Contribution à l'étude des Ephéméroptères

IX. — Le Groupe Siphlonuridien

PAR

J. A. LESTAGE

SOMMAIRE

Introduction 78
I. — *Le phylum Siphlonuridien.* 80
1. Les adultes 80
2. Les larves 88
II. — *Composition du phylum* 92
III. — *Géonémie du phylum* 97
IV. — *Etude des genres Siphlonuridiens* 101
1. Les adultes 101
2. Les larves 106
a) Groupe à 7 paires de branchies abdominales, lamelliformes, latérales, et toutes simples 106
b) Groupe à 7 paires de branchies abdominales, lamelliformes, latérales, mais plus ou moins compliquées de duplicature. 117
c) Groupe à 7 paires de branchies abdominales, lamelliformes, latérales, mais compliquées de houppes trachéennes secondaires, et apparition de branchies auxiliaires extra-abdominales. 120
d) Groupe à 7 paires de branchies abdominales, remontées secondairement sur le dos, mais encore simples 123
e) Groupe à 7 paires de branchies abdominales, dorsales, et compliquées de houppes trachéennes. 127
f) Groupe ayant perdu en partie les branchies abdominales 128
g) Groupe ne possédant plus aucune branchie abdominale 129
V. — *Genres à larve encore inconnue* 130
VI. — *L'évolution branchiale chez les Siphonuridiens.* 132
Conclusions 135

NOTA. — Le présent travail aurait clarté plus grande s'il s'y trouvait davantage des figures démonstratives. Je m'excuse de ne pouvoir les donner. Je remercie sincèrement le Dr ULMER et M. TRAVER, qui ont bien voulu me communiquer de précieux travaux que je ne possédais pas, et M. le Professeur LAMEERE, qui m'a très généreusement prêté toute une série de clichés ayant servi à illustrer son *Précis de Zoologie.*

* * *

INTRODUCTION

J'ai dit souvent que le critère larvaire devait être utilisé pour la différenciation d'un type complet chez les Ephéméroptères. Ceci est tantôt admis, tantôt critiqué.

Il est arrivé, et il arrive encore, qu'un adulte nouveau rentre assez difficilement dans le vieux cadre générique ; on se trouve alors dans l'obligation de l'élargir ou de le modifier pour ne pas recréer un chaos tel que celui que EATON eût à débrouiller, et que certaine " faune " récente a malheureusement rétabli.

Il arrive aussi que la découverte de la larve vienne confirmer le diagnostic, ou compliquer les choses.

Mais il arrive encore que des types larvaires soient à ce point aberrants et énigmatiques que les spécialistes eux-mêmes sont embarrassés pour les déchiffrer, malgré le secours que l'on espère trouver dans les linéaments d'une prénervation ébauchée dans les ptérothèques. Le fait s'est encore avéré récemment par des découvertes faites en Amérique du Sud (1) et dans l'U. R. S. S. notamment (2).

Autre chose encore. Du fait que c'est l'Europe qui a créé l'Ephéméroptérologie, ce sont, pour ainsi dire, *ses* composantes fauniques qui forment l'étalonnement sur lequel on disserte au sujet du type, génotype, biotype, représentatif du groupe ; et, parce qu'il a priorité descriptive, on veut y voir la forme nodale d'où les autres sont dérivées.

Je me demande s'il en serait de même si cette science était née ailleurs, si elle était l'apanage de pays que nous appelons exotiques, et où vivent des formes qui sont à l'opposé des nôtres ?

Ainsi se présentent actuellement différents problèmes : celui du complexe Ephémérellidien, sur lequel s'exerce la sagacité de maints chercheurs d'Outre-Atlantique ; celui de *Baetisca*, qui paraît ignoré dans le pays de cet animal, mais qui soulève chez nous une question de grand intérêt (3) ; celui de *Prosopistoma*, cette énigme zoologique (4) au sujet de laquelle on lira d'intéressantes notes phylogé-

(1) Cfr. NEEDHAM-MURPHY, Neotropical May-flies (*Bull. 24, Lloyd Libr.*, Entom. sér. n° 4, 1924).

(2) Cfr. ULMER, *Arb. biol. Wolga Station*, VII, 3, 1924, p. 1. BEHNING, *D. E. Z.*, 1932, p. 89.

(3) Cfr. LAMEERE, Etude sur l'évolution des Ephémères (*Bull. Soc. Zool. France*, XLII, 1917, p. 74).

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

niques chez LAMEERE (1) et VAYSSIÈRE (2) et physiologiques chez HORA (3) ; celui des *Ecdyonurus* néarctiques, etc., etc.

Tout le monde parle de *Clocon*. Mais quel est le vrai type Cloéonien ? Celui qui a les 6 premières paires de lamelles branchiales doubles et la 7e simple ; ou celui qui a les paires 1 et 7 simples et les autres doubles ; ou celui qui a les paires 1 à 5 doubles et les paires 6 et 7 simples ; ou celui qui les a toutes simples ?

Le facies larvaire typique d'un groupe, même restreint, devient de plus en plus difficile à synthétiser au fur et à mesure que les recherches se font plus intenses. En beaucoup moins de temps qu'il en a fallu pour mettre PICTET et EATON aux antipodes, le fait se renouvelle aujourd'hui chaque fois qu'un chercheur local veut bien se mettre à étudier la faune de son pays : par exemple, CHOPRA et GRAVELY aux Indes, BARNARD en Afrique du Sud, TILLYARD en Nouvelle Zélande, NEEDHAM, TRAVER et autres aux U. S. A., Mc DUNNOUGH au Canada, BRODSKY et consorts en U. R. S. S., BENGTSSON en Suède, etc... ; et j'attends de bonnes choses de toute une pléiade de jeunes hydrobiologistes polonais, roumains, yougoslaves, tchéco-slovaques, etc., qui trouvent dans ce domaine à peu près neuf de quoi alimenter leur active curiosité scientifique et dont les débuts m'enchantent.

Or il nous manque encore toute la documentation de bien d'autres pays où l'Ephéméroptérologie est en déclin, ou commence seulement à se dessiner, au Nippon, par exemple, grâce à UÉNO et autres, ou bien n'existe pas du tout, comme en Amérique du Sud, où quelques explorations très accidentelles ont fait découvrir une faune Ephéméroptérienne passionnante par son archaïsme, ahurissante par ses formes extraordinaires, inédites et absolument imprévisibles quelquefois, comme nous le verrons en partie tantôt.

C'est dans tout ce complexe, ignoré de beaucoup, qu'il convient de rechercher les constituantes d'un type vrai, et de dire si, dans ce domaine, la phylogénie existe réellement ou n'est qu'un leurre de notre imagination, parce que nos bases actuelles ne reposent que sur des données incomplètes ou même fausses.

(1) LAMEERE, *op. cit. supra*, 1917, p. 74.

(2) VAYSSIÈRE, Note sur la métamorphose en subimago femelle d'une troisième larve de *Prosopistoma punctifrons* (*C. R. Acad. Sc.*, juillet 1925).

(3) HORA, Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment (*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, série B, vol. 218, p. 194).

I. — LE PHYLUM SIPHLONURIDIEN

§ 1. — Les adultes

D'où proviennent les Siphlonuridiens ?

On est d'accord pour admettre que ce groupe renferme la plus grande somme de caractères archaïques et que c'est cette aile qui est la plus primitive (fig. 3).

Partant de ce principe, TILLYARD (1) a pris une des composantes Siphlonuridiennes pour tenter de rattacher les formes du présent à celles du passé (fig. 1, 2, 9 et 10).

L'argument principal repose sur l'absence de secteurs intercalaires dans le champ cubital, et, de ce fait, on pourrait raccorder les Euplec-

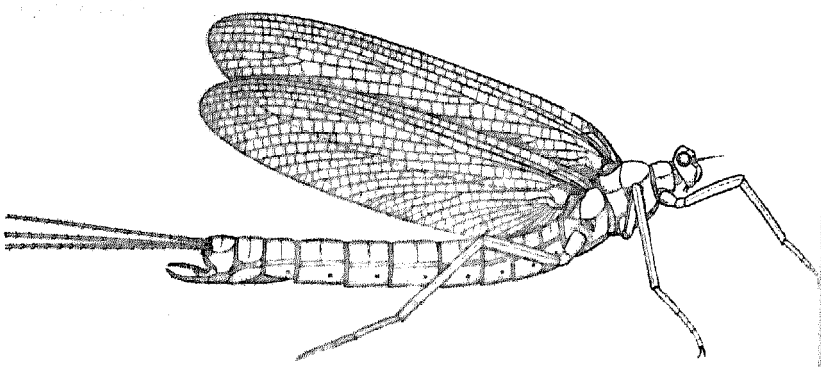


Fig. 1. — Reconstitution d'un ancêtre Ephéméroptéroïden du Permien inférieur : *Protereisma permianum* ♂ (Permoplectoptère).
(D'après TILLYARD. — Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

toptères, qui datent du Tertiaire, aux Mésoplectoptères, d'origine Jurassique, par les *Paedephemera*, auxquels on reconnaît une conformation analogue (2).

Si c'est là le test qui doit nous faire comprendre l'évolution plectoptérienne, comment se fait-il que l'on conserve encore une division taxonomique reposant sur un concept aussi erroné que de prendre comme types capitaux des formes aussi évoluées que les *Heptagenia* ou *Baetis* pour grouper un " complexe " d'*Heptagenioidea* ou de *Baetidae*, suivant la classification plus ou moins générale que l'on suit ?

(1) TILLYARD, Kansas Permian Insects. — XV. The Order Plectoptera (*Amer. Journ. Sc.*, XXIII, 1932).

(2) LAMEERE, *Précis de Zoologie*, IV, 2, 1934, p. 200. Trop d'éléments nous font encore défaut pour jeter les bases définitives de cette descendance.

Il importe assez peu que les divisions secondaires soient des sous-familles, tribus, sous-tribus ; mais je pense que nos descendants, mieux outillés, n'admettront plus la trilogie actuelle, et les arguments commencent à se faire plus nombreux et plus positifs.

N'a-t-on pas découvert d'incontestables larves de Potamanthidiens (1) qui ont absolument la même apophyse mandibulaire que les

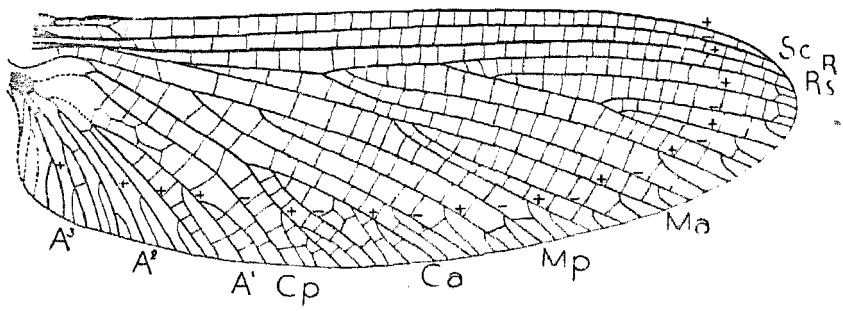


Fig. 2. — Aile antérieure du même *Protereisma permianum*.
Comparer cette nervation avec celle de Siphlonuridiens récents, fig. 3 et 5.
(D'après TILLYARD. — Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

autres types supposés plus évolués du phylum dit des *Ephemeroidea* ? Et d'authentiques Leptophlébiidiens qui montrent aussi ce caractère, et indiquent comment il a pu se former définitivement chez les premiers ?

Il y a mieux encore ! Ne connaît-on pas une forme qui est Coenidienne absolument par sa larve, mais dont l'aile antérieure est non moins absolument Ephéméroïdienne par la courbure des nervures qui synthétise ce phylum, et qui possède une aile inférieure bien développée et bien nervulée ? Au point que, ici, on pourrait se demander si c'est la larve qui servira de critère fondamental, ou bien l'adulte ? J'y reviendrai dans une autre étude.

Il est possible que des données taxonomiques basées sur la phylogénie fassent sourire les trop respectueux d'une classification reçue, dont la valeur ne découle pourtant ni de sa priorité, ni de son archaïsme, ni de l'autorité de son créateur. Il se fera, ici, exactement ce qui se fait ailleurs, un tassement.

* * *

(1) LESTAGE, Le groupe Potamanthidien (*Mém. Soc. Ent. Belg.*, XXIII, 1930, p. 73-146).

Il est donc admis que c'est le groupe Siphlonuridien (peut-être changera-t-on le nom plus tard) qui est à la base du rameau des Plectoptères actuels, et cette affirmation repose en premier lieu sur les caractères que nous montre l'aile avec sa nervation permoplectoptéromorphe (fig. 2, 3 et 5). Mais faut-il en écarter maints traits de la morphologie des larves ? Celle-ci doit-elle être *toute entière* attribuée aux exigences adaptatives ou écologiques ? Ne conserve-t-elle pas aussi un peu de l'héritage des formes disparues, dont le facies est particulièrement évoqué par celui des types actuels non spécialisés ?

C'est donc l'étude de ce groupe qui doit être inscrite en tête, et celle des autres ne prendra son entière valeur que pour autant que l'on arrivera à définir ce qu'ils ont d'original ou de commun, de palingénétique ou de cénogénétique.

* * *

L'école européenne place les Siphlonuridiens dans le sous-ordre des *Heptagenioidea* qui renferme toutes les formes ayant 5 articles libres aux tarses postérieurs, et dont la cubitale postérieure des ailes antérieures ne forme pas à sa naissance une brusque courbure en arrière (fig. 3) ; elle partage ce caractère avec le sous-ordre des *Baetoidea*. Les Siphlonuridiens sont placés entre les *Baetiscidae* et les *Ametropodidae*.

L'école américaine offre quelques variantes.

Dans un récent catalogue (1), Mc Dunnough les colloque dans la famille des *Baetidae*, et aussi entre *Baetisca* et *Metretopus* qui est un Amétropodidien.

Needham, qui admet un ordre des *Ephemerida*, les classe dans son unique famille des *Ephemeridae*, sous-famille des *Baetinae*, mais laquelle forme un complexe, ou plutôt une " salade " dont je me refuse à croire que Needham puisse être l'auteur responsable (2).

Je pense qu'il y a mieux dans le *Guide to the freshwater Biology* (3) que je ne connais pas.

En 1932, Traver déclare (4) qu'il aime mieux adopter les trois sous-familles de Needham (*Ephemerinae*, *Heptageniinae* et *Baetinae*) que la classification d'Ulmer.

(1) Crudele, N. The Entomological Record for 1924 (*Fifty-fifth annual Rep. Ent. Soc. Ontario*, 1924, p. 16).

(2) A List of Insects of New-York (*Mem. 101 Cornell. Univ. Agric. experim. Stat*, 1926, p. 44.

(3) Needham et Needham, 1927.

(4) Traver, Mayflies of North Carolina (*Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 47, n° 1, 1932, p. 90).

Mais je ne lui reprocherai pas l'incomplet de son " Key " (comme plusieurs auteurs l'ont fait pour le mien de 1917), puisque TRAVER n'envisage qu'une faune restreinte, comme c'était aussi mon cas. Le complexe Siphlonuridien d'ULMER rentre dans ses *Baetinae*. L'Amérique ne veut pas suivre l'Europe et oppose toujours ses Baétinés aux Heptagénioidiens.

TILLYARD, ne traitant que des espèces néo-zélandaises, ne saurait être invoqué pour une classification intégrale (1).

Voici sa définition du type Siphlonuridien :

" Forewing with tornus well developed at from two-fifths to nearly one-half the wing-length from base, the nearly straight Cu^1 inding up just beyond it, and having a descending series of pectinate branches ; Cu^2 curved concavely to Cu^1. Larvae either active, free-swimming and carnivorous, or torpid, clingind to rocks in fast running streams. " C'est une définition locale.

HANDLIRSCH (2), qui admet un ordre des *Ephemerida*, avec la seule famille des *Ephemeridae*, place les *Siphlurinae* en tête et les divise en 3 tribus :

1) les *Siphlurini*, avec *Ameletus*, *Chirotonetes*, *Siphlurus*, " und andere " ;

2) les *Ametropodini*, avec *Ametropus* et *Metretopus* ;

3) les *Ecdyurini*, avec *Heptagenia*, *Epeorus*, *Rhitrogena*, *Ecdyurus*, " und andere ".

Je ne crois pas que cette classification résulte des recherches personnelles du savant entomologiste, qui avoue que " la systématique et la phylogénie des formes récentes sont " schwierig " ; je pense qu'elle est inspirée des anciennes idées de LAMEERE, qui, dans un travail de 1917, a recherché précisément, le premier, les relations des Ephémères actuels avec les formes ancestrales (3). L'auteur se basant surtout sur les larves, j'en parlerai plus longuement plus loin.

Je noterai cependant, ici, l'idée directrice, je crois, de cette étude de mon savant collègue.

LAMEERE fait remarquer : a) que les trois grandes divisions éatoniennes, basées sur " l'écartement ou le rapprochement des racines de la cubitale postérieure et des deux premières anales à la base de l'aile

(1) TILLYARD, Insects of Australia and New Zealand, 1926.

(2) HANDLIRSCH, in KÜKENTHAL, *Handl. d. Zool.*, 1926, 1930.

(3) LAMEERE, *op. cit.*, 1917, p. 53.

antérieure, ne reposent que sur une particularité insignifiante que l'on peut croire polygénétique " ;

b) qu'il est exact que, dans chacune des sections de EATON, la nervation est très homogène ; il s'y présente bien de grandes variations de détail, mais " on aurait tort d'accorder beaucoup d'importance à ces différences.

" Ainsi, on observe presque toujours la présence de deux secteurs intercalaires dans le premier espace anal (1), sauf dans la section *Siphlurus*, et l'on pourrait voir dans ce caractère la base de la constitution de deux grands groupes, mais cette absence se constate également dans les *Ephemeridae* qui appartiennent à une section toute différente. "

Plus loin, dans les composantes de ses *Siphlurinae*, LAMEERE note que " le cercoïde disparaît fréquemment ; que, aux ailes antérieures, la 1re anale (= CuA) n'est pas courbée en arrière, ou, si elle le devient légèrement à sa base, la 3e anale (= A^1) est alors allongée.

" Les *Siphlurini* (= *Siphlurina* + *Ontocigastrina* + *Oligoneuriina*) ont une nervation des ailes supérieures qui rappelle complètement ce qui existe chez les *Paedephemeridae* du Jurassique supérieur : il n'y a pas de secteurs intercalaires dans le premier espace anal (= cubital) qui n'est que faiblement élargi ; la 1re et la 2e anales (= CuA et CuP) naissent à peu près du même point à la base, la 1re anale (= CuA) étant séparée de la cubitale (= MP) et courbée en avant. "

Enfin, un trait typique des *Siphlurina* serait la contiguïté des yeux chez le mâle.

