut croire que la larve, ayant une existence autre que celle de l'adulte, peut varier indépendamment de celui-ci : et, comme son habitat aquatique doit être considéré comme secondaire, nous pouvons nous attendre à ce que, dans certains cas, elle ait évolué davantage que l'adulte".

Ici, nous avons l'autre cas : deux imagos ont évolué différemment, tandis que leurs larves ont conservé un facies qui fait conclure à leur parenté. En effet :

a) l'adulte de *Siphloplecton* a des relations si évidentes avec les Ecdyonuridiens que EATON incluait dans les *Heptagenia* le type qu'il connaissait, et qu'ULMER avouait la parenté de *Siphloplecton* avec l'Ecdyonuridien *Thalerosphyrus* ;

b) la larve n'a rien qui rappelle les Ecdyonuridiens, au point qu'elle fut considérée comme appartenant aux Siphonuridiens, d'où je l'ai exclue cependant, en attendant que les Américains se soient mis d'accord sur l'emplacement définitif du genre en question (16).

Où, dans ce cas, chercher le "fil conducteur" ?

A consulter la généalogie que LAMEERE proposait en 1917 (9), on voit que si l'adulte peut entrer dans les *Heptageniinae*, la larve ne saurait le faire, puisque ce que LAMEERE en disait concernait, d'une part, le type Heptagénien (*Ecdyonuridae*) et, d'autre part, le type qu'il croyait être le représentant de ses Amétropiniens, la larve chilienne *Chiloporter Eatoni* LEST. Le "fil conducteur" nous conduisait dans une double impasse.

Il ne faut plus admettre celui de CLEMENS, qui aboutissait aux *Siphonuridae* avec *Siphylurus flexus* (= *Siphloplecton basale* WALK).

Suivrons-nous celui d'ULMER ? Il nous fait parvenir à un mélange Amétropodidien dont il croit devoir exclure précisément ce *Siphloplecton* (et *Pseudiron* aussi), voisin de l'Ecdyonuridien *Thalerosphyrus* (32).

Le vrai "fil conducteur" nous est-il donné cette fois par l'Ecole américaine, qui dissocie les anciens Amétropodidés en deux catégories, dont on peut dire que l'une, les Amétropodins, se montre homogène

dans ses constituantes, et que l'autre, les Métrétopodiniés, ne l'est pas du tout à mon avis?

Enfin, parce que ces derniers montrent des caractères, imaginaires d'une part, larvaires d'autre part, qui s'opposent, faut-il en faire le "connecting link" entre les Siphonuridiens (larve) et les Ecdyonuridiens (imago)?

Je crois que le problème est nettement posé, et il donne toute sa valeur au caractère de la larve. Dans l'état actuel de nos connaissances, la solution américaine semble la plus acceptable. Au reste, ces écarts entre le type larvaire et le type imaginal commencent à se montrer plus fréquents au fur et à mesure de recherches plus spécialisées dans le domaine Ephéméroptérien. Je citerai le cas d'*Oreianthus*, animal qui a un imago Ephéméridien (= *Ephemeroidea* d'ULMER) et une larve tout à fait Coenidienne (= *Baetoidea* d'ULMER). TRAVER colloqua tout d'abord cette forme extraordinaire parmi les *Baetidae* (= *Baetoidea* d'ULMER); la voici maintenant placée parmi les Ephéméridés (= *Ephemeroidea* d'ULMER), et, du coup, se voit détruit radicalement le concept classique du type larvaire Ephéméroïdien, tel qu'il fut conçu jusqu'à ce jour (28).

Autre exemple: BARNARD reconnaît que diverses *Atalophlebia* sudafricaines sont génériquement typiques par l'adulte, mais non par la larve, et il pense qu'il faudra sans doute les isoler du stock des vraies *Atalophlebia* (1).

Ai-je raison de dire que nous tâtonnons encore assez bien dans l'étude de la phylogénie des Ephéméroptères, et que des hypothèses ne sont pas interdites? Récemment encore, MOTAS y a été réduit, après ULMER (31) et moi-même (21), pour tenter de loger quelque part les larves des *Behningia Ulmeri* LEST. et de *B. Lestagei* MOTAS et BASESCO, en attendant que la découverte de l'imago élucide le problème de la famille provisoire des *Behningiidae* (23).

* * *

Le genre *Siphloplecton*, néarctique, comprend 4 espèces.

1. *S. basale* WALK.