Quant aux deux autres grands groupes, *Heptageniinae* et *Leptophlebiinae* : 1) ils dériveraient aussi des *Siphlurina* ; 2) ou bien les seconds + les *Ephemerinae* auraient eu un ancêtre commun ; 3) ou bien leur origine serait indépendante.

En 1930, PHILIPPS a donné une monographie des espèces de la Nouvelle Zélande (2). Son " key " s'inspire de HUDSON et de TILLYARD. Le voici :

A. Ailes I avec tornus situé du 1/3 au 2/5 de la base de l'aile ; Cu^1 aboutit juste après le tornus et a un parcours sigmoïdal . . . . . *Ephemeridae.*

(1) Maintenant " champ cubital ". La nouvelle notation sera indiquée plus bas entre parenthèses.

(2) PHILLIPS, Revision of New Zeeland Ephemeroptera (*Trans. N. Z. Institut.* 61, 1931, p. 277). Il adopte la notation de TILLYARD.

B. Ailes I avec tornus situé au 2/5 ou presque à la 1/2 de la base de l'aile ; Cu^1 est subdroite et aboutit juste après le tornus, et, de cette nervure, nait une série pectiniforme de rameaux ; Cu^2 est courbée en opposition concave avec Cu^1 . . . *Siphlonuridae.*

C. Ailes I avec tornus situé pas plus qu'au 1/4 de la base de l'aile ; Cu^2 est sigmoïde et aboutit juste avant le tornus *Leptophlebiidae.*

En 1934, LAMEERE a abandonné définitivement les classifications existantes (1). Les formes actuelles rentrent dans la catégorie des Euplectoptères qui n'ont que deux familles : les EPHÉMÉRIDÉS et les PROSOPISTOMATIDÉS. La première comprend, à titre de sous-familles, toutes les anciennes familles, sauf *Baetisca* et *Prosopistoma* qui composent la deuxième famille.

Les Siphlonurines ont presque toujours 5 articles libres à tous les tarses ; les yeux du mâle sont un peu écartés ou contigus, et faiblement ascalaphoïdes ; le cercode est souvent absent. L'espace intercubital des ailes antérieures n'a pas de secteurs intercalaires, et la cubitale antérieure (CUA) n'est pas courbée en arrière à sa base ; CUA et CUP naissent à peu près au même point de la base ; CUA est courbée en avant et séparée de la base de M.

* * *

Tout le monde est d'accord pour ne plus confondre dans le stock des *Siphlonuridae* les *Baetiscidae* et les *Ametropodidae* ; mais tous ont en commun le pentamérisme des tarses postérieurs. C'est là un caractère archaïque, et la classification l'utilise. Est-ce justifié ?

LAMEERE ne le pensait pas en 1917, et il estimait que toute division basée sur ce caractère produirait un " résultat déplorable " et " briserait de réelles affinités ". Pentamérisme et tétramérisme ont pu " apparaître par convergence dans divers groupes " ; mais les " Ephémères ayant les 5 articles des tarses bien distincts sont primitives par rapport à leurs congénères. " C'est le cas pour les Siphlonuridiens.

Mais, ici, l'aile a aussi un modelé très spécial (fig. 3, 5). Sa dilatation s'est faite au terminus marginal de CUA, et non à celui de CUP comme chez les *Ametropodidae*, ou au milieu du champ cubital comme chez les *Ecdyonuridae*, ou près de la base de l'aile comme chez les *Leptophlebiidae*.

Il n'y a, dans ce champ cubital, aucune intercalaire, alors qu'il y en a deux chez les *Ametropodidae*, et quatre chez les *Ecdyonuridae* ;

(1) LAMEERE, *Précis de Zoologie*, IV, 2, 1934, p. 201.

mais, de CuA, naissent des secteurs à comportement polymorphe : tantôt droits ou sigmoïdes ; tantôt simples, bifurqués ou anastomosés ; tantôt rares ou plus abondants ; tantôt rapprochés ou séparés l'un de l'autre par de menues intercalaires isolées ou confluentes, et alors ce champ cubital ne ressemble plus guère à celui que l'on veut typique, bien qu'on y décèle encore quelque chose de la facture primitive (cas

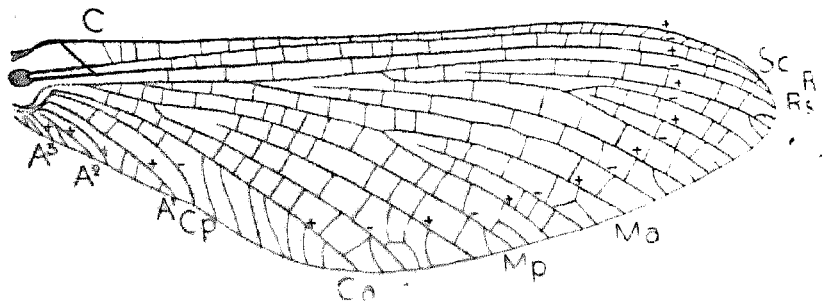


Fig. 3. — Aile antérieure du Siphlonuridien *Ameletus ornatus* ETN., type primitif. (D'après TILLYARD. — Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

de *Dictyosiphlon* surtout). Le maximum de l'évolution de cette partie de la nervation se manifeste chez une forme vosgienne placée parmi les *Ameletus* (*Ameletus Hessei* FIZ.) : il n'y a plus trace des secteurs de la cubitale antérieure ; on y voit, au contraire, une paire d'intercalaires qui fait songer malgré soi à ce que montrent les Leptophlébiidiens.

Le parallélisme de CuP et de A¹ chez les Siphlonuridiens est partout total, mais que de différences dans leur comportement (fig. 3 et 5) ! Tantôt ces nervures sont nettement rectilignes, tantôt elles forment une courbure qui est plus ou moins brusque; d'où il ressort que la grandeur distale du champ cubital est assez variable, et nous y trouvons cette forme en "jambon" qui, suivant KLAPALEK, serait l'apanage des Leptophlébiidiens.

On peut aussi faire remarquer la différence de la terminaison distale de CuP et de A¹ : tantôt il y a parallélisme jusqu'à la marge, et tantôt la première aboutit tout contre la seconde, et sa courbure en est augmentée considérablement.

Ces diverses formations passent inaperçues. Peut-être pourrait-on y apporter quelque attention, car l'une est primitive et l'autre secondaire.

Ce que l'on appelle le ptérostigma (Pt) chez ces Ptilotes offre aussi des variantes dans l'anastomose des nervules qui s'y trouvent ; cette anastomose va jusqu'à former deux séries de cellules superposées.

La nervation est complète, sauf peut-être chez *Oniscigaster*, qui semble avoir perdu R^3, et qui devra donc, de ce fait, être mis à l'écart des autres composantes du groupe.

L'aile postérieure n'a guère été étudiée que par Mc DUNNOUGH (1) quand il tenta de trouver une meilleure (ou plus facile) différenciation générique que celle donnée par NEEDHAM (2) et qui était basée sur la présence ou l'absence du cercode, sur le nombre des articles des forcipules (3 ou 4), sur la forme (entière ou bifide) de la lame du Xe sternite abdominal.

Il fit remarquer que la médiane postérieure était simple chez *Siphloplecton*, fourchue chez *Siphlonurus* et *Isonychia*, et plus longuement chez le premier que chez le second. L'argumentation a perdu de sa valeur s'il est définitivement reconnu que *Siphloplecton* n'est qu'un Ecdyonuridien. On pourrait cependant reprendre cet argument pour définir le type fondamental de MP; il y a, en effet, assez bien de variantes, par exemple chez *Ameletus ornatus* et chez *Tasmanophlebia lacustris*, pour ne citer que ces deux cas.

Il y a aussi le champ cubito-anal qui montre des différences extraordinaires.

Je laisse de côté les pattes et les ongles, dont la longueur variable chez les articles des premières, et le dimorphisme ou l'homomorphisme chez les seconds, sont secondaires.

Secondaires aussi sont la présence, l'avortement ou la disparition du cercode, sa vestiture et celle des cerques, le nombre des articles des forcipules, la forme de la lame sternale du 10e segment.

Tout cela s'enchevêtre plus ou moins.

On a fait intervenir les yeux, qui seraient contigus chez le mâle. L'œil le plus primitif, pour LAMEERE, serait celui d'*Isonychia* (*ignota*), un Siphlonuridien, car "il n'est que faiblement ascalaphoïde, ne montrant qu'un léger sillon. La région diurne n'y diffère de la région nocturne que par l'agrandissement des ommatidies qui sont plus longues et en même temps plus larges " (3).

ZIMMER, qui avait étudié l'œil de quelques espèces, était d'un avis opposé; mais LAMEERE estime qu'il s'est en partie trompé sur la filiation des types observés (4).

(1) Mc DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1923, p. 46.
(2) NEEDHAM, *Bull. 86, N. Y. St. Mus.*, 25, 1905.
(3) LAMEERE, *op. cit.*, 1917, p. 54.
(4) ZIMMER, Die Facettenaugen der Ephemeriden (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXIII, 1898).

Je signale ce chapitre à refaire, et plein d'intérêt, aux jeunes que le choix d'un sujet embarrasse. Les recherches d'un TILLYARD, chez les Odonatoptères, peuvent leur servir de modèle, et le beau travail de M. et R. CODREANU (1) montre ce que l'on peut tirer d'intéressant d'une simple observation faite en passant (2).

* * *

§ 2. — Les Larves

Nous abordons un domaine beaucoup moins connu.

Je commence par laisser de côté mon travail de 1917 (3), qui n'a plus grande valeur aujourd'hui ; il reflète simplement la conception des groupes à cette époque déjà lointaine, et j'y traitais uniquement des espèces paléarctiques. Certains l'ont oublié.

Le travail le plus récent qui ait généralisé les composantes du type larvaire Siphonuridien est de PHILLIPS (4). En voici la traduction :

" Larve nageuse. Corps généralement cylindrique, yeux généralement latéraux. Mandibules courtes, non saillantes en avant de la tête. Sept paires de branchies simples insérées dorsalement ou latéralement. Pattes courtes. Ongles rarement dentés en dessous. Soies caudales tantôt fortement frangées tout le long, et alors les cerques et le cercode sont subégaux, mais plus courts que le corps ; tantôt pourvues seulement de courts poils, et alors les cerques sont aussi longs que le corps et le cercode est très court. "

LAMEERE, dans le très intéressant et très suggestif travail que j'ai signalé tantôt (5) à propos des adultes, s'était plus longuement occupé des larves.

Sa sous-famille des *Siphlurinae* renfermait toutes les formes à larves nageuses possédant des branchies trachéennes élargies en feuilles simples ou légèrement compliquées, mais jamais divisées en 2 lamelles

(1) CODREANU, M. et R. Etude de plusieurs cas de mosaïque sexuelle chez une Ephémère (*Baetis rhodani*). (*Bull. biol. France Belgique*, LXV, 4, 1931).

(2) LESTAGE. Deux cas de tératologie : chez une larve de *Perla abdominalis* et chez une femelle adulte de *Baetis rhodani* (*Ann. Biol. lac.*, XI, 1922, p. 86).

(3) LESTAGE. Les larves des Ephémères paléarctiques (*Ann. Biol. lac.*, VIII, 1917 et IX, 1919). Un résumé a paru dans les *Larves aquatiques des Insectes d'Europe*, I, 1921.

(4) PHILLIPS, J. S., A revision of New Zealand Ephemeroptera (*Trans. N. Z. Instit.*, 61, 1930, p. 292) ; et Studies of New Zealand Mayfly nymphs (*Trans. Ent. Soc. London*, LXXIX, 1931, p. 413).

(5) LAMEERE, *op. cit.* (1917), p. 61.

sur le plan transversal, et toujours bien développées sur le 1er segment abdominal.

Cette sous-famille renfermait deux tribus :

A. — Les *Siphlurini*, qui ont des larves microphages, sauf dans le genre *Oniscigaster*, pourvues de mandibules normales ayant la lacinia mobilis, de glosses aussi développées que les paraglosses, de palpes labiaux et maxillaires de 3 articles.

B. — Les *Baetini* (que je laisse de côté).

A leur tour, les *Siphlurini* comprennent 3 sous-tribus :

1) Les *Siphlurina*, ayant 7 paires de lamelles branchiales flottant librement, toutes simples et petites chez *Ameletus*, grandes et avec les 2 premières paires ayant une duplicature dorsale chez *Siphlurus*. Les mâchoires sont tronquées au bout, avec une brosse de poils ou de crins.

2) Les *Oniscigastrina*, à lamelles branchiales ayant leur insertion remontée dorsalement, disposées à plat sur le dos de l'abdomen et se recouvrant mutuellement ; la 7e paire a disparu ; les 2e et 6e ont au côté interne une expansion lichéniforme... Les mâchoires sont moins poilues, plus fortement dentées, et dénotent un régime carnassier.

3) Les *Oligoneuriina*, qui renferment *Isonychia* et la section dont *Oligoneuria* est le type. Leurs larves se ressemblent. Malgré leurs traits originaux, ce sont, au fond, des larves de *Siphlurina*.

Cette classification, rigoriste à l'extrême, se pouvait concevoir à cette époque où les matériaux utilisables étaient encore fort pauvres, où la documentation ayant une portée quelque peu générale était réduite à PICTET, VAYSSIÈRE, EATON, NEEDHAM, où les moyens de travail étaient fort limités.

En 1934, LAMEERE (1), ainsi que nous l'avons vu précédemment, a modifié sa conception de 1917, sauf que les Oligoneuriidiens font encore partie de ses Siphlonurines.

La larve est du type nageur, possède toujours des branchies bien développées sur le premier segment abdominal, et très rarement des branchies bifides. La mandibule a, en général, un appendice mobile, et les palpes mandibulaires et labiaux sont presque toujours de 3 articles. L'abdomen offre généralement des ailettes latérales.

Nous allons voir par les notes suivantes, qui n'ont pas d'autre but que de donner une idée d'ensemble de ce groupe archaïque, que le facies Siphlonuridien est un peu plus complexe.

* * *

(1) LAMEERE, *Précis de Zoologie*, IV, 2, 1934, p. 202.

Au modelé normal du corps cylindrique, qui suppose une tête verticale et des yeux latéraux, viennent faire violent contraste le corps déprimé, la tête plate et les yeux dorsaux de certains types. C'est *Ameletopsis*, par exemple, qui forme surtout cette antithèse Ecdyonuridienne dans le phylum Siphlonuridien.

Des larves possèdent sur les tergites abdominaux les saillies spinoïdes des *Ephemerella* et de certains *Baetis*.

Les apophyses aliformes des pleures abdominales ont tous les degrés de développement, jusqu'à leur disparition totale.

Le cercode peut être présent, et plus long, aussi long ou plus court que les cerques, ou bien microscopique, ou bien absent ; la vestiture de ces appendices est variable, et les cerques peuvent même avoir une belle frange *bilatérale*.

Y a-t-il un type buccal typiquement Siphlonuridien ? Un type dont on puisse faire état dans les composantes fondamentales de ce groupe ? Si nous acceptons comme base celui de *Siphlonurus* (fig. 6), nous trouvons, à côté de mandibules du type Baétidien (coalescence totale des canines), des maxilles du type Leptophlébiidien (formation du racle-plancton), et peut-être du type Oligoneuriidien.

La lacinia mobilis peut conserver son aspect flabelliforme (typique?), ou être réduite simplement à une longue épine nue, ou manquer totalement.

Les palpes peuvent perdre un article, et le second peut devenir l'appareil filtrant que nous trouvons ailleurs ; dans d'autres cas, le 2e article peut se terminer par cette apophyse interne qui forme la pince que l'on croyait bien spéciale à *Baetisca* ; le 3e peut aussi se développer, par division secondaire, en un très long appendice antenniforme que l'on ne connaissait que chez la larve chilienne dont on a voulu faire un *Metamonius* ; et ceci, plus la forme des autres pièces buccales, semble bien indiquer que nous avons affaire à un vrai Siphlonuridien voisin de l'*Ameletopsis* néo-zélandais.

On voit donc que le polymorphisme buccal peut légitimer la question que je posais tantôt, et s'il n'est pas plutôt en relation avec l'écologie de la larve; si ce n'est pas, comme disait Bogoescu (1), " la démonstration que les rapports étroits entre les conditions de fonctionnement des différents organes et leurs formes donnent naissance à ce que l'on appelle " adaptation au milieu ", et que les modifications où l'on remarque l'influence réciproque entre les organes constituent ce que l'on appelle " coaptation ".

(1) Bogoescu, C. D., Contributions à l'étude morphologique et biologique des phanères des larves des Ephémérines (*Thèse de Doctorat*, Bucarest, 1922).

Ce chapitre de l'organologie des larves des Éphéméroptères étant complètement neuf, je ne puis que regretter de voir l'étude du brillant élève de POPOVICI-BAZNOSANU — un vieil éphéméroptérologiste — publiée dans une langue si peu accessible au commun des mortels.

Du temps s'écoulera, je crois, avant que l'on sache exactement le pourquoi du modelé polymorphe non seulement des phanères si diversiformes, mais aussi des pièces qui les portent, car ce polymorphisme se rencontre chez les hôtes d'identiques biotopes, ayant même écologie, et, aussi bien l'un que l'autre, sténo- ou eurythermes, sténo- ou euryphages, sténo- ou euroxybiontes.

Mais jamais je ne croirai que la vue seule des pièces buccales puisse autoriser à conclure du régime. On s'était bien trompé avec *Prosopistoma* !

Même remarque pour les trachéo-branchies. Aux données si généralisées de jadis s'oppose aujourd'hui, chez les Siphlonuridiens, un polymorphisme branchial extraordinaire.

L'évolution (au sens large du mot, bien entendu) des lamelles nous conduit tantôt au type Oligoneuriidien (?) avec *Isonychia*, tantôt au type Ephémérellidien avec *Siphlonella*, tantôt au type Cloéonien avec *Siphlurella*, et le type Cœnidien se laisse déjà bien interpréter.

L'apparition des houppes trachéennes secondaires n'est plus l'apanage des seuls *Isonychia*, car on en retrouve chez une larve que l'on dit être un vrai *Coloburiscus*, et il y a des branchies bifides !

Et qui eût supposé, si mes vues se confirment, qu'une larve d'Ephéméroptère, surtout d'un Siphlonuridien, puisse nous montrer la perte de *toutes* ses lamelles branchiales abdominales, pour se contenter parfaitement de quelques cœcums poussés sur d'autres parties du corps fort imprévues ?

La difficulté de concrétiser nettement le type adulte Siphlonuridien se retrouve donc chez la larve, et, ici surtout, une définition " linéaire " est impossible. Elle ne peut être composée que de quelques affirmations que viennent restreindre des " parfois ", " quelquefois ", " rarement ", " généralement ", termes qui englobent ce que nous appelons des " cas spéciaux ", mais qui sont pourtant réellement " objectifs ". Et c'est dans ce complexe qu'il faut faire le tri de ce que nous pouvons croire être un souvenir d'autrefois ou une nouveauté, de ce qui vient du patrimoine héréditaire ou de ce qui vient du milieu.

Voici, en effet, le tableau complet des composantes du type larvaire Siphlonuridien (sensu stricto) actuel :

Larve nageuse ou rampante. Corps variant du cylindrique à l'aplatissement total. Yeux dorsaux ou latéraux. Mandibules courtes et non saillantes en avant de la tête. Lacinia mobilis présente, ou réduite, ou absente. Canines différenciées ou non. Palpes maxillaires et labiaux de 3 ou 2 articles, ou transformés en appendices antenniformes. Pattes longues ou courtes. Abdomen avec ou sans apophyses latérales. Cercode présent, long ou très court, pourvu de franges bilatérales ou de poils verticillés. Cerques tantôt frangés en dedans, tantôt plumeux, tantôt garnis de verticilles de poils.

Branchies abdominales au nombre de 7 ou 4 paires, ou disparues totalement ; placées latéralement ou dorsalement ; tantôt lamelliformes ou bifides ; tantôt simples ou avec une duplicature ; pourvues ou non de houppes trachéennes ; libres ou imbriquées.

Apparition sur diverses parties du corps d'autres branchies accessoires en forme de houppes ou de simples cœcums.

En un mot, toutes les formes possibles se trouvent dans le seul phylum Siphlonuridien.

II. — COMPOSITION DU GROUPE SIPHLONURIDIEN

Pour ne pas rendre cette étude trop sèche, j'indiquerai seulement les genres et les espèces qu'ils renferment, avec leur répartition geographique, mais non la bibliographie.

A. — Genre AMELETUS Etn.

Espèces paléarctiques.

1. *Ameletus Alexandrae* Brodsky. — Asie Centrale.
2. *Ameletus alpinus* Bgtn. — Sud du Cercle polaire, Suède.
3. *Ameletus camtschaticus* Ulm. — Kamtschatka.
4. *Ameletus Hessei* Fizaine. — Vosges.
5. *Ameletus inopinatus* Etn. — Norvège, Pologne, Transylvanie, Forêt-Noire, Vosges, Angleterre.
6. *Ameletus montanus* Iman. — Nippon.

Espèces néarctiques.

1. *Ameletus aequivocus* Mc D.
2. *Ameletus alticolus* Mc D.
3. *Ameletus Browni* Mc D.

4. *Ameletus celer* Mc D.
5. *Ameletus celeroides* Mc D.
6. *Ameletus Cooki* Mc D.
7. *Ameletus dissitus* Etn.
8. *Ameletus exquisitus* Etn.
9. *Ameletus lineatus* Trav.
10. *Ameletus ludens* Needh.
11. *Ameletus Neavei* Mc D.
12. *Ameletus oregonensis* Mc D.
13. *Ameletus similior* Mc D.
14. *Ameletus sparsatus* Mc D.
15. *Ameletus subnotatus* Etn.
16. *Ameletus validus* Mc D.
17. *Ameletus vancouverensis* Mc D.
18. *Ameletus velox* Dodds.
19. *Ameletus vernalis* Mc D.

Espèces néo-zélandaises.

1. *Ameletus flavitinctus* Till.
2. *Ameletus ornatus* Etn.

Espèce néotropique.

1. ? *Ameletus fuegiensis* Lest. — Terre de Feu.

Genre AMELETOPSIS Phillips.

1. *Ameletopsis perscitus* Etn. — Nouvelle-Zélande.
2. *Ameletopsis sp.* — Larve d'Australie (1).

Genre ANDROMINA Nav.

Andromina grisea Nav. — Russie.

Genre CHIMURA Nav.

Chimura ætherea Nav. — Russie.

Genre COLOBURISCUS Etn.

1. *Coloburiscus haleuticus* Etn. — Australie.
2. *Coloburiscus humeralis* Etn. — Nouvelle-Zélande.
3. ? *Coloburiscus sp.* — Espèce néarctique indéterminée (2).

(1) Phillips, *op. cit.*, 1930, p. 401, note.

(2) Eaton, *Rev. monogr.*, p. 308. Aucun *Coloburiscus* n'a encore été signalé par les auteurs américains.

Genre DIPTEROMIMUS Mc L.

Dipteromimus tipuliformis Mc L. — Nippon.

Genre ISONYCHIA Etn.

Espèce paléarctique (1).

Isonychia ignota Walk. — Russie ; Saxe ; Basse-Autriche ; Europe Occidentale, de la Hollande en Espagne.

Espèces sino-nippones.

1. *Isonychia japonica* Ulm. — Nippon, Corée, Chine.
2. *Isonychia valida* Nav. — Nippon.

Espèces indo-malaises.

1. *Isonychia formosana* Ulm. — Formose.
2. *Isonychia grandis* Ulm. — Java, Sumatra, Indes Occidentales.
3. *Isonychia sumatrana* Nav. — Sumatra.

Espèces néarctiques (Canada et U. S. A).

1. *Isonychia albomanicata* Need.
2. *Isonychia annulata* Trav.
3. *Isonychia arida* Say (2).
4. *Isonychia aurea* Trav.
5. *Isonychia bicolor* Walk.
6. *Isonychia georgiae* Mc D.
7. *Isonychia intermedia* Etn.
8. *Isonychia notata* Trav.
9. *Isonychia pacoleta* Trav.
10. *Isonychia obscura* Trav.
11. *Isonychia rufa* Mc D.
12. *Isonychia serrata* Trav.
13. *Isonychia sicca sicca* Walsh.
14. *Isonychia sicca campestris* Mc D.
15. *Isonychia sicca manca* Etn.
16. *Isonychia similis* Trav.

(1) Sont à identifier 4 espèces norvégiennes citées seulement par Esben-Petersen (*Troms. Mus. Arsh.*, 1908, 25, p. 152 ; *ibid.*, 1910, 31-32, p. 87) ; par Eaton (*Ent. Month. Mag.*, 1901, p. 253) et par Mc Lachlan (*ibid.*, 1899, p. 30).

(2) Le P. Navas a mentionné du Nippon une ♀ de cette espèce (*Rev. R. Acad. C. N. Madrid*, XVIII, p. 159). C'est sans doute une erreur.

Genre METAMONIUS Etn.

Metamonius anceps Etn. — Chili.

Genre ONISCIGASTER Etn.

1. *Oniscigaster distans* Etn. — Nouvelle Zélande.
2. *Oniscigaster intermedius* Etn. — Nouvelle Zélande.
3. *Oniscigaster Wakefieldi* Mc L. — Nouvelle Zélande.

Genre PARAMELETUS Bgtn.

Espèces paléarctiques.

1. *Parameletus chelifer* Bgtn. — Oural polaire, Finlande, Suède, Norvège.
2. *Parameletus minor* Bgtn. — Cercle polaire, Suède, Norvège.

Espèces néarctiques.

1. *Parameletus craesus* Mc D.
2. *Parameletus midas* Mc D.

Genre SIPHLONISCA Needh.

Siphlonisca aerodromia Needh. — Amérique du Nord.

Genre SIPHLONURUS Etn.

Espèces paléarctiques.

1. *Siphlonurus aestivalis* Etn. — Asie Mineure, Carinthie, Styrie, Autriche, Suisse, Italie du Nord, Brandebourg, Belgique, Danemark, Suède, Norvège, Oural.
2. *Siphlonurus armatus* Etn. — Suède, Silésie, Saxe, Angleterre, Irlande.
3. *Siphlonurus croaticus* Ulm. — Croatie.
4. *Siphlonurus flavidus* Pict. — Espagne (Ségovie), Portugal ?
5. *Siphlonurus lacustris* Etn. — Même géonémie que l'*aestivalis*, et Angleterre, Pyrénées françaises.
6. *Siphlonurus Zetterstedti* Bgtn. — Sud du Cercle polaire, Suède, Norvège.

Sont encore à identifier les espèces norvégiennes signalées par Eaton (*Ent. Month. Mag.*, 1901, p. 253) et par Esben-Petersen (*Troms. Mus. Arsh.*, 1908, p. 152 et 1910, p. 89), et une espèce de l'Oural polaire, par Esben-Petersen (*Mém. Acad. Sc. Pétrogr.*, 1916, p. 4).

Espèces nippones.

1. *Siphlonurus sanukensis* TAKAHASHI.
2. *Siphlonurus binotatus* ETN. (1).

Espèces néarctiques.

1. *Siphlonurus alternatus* SAY (2).
2. *Siphlonurus autumnalis* Mc D.
3. *Siphlonurus barbaroides* Mc D.
4. *Siphlonurus barbarus* Mc D.
5. *Siphlonurus berenice* Mc D. (*novangliae* Mc D.).
6. *Siphlonurus columbianus* Mc D.
7. *Siphlonurus decorus* TRAV.
8. ? *Siphlonurus femoratus* SAY (3).
9. *Siphlonurus inflatus* Mc D.
10. *Siphlonurus luridipennis* BURM.
11. *Siphlonurus marginatus* TRAV.
12. *Siphlonurus mirus* ETN.
13. *Siphlonurus occidentalis* ETN. (4).
14. *Siphlonurus phyllis* Mc D. (4).
15. *Siphlonurus quebencesis* PROV. (*triangularis* CLEM.).
16. *Siphlonurus rapidus* Mc D.
17. *Siphlonurus securifer* Mc D.
18. *Siphlonurus typicus* ETN.

Espèce néotropique.

Siphlonurus Fazi NAV. — Chili.

GENRE SIPHLOPLECTON CLEM.

Espèces néarctiques.

1. *Siphloplecton basale* WALK.
2. *Siphloplecton signatum* TRAV.
3. *Siphloplecton speciosum* TRAV.
4. *Siphloplecton interlineatum* WALSH. (*flexus* CLEM.).

(1) J'ignore sur quels caractères MATSUMURA (*6.000 Illust. Inst. Jap. Emp.*, 1931, p. 1475) avait placé dans le genre *Siphlonisca* sa *grandiosa*, qui tombe en synonymie de cette espèce.

(2) La larve est du type *Siphlurella* (cfr. BENGTSSON, *Lund. Univ. Arsskv.*, 1910, p. 10).

(3) Le vrai *femoratus* SAY est un *Ecdyonurus*; celui de EATON serait *Siphloplecton interlineatum* WALSH. (cfr. Mc DUNNOUGH, *Canad. Ent.*, 1924, p. 128, et 1925, p. 190).

(4) La larve a le type *Siphlurella*.

Genre SIPHLURELLA Bgtn.

Espèces paléarctiques.

1. *Siphlurella linnoeana* Etn. — Russie, Lithuanie, Suède, Galicie, Autriche, Hanovre, Belgique, Hollande, Angleterre.
2. *Siphlurella oblita* Bgtn. — Suède.

Espèces néarctiques.

La larve des *Siphlonurus alternatus* Say, *occidentalis* Etn., *phyllis* Mc D. sont du type de ce genre.

Genre SIPHLURISCUS Ulm.

Siphluriscus chinensis Ulm. — Chine.
Siphluriscus Davidi Nav. — Chine.

Genre TASMANOPHLEBIA Till.

Tasmanophlebia lacustris Till. — Tasmanie.

Genres encore hypothétiques comme attribution

Chiloporter Eatoni Lest. — Chili.
Murphyella Needhami Lest. — Chili.
Dictyosiphlon Molinai Nav. — Chili.
Siphlonella ventilans Needh. et Murphy. — Chili.

III. — LA GÉONÉMIE DES SIPHLONURIDIENS

J'ai tenu à donner le tableau ci-dessus pour mieux montrer la répartition du phylum en général et celle de ses diverses composantes.

On pourra se rendre compte que certaines d'entre elles semblent avoir un épicentre commun, duquel s'est fait le peuplement dans le continent angarien et le continent nord-atlantique, avec une intensité qui n'a aucun parallélisme avec celui de la Néogée, et surtout avec celui de la région éthiopienne où l'on ne connaît encore aucun Siphlonuridien. Il semble donc que le phylum ne soit pas pantropique.

On aura remarqué aussi le grand pourcentage des endémiques. Cela tient, en partie tout au moins, et plus que dans d'autres groupes, à la très spéciale écologie des larves qui a causé la limitation d'un cosmopolitisme réel dans d'autres groupes.

Peut-être faut-il attribuer uniquement à la géologie l'extraordinaire monotypisme que nous trouvons ici, résultante du morcellement du continent gondwanien.

Par contraste, il est curieux de noter l'efflorescence de certains groupes, et de suivre leur progression jusqu'aux points, tout au moins, où ils se sont maintenus, soit qu'ils y aient trouvé les mêmes conditions favorables, soit que leurs exigences soient devenues moindres.

On doit admettre qu'une larve sténotherme d'eau froide et polyoxybionte sera désavantagée, au point de vue diasporique, par rapport à une autre larve eurytherme et euryoxybionte. Le présent peut expliquer le passé et faire mieux comprendre le sporadisme actuel dû, soit à la disparition d'habitats trop exclusifs, soit à la non permanence de conditions spéciales qui nous échappent, mais qui peuvent modifier désavantageusement un milieu limnique. Ce cas est encore actuel.

On ne peut invoquer ici, comme pour les Odonatoptères, par exemple, une dissémination active et surtout une dissémination passive. Le peuplement s'est fait suivant des règles plus strictes, limitées par la spécialisation écologique. Ce que TILLYARD a si bien démontré pour les Libellules australiennes et tasmaniennes (1) ne saurait s'appliquer ici, de façon générale tout au moins, sans cela n'importe quel milieu renfermerait n'importe quel type, et l'on sait que cela n'est pas.

La liste des formes néo-zélandaises montre que cette région s'est bien individualisée, et de bonne heure. On peut en dire autant de l'Australie et de la Tasmanie, fragments gondwaniens dont on fait remonter l'isolement au Jurassique. Leur parenté est évidente ici encore.

Le peuplement néotropique me semble connu bien trop fragmentairement pour être adopté tel quel de façon définitive. Il est étrange, en effet, que le phylum Siphlonuridien n'ait laissé des traces qu'au Chili et dans la Terre de Feu. L'intéressant est que, précisément, on puisse noter des rapports à cet égard entre cette zone néogéenne et la Nouvelle-Zélande, nouvel argument en faveur d'un pont antarctique. L'*Ameletopsis* et l'*Ameletus* spécial de la Nouvelle-Zélande et de la Patagonie en sont une nouvelle preuve.

J'ai dit que la zone éthiopienne ne contenait aucun Siphlonuridien. Le récent travail de BARNARD (2) a laissé cet hiatus intact, mais peut-être n'est-ce pas définitif.

Quand un auteur veut se donner la peine de bien situer les composantes d'un genre précis, il peut fournir des données fort intéressantes.

(1) TILLYARD, Study of the Odonata of Tasmania in relation to the Bassian isthmus. (*Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 38, 1913, p. 765-778).

(2) BARNARD, K. H., South African May-flies (*Trans. Roy. South Africa*, XX, III, 1932).

Mc DUNNOUGH, par exemple, l'a démontré pour des *Isonychia* néarctiques (1) : ainsi, *intermedia* est spécial à l'Arizona ; *arida* est si rare qu'il est impossible de définir exactement son aire d'habitat ; *sicca* a une race méridionale et une autre nord-occidentale ; *bicolor* s'est répandu dans la partie orientale du Canada et des U. S. A ; *rufa* n'a été rencontré que dans la région orientale de la Great Plains, entre le Kansas et le Manitoba.

C'est là un bel exemple de sporadisme spécifique, sans que l'on puisse cependant en définir nettement les facteurs responsables ; il y a certainement, entre ces hiatus, d'autres zones offrant évidemment les mêmes caractères biotiques, et pourtant elles sont désertées. Depuis quand ? Pourquoi ? Je citerai plus loin un cas analogue chez nous.

Examinons maintenant les représentants de ce phylum ayant une grande dispersion. L'examen montre qu'ils ont suivi une route très uniforme, dont les jalons sont encore indiqués par les habitats occupés par les formes qui s'y sont maintenues.

On peut admettre comme espèces autochtones en Europe celles dont la présence est attestée par des restes fossiles, celles qui ont une répartition circumpolaire et dont les proches parents vivent encore dans l'Amérique du Nord, et celles, enfin, qui se rencontrent en Angleterre.

A la période de la mer à *Yoldia* et du lac à *Ancylus*, qui suivit la période glaciaire, le Rhin se jetait près de l'actuel Dogger Bank, et, parmi ses multiples affluents, la Tamise était le plus septentrional sur la rive gauche. Quatre Siphlonuridiens y sont arrivés, du moins sont-ce les seuls que nous trouvions encore en Angleterre : l'*Ameletus inopinatus*, qui a subsisté aussi en Norvège, Pologne, Transylvanie, Forêt Noire et Vosges ; le *Siphlonurus armatus*, dont on connaît des îlots en Suède, Silésie et Saxe, et qui a poussé jusqu'en Irlande ; le *Siphlonurus lacustris*, venu également du Nord (Oural, Norvège, Suède, Danemark) et descendu, d'un côté, en Styrie, Carinthie, Italie du Nord, Savoie et Pyrénées, d'un autre côté, jusqu'en Asie Mineure ; il a aussi poussé jusqu'en Irlande ; enfin *Siphlurella linnoeana*, forme nordique beaucoup moins répandue que la précédente.

De cette avance, nous avons conservé en Belgique trois traces : *Siphlonurus lacustris*, *Siphlonurus aestivalis* qui n'a pas poussé plus loin, et *Siphlurella linnoeana* ; mais tous ont une dispersion sporadique et très localisée (2). Ainsi, récemment, j'ai trouvé dans un

(1) Mc DUNNOUGH, The Genus Isonychia. (*Can. Ent.*, 1931, p. 157).
(2) DE SÉLYS n'en connaissait aucun.

ruisselet artificiel des milliers de larves d'un *Siphlonurus* ; un ruisseau naturel, le " ry de Freux ", distant d'à peine 50 m., n'en contenait aucune !