WALKER, *List. Neuropt. Ins. Brit. Mus.*, 1853, 3, p. 563 (*Baetis*). — HAGEN, *Syn. Neuropt. Ins. N. A.*, 1861, p. 50 (*Baetis*). — EATON, *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 1871, p. 139 (*Heptagenia*). — EATON, *Rev. monogr.*, 1885, p. 298 (*Heptagenia*). — CLEMENS, *Can. Ent.*, 1913, 45,

p. 338 (*Siphylurus flexus* CLEM.). — CLEMENS, *Can. Ent.*, 1915, 47, p. 258 (*Siphloplecton*). — CLEMENS, *Contr. Can. Biol.*, 1915, p. 124. — DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1924, 56, p. 128 (*S. flexus* CLEM. = *S. basale* WALK.). — IDE, *Can. Ent.*, 1930, 62, p. 227. — TRAVER, *Journ. Mitch. Soc.*, 1932, 47, p. 185. — NEEDHAM et C°, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 440.

2. *S. interlineatum* WALSH.

WALSH, *Proc. Acad. Nat. Sc. Philad.*, 1862, p. 368 (*Baetis femorata*). — HAGEN, *ibid.*, 1863, p. 169. — WALSH, *ibid.*, 1863, p. 190 (*Baetis interlineata* nom. nov.). — MC DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1924, 56, p. 129 (*Siphloplecton*). — TRAVER, *Journ. Mitch. Soc.*, 1932, 47, p. 186. — NEEDHAM et C°, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 442.

3. *S. signatum* TRAV.

TRAVER, *Journ. Mitch. Soc.*, 1932, 47, p. 186. — NEEDHAM et C°, *Biol. Mayfl.*, 1935, p. 442.

4. *S. speciosum* TRAV.

TRAVER, *ibid.*, 1932, 47, p. 191. — NEEDHAM et C°, *ibid.*, 1935, p. 443.

Sous l'étiquette *Siphloplecton* sp., TRAVER (*ibid.*, p. 190) mentionne une larve dont les lamelles branchiales n'ont pas de duplicature aux paires 1 à 3, mais sont toutes simples, et il suppose que ce pourrait être la larve, encore inconnue, de *S. interlineatum* ou de *S. femoratum*. Cette simplification des organes respiratoires est due, sans doute, au jeune stade de cette larvule, où la duplicature n'est pas même encore amorcée.

Il faut aussi faire remarquer que la diagnose des espèces ci-dessus ne porte que sur les différences de la coloration. On peut en déduire que la nervation n'offre donc aucune variante, et que rien, dans les longueurs proportionnelles des segments des pattes, ne distingue non plus les espèces. Ce n'est pas le cas chez les *Metretopus*.

III. — TABLEAU DES FAMILLES

Ce qui a été dit ci-dessus permet de se faire une idée plus exacte des vicissitudes qu'ont éprouvées les genres composant le complexe actuel des Amétropo-Métrétopididiens, et autorise l'acceptation ou le refus de l'opinion de l'Ecole américaine.

Un fait est certain : c'est que, 1^o). Du côté imaginal, nous ne trouvons rien qui puisse faire songer à des Siphonuridiens. L'évolution alaire s'est faite dans le sens Ecdyonuridien par l'apparition (ou la conservation) des intercalaires cubitales. Chaque stock conserve ainsi son caractère particulier.

2^o). Du côté larvaire, il n'y a, au contraire, aucune tendance évolutive dans le sens Ecdyonuridien. Les larves conservent leur allure générale de larves nageuses, et non de larves plates comme celles des Ecdyonuridiens. Les figures 4, 5 (1) montrent ce facies déterminant et typique.

*
* * *

Il reste maintenant à élucider ce qu'il faut entendre bien exactement par *Baetidae* (ou *Baetoidea*) et par *Heptageniidae* (ou *Heptagenioidea*) pour se mettre d'accord sur l'emplacement du tronçon Ephéméroptérien objet de ces notes. Faut-il envisager le pentamérisme tarsal *absolu* ou *relatif*, celui-ci évoluant en tétra- ou trimérisme ? Le pentamérisme tarsal, qu'il soit absolu ou relatif, ressort-il à un groupement unique, et sa disparition à un autre groupement ? Faut-il continuer à accepter, d'un côté, une règle générale faisant des *Heptagenioidea* (= *Heptageniidae*) les formes ayant conservé le pentamérisme des tarsi postérieurs, et, d'un autre côté, une règle composite qui groupe sous l'étiquette de *Baetoidea* (= *Baetidae*) des formes caractérisées par la perte d'un article à ces tarsi postérieurs, plus d'autres formes qui sont également pentamères, mais chez lesquelles le 1^{er} article de ces tarsi a subi une ankylose avec le tibia, ankylose qui peut varier du plus au moins ? Nous avons vu, page 160, ce que la différence dans cette conception peut provoquer au point de vue de la composition des sous-ordres (ULMER) ou des familles (NEEDHAM).