J'ai cité des Pyrénées françaises le *Siphlonurus lacustris* que DESPAX y a découvert (1). C'est là sa limite Sud, car il n'existe pas en Espagne où il est remplacé par le *S. flavidus* ; c'est le seul qui s'y trouve, et l'on n'en connaît qu'une unique station, celle de San Ildefonso (Segovia) (2) ; peut-être a-t-il poussé jusqu'au Portugal, car EATON, dans un P. P. à sa monographie (p. 321), rapportait à cette espèce des larves trouvées en abondance dans un ruisseau portugais, près de " Saó Barnabe in Algarve ". Mais ce *flavidus*, à son tour, n'a pas été plus loin, car ni lui, ni aucun autre Siphlonuridien ne sont connus dans le bassin méditerranéen.

Toutes ces données zoogéographiques sont évidemment trop fragmentaires encore pour avoir une valeur apodictique. Mais, de l'ensemble, il se dégage cependant le fait que le phylum Siphlonuridien est un élément nordique dont les glaciations ont scindé l'aire de dispersion, et c'est dans cette zone qu'il faut s'attendre à en trouver davantage (3). Plus loin ne se rencontrent que des formes favorisées par une eurythermie qui leur permit de subsister là où d'autres disparurent, soit dans leur avance, soit dans leur recul, lors du bouleversement des pays holarctiques et de la constitution, avec maintes oscillations, du climat actuel.

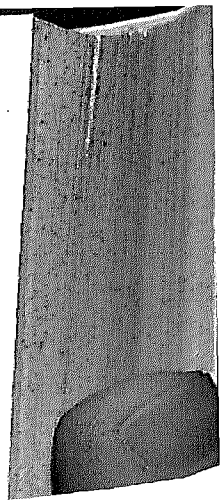
Cet avantage ne se perpétua, il est vrai, ici ou là, qu'aussi longtemps qu'une cénobiose antagoniste n'apparût pas. Nous le savons pour *Oniscigaster*, par exemple, qui prospéra en Nouvelle-Zélande jusqu'à l'introduction de la Truite par l'Homme. Aujourd'hui, son dernier asile disparaît.

Il en fut de même pour d'autres, quand le facies plus ou moins lénitique de leurs biotopes fut modifié. Les formes nageuses et phytobiontes furent handicapées dans les milieux devenus torrenticoles et aphytiques, où d'autres, mieux adaptées à la vie pétricole, prirent leur place. De nos jours encore, toute modification biotopique par un curage à blanc provoque la mort d'une station.

(1) DESPAX, *Bull. Soc. Ent. France*, 1927, p. 152.

(2) Le P. NAVAS n'a, je pense, pas retrouvé ailleurs ce *flavidus*, car son catalogue de 1925 (*Congr. Coimbra*) l'indique seulement de cette localité d'où MEYER-DÜR en rapporta la femelle que mentionne EATON.

(3) Les explorations récentes le montrent nettement.



Il y a aussi, peut-être, le facteur temps à considérer, et il est de valeur ici. On sait la brièveté de la vie des adultes, brièveté qui est sous la dépendance, il est vrai, de l'expulsion des produits génitaux, mais qui ne permet pas une dissémination comparable à celle d'autres Ptilotes.

TILLYARD suppose que les Siphlonuridiens sont avantagés sous ce rapport, et que les formes néo-zélandaises tout au moins ont une longévité bravant la loi habituelle (1). Ce chapitre de la biologie éphéméroptérienne est encore trop inconnu pour permettre des conclusions semblables. Il n'en reste pas moins vrai que les Ephéméroptères sont des organismes pour lesquels une dissémination passive ou active n'est pas envisagée. Aussi peut-on considérer les Siphlonuridiens comme des reliques glaciaires, précisément parce que leurs exigences les ont empêchés de devenir des sténothermes cosmopolites, et croire que le milieu qu'ils peuplent aujourd'hui est celui qu'ils occupent depuis les temps historiques.

C'était aussi l'avis de ESBEN-PETERSEN (2) qui considérait comme tel le *Siphlonurus lacustris*, avec les *Rhitrogena Haarupi* et *Ussingi* à ce moment (1914) endémiques danois.

Le seul point douteux, mais dont la solution n'est guère facile, serait de savoir si les formes à riche peuplement se trouvent encore dans leur centre diasporique, ou bien dans une zone à conditions optima. Contentons-nous de noter le fait.

IV. — ÉTUDE DES GENRES SIPHLONURIDIENS

§ 1. — **Les adultes**

Si l'on est pleinement d'accord pour reconnaître à ce groupe la plus grande somme de traits archaïques, c'est en se basant sur l'adulte, et c'est l'aile et sa nervation qui servent de critères fondamentaux.

Aussi qu'il me soit permis de dire, en passant, qu'il serait bon que chaque description d'un type nouveau fût faite comparativement à un autre dont l'iconographie alaire a été donnée, ou bien qu'un dessin scrupuleux l'accompagnât. Ce serait charité, de la part de ceux qui

(1) TILLYARD, Kansas Permian Insects. XV. The Order Plectoptera (*Ann. Journ. Sc.*, XXIII, 1932, p. 115). Il en tire la conclusion que la vie de ces Ptilotes était plus longue au Permien. Pure hypothèse évidemment.

(2) ESBEN-PETERSEN, Eine reliktfauna der kalten Bäche und Flüsse der Landrückens der mittleren Jütland. (*Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.*, Biol. Suppl., VI, 1914, p. 1-9).

en sont capables pécuniairement ou qui ont le don de savoir dessiner, pour ceux qui regardent plus loin que la " coloration ".

* * *

De tous les genres que j'ai mentionnés tantôt, aucun n'offre sous le rapport de l'aile quelque chose de transcendant, si ce n'est :

a) Le genre néarctique *Siphlonuroides* (= ? *Parameletus*), qui aurait perdu la médiane postérieure à l'aile postérieure ;

b) Le genre néo-zélandais *Oniscigaster*, dont l'aile antérieure a perdu R^3.

c) Le genre nippon *Dipteromimus*, auquel MATSUMURA voulut donner une réplique avec son *Dipteromimodes* (1) qu'UÉNO ne tarda pas à plonger dans les oubliettes de la synonymie (2). Il en sera question plus loin.

Pour mieux montrer cette uniformité dans le plan de l'aile Siphlonuridienne, je donnerai ci-dessous le tableau des genres, pour lequel je fais emprunt à ULMER (3), avec quelques ajoutes et retouches.

TABLEAU DES GENRES

I. Ailes II normales, à nervation non réduite.

A. Tarses III plus courts que les tibias, ou, au plus, aussi longs. Tarses I (♂) de longueur variable.

B. Ailes I à intercalaires du champ médian courtes.

C. Ailes I avec CuA et CuP isolées et parallèles à leur naissance ; Pt garni de nervules anastomosées en deux séries de cellules parallèles . . . . . **Chimura** NAV.

CC. Ailes I avec CuA + CuP fusionnées à leur naissance ; réseau du Pt irrégulier. . . . . **Andromina** NAV.

BB. Ailes I à intercalaires du champ médian très longues.

D. Ongles des tarses III, et I généralement, semblables et pointus.

E. Ailes I à champ cubital large, et à CuA pluriramifiée.

(1) MATSUMURA, *op. cit.*, p. 1474.

(2) UÉNO, Contributions to the Knowledge of Japanese Ephemeroptera (*Ann. Zool. Jap.*, XIII, 1931).

(3) ULMER, Key to the genera of Ephemerida. (*Peking Soc. N. H. Bull.* 4, 1929).

F. ♂ : tarses I à peine plus longs que les tibias, leurs ongles non dentés. Sternite X divisé en 2 lamelles bien différenciées. Articles 3 et 4 des forcipules courts, ayant les 3/4 du 2e article. ♀ : tibias I beaucoup plus grands que les fémurs. Sternite X entier. Cercode avorté ou disparu. . . . . **Isonychia** ETN.

FF. ♂ : tarses I au moins doubles des tibias, leurs ongles acuminés. ♀ : tibias I environ les 3/4 des fémurs.

G. Apophyses pleuro-abdominales très développées sur les segments 5 à 9. Sternite X (♂) entier, son bord distal avec une échancrure obtuse, mais profonde. Cercode avorté . . . . . **Siphlonisca** NEEDH.

GG. Apophyses pleuro-abdominales nulles. Sternite X (♂) en forme de lamelle quadrangulaire non échancrée, mais à bord distal saillant entre les forcipules. Cercode minuscule. . . **Parameletus** BGTN.

EE. Ailes à champ cubital étroit, et CuA à secteurs non ramifiés. ♂ : tarses I au moins doubles des tibias, ceux-ci 1 1/8 aussi longs que les fémurs ; tarses III les 3/4 des tibias. Cercode avorté . . **Metamonius** ETN.

DD. Ongles différents à tous les tarses.

H. Cercode très réduit. ♂ : tarses I subégaux aux tibias, ceux 1 5/8 à 1 3/4 aussi longs que les fémurs ; tarses III les 3/12 des tibias ; sternite X fendu jusqu'à la base : article 2 des forcipules plus court que les 3e + 4e. ♀ : tarses I les 3/8 des tibias ; sternite X nettement émarginé en arrière . . . . . **Coloburiscus** ETN.

HH. Cercode disparu. ♂ : tarses I au moins doubles des tibias, ceux-ci les 3/10 des fémurs ; tarses III subégaux aux tibias. Sternite

X en forme de large lamelle à bord distal ou subdroit, ou émarginé soit anguleusement, soit en arrondi ; article 2 des forcipules plus grand que les 3e + 4e. ♀ : tarses I aussi grands que les tibias ; sternite X obtusément triangulaire, le bord distal échancré anguleusement. . . . . **Ameletus** Etn.

HHH. Cercode rudimentaire. ♂ : tarses I 1 3/4 aussi longs que les tibias. ♀ : tarses I 1 1/5 aussi longs que les tibias. Cerques 1/2 aussi longs que le corps. Ailes (♂ ♀) à nervation transversale très dense et disposée très régulièrement. Forcipules de 3 articles . . . . . **Ameletopsis** Phill.

AA. Tarses III plus longs que les tibias ; tarses I (♂) au moins doubles des tibias.

I. Ongles tous semblables, étroits, dentés. Apophyses latéro-abdominales obsolètes ou nulles.

J. Cercode court, mais net. Sternite X (♂) divisé en deux lamelles différenciées presque jusqu'à la base. Article 2 des forcipules beaucoup plus grand que les 3e + 4e . . **Siphluriscus** Ulm.

JJ. Cercode microscopique. Sternite X (♂) entier, son bord postérieur subconvexe ou prolongé entre les forcipules ; ceux-ci de 4 ou 3 articles, les deux derniers courts, le précédent le plus grand.

K. Ailes II avec MP fourchue.

L. Tarses I 3 fois plus grands que les tibias (♂), ou 2 fois (♀) **Siphlurella** Bgtn.

LL. Tarses I 2 fois 7/11 plus grands que les tibias (♂), ou 1 1/2 fois (♀). . . . . **Siphlonurus** Etn.

KK. Ailes II avec MP simple . . . . . **Siphlonuroides** Mc D.

II. Ongles tous différents (1).

M. Cercode présent. Apophyses pleuro-abdominales très grandes sur les segments 5 à 9 (♂) ou 6 à 9

(1) Ici viendrait le genre néarctique *Siphloplecton*, quand les auteurs américains se seront mis d'accord pour savoir si c'est un Siphlonuridien ou un Ecdyonuridien.

(♀). Ailes I avec R^3 absente . . . . . .
. . . . . **Oniscigaster** Mc L.

MM. Cercode disparu. Pas d'apophyses pleuro-abdominales. Ailes I avec R^3 présente. . . . . .
. . . . . **Tasmanophlebia** Till.

II. Ailes II rudimentaires et à nervation réduite. Ailes I sans dilatation au tornus . . . . . **Dipteromimus** Mc L.

* * *

La lecture de ce tableau montre sur quels caractères sont fondés les genres Siphlonuridiens. On trouvera peut-être que c'est peu, de même que Mc Dunnough (1) l'avait avancé à propos du " key " donné en 1905 par Needham (2), le reconnaissant " not entirely satisfactory ", et " capable of misinterpretation by one unfamiliar wit the species ".

C'est juste, mais ce dernier argument manque... un peu de pertinence, car il suffirait de consulter la copieuse synonymie de pas mal d'espèces d'Outre-Atlantique pour juger de cette " misinterpretation ".

Il me semble qu'il serait plus logique de rechercher ailleurs, au moins pour les grandes divisions, en étudiant l'aile. Ainsi on trouverait deux catégories divergentes :

1) Celle renfermant les types ayant conservé une nervation complète. Ce sont tous les genre actuels, sauf *Oniscigaster*.

2) Celle renfermant seulement, aujourd'hui, ce genre *Oniscigaster*, dont l'aile I a perdu le vrai R^3.

Dans la première catégorie, il faut mettre à part le groupe *Dipteromimus* qui a une aile antérieure non élargie au tornus, et une aile inférieure remarquablement spécialisée.

Peut-être pourrait-on encore rechercher d'autres caractères différenciels dans la nervation des ailes inférieures, mais trop d'éléments nous manquent, les auteurs ayant oublié d'en parler, et ayant surtout attiré l'attention sur la coloration.

De ces rameaux, que l'on peut considérer comme capitaux, pourraient descendre les formes marquées par d'autres caractères plus secondaires, comme la morphologie onguéale, morphologie que l'on dit tantôt primaire, comme ici, et tantôt si accessoire qu'on lui refuse une valeur de base, ainsi que Traver le déclare franchement à propos des

(1) Mc Dunnough, *Can. Ent.*, 1923, p. 116.
(2) Needham, *Bull. 86, N. Y. St. Mus.*, XXV, 1905.

Heptagénainés sensu américain (1). Or, si l'on admet que le pentamérisme ou le tétramérisme des tarses est une simple particularité polygénétique, à fortiori l'admettra-t-on pour l'homomorphisme ou le dimorphisme conjugal, et aussi pour la longueur proportionnelle des segments des pattes, le nombre des segments des gonopodes, la forme de la lamelle sub- ou supragénitale, etc...

§ 2. — Les Larves

Quand, il y a 10 ans, j'ai montré *grosso modo* comment on pouvait concevoir l'évolution de l'appareil branchial Siphlonuridien, j'avais donné le tableau suivant (2) :

I. *Groupe à lamelles branchiales simples :*
- A. Lamelles présentes sur les 7 premiers segments abdominaux.
  - a) Pas de branchies auxiliaires : *Ameletus, Sparrea, Siphlonisca.*
  - b) Des branchies auxiliaires : *Isonychia.*
- B. Lamelles disparues sur le 1er segment abdominal : *Coloburiscus, Oniscigaster.*

II. *Groupe à lamelles branchiales doubles :*
- a) sur les 2 premiers segments : *Siphlonurus.*
- b) " 3 " " *Siphloplecton.*
- c) " 6 " " *Siphlurella.*

Un tel tableau était loin de représenter ce qui existe en réalité, comme nous allons le voir par l'étude des types que nous connaissons aujourd'hui.

* * *

1. — Groupe ayant les 7 paires de trachéo-branchies en forme de lamelles latérales et simples

1. — Genre AMELETUS Etn.

Ce que Needham, Bengtsson, Mc Dunnough, Uéno, Phillips, etc., nous ont dit des larves décrites en Amérique, en Suède, au Canada, au Nippon, en Nouvelle Zélande, a mieux que confirmé ce que nous savions.

(1) Traver, Heptagenine Mayflies of North America. *Journ. N. Y. Ent. Soc.*, XLI, 1933, p. 109).

(2) Lestage, *Siphlonurus lineocaeus* ou *Siphlurella linnocaena* ? (*Bull. Soc. Ent Belg.*, XI, 1924, p. 47).

S'il y a bien 7 paires de lamelles branchiales, leur conformation offre des variantes : ces lamelles sont tantôt grandes et larges, tantôt plus petites avec une trachéation tantôt assez pauvre, ou même nulle, comme chez le canadien *A. Browni* Mc D., tantôt fort riche. La membrane peut être garnie ou non d'épines ou de poils. Le renforcement externe est fort variable, et les unes peuvent être munies d'une curieuse carène chitineuse qui les renforce encore longitudinalement tout le long du milieu.

Les apophyses pleuro-abdominales sont présentes ou absentes.

Les ongles n'ont pas toujours la gracilité que BENGTSSON a donnée à *A. inopinatus.*

Le dimorphisme buccal est beaucoup plus intéressant.

Les mandibules ont tantôt la forme dite typique, si on en ramène le plan général à celui de *Siphlonurus* (fig. 6); mais tantôt il y a de grandes différences. Ainsi, chez le japonais *A. montanus*, il y a au sommet 2 fortes canines, dont l'externe est serrulée en dehors et aussi longue que l'interne ; la zone comprise entre celle-ci et la mola est garnie de deux séries de gros crins.

Par contre, chez les formes néo-zélandaises (*A. ornatus* et *flavilinctus*), la coalescence des canines est totale ; il n'y existe plus qu'un gros processus aplati, dont le bord distal est tailladé et le bord interne fortement chitinisé ; il n'y a aucun crin depuis ce prolongement jusqu'à la mola qui conserve son armature classique.

Nous retrouverons cette néoformation chez une larve fuégienne qu'ULMER appelait non sans raison " Nymphe des *Baetis*-Typus ", car elle est Baétidienne sous ce rapport (1).

La lacinia mobilis conserve tantôt son aspect flabelliforme typique, tantôt il n'y a plus que l'apophyse spinoïde et nue qui la précède, tantôt elle disparaît complètement, comme chez *A. montanus* du Nippon et une forme néarctique (2).

Les maxilles participent à ces variations. Les formes holarctiques possèdent le peigne si curieux que nous retrouvons aussi chez des Leptophlébiidés, type évidemment évolué. Une facture plus primitive existe chez les espèces néo-zélandaises ; ici, la galea et la lacinia paraissent mieux différenciées ; la première porte quelques soies au bord antérieur externe, la seconde une frange au bord antérieur interne.

Les palpes maxillaires et labiaux ont 3 articles, sans spécialisation,

(1) ULMER, Ephemeriden, in *Hamburg. Magalh. Sammelreise*, 1904, p. 6.

(2) Figurée par MORGAN, dans : Notes on the biology of some of our North American species of May-flies. (*Bull. Lloyd Libr.*, 22, 2, 1922, pl. IV, fig. 61).

sauf qu'ils sont assez courts, et que le dernier, plus petits que les autres, peut se terminer soit par un petit crochet (*A. montanus*), soit par des micro-bâtonnets sensoriels (*A. ornatus*).

Ce dimorphisme buccal a suggéré à PHILLIPS l'idée d'un dualisme générique : un type serait spécial à l'Hémisphère Nord, un autre à l'Hémisphère Sud. C'est possible, mais ceux qui refusent toute valeur au critère larvaire n'admettront pas cette thèse que je partage.

* * *

Ameletus est un organisme rhéobionte et même polyoxybionte, ce qui n'a pas entravé sa vaste dispersion. Nous avons vu (p. 92) que des espèces, comme *A. inopinatus*, ont pu s'adapter remarquablement, alors que d'autres ont un confinement particulièrement limité.

La larve est dite nageuse, et PHILLIPS insiste sur ce point pour l'espèce néo-zélandaise ; UÉNO, par contre, classe *A. montanus* parmi les types pétricoles ; or, la lithophilie est généralement considérée comme antinomique à la natation. Il se pourrait que l'écologie ne fut pas identique. Quant au régime, nous en dirons un mot tantôt.

* * *

Quelques remarques peuvent être faites à propos de la nervation (fig. 3). Si l'on se base sur les dessins des ailes antérieures que divers auteurs ont donnés, on remarque que IMA forme tantôt une holotriade régulière avec M_P^1 et M_P^2 (1), et tantôt une métatriade très nette, mais avec cette complication que M_P^2 naît aussi de CUA (2), d'où l'interprétation, avec l'ancienne nomenclature, qu'il y a deux intercalaires entre les cubitales.

Chez la nouvelle espèce vosgienne, *A. Hessei* FIZ., IMP est longue et forme une holotriade avec M_P^1 ; M_P^2, plus courte, a l'allure d'une simple intercalaire isolée à sa naissance ; en outre, on voit entre CUA et CUP un jeu d'intercalaires qui ne rappelle plus du tout les habituelles nervules sigmoïdes.

On peut encore faire remarquer chez divers types le comportement de Cu^2 vis-à-vis de A^1 à leur terminus commun sur la marge de l'aile ; tantôt le parallélisme est constant, et un écart normal les sépare ; tantôt une forte courbure de CUP rapproche celle-ci de A^1 (3).

(1) Cfr. TILLYARD, The wing-venation of Order Plectoptera. (*Linn. Soc. Journ., Zool.*, XXXV, 1923).

(2) Cfr. SCHOENEMUND, *Ephemeroptera*, 1930, p. 38, fig. 55.

(3) Voir TILLYARD, *op. cit.*, 123. Le même fait se remarque chez des *Ephemeroidea*. (Cfr. *Pentagenia vittigera*, in EATON, pl. VIII, fig. 13).

TILLYARD considère la courbure de CUP comme un rappel de l'ancêtre Protéréismatidien ; mais cette accentuation terminale, ici, avec cette quasi coalescence distale, est ou bien une anomalie, ou bien une nouveauté dans ce groupe. Ceci donnerait encore poids à la supposition émise par TILLYARD et PHILLIPS d'une nouvelle coupe à créer dans la série des *Ameletus*, coupe légitimée par des caractères originaux de l'adulte et de la larve.

Autre remarque concernant l'aile I : ce sont les séries de groupes de nervules situées, chez *A. flavitinctus* TILL., au bord antéro-médian, entre la marge et IR^{3b}, et, un peu plus distalement, contre Sc et R^1.

En outre, si l'aile II est bien figurée, je doute que l'interprétation des nervures soit exacte : R^3 me paraît être R^{4+5} et il naît de MA^1 ; R^4 et R^5 doivent être MA ; M est en réalité MP avec la triade normale : CUA est exact avec son peigne de secteurs, réplique de celui de l'aile antérieure.

* * *

Pour en finir avec les *Ameletus*, je signalerai deux choses assez intéressantes :

1° D'après CLEMENS (1), l'*A. ludens* néarctique serait parthénogénétique.

2° FIZAINE (2) a noté, chez son *A. Hessei* des Vosges, " une particularité non encore signalée chez les Ephémères : la présence d'une paire de styles, à développement variable, au sommet de la lamelle qui prolonge le 9e sternite de la femelle adulte (homologue des coxites du mâle).

Cette forme est fort curieuse par la nervation de l'aile antérieure : MP^2 est une simple intercalaire, plus courte que IMP ; le champ cubital n'a plus ses secteurs sigmoïdes classiques, mais deux secteurs intercalaires parallèles à CUA et CUP ; c'est plutôt Leptophlébiidien que Siphlonuridien : le rameau qui donne naissance à IR^2 et R^{3b} n'existe pas, et cette dernière nervure n'est qu'une grande intercalaire ; R^{3a} et IR^{3a} ne sont aussi que des intercalaires indépendantes, et ceci se retrouve chez *Ameletus inopinatus*, une autre forme vosgienne.

J'avais prié le descripteur de me faire savoir si cette espèce avait cette nervation bien fixée. Je n'ai pas reçu de réponse encore.

(1) CLEMENS, A parthenogenetic Mayfly (*Ameletus ludens* NEEDH.) (*Canad. Ent.*, 1922, p. 77).

(2) FIZAINE, *Bull. Soc. Zool. France*, LVI, 1923, p. 28.

2. — Genre ? — (Larve fuegienne)

Dans la coupe nouvelle à créer pour l'*Ameletus* néo-zélandais mentionné plus haut, il faudra englober l'espèce de la Terre de Feu décrite par Ulmer sous le nom de " Nymphe des *Baetis*-Typus " (1).

Le savant spécialiste avait noté la ressemblance des maxilles avec celles des *Baetis Rhodani*, et il disait des mandibules : " mit so einfacher Bewaffnung, wie bischer noch an keiner anderen Ephemeriden-Nymphe gefunden ".

L'ensemble de la larve a cependant un facies nettement Siphlonuridien (2) rappelant exactement celui de l'*A. ornatus* néo-zélandais, et ceci concerne aussi bien le type buccal que le type trachéen.

Je laisse à Phillips le soin de définir le nouveau genre à créer; mais, comme aucun *Ameletus* n'est encore connu dans la région néarctique, j'appellerai *fuegiensis sp. nov.* le type à y intercaler.

* * *

D'où provient cette différence buccale ? A-t-elle pour origine un facteur écologique, éthologique ? Est-ce un type différent, d'une souche plus évoluée sous ce rapport ?

On a dit que les *Ameletus* étaient carnassiers rien qu'à voir leur appareil buccal. Ce n'est pas tout à fait exact. En effet, Muttkowski et Smith (3) ont pratiqué l'autopsie de nombreuses larves néarctiques pourvues du " racle-plancton " typique. Le contenu stomacal accusait :

0 pour 100 de nourriture d'origine animale.

2 pour 100 de nourriture d'origine végétale (4).

98 pour 100 de nourriture d'origine diverse (sable et détritus).

Si nous admettons que les *Ameletus* à " type buccal Baétidien " aient le régime des *Baetis*, nous voyons, par d'autres autopsies, que le pourcentage accuse chez ceux-ci :

50 pour 100 de particules végétales.

50 pour 100 de détritus et sable.

Genre PARAMELETUS Bgtn.

Ce genre résulte du débrouillage quelque peu laborieux du complexe *Parameletus* Bgtn. (1908) + *Sparrea* E. Pet. (1909) + *Pola-*

(1) Ulmer, *op. cit.*, 1904, p. 6, pl., fig. 7.

(2) Ulmer ne s'y est pas trompé non plus.

(3) Muttkowski et Smith, The food of Trout streams Insects of Yellowstone Park (*Bull. N. Y. St. College Forestry Syrac. Univ.*, II, 2, 1929).

(4) Composé uniquement de *Melosira*, *Gomphonema* et de Diatomées.

meis BGTN. (1909) + *Palmenia* ARO (1910) + *Siphlonuroides* Mc D. (1923) (1).

Ce groupe, à cause peut-être de ses exigences écologiques, n'a laissé que quelques ilôts, d'abord paléarctico-nordiques (Oural, Suède, Norvège), puis néarctiques, s'il est reconnu définitivement exact que les espèces de cette région, considérées d'abord comme des *Siphlurus*, puis comme des *Siphlonuroides*, enfin comme des *Sparrea* (2), sont bien des *Parameletus* (*P. croesus* Mc D. et *midas* Mc D.). Le fait ne semble pas douteux, car ESBEN-PETERSEN, ayant vu des larves américaines, fut formel (3).

Reste à avoir confirmation pour les adultes, c'est-à-dire si l'aile postérieure des espèces paléarctiques a aussi perdu MP comme les espèces néarctiques. Les auteurs sont muets sur ce point. C'est dommage.

La larve possède 7 paires de branchies en forme de lamelles simples, à trachéation assez riche, mais peu ramifiée ; il n'y a pas de renforcement externe.

Les apophyses pleuro-abdominales sont tantôt nettes (*P. chelifer* BGTN. paléarctique et les espèces néarctiques), tantôt nulles (*P. minor* BGTN. paléarctique).

Les pièces buccales sont typiques (de *Siphlonurus*) ; mais les palpes labiaux montrent ici aussi la spécialisation que l'on croyait l'apanage de *Baetisca* : une sorte de pince formée par le prolongement du bord distal interne du 2e article le long du 3e, et ce serait là, d'après BENGTSSON, le principal caractère différentiel de son genre.

GENRE AMELETOPSIS PHILL.

Il y a longtemps que le facies anormal de cette larve de l'*Ameletus perscitus* ETN., que je ne connaissais que par HUDSON (4), m'avait frappé ; je l'avais isolée dans un groupe spécial dans une étude sur les larves néo-zélandaises que j'avais faite après un envoi de M. TONNOIR ; mais, étude et matériel furent détruits, avec mes autres collections, par la méchanceté stupide d'un quidam.

Le type Siphlonuridien a un corps cylindrique, une tête verticale

(1) Cfr. BENGTSSON, *Lunds. Univ. Arsskr.*, 1920, p. 13, pour un résumé critique.
(2) Mc DUNNOUGH, *Canad. Ent*, 1930, p. 61.
(3) Mc DUNNOUGH, *ibid.*, 1932, p. 81.
(4) HUDSON, New Zealand Neuroptera, 1904, p. 40.

portant des yeux latéraux. Avec *Ameletopsis*, nous avons affaire à un Siphlonuridien ayant une morphologie Ecdyonuridienne : aplatissement dorsi-ventral du corps, tête dans le même plan que celui ci, yeux dorsaux.

Bien que ce fait soit quelque peu déroutant, je ne pense pas qu'il faille adopter la suggestion de PHILLIPS de situer ce type dans un autre groupe que mes anciens *Siphlurinae*. Le cas n'est pas unique. Il faut l'étudier comparativement avec la larve chilienne de EATON dont on a voulu faire un *Metamonius*. Le développement des pièces buccales s'est fait sur le même plan. Les 2 palpes ont la même transformation en long flagelle multisegmenté. Les maxilles et mandibules ont dentition et pilosité identiques. C'est aussi une larve plate, à tête large, à yeux dorsaux, à apophyses pleuro-abdominales nettes.

Il n'y a que l'appareil branchial qui ait évolué différemment, comme nous le verrons dans l'étude de cette larve que j'ai nommée *Chiloporter Eatoni* (1) ; mais il n'empêche que le fait d'avoir des branchies dorsales, comme *Oniscigaster*, n'exclut pas l'inclusion de ce type parmi les Siphlonuridiens, et PHILLIPS a eu tort de se baser sur une classification aussi périmée que celle de NEEDHAM et la mienne.

A part les anomalies mentionnées ci dessus, *Ameletopsis* a l'appareil branchial des *Ameletus*, avec une riche trachéation pennatiséquée, et les lamelles montrent le " brace " que MC DUNNOUGH (2) a indiqué chez des larves néarctiques ; c'est une sorte de bande chitineuse, épaissie et arquée, qui se trouve sous la trachée principale, et s'étend longitudinalement au travers de la lamelle branchiale.

Les cerques sont assez particuliers. La larve typique, dite nageuse, des Siphlonuridiens a le cercode plumeux et les cerques frangés en dedans seulement ; chez *Ameletopsis*, les cerques sont aussi " strongly fringed on both sides ", mais la frange externe est plus courte que l'interne.

L'étrangeté de la larve a fait rechercher si l'adulte n'offrait pas, lui aussi, quelque trait le différenciant du stock classique des *Ameletus*, ce sur quoi EATON n'avait rien dit, bien qu'il eût diagnosé simultanément l'*A. ornatus* et cet *A. perscitus*.

(1) Voir p. 127.
(2) MC DUNNOUGH, *Canad. Ent.*, 1934, p. 163, fig.

La différenciation générique serait la suivante d'après PHILLIPS :

Ameletus	Ameletopsis
— Cercode avorté.	— Cercode rudimentaire.
— Cerques ♂ ♀ aussi longs que le corps.	— Cerques ♀ 1/2 plus courts que chez le ♂.
— Forcipules de 4 articles.	— Forcipules de 3 articles.
— Sternite IX (♀) entier.	— Sternite IX (♀) émarginé au sommet.
— Ongles semblables.	— Ongles différents.
— Ailes I : rameaux de Cu^1 sinueux ou fourchus et allant de cette nervure jusqu'à la marge inférieure.	— Ailes I : rameaux du champ cubital isolés à leur naissance de Cu^1.
— IM isolée à sa base.	— IM bifurque proximalement, et ses rameaux aboutissent à M^{1+2} et M^{3+4}.
— Nervules du PT simple.	— Nervules du PT réticulées.
— Nervulation alaire moins abondante et plus irrégulière.	— Nervulation très riche et très régulière.
— Ailes II à saillie costale presque à angle droit.	— Ailes II à saillie costale très obtuse.

D'après PHILLIPS, cette larve est rhéobionte et pétricole, et son régime est carnassier. Il serait plus exact de dire que c'est un organisme euryphage.

GENRE DIPTEROMIMUS Mc L.

Le nom donné à l'adulte, *Dipteromimus tipuliformis*, est assez pléonastique pour indiquer le facies de l'espèce en question. C'est un Siphlonuridien, mais beaucoup plus évolué par ses ailes. On les connait assez pour ne pas en dire plus (voir EATON, pl. XX).

Par contre, la larve est banale (1). Les 7 paires de lamelles branchiales sont du type *Ameletus velox* à riche trachéation, à bord renforcé, et le " brace " existe. Les maxilles n'ont pas le peigne des *Ameletus* ; les lacinia sont réduites, portent au sommet 4 grosses épines, et le bord interne est garni de fortes soies. Les palpes maxillaires sont très longs, et le dernier article est garni de soies longues et assez

(1) UÉNO, Contributions to the knowlegde of Japanese Ephemeroptera. (*Annot. Zool. Japon*, XIII, 3, 1931, p. 212).

denses. Les mandibules n'ont rien de spécial ; la lacinia mobilis a son aspect flabelliforme normal. Seuls, les palpes labiaux offrent une particularité : les glosses et les paraglosses ont leur partie distale développée en forme de Champignon.

Les pleures abdominales n'ont aucune expansion quelconque.

Le cercode est plus court que les cerques, et les franges de l'un et des autres sont typiques.

Depuis 1875, ce genre ne s'est enrichi d'aucune autre espèce. Le *Dipteromimodes Susukii* de MATSUMURA (1), basé sur des tarses III plus longs que les tibias, sur le cercode plus long que le corps, a semblé insuffisant pour être conservé.

Le limnophilisme de la larve découle des biotopes qu'elle recherche: des ruisseaux garnis des grandes feuilles de la Ligularia sibirica sur lesquelles volètent les adultes.

UÉNO a fait la remarque que les femelles étaient beaucoup moins abondantes que les mâles. Ceci est à mettre en regard de la spanandrie de l'*Ameletus ludens* néarctique.

Le même auteur n'a pas profité de la variabilité de la coloration pour pulvériser l'unique espèce connue et la multiplier comme c'est le cas ailleurs. On doit l'en remercier.

GENRE SIPHLONISCA NEEDH.

Encore un genre monotypique, ne renfermant que l'unique *S. aerodromia* NEEDH. décrite depuis un quart de siècle (2).

La larve est typiquement Siphlonuridienne, mais elle tient le record de la grandeur des apophyses pleuro-abdominales, notamment sur les segments 5 à 9.

Elle offre cependant une particularité : la présence, sous les sternites méso-métathoracique, d'une saillie médiane pointue proéminente (3).

Les 7 paires de lamelles branchiales sont simples et ont une riche trachéation.

C'est un organisme limnophile ; il hante de petites mares, même temporaires, où il vit en cénobiose avec *Baetisca* et d'autres larves.

(1) MATSUMURA, *op. cit.*, 1931, p. 1474.
(2) NEEDHAM, *Bull. 134, N. Y. St. Mus.*, 1908, p. 7.
(3) CLEMENS, *Canad. Ent.*, 1915, p. 255.

GENRE ? — (LARVE DE L'OURAL)

Il s'agit d'une larve très intéressante, découverte par BEHNING (1), en 13 exemplaires, " in der Gegend von Uralsk bis Libitschenk (204 km.) ", au sujet de laquelle l'auteur n'a tenté aucune approximation générique ou familiale.

Est-ce un type nouveau de Siphlonuridien ?

Il se pourrait que le dessin donné représentât une jeune larve, notamment par la petitesse des ptérothèques.

L'aspect est curieux de ce long corps muni d'une petite tête tronquée transversalement en avant, creusée en V au bord antérieur. Les yeux sont latéraux, petits, mais saillants. Les antennes sont minuscules (12 articles). Les mandibules paraissent ressembler assez bien à celles d'*Habrophlebia* (un Leptophlébiidien) ; la lacinia mobilis a disparu. Les maxilles peuvent être Siphlonuridiennes, de même que leurs palpes de 3 articles. Les glosses et les paraglosses sont développées distalement en manchons plats portant des soies pénicillées ; le 2e article des palpes labiaux forme une petite pince moins développée que celle de *Parameletus* ; le 3e article est réduit à un simple processus unguiforme.

Les expansions pleuro-abdominales sont nulles. Les cerques sont plus courts que le cercode : celui-ci est poilu de chaque côté, ceux-là ont une verticille d'épines et de poils à chacun des 40-45 articles.

Les 7 paires de branchies sont de grandes lamelles foliacées-arrondies, pourvues de soies longues et assez denses sur leur pourtour, renforcées et garnies de menues épines. La trachéation est très maigre.

L'originalité réside dans les pattes. Les ongles sont énormes ; celui des pattes postérieures est démesuré, atteignant la longueur des tibias ; il est tout à fait nu, alors que celui des pattes antérieures porte en dedans des soies longues et fournies. Les pattes sont également très longuement poilues. La hanche antérieure montre une lamelle allongée et quadrangulaire, dont la longueur dépasse 3 fois la largeur. Ceci est unique chez les Ephéméroptères.