A titre provisoire, voici comment j'interprète l'évolution des groupes

(1) Je remercie vivement M. LAMEERE qui a bien voulu me prêter les clichés qui expliquent la morphologie des ailes qui nous intéressent.

étudiés ici, d'après le plan de l'aile, la formation des intercubitales, l'origine des nervules cubitales et anales, sans toutefois poser en principe définitif que ces groupes soient interdépendants.

- I. — Le champ cubital des ailes antérieures n'a jamais d'intercalaires. Il y a toujours une série pectiniforme, variable, de nervules, sigmoïdales ou non, naissant de CUA pour aboutir à la marge inférieure avant le terminus de CUP. Le tornus des ailes antérieures est à hauteur de CUA. Aile II avec *of* présent. Cercode absent **Siphonuridae.**
- II. — Le champ cubital des ailes antérieures s'est dilaté et renferme toujours des intercalaires. S'il y existe des nervules analogues à celles du groupe ci-dessus, elles ne naissent jamais de CUA, mais de A¹.
- A. — A l'aile antérieure, une série pectiniforme de nervules régulières et simples relie A¹ à la marge inférieure. Le champ cubital possède deux paires d'intercalaires inégales, la plus grande paire étant la première; CUP et A¹ sont très longues et s'incurvent à la marge en deçà du tornus qui se trouve à hauteur de CUP. Le cercode est présent. Aile II avec *of* absent **Ametropodidae**
- B. — Aile I sans série pectiniforme de nervules reliant A¹ à la marge; le tornus est à hauteur des intercubitales. Aile II avec *of* présent. Cercode avorté.
- a. — Aile I avec une seule paire d'intercalaires cubitales. Aile II à calus costal aigu. La larve a toutes les lamelles branchiales simples . . . **Metretopodidae.**
- b. — Aile I avec 2 paires d'intercubitales. Aile II à calus costal obtus. La larve a les trois premières de lamelles branchiales doubles **Siphloplectonidae.**
1. — Tarses I (♂) triples des tibias
 *Siphloplecton* CLEM.
2. — Tarses I (♂) doubles des tibias. *Pseudiron* Mc D.

étudiés ici, d'après le plan de l'aile, la formation des intercubiales, l'origine des nervules cubitales et anales, sans toutefois poser en principe définitif que ces groupes soient interdépendants.

- I. — Le champ cubital des ailes antérieures n'a jamais d'intercalaires. Il y a toujours une série pectiniforme, variable, de nervules, sigmoïdales ou non, naissant de CUA pour aboutir à la marge inférieure avant le terminus de CUP. Le tornus des ailes antérieures est à hauteur de CUA. Aile II avec *of* présent. Cercode absent **Siphonuridae.**
- II. — Le champ cubital des ailes antérieures s'est dilaté et renferme toujours des intercalaires. S'il y existe des nervules analogues à celles du groupe ci-dessus, elles ne naissent jamais de CUA, mais de A¹.
- A. — A l'aile antérieure, une série pectiniforme de nervules régulières et simples relie A¹ à la marge inférieure. Le champ cubital possède deux paires d'intercalaires inégales, la plus grande paire étant la première; CUP et A¹ sont très longues et s'incurvent à la marge en deçà du tornus qui se trouve à hauteur de CUP. Le cercode est présent. Aile II avec *of* absent **Ametropodidae**
- B. — Aile I sans série pectiniforme de nervules reliant A¹ à la marge; le tornus est à hauteur des intercubiales. Aile II avec *of* présent. Cercode avorté.
- a. — Aile I avec une seule paire d'intercalaires cubitales. Aile II à calus costal aigu. La larve a toutes les lamelles branchiales simples . . . **Metretopodidae.**
- b. — Aile I avec 2 paires d'intercubiales. Aile II à calus costal obtus. La larve a les trois premières de lamelles branchiales doubles **Siphloplectonidae.**
1. — Tarses I (♂) triples des tibias
 *Siphloplecton* CLEM.
2. — Tarses I (♂) doubles des tibias. *Pseudiron* Mc D.