* * *

(1) BEHNING, A. — Ephemeropterenlarven des Uralflusses. (*Deut. Ent. Zeitsch.*, 1932, p. 89-94, fig.).

Est-ce un Siphlonuridien ? Je le crois.

De tous les genres de ce groupe que nous connaissons de l'U. R. S. S. et des régions limitrophes (Nippon, Corée et Chine), il en reste trois dont les premiers stades sont à trouver ; ce sont : *Andromina*, *Chimura*, *Siphluriscus*.

J'ai songé à un Siphlonuridien pour les raisons suivantes : rappel de certains caractères d'*Isonychia* et *Siphlonurus*, longueur des palpes maxillaires, grands ongles, raccourcissement du dernier article des palpes labiaux, formation de la pince analogue à celle de *Baetisca* et de *Parameletus*, saillie antécéphalique qui rappelle peut-être celle que TILLYARD (1) figure chez *Oniscigaster* (2), etc.

Mais trop de choses manquent dans la diagnose et l'iconographie données par BEHRING pour faire mieux qu'une hypothèse. Attendons la découverte de l'adulte.

Cette larve est potamophile et benthique, probablement un peu fouisseuse au sens où l'est *Potamanthus* (3). Elle fut trouvée " auf Sandboden und in Tiefen von 1-2 m. ".

GENRE ? — (LARVE NÉARCTIQUE)

A côté de larves typiques de *Siphloplecton* (voir p. 119), TRAVER en a placé une autre qui a les 7 paires de lamelles simples (4). Il suppose que ce pourrait être la larve de *Siphlonurus interlineatus* WLSH. ou de *S. femoratus* SAY, dont les premiers stades sont inconnus (5).

Les individus étant tout à fait immatures, peut-être ne saurait-on affirmer que les branchies resteront définitivement simples et qu'il n'y apparaîtra pas plus tard la duplicature caractéristique des *Siphloplecton* ; mais, si c'est le premier cas, en vertu même de la conception de TRAVER sur la valeur du critère larvaire, ce ne peut être un *Siphloplecton*, sensu stricto.

(1) TILLYARD, Insects of Australia and New Zealand, 1926, p. 60, fig. E2.

(2) Je n'ai vu ce détail nulle autre part que dans cette figure, et chez VAYSSIÈRE (*Rech. s. l'organisation des larves des Ephémères*, 1882, pl. 2), où il est question d'une " arête médiane " sur le clypeus, laquelle porte à sa suite un espace en forme d'écusson (p. 46).

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

(4) TRAVER, *op. cit.*, 1932, p. 190. Ces larves sont considérées comme des *Siphloplecton*.

(5) Supposition faite par élimination. Mais il faudrait admettre que des *Siphlonurus* vrais aient toutes les branchies *simples*, et cela n'est pas prouvé encore.

2. — Groupe à 7 paires de trachéo-branchies en forme de lamelles latérales ayant une duplicature partielle ou totale

a. Les 2 premières paires ont une duplicature

GENRE SIPHLONURUS ETN.

C'est dans ce genre qu'apparaît la complication nouvelle, mais qui se renouvellera chez d'autres groupes de cet ordre de Ptilotes, que les lamelles branchiales se dédoublent dans le plan horizontal, c'est-à-dire qu'une lamelle secondaire vient s'étager sur la première, l'originale, sans que celle-ci en éprouve une modification sensible, ce qui ne sera pas toujours ainsi (fig. 4).

Chez les *Siphlonurus* vrais, la duplicature ne concerne que les 2 premières paires de lamelles ; les 5 autres restent simples, mais prennent parfois un tel développement que leur section interne vient recouvrir tout le dessus de l'abdomen au repos.

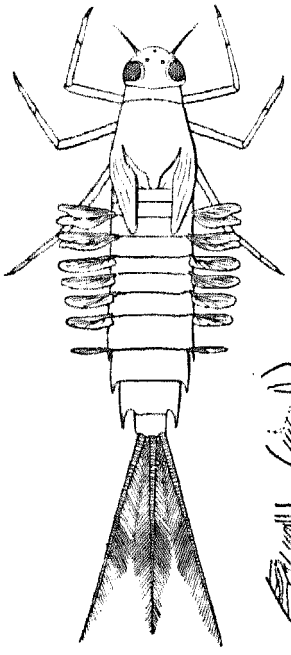


Fig. 4. — Larve de *Siphlonurus lacustris* ETN. (D'après EATON.) (Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

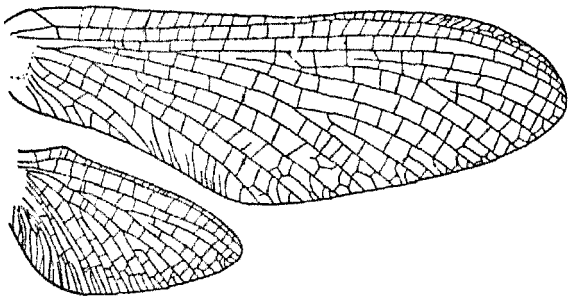


Fig. 5. — Ailes du *Siphlonurus laaustris* ETN. (D'après EATON.) (Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

Evidemment il y a des variantes dans ce développement, de même que dans celui de la richesse de la trachéation et du renforcement marginal.

C'est le type buccal de *Siphlonurus* que l'on prend comme point

de départ pour noter l'évolution de celui des autres genres. On en trouvera l'étude détaillée dans tous les ouvrages (fig. 6).

Les expansions abdominales latérales sont aussi sujettes à varier. La figure 5 montre les deux ailes et le type de la nervation.

L'écologie de ces larves semble assez différente ; les unes sont rhéophiles, les autres paraissent rechercher les biotopes plutôt lénitiques, riches en Hydrophytes ; certaines (*S. binotatus* ETN.) sont même à ce point euryoniques (1) qu'elles vivent fort bien dans des eaux polluées

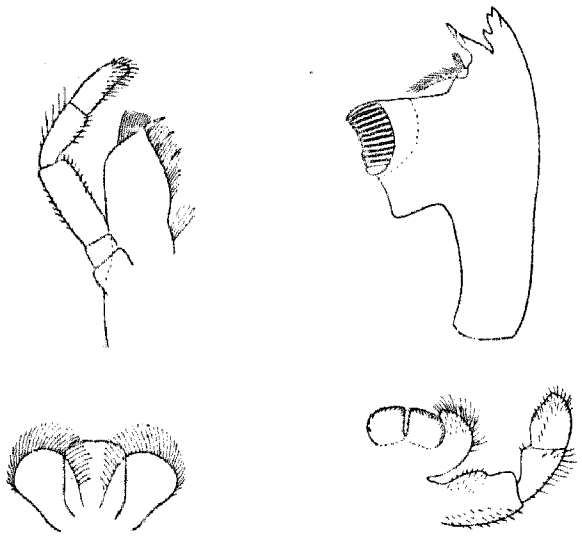


Fig. 6. — Maxille, mandibule, hypopharynx et labium du *Siphlonurus aestivalis* ETN.
(D'après LESTAGE. Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).
Morphologie typiquement Siphlonuridienne.

et mêmes acides (pH = 5,2). C'est peut-être le cas aussi du paléarctico-nordique *S. armatus* qui habite les eaux des tourbières (2), et ce peu d'exigence vitale lui a permis de s'étendre relativement loin (Suède, Danemark, Pologne, Allemagne occidentale, Angleterre, Irlande).

Le régime est végétarien. L'autopsie d'une dizaine de larves n'a montré que dans un seul cas la présence de fragments d'une autre larve d'Ephéméroptère (3).

(1) UÉNO, *op. cit.*, p. 207.

(2) MIKULSKI, Ueber einige für Polen neue Eintagsfliegenden Arten. (*Fragm. faun. Mus. Zool. Polon.*, I, 6, 1932, p. 3).

(3) MORGAN, Biology of Mayflies. (*Ann. Ent. Soc. Americ.*, VI, 1913, p. 387).

A propos de l'adulte, je crois devoir signaler ici une observation faite par DESPAX (1) : la persistance, chez l'imago de *S. lacustris* ETN., des 4 articles qui montre la subimago aux tarses intermédiaires et postérieurs. Il y voit une race spéciale aux Pyrénées. Ce ne peut pas être un cas tératologique, le fait ayant été constaté chez plusieurs exemplaires. DESPAX n'a trouvé nulle part mention d'un fait analogue. Il serait donc intéressant de rechercher chez d'autres espèces cette possibilité d'une mutation.

b. Les 3 premières paires ont une duplicature

GENRE SIPHLOPLECTON CLEM.

A la suite des auteurs américains, j'avais classé ce type (2) parmi les Siphlonuridiens ayant des lamelles doubles aux trois premières paires (3). MC DUNNOUGH (4) déclara plus tard que c'était un Ecdyonuridien, et nous avions cette nouvelle anomalie d'un type tout à fait étranger à sa catégorie normale. On y classait la vieille *Baetis basalis* de WALKER, que CLEMENS avait redécrite sous le nom de *Siphlurus flexus*, puis sous l'étiquette nouvelle de *Siphloplecton*, et deux autres ancêtres, la *Baetis interlineata* WALSH et la *Baetis femorata* SAY, réunies toutes deux par EATON sous le nom de *Siphlurus femoratus* SAY (5).

Or, en 1932, TRAVER (6) replace sans autre explication (7) *Siphloplecton* dans la série Siphlonuridienne avec la *basalis* WALK. (quoique avec doute) et deux nouvelles espèces (*signatum* et *speciosum*), qui possèdent la duplicature branchiale des 3 premières paires de lamelles.

Mais il y intercale aussi une larve (indéterminée) qui n'a aucune duplicature, dont toutes les lamelles sont simples. C'est une larve

(1) DESPAX, Nouvelles stations françaises de *S. lacustris*. (*Bull. Soc. Ent. France*, 1927, p. 152).

(2) LESTAGE, *Siphlurus linnoeanus* ou *Siphlurella linnoeana* ? (*Bull. Soc. Ent. Belg.*, VI, 1924, p. 47).

(3) CLEMENS, *Can. Ent.*, 1931, p. 338 et 1915, p. 258.

(4) MC DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1923, p. 47 et 1924, p. 128. Dans *The Entomological Record for 1924* (*Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario*, 1924, p. 18) il la place à côté des *Iron*, dans les *Heptagenidae*.

(5) EATON, *Rev. Monogr.*, p. 220.

(6) TRAVER, Mayflies of North Carolina. (*Journ. Elis. Mitch Sc. Soc.*, 47, 2, 1932, p. 185).

(7) Du moins n'en ai-je pas trouvé dans la littérature que je possède.

immature, n'ayant peut-être pas encore sa trachéation normale. Evidemment ce type n'appartient pas à ce groupe si les branchies se conservent ainsi.

Il reste aussi à savoir définitivement si nous avons affaire à un Siphlonuridien ou à un Ecdyonuridien.

Remarquons, en passant, que Mc DUNNOUGH dit que l'adulte a les ongles semblables (1), tandis que TRAVER les dit dissemblables (2). C'est pourquoi je n'ai pu intercaler ce genre dans le tableau de la page 104.

c. Les 7 paires ont une duplicature

GENRE SIPHLURELLA BGTN.

Ce genre a bien du mal à s'implanter malgré les arguments que j'ai donnés en 1924 (3) et BENGTSSON en 1930 (4).

Comme larve, c'est un *Siphlonurus* ; mais les 7 paires de lamelles branchiales ont une duplicature, grande chez les 6 premières paires, amorcée seulement chez la 7e.

L'isolement paléarctique de cette forme a disparu aujourd'hui du fait de la découverte en Amérique de larves identiques ; ce sont celles de *Siphlonurus alternatus* SAY, *occidentalis* ETN. (5) et *phyllis* Mc D. (6).

ULMER a bien voulu me faire savoir que MOSELEY citait cette espèce d'Angleterre. Je n'ai pu avoir connaissance de l'étude de cet auteur.

3. — Groupe ayant 7 paires de trachéo-branchies en lamelles latérales compliquées de houppes, et, en plus, des trachéo-branchies extra-abdominales

GENRE ISONYCHIA ETN.

Les lamelles branchiales latérales primitives se sont conservées (fig. 7), mais elles se superposent à une houppe de tubes trachéens

(1) Mc DUNNOUGH, *Can. Ent.*, 1923, p. 48.

(2) TRAVER, *loc. cit.*, 1932, 101.

(3) LESTAGE, *Siphlonurus* ou *Siphlurella linnoeana* ? (*Bull. Soc. Ent. Belg.*, VI, 1924, p. 47).

(4) BENGTSSON, *op. cit.*, 1930, p. 8.

(5) Cfr. NEEDHAM, *Bull. 47, N. Y. St. Mus.*, 1901, p. 423, pl. XI, fig. 5-6 ; et DODDS, *Trans. Am. Ent. Soc.*, XLIX, 1924, p. 104, pl. VIII, fig. 15.

(6) Mc DUNNOUGH, *Canad. Entom.*, 1930, p. 61.

en caecums parcourus par une trachée et portant des boutons spécialisés, pour l'étude desquels je renvoie à VAYSSIÈRE (1).

Les pièces buccales ne se singularisent que par la perte d'un article aux palpes, et par la présence du filtre planctonique maxillaire que nous avons vu chez les *Ameletus* spécialisés sous ce rapport.

Les apophyses pleuro-abdominales sont nettes. Cerques et cercode ont la frange typique des larves nageuses.

Les pattes antérieures montrent au sommet des tibias un calcar curieux dont la fonction est inconnue (peigne ?) (2).

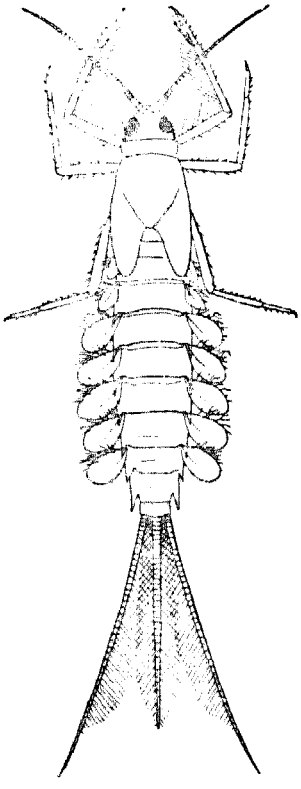


Fig. 7. — Larve d'*Isonychia ignota* WALK. (D'après EATON). (Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

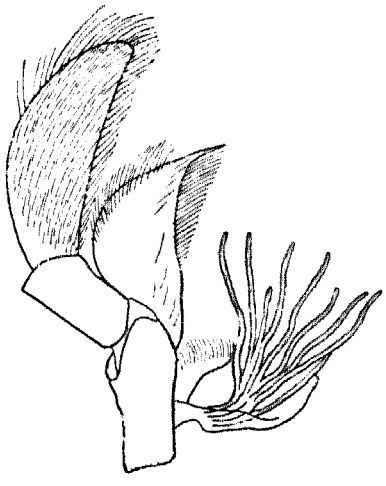


Fig. 8. — Une houppe trachéenne de la mâchoire de la larve d'*Isonychia ignota*. (D'après EATON). (Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

L'intéressant, chez ce type, est l'apparition d'autres touffes de caecums trachéens à la base du cardo des maxilles et à la base des hanches antérieures (fig. 8). Ces organes sont évidemment polygénétiques, et nous les retrouverons ailleurs.

(1) VAYSSIÈRE, *op. cit.*, 1882.

(2) Des formes fossiles du Permien inférieur (les *Mischoptera*) possédaient au sommet des tibias un gros calcar formant pince avec le fémur. On attribue une fonction préhensile à cette morphologie.

Cette larve est rhéobionte, pétricole et polyoxybionte. Le régime est carnassier, comme il résulte des autopsies faites par MORGAN (1) et CLEMENS (2).

* * *

Rejetant la théorie de EATON, et acceptant celle de VAYSSIÈRE (1882), LAMEERE a englobé en 1917 les types *Isonychia* + *Oligoneuria* et consorts dans sa catégorie des *Oligoneuriina* (3), reconnaissant qu'ils ont une " ressemblance étroite ", des " caractères très originaux qu'ils sont seuls à présenter parmi les larves de *Siphlurina* ".

Nul n'y a contredit, et pour cause, pour *Isonychia*, mais nul ne l'a admis pour les Oligoneuriidiens.

Ce n'est pas la forme générale du corps qui pourrait faire obstacle, puisque nous avons maintenant des larves plates chez les Siphlonuridiens. On peut en dire autant des pièces buccales, sauf pour la ventouse propre aux Oligoneuriidiens ; à la rigueur, on pourrait y voir une accentuation de la forme du labium d'*Isonychia*. Mais il y a l'adulte avec son aile. Impossible de ne pas voir que le plan de celle-ci est tout différent, et que, par le développement du tornus, elle s'apparente beaucoup plus à la série des *Ephemeroidea*.

Et puis, la nervation Oligoneuriidienne, même la plus spécialisée par sa réduction, peut encore fort bien se lire : la sous-costale n'a pas du tout disparu, elle s'est simplement rapprochée de R^1, et nous voyons cela encore avec R^{4+5} et MA^1, avec MP^1 et MP^2, etc., soit l'approximation d'une nervure concave et d'une nervure convexe ; or, ceci nous ramène encore à une catégorie des *Ephemeroidea*, les Palingéniidés. Convergence ? C'est possible.

Enfin il y a l'avortement des pattes que nous ne trouvons encore que dans la lignée susdite.

Je ne puis entrer ici dans de plus longs détails, mais il se pourrait bien que le " flair du spécialiste " n'aît pas trompé EATON.

* * *

On peut faire remarquer concernant *Isonychia* :

1° Le raccourcissement de CU^2 et de A^1, et leur courbure à leur arrivée à la marge ; *Ameletus* semble plus primitif sous ce rapport.

(1) MORGAN, *op. cit*, 1913, p. 386.

(2) CLEMENS, Ecological Studies of Mayfly Chirotonetes. (*Univ. Toronto Studies*, Biol. Ser., 17, 1917, p. 26 et suiv.).

(3) LAMEERE, *op. cit.*, 1917, p. 62. Dans son *Précis de Zoologie* (IV, 2, 1934, p. 202), l'auteur conserve son point de vue de 1917.

2° La conservation par l'imago, et surtout la subimago, de vestiges des branchies coxales (*I. grandis* ULM.), et parfois des branchies maxillaires (*I. bicolor* WALK.).

3° La possibilité d'une deuxième génération (*I. rufa* Mc D. du Kansas).

4° La variabilité de certaines espèces néarctiques en qui on voit des races (*I. sicca sicca* WALSH. ; *I. sicca manca* ETN. ; *I. sicca campestris* Mc D.).

4. — Groupe à 7 paires de trachéo-branchies remontées secondairement sur le dos

GENRE ONISCIGASTER ETN.

Cette larve a si souvent été étudiée et figurée qu'il n'est plus utile d'y revenir en général.

Mais combien y a-t-il de paires de branchies ?

EATON en décrit 6 paires (1), HUDSON également (2) ; VAYSSIÈRE les plaçait sur " les 6 anneaux qui suivent le premier " (3), et LAMEERE (4) a écrit que la 7e paire a disparu.

En réalité, cette 7e paire existe, mais elle est " very minute " (5). On pourrait aussi se demander s'il y a, ou non, concordance chez les larves, puisque HUDSON parlait de celle de *O distans* ETN., EATON, VAYSSIÈRE et LAMEERE de celle de *O. Wakefieldi* ETN., PHILLIPS surtout de celle de *O. intermedius* ETN. ; or, c'est par hasard que la 7e paire fut retrouvée par un autre observateur qui la mentionna à l'auteur néo-zélandais auquel elle avait échappé (6).

PHILLIPS dit que les larves de *O. distans* et *intermedius* sont " indistinguishable ".

Reconnaissons simplement le fait que la 7e paire des branchies existe, mais qu'elle est en voie de disparition.

PHILLIPS ne fait aucune allusion à cette " arête " et cet " écusson " que VAYSSIÈRE notait sur la tête de *O. Wakefieldi* ; mais peut-être *O. intermedius* et *distans* n'en ont-ils pas ?

(1) EATON, *Rev. mon.*, p. 224 (*O. Wakefieldi*).
(2) HUDSON, *op. cit.*, 1904, p. 44 (*O. distans*).
(3) VAYSSIÈRE, *op. cit.*, 1882, (*O. Wakefieldi*).
(4) LAMEERE, *op. cit.*, 1917, p. 62 (*O. Wakefieldi*).
(5) PHILLIPS, *op. cit.*, 1930, p. 305 (*O. Wakefieldi*), p. 306 ; (*O. intermedius*), p. 311 (*O. distans*).
(6) PHILLIPS, Revision New Zealand Ephemeroptera. Part I. (*Trans. N. Z. Inst.*, 61, 1930, p. 311).

Avec *Oniscigaster* nous retrouvons le type larvaire " dorso-ventrally flattened " dont *Ameletopsis* forme le terminus évolutif, car le premier a conservé sa tête " en capuchon ".

Tel qu'il se présente, ce type larvaire n'est, en somme, plus du tout Siphlonuridien ; il annonce les Ephémérellidiens ; ici, plus qu'entre *Isonychia* et *Oligoneuria*, il y a analogie convergente dans le système d'une imbrication branchiale dorsale à ses débuts, phénomène qui s'accentuera chez d'autres larves de ces deux groupes, de même que l'apparition des épines dorso-abdominales.

* * *

Le facies de la larve indique son habitat : c'est un organisme de biotopes plutôt lénitiques, et benthique, recherchant les ruisseaux froids à faible courant, à fond meuble, où il se camoufle, paraît-il, de façon merveilleuse.

Ce que dit HUDSON de la larve de *O. distans* indiquerait un type plus rhéobionte ; mais peut-être n'a-t-il pas spécifié que ce sont les zones lénitiques de ces biotopes lotiques qui sont surtout recherchées.

En somme, il y a encore des lacunes dans la connaissance de l'écologie réelle de ces diverses larves, dont celle de *O. Wakefieldi* est en voie de disparition du fait d'une cénobiose antagoniste avec les Truites importées pour peupler les eaux où ces splendides Ephéméroptères n'avaient à craindre jadis que les Oiseaux, surtout au moment de leur éclosion subimaginale.

* * *

A titre documentaire, on peut faire remarquer que si l'adulte de *O. Wakefieldi* peut être hyperthélique sous le rapport des apophyses latéro-abdominales, il y a régression chez la femelle de *O. intermedius* et disparition de ces expansions chez celle de *O. distans*. La fossilisation de deux types pareils eût évidemment fait exclure l'un d'eux de son genre normal.

* * *

On est d'accord pour voir en *Oniscigaster* ce que PHILLIPS qualifie de " probably the most archaic type of mayfly now in existence " (1). C'est possible, mais ce n'est qu'une appréciation que l'on base sur le développement des apophyses pleuro-abdominales où l'on voyait jadis

(1) PHILLIPS, *op. cit.*, 1930, p. 303.

chez certains fossiles des branchies trachéennes (fig. 9). Sous le rapport de cette formation abdominale, on peut aussi songer à celle que nous montrent diverses larves d'Ephémérellidés atteintes de pareille hypertrophie, par exemple celle de *Timpanoga hecuba* ETN. Si *Oniscigaster* était inconnu, et que nos déductions fussent basées sur un type analogue à cette *Timpanoga*, on eût cependant fait erreur.

En outre, il est curieux que l'on ait passé sous silence ce qu'a d'anormal la nervation des ailes antérieures d'*Oniscigaster*, au moins

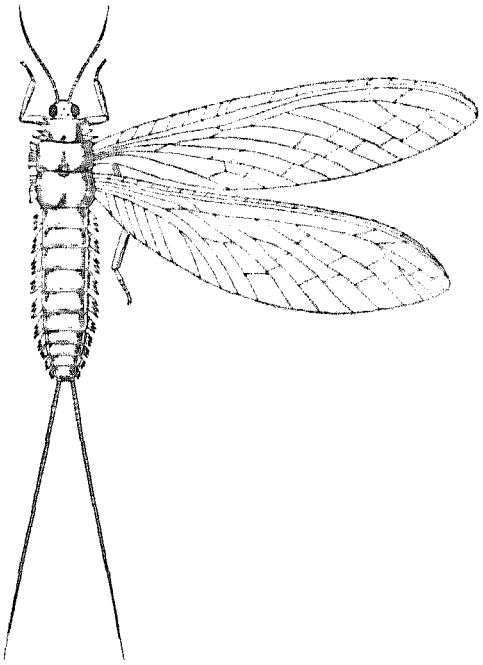


Fig. 9. — Reconstitution d'un ancêtre Ephéméroptérien du Houiller supérieur : *Corydaloides Scudderi* (Spilaptéroide mégasécoptérien).
(D'après HANDLIRSCH. — Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).
Les apophyses latérales ne sont peut être pas différentes de celles des formes actuelles.

telle que EATON l'a figurée. On y voit que le rameau R^3 a disparu, et que R^{3a} nait bizarrement de IR^{3b}. Les photos de PHILLIPS sont peut-être fort belles, mais elles ne laissent pas voir ce point critique. Nous ignorons donc si l'aile qui a servi à EATON était ou n'était pas tératologique à cet égard. TILLYARD dit bien, à propos de l'aile de sa *Tasmanophlebia*, qu'il y a quelque variabilité dans la composition des

triades radiales (1). C'est peut-être aussi le cas pour *Oniscigaster*, et ceci expliquerait le mutisme de PHILLIPS dans sa diagnose générique. S'il en est ainsi, il n'y aurait pas pas lieu de considérer la possibilité d'un groupe des *Oniscigastrina* en partant de l'adulte ; s'il en était autrement, je donnerai pleinement raison à LAMEERE, car *Oniscigaster* appartiendrait à un rameau bien différent du restant du stock.

GENRE COLOBURISCUS ETN.

Des deux espèces qui composent ce genre (2), une seule est connue à l'état larvaire, *C. humeralis*, répandue dans toute la Nouvelle-Zélande (3).

La larve est normale ; la tête est convexe, les yeux latéraux. Le dernier article des palpes labiaux et maxillaires a disparu, mais le 2e montre une pilosité remarquable et un élargissement notable. Les mandibules sont typiques ; le milieu du bord externe offre une grosse touffe de poils. Le thorax est large et proéminent. Les pattes antérieures et médianes ont, en avant, une belle frange de grandes soies. Les ongles sont inermes.

Les apophyses pleuro-abdominales sont bien marquées, sans avoir grande ampleur.

Les cerques et cercode n'ont qu'un verticille de petits poils à chaque article.

Les 7 premiers segments abdominaux portent une branchie dorsale, mais elle est très particulière : c'est une lamelle qui se bifurque dès sa moitié environ ; elle est garnie d'épines sériées ; la base est pédonculée ; la membrane porte de nombreuses soies fines recourbées distalement ; sous la lamelle courent des trachéoles richement ramifiées ; le tronc trachéen se trouve au milieu de la bifurcation de la lamelle.

La larvule n'a aucune trace de branchies. Les ongles sont grands, le cercode est rudimentaire et se termine, comme les cerques, par deux soies. La jeune larve montre bientôt la duplicature des lamelles, mais la pièce inférieure est notablement plus courte que la pièce supérieure, et ces lamelles sont encore latérales.

D'après PHILLIPS, aucune autre larve néo-zélandaise ne montrerait plus belle adaptation à la vie torrenticole. Elle y forme la dominante.

(1) TILLYARD, *op. cit*, 1932, p. 127.

(2) EATON avait mentionné une espèce néarctique dont on n'a plus parlé. (*Rev. Mon.*, p. 308).

(3) PHILLIPS, *op. cit*, 1930, p. 300, et 1931, p. 414.

La garniture pileuse de la tête, des palpes, des pattes dénote bien un organisme rhéobionte et pétricole. Cette adaptation serait favorisée par les crans d'arrêt que constituent les séries d'épines des lamelles branchiales, des pattes et des sternites abdominaux.

5. — Groupe ayant aussi les 7 paires de trachéo-branchies dorsales mais compliquées de houppes

Genre ? — (Larve australienne)

Il s'agit d'une larve capturée par Tillyard au Mont Kosciusko, en 1926, et soumise à Phillips. L'auteur en dit peu de chose dans le travail que je possède (1), mais c'est déjà fort intéressant, car il s'agit d'un *Coloburiscus* dont les lamelles recouvrent des touffes de fibrilles.

Je n'en sais pas davantage ; mais *Isonychia* n'est plus seul à posséder ce type branchial, et la larve suivante va nous en montrer un troisième cas.

En outre, si c'est vraiment un *Coloburiscus*, nous avons un type à branchies bifides pourvues de houppes, ce qui était non seulement imprévu, mais même éliminé des possibilités.

Genre CHILOPORTER Lest.

J'ai créé ce genre en 1931 (2) pour l'énigmatique larve chilienne de Eaton (Pl. 53).

La possibilité de son inclusion parmi les Siphlonuridiens résulte mieux encore de sa comparaison avec *Ameletopsis* : corps déprimé, y compris la tête ; yeux dorsaux ; mêmes palpes antenniformes, même armature maxillaire et mandibulaire.

Malheureusement, l'unique larve vue par Eaton avait perdu ses branchies, sauf celles de la 1re paire, qui sont en forme de tigelle portant des digitations cœcoïdes, et celles de la 2e paire que Eaton définit comme suit : " rounded pergamentose lamina with a fascicle of fibrilles annexed to its base ". La dorsalisation de ces organes est manifeste, et il est certain que les autres lamelles devaient être identiques.

Je crois ce rapprochement plus logique que celui qui faisait de cette

(1) Phillips, *op. cit*, 1931, p 415.

(2) Lestage, Les Ephéméroptères du Chili. (*Bull. Ann. S. E. B*, LXXI, 1931, p. 50).

larve un *Ametropini* et l'incluait parmi les *Heptageniinae*, à côté des *Heptageniini* (1). Ce type nous montre à nouveau les échanges survenus entre la faune néo-zélandaise et la faune chilienne.

La découverte de l'adulte nous fera savoir si c'est une forme différente, ou bien une autre composante d'un même groupe n'ayant laissé de traces que dans deux régions.

6. — Groupe ayant perdu en partie ses branchies abdominales

Genre SIPHLONELLA Needham-Murphy

Cette larve, chilienne aussi, diffèrerait, d'après ses descripteurs, de toutes celles que l'on connaît (2).

Elle a un corps " depressed ", ayant des apóphyses pleuro-abdominales nettes ; elle rappelle *Oniscigaster* par les saillies dorsales des quatre premiers tergites abdominaux. Les pièces buccales sont typiquement Siphlonuridiennes.

Il n'y a des branchies que sur les 4 premiers segments abdominaux ; elles sont doubles ; la 1re paire est élytroïde et recouvre les suivantes ; elle est plus large que les ptérothèques, auxquelles elle ressemble, et pourvue d'une riche trachéation palmatiséquée ; la lamelle supérieure de cette 1re paire est renforcée ; celle des paires suivantes est plus petite et étroitement appliquée à la base de la lamelle inférieure.

Il semble que nous allions graduellement au type Ephémérellido-cœnidien, par convergence tout au moins.

Les auteurs ont surtout remarqué la facture cloéonienne des ongles conjuguée, cependant, avec un certain facies Siphlonuridien. Or la longueur des ongles est un trait intéressant des larves de ce groupe (3), et ceci expliquerait leur développement hyperthétique chez la larve ouralienne.

D'ailleurs, les descripteurs ont reconnu que la nervation déchiffrée dans les ptérothèques avait plus de rapport avec celle de *Siphlonurus* que de *Cloeon*. C'est d'autant plus logique que l'aile inférieure a disparu chez ces derniers.

(1) Lameere, *op. cit.*, 1917, p. 66.

(2) Needham et Murphy, Neotropical Mayflies. (*Bull. 24, Lloyd. Libr.*, Ent. Ser., n° 4, 1924, p. 30). Lestage, Les Ephéméroptères du Chili. (*Bull. Ann. S. E. B.*, LXXI, 1931, p. 49).

(3) Traver note (*Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, 47, 1932, p. 190) qu'une larve qu'il rapporte à un *Siphloplecton sp.* a les ongles II et III égaux ou subégaux en longueur à leurs tarses.

Attendons la découverte de l'adulte pour avoir pleine confirmation.

GENRE ? — (LARVE AUSTRALIENNE)

Le seul renseignement donné par PHILLIPS (1) concerne une larve ayant des affinités avec *Ameletus* et *Oniscigaster*, mais ne possédant que 4 paires de branchies, celles de la 1re paire sont grandes, épaissies, et elles constituent un opercule protégeant les 3 autres paires.

L'auteur ajoute : " it occured to me that such an evolution may possibly be due to recurrent dry seasons and be a xerophytic adaptation ". L'idée est originale, et neuve, je crois.

Ce type serait moins spécialisé que le précédent.

Tout commentaire serait superflu momentanément.

7. — Groupe ayant perdu toutes ses branchies abdominales

GENRE MURPHYELLA LEST.

Encore un type chilien, et plus étrange encore.

LAMEERE avait écrit que " chez les larves des Ephémères, contrairement à ce que montrent les larves des Libellules, ni la branchie terminale, ni la branchie rectale n'ont été suffisantes pour éliminer toutes les branchies *latérales*. En voici un cas, imprévu, peut-être imprévisible, mais bien authentique pourtant. Il n'y a plus trace de branchies abdominales ; mais, comme la respiration rectale n'est pas encore réalisée exclusivement chez ces Ptilotes au premier stade, la fonction est dévolue à des caecums qui sont au nombre de 4 à la base des maxilles, 2 à la base du labium, 2 à la base des hanches, 1 au milieu de chacun des sternites thoraciques. Nous avons donc affaire à un type très spécialisé, et le plus évolué sous ce rapport.

La tête a la forme normale " en capuchon " ; le cercode a disparu ; les apophyses pleuro-abdominales sont peu accusées, mais elles portent les épines sériées que j'ai signalées chez d'autres larves Ephéméroptériennes et qui font songer à celles de Mégasoptères (fig. 9).

Les pattes sont courtes, très robustes et garnies de rangées d'épines disposées avec une symétrie remarquable ; les pattes antérieures et médiane ont la garniture captatrice de plancton que nous rencontrons fréquemment dans ce groupe chez les rhéophiles (fig. 7).

Les palpes ont perdu le 3e article, mais le dernier offre aussi le filtre à plancton souvent habituel dans ce cas.

(1) PHILLIPS, *op. cit.*, 1931, p. 410.

Les mandibules paraissent avoir perdu quelques canines ; la lacinia mobilis est bien développée et flabelliforme. La face externe des mandibules offre la garniture pileuse de celles des *Coloburiscus*, mais disposée en deux séries superposées, et les soies vont du bas vers le haut.

Les descripteurs de ce type, unique encore (1), ont aussi pensé à *Metamonius*, donc à un Siphlonuridien ; ils ont noté la ressemblance avec *Isonychia*, mais surtout parce que ce genre était néotropique (2). L'anormal de la larve explique cette hypothèse.

Je renvoie à ce que j'ai dit en 1929 (3) pour expliquer l'originalité de ce genre auquel j'ai donné un nom qu'il méritait à coup sûr.

J'ignore si RABAUD faisait allusion à un type semblable quand il écrivait : " l'existence de trachéo-branchies n'apporte à la vie aucune facilité ; la respiration s'effectue aussi bien sans elle... ". En tous cas, voici le premier exemple où un Ephéméroptère nous montre ce que nous connaissions déjà dans d'autres groupes, et rien ne défend de croire qu'on ne découvrira pas un jour un Ephéméroptère encore plus spécialisé.

Il est dommage qu'un type aussi curieux n'ait pas été étudié davantage, et à tous les points de vue, pour que nous sachions mieux. La mission américaine n'a récolté que 2 larves, sans se douter du côté admirable de sa trouvaille. C'est le sort fatal des explorations non spécialisées.

V. — GENRES A LARVE INCONNUE

Ces renseignements sont utiles pour une connaissance générale du groupe Siphlonuridien.

GENRE ANDROMINA NAV. (4)

Depuis 23 ans, ce genre est resté monotypique, et nul auteur n'a reparlé du génotype *grisea* depuis 1912.

Il a, comme caractéristiques, un champ ptéiostigmal non réticulé, et les 2 Cu coalescentes à leur origine. De tels caractères ne sont pas

(1) NEEDHAM et MURPHY, *op. cit.*, 1924, p. 29.

(2) Cet *Isonychia* mexicain n'a jamais été décrit. (Cfr. EATON, *Biol Centr. Amer.*, Neurept., p. 16).

(3) LESTAGE, Les Ephéméroptères à trachéo-branchies ventrales. (*Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.*, LXIX, 1929, p. 439).