Bibliographie

1. BARNARD, K. H. — South African Mayflies. (*Trans. Roy. South Africa*, XX, 3, 1932).
2. BENGTSSON, S. — Kritische Bemerkungen über einige Nordische Ephemeropteren. (*Lund Univ. Arsk.*, N. F. Avd., 1, 26, 1930).
3. — Beitrag zur Kenntnis der Ephemeropteren der Nordlichen Norwegen. (*Troms. Mus. Arsk. Nat.*, Avd. 1, 51, 1930).
4. CLEMENS, W. A. — Mayflies of Siphonurus-group. (*Can. Ent.*, 47, 1915).
5. DE VOS, A. P. C. — Ueber die Verbreitung der aquatilen Insektenlarven in den Niederlanden. (*Int. Rev. Hydrob. u. Hydrogr.*, 24, 5-6, 1930).
6. EATON. — A revisional Monograph of the recent Ephemeridae or Mayflies. (*Trans. Linn. Soc. London*, 1883-87).
7. FIZAINE, Gr. — Éphéméroptère nouveau appartenant au genre *Ameletus* : *Ameletus Hessei* nov. sp. (*Bull. Soc. Zool. France*, LVI, 1931).
8. KLAPALEK, F. — Ephemerida. (*Susswasserfauna Deutschl.*, 8, 1909).
9. LAMEERE, A. — Etude sur l'évolution des Éphémères. (*Bull. Soc. Zool. France*, 42, 1917).
10. — Le nervation alaire des Insectes. (*Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.*, 1922).
11. — Les Paléoptilotes. (*Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau*, V, 2, 1935).
12. LESTAGE, J. A. — Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques, Série 1. (*Ann. Biol. lac.*, 1917, VIII).
13. — Id. Série 2. (*Ibid.*, 1918, IX).
14. — Id. VII. Le groupe Potamanthidien. (*Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, 1930).
15. — Id. VIII. Les Éphéméroptères du Chili. (*Ibid.*, 1931).
16. — Id. IX. Le groupe Siphonuridien. (*Ibid.*, 1935).
17. — Id. X. Une énigme française : la *Coenis maxima* JOLY. (*Ibid.*, 1935).
18. — Id. XII. Les composantes australiennes et néo-zélandaises du groupe Siphonuridien. (*Ibid.*, 1935).
19. — Note sur le genre *Nirvius* NAV. = *Ephemera*. (*Bull. Soc. Ent. France*, XLI, 1922).

20. LESTAGE, J. A. — La dispersion holarctique de quelques Éphéméroptères. (*Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.* LXX, 1930).
21. — Les larves à trachéo-branchies ventrales. (*Ibid.*, LXIX, 1929).
22. — Les Ephéméroptères de la Belgique. (*Ibid.* 68, 1928).
23. MOTAS, C. et BACERO, M. — La découverte en Roumanie d'une nymphe d'Ephémère appartenant au genre *Behningia* LESTAGE (1929): *Behningia Lestagei* nov. sp. (*Ann. Scient. Univ. Jassy*, XXIV, 2, 1927).
24. NEEDHAM, J. — Mayflies and Midges of New-York (N. Y. *St. Mus.*, Bull. 86, 1905).
25. NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R., YIN-CHI-HSU. — The Biology of Mayflies, with a Systematic Account of N. A. species. Ithaca, N. Y., 1935.
26. SCHOENEMUND, E. — Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. (*Tierwelt Deutschl.*, Jéna, 1930).
27. TILLYARD, R. J. — Kansas Permian Insects. — 15. The Order Plectoptera. (*Amer. Journ. Sc.*, 23, 1932).
28. — TRAVER, J. R. — A new Mayfly genus from N. Carolina. (*Can. Ent.*, MXIII, 1931).
29. ULMER, G. — Uebersicht über die Gattungen der Ephemeropteren, nebst Bemerkungen über einzelne Arten. (*Stett. ent. Ztg.*, 1920, 81).
30. — Aquatic Insects of China. — 6. Revised Key to the Genera of Ephemeroptera. (*Peking Nat. Hist. Bull.* 7, 1932-33).
31. — Eine merkwürdige Ephemeriden — Nymphe aus der Wolga. (*Ab. Biol. Wolga-Station*, 1934, VII, 3).
31. — Bemerkungen über die seit 1920 neu aufgestellten Gattungen der Ephemeropteren. (*Stett. ent. Ztg.*, 1932, 93).

(Laboratoire de Recherches hydrobiologiques).