(4) NAVAS, *Rev. Russe d'Entomol.*, 12, 1912, p. 416, fig.

typiques, je pense, car ils sont communs à d'autres genres ; à moins qu'il ne s'agisse, pour le second caractère, d'une vraie fusion des deux cubitales sur une partie de leur parcours initial.

L'ongulation étant inconnue, il est impossible de dire à quelle section appartient *Andromina*.

Si l'on s'en rapporte au dessin donné par le P. NAVAS, l'intercalaire du champ cubital (au sens de l'ancienne nomenclature), ou IMP (suivant la nomenclature que je suis ici), serait extraordinairement raccourcie.

C'est tout ce qui est à dire faute de mieux.

GENRE CHIMURA NAV. (1)

La diagnose date de 1915 ; depuis, silence complet.

Outre le caractère, commun à *Andromina*, de la brièveté de IMP, ce genre en différerait par la riche réticulation du PT où il existe deux séries parallèles de cellules, et par l'isolement des deux CU qui sont parallèles. Ces deux caractères se retrouvent nettement chez d'autres Siphlonuridiens.

NOTA. — Je me demande si ces deux espèces ne seraient pas des *Ameletus* !

GENRE DICTYOSIPHLON LEST.

J'ai créé ce genre en 1931 (2) pour une espèce chilienne classée dubitativement parmi les *Heptagenia* par le P. NAVAS (3). C'est indubitablement un Siphlonuridien.

ULMER m'a fait remarquer que la dichotomisation des secteurs de Cu^1 existait aussi ailleurs, notamment chez des *Isonychia* (*bicolor* WALK., *formosana* ULM.) et divers *Siphlonurus*. C'est très exact, mais je ne crois pas qu'elle y soit aussi complexe que chez *Dictyosiphlon*.

Et puis il y a l'aile inférieure, avec un caractère fort curieux, si j'ai bien interprêté le dessin de l'auteur : la naissance indépendante de R^{4+5} et de MA^1 ; ces nervures sont sans aucune relation avec les nervures habituelles, et le fait frappe bien davantage encore que chez *A. flavitinctus* TILL.

Je ne veux pas soutenir que ce soit un type neuf, mais nous n'avons que ces dessins, trop schématiques, et la diagnose, trop peu explicite, où le P. NAVAS dit que la forme des tarses et les ailes l'ont amené à

(1) NAVAS, *Entom. Mitteil.*, 4, 1915, p. 149.

(2) LESTAGE, Les Ephéméroptères du Chili. (*Bull. Ann. S. E. B.*, LXXI, 1931, p. 50).

(3) NAVAS, *Rev. Chilen. H. N.*, 33, 1929, p. 331.

inclure la *Molinaï* dans le genre *Heptagenia*, bien que l'aile antérieure présentât des différences notables avec celle des autres espèces de ce genre.

Pour cela, il faudrait admettre que le fragment de la nervure dessiné appartînt à l'intercalaire de la 2e précubitale, comme chez les *Heptagenia*.

La parole est au P. NAVAS qui voudra bien rectifier mon interprétation si elle est fautive.

GENRE SIPHLURISCUS ULM.

Ce genre chinois, créé par ULMER en 1919 (1) pour une espèce à géonémie fort restreinte (*S. chinensis* ULM.), s'est enrichi d'une seconde en 1932, *S. Davidi* NAV. (2), du nom de l'illustre missionnaire et explorateur français qui fut mon premier maître en entomologie.

Par sa forme générale, *Siphluriscus* s'apparente à *Siphlonurus*, et nous avons vu, dans le tableau des genres, ce qui lui est particulier.

GENRE TASMANOPHLEBIA TILL.

Ce genre, créé en 1921 (3), ne renferme encore qu'une espèce, *T. lacustris* TILL.

C'est un *Oniscigaster*, mais à abdomen cylindrique et étroit, donc sans apophyses pleuro-abdominales.

TILLYARD dit que la nervation radiale est assez variable (3). Il me semble aussi, en comparant divers dessins, que MP^2, à l'aile I, est proportionnellement plus longue que chez *Oniscigaster* ; et que, à l'aile II, il y a quelque différence dans le comportement de MP : courte furca chez le premier, et disparition de IMP ; longue furca et présence de IMP chez le second.

La larve es supposée limnophile.

VI. — L'ÉVOLUTION BRANCHIALE

LAMEERE avait reconnu en 1917 que " les caractères fournis par les branchies trachéennes sont des plus importants... ; ces organes présentent des complications trop grandes et trop variées pour qu'en cas de similitude nous ne les considérions pas comme trahissant les liens de parenté " (4).

(1) ULMER, *Arch. f. Naturg.*, 1919, A, 12, p. 61 (1920).
(2) NAVAS, *Mem. Accad. Sc. N. L.*, XVI, 1932, p. 929, fig. 46 (Subimago).
(3) TILLYARD, *op. cit.*, 1932, p. 127.
(4) LAMEERE, *op. cit.*, 1917, p. 57.

Il prenait comme type fondamental celui de " la lamelle élargie en feuille" d'*Ameletus* et présente sur les côtés des 7 premiers segments abdominaux où elle flotte librement. Tous les autres types seraient des néoformations dont l'apparition serait polygénétique.

Mais ce type fondamental ne serait pas primitif. Pour le trouver, il nous faut remonter au premier stade larvaire, où la larvule nous montre

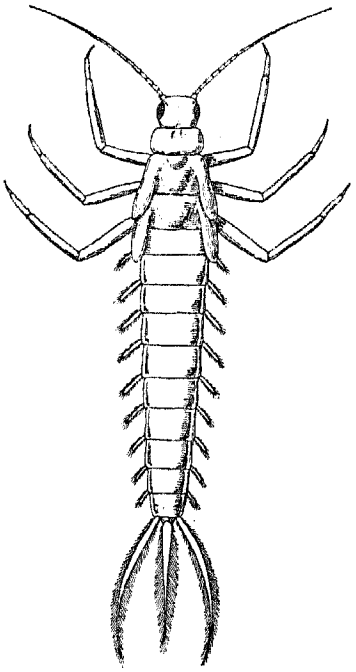


Fig. 10. — Reconstitution de la larve d'un ancêtre Ephéméroptérien du Permien inférieur : *Phthartus rossicus* (? Permoplectoptère).
(D'après HANDLIRSCH. — Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

un filament très simple rappelant l'organe des *Phthartus* du Permien inférieur de la Russie et de l'Afrique du Sud, une des composantes du groupe disparu des Permoplectoptères (fig. 10)

Il ne faut pas croire, je pense, que le filament branchial de *Phthartus* soit la forme initiale de la trachéo-branchie. Pas plus qu'on ne sait exactement quand apparurent ces organes, — bien que l'on doive croire qu'ils le firent après l'adaptation à la vie dulcicole — on ignore comment ils se montrèrent tout d'abord, et si ce fut, comme chez les larvules des formes actuelles, sous l'aspect de simples bourrelets où se développèrent d'abord une trachée, puis une série de trachées

capillaires, comme on le voit dans les houppes secondaires de diverses larves Ephéméroptériennes, et chez d'autres groupes branchifères où elles jouent le rôle tantôt de branchies sanguines, tantôt de branchies trachéennes, tantôt les deux à la fois.

Ce qui montre bien que tout cet appareil compliqué n'était pas indispensable, et surtout tout au début, c'est que nous avons encore des larves, que nous supposons remarquablement mal loties sous ce rapport, du moins comparativement à d'autres, chez lesquelles il n'y a plus trace de branchies abdominales. Il reste donc à définir l'exactitude de la théorie qui veut que la respiration branchiale soit venu *perfectionner* la primitive respiration cutanée, et celle qui admet que la modification en lamelle de la branchie simple des *Phthartus* soit une compensation de la disparition du nombre des branchies d'autrefois.

On peut être sceptique à cet égard, et ne pas croire que " ces organes ne soient que le résultat fortuit des modifications générales produites sur les larves par le changement des conditions d'existence ". Un pareil " hasard ", au sens zoologique du mot, serait inexplicable, et nul ne l'a admis, parcequ'il n'explique rien du tout.

Nous ignorons donc absolument comment étaient faites les trachéo-branchies des Pré-Siphlonuridiens. Nous ne pouvons que constater ce qu'elles furent autrefois et ce qu'elles sont dans le groupe précis que nous étudions, et l'on peut croire aussi que la forme terminale passait par tous les stades que nous voyons chez les formes actuelles.

Le tableau suivant le montrera, sans qu'il faille y voir une évolution orthogénétique quelconque, ce qui serait ridicule.

Tableau des larves d'après les branchies

I. 7 paires de trachéo-branchies abdominales, la 1re ou la 7e plus ou moins réduite, et lamelliformes.

A. Branchies situées latéralement.

1. Branchies simples :

a. Pas de branchies accessoires abdominales ou extra-abdominales : *Ameletus ; Parameletus ; Ameletopsis ; Dipteromimus ; Siphlonisca ; larve de l'Oural ; larve fuégienne ; larve néarctique.*

b. Des branchies accessoires abdominales et extra-abdominales. . . . . *Isonychia*

2. Branchies offrant une duplicature :

a. Sur les 2 premières paires . . . . *Siphlonurus*

b. Sur les 3 premières paires . . . . *Siphloplecton.*
c. Sur les 7 premières paires . . . . *Siphlurella.*

B. Branchies remontées sur le dos.
1. Branchies lamelliformes :
a. Branchies simples . . . . . *Oniscigaster.*
b. Branchies recouvrant des fibrilles trachéennes . . . . . *Chiloporter.*
2. Branchies bifides :
a. Branchies sans fibrilles accessoires . . *Coloburiscus*
b. Branchies avec fibrilles trachéennes. . . . . *Larve australienne.*

II. 4 paires seulement de trachéo-branchies dorsales, la 1re élytroïde et recouvrant les autres . . . *Siphlonella* et *larve australienne.*

III. Disparition totale des branchies abdominales, remplacées par des caecums aux maxilles, au labium, aux hanches antérieures et sous les sternites thoraciques . . . . . *Murphyella.*

CONCLUSIONS

L'examen comparatif du tableau des adultes (p. 102) et des larves (p. 134) Siphlonuridiens, ou présumés tels, montre la grande homogénéité des premiers et le remarquable polymorphisme des secondes.

Ce polymorphisme illustre fort bien ce que LAMEERE disait en 1917, 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 pouvons nous attendre à ce que, dans certains cas, elle ait évolué davantage que l'adulte " (1).

Mais on ne soupçonnait pas que cette super-évolution pût atteindre pareil degré *dans un seul groupe* et surtout celui des Siphlonuridiens ! Or peut-être peut-on le concevoir, précisément parce que c'est un groupe archaïque ayant, comme on dit, une potentialité évolutive autrement grande que celle d'autres groupes plus tardifs ou non soumis à l'isolement.

Ce sur quoi je voudrais attirer l'attention, c'est de savoir jusqu'à quel point on peut utiliser la larve pour bien comprendre un groupe.

LAMEERE n'a pas craint d'affirmer " qu'il est nécessaire, pour découvrir la classification des Ephémères, d'utiliser tous les caractères dont nous disposons, aussi bien ceux des larves que ceux des adultes, en mettant en harmonie les uns et les autres. Y-a-t-il désaccord entre

(1) LAMEERE, *op. cit*, p. 53.

les particularités larvaires et imaginales ? C'est qu'il y a, d'une part et d'autre, des caractères de convergence, soit d'adaptation, soit fortuite, qui ont été considérés à tort comme ayant une valeur systématique, et il s'agit alors de rechercher le véritable fil conducteur de la généalogie".

Le groupe Siphlonuridien nous en donne un aperçu, fragmentaire il est vrai, mais intéressant.

Le facies imaginal reste invarié, et, même chez les types les plus évolués, on reconnait ce qui constitue le trait fondamental Siphlonuridien, celui sur lequel tout le monde est d'accord : le comportement du champ cubital et le modelé de sa nervation.

Il n'en va plus de même du facies larvaire. Nous avons : 1° le type cylindrique, à tête hypognathe, à yeux latéraux ; c'est le type *Ameletus*. 2° Le type évolué, à corps déprimé, à tête plate, à yeux dorsaux ; c'est le type *Ameletopsis*.

Mais, entre ces deux sommets, il y a les degrés inévitables que constituent d'autres larves ayant un commencement d'aplatissement abdominal, tout en conservant une tête primitive.

Même remarque pour les cerques + cercode. Ici le mélange est non moins grand. Nous avons le type que l'on dit caractéristique des larves " nageuses " (ex. *Ameletus*) ; nous avons le type dont les cerques sont aussi plumeux que le cercode, type qui nous rappelle *Phthartus* (fig. 10), et que l'on dit personnifier la larve " rampante " (ex. *Ameletopsis*) ; et nous avons encore le type qui n'a que de simples verticilles et qui appartient aussi au type rampant.

LAMEERE donne la priorité au type rampant, " sauf à prouver que l'adaptation des larves à la natation ne s'est pas produite une ou deux fois dans l'évolution ".

J'aime mieux ne pas poser la question avec un pareil rigorisme. Je pense que les caractères que nous offrent les larves d'autrefois n'ont guère plus d'importance que ceux que nous montrent les larves actuelles à ce point de vue, et le polymorphisme des Siphlonuridiens à cet égard me paraît assez convaincant.

J'ai tout lieu de croire que, autrefois comme aujourd'hui, dans un même groupe, il y eut des larves que nous disons nageuses et d'autres que nous disons rampantes. S'il est vrai que les *Phthartus* avaient cerques et cercode plumeux bilatéralement, *Mesobaetis*, une autre composante du groupe des Permoplectoptères les avait nus ; et, parmi les Mésoplectoptères du Jurassique supérieur, nous avons en même temps un type à appendices plumeux (*Ephemeropsis*) et un type analogue aux Siphlonuridiens typiques actuels (*Phacelobranchus*). La

diversité est déjà fort intéressante, semble-t-il, pour les très rares types larvaires découverts à ce jour.

Choisir, dans ce stock, ce qui peut être primitif par rapport à une autre formation me paraît difficile ; j'y vois plutôt une morphologie adaptative dont le comportement des espèces récentes peut nous donner l'explication possible : les larves à queue plumeuse, sensu *Ameletus* (fig. 7), ne se camouflent pas et redressent ces organes ; les larves qui se camouflent ont ces appendices collés aux substrats que leur lithobiose exige, et les poils contribuent à la formation de ce revêtement secondaire mimétique qui les protège contre les ennemis possibles, ou favorise l'affût pour des proies nécessaires, si rares soient-elles. Et ceci fut, jadis, comme ce l'est aujourd'hui.

Evidemment, le cas peut fort bien ne pas être général, ni être aussi aussi accentué chez les unes que chez les autres. Mais, quand on a observé, manié quelques milliers de ces larves, on est vite familiarisé avec leur comportement " in situ ", et l'on finit par les deviner là où nul ne soupçonne leur présence. C'est ainsi que *Torleya* fut découverte ; même à une taille millimétrique, elle n'est qu'un paquet de boue, et l'on devine l'animal parce que cet atome boueux n'est pas immobile sur son support visqueux (fig. 11).

Or, les biotopes que hantaient les larves à l'époque du Permien et du Jurassique étaient-ils autres que ceux habités par les larves actuelles ?

J'irai même plus loin. Je crois absolument que la réduction du nombre des paires des branchies ne s'est pas faite aussi successivement, au cours des âges, que pour passer de 9 paires (*Phthartus* du Permien) à 8 paires (Méséphémérídés du Jurassique), pour ne plus en offrir que 7 paires (larves actuelles). N'avons-nous pas au Jurassique des larves à 9 paires de branchies et d'autres à 7 paires ? Celles-ci, *Mesoneta insignis*, dont HANDLIRSCH faisait un Plectoptère, serait un Odonatoptère pour LAMEERE " à cause de sa forme différente de celle des larves d'Ephémères, de sa grosse tête avec d'énormes yeux saillants qui rappellent ce qui existe chez les larves de Libellules... " (1). Je crois que HANDLIRSCH avait raison, et, ici encore, le présent explique le passé. L'évolution de ces organes, même dans une section aussi réduite que celle des Siphlonuridiens, peut servir d'illustration ayant une valeur documentaire que nous pouvons anticiper au moins par hypothèse, en attendant mieux.

Si *Prosopistoma* n'était pas connu dans le stock des Ephéméroptères

(1) LAMEERE, *op. cit.*, 1917, p. 49.

actuels, mais seulement à l'état fossile, on devine quel rapprochement on en eût fait. Mais certainement pas avec les Ephéméroptères.

Où aurait-on placé *Timpanoga hecuba*, cet Ephéméroptère néarctique dont le dessin de EATON (1) ne rappelle pas du tout ce qu'est

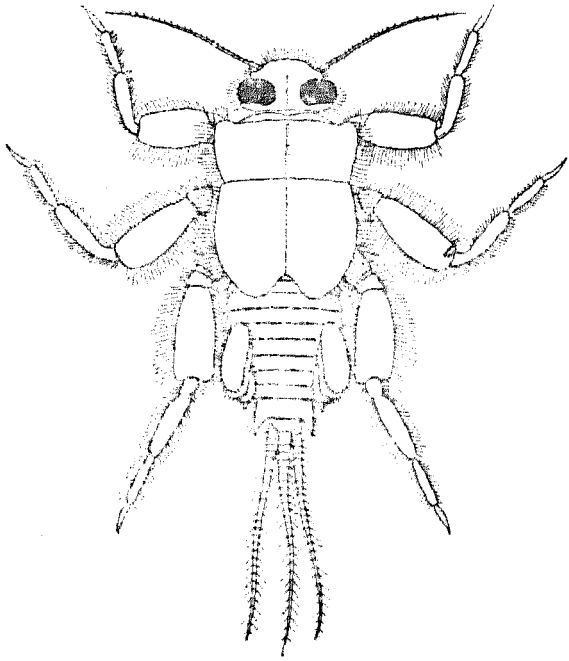


Fig. 11. — Larve de *Torleya belgica* LEST., type rampant pétricole. (D'après LESTAGE. — Extrait du *Précis de Zoologie* de LAMEERE).

l'animal avec ses formidables apophyses pleuro-abdominales, qu'une mauvaise fossilisation eût fait prendre pour des lamelles branchiales ?

N'a-t-on pas reconnu enfin que le fameux *Eugereon Boeckingi* n'avait rien à voir avec des " Ephémères ", ni même avec des Protohémiptères ?

Et j'y joindrai encore le cas de la disparition de toutes les trachéobranchies abdominales, fait que, dans l'imprévision absolue de chose pareille, on mettait en opposition avec ce que montrent les Libellules à l'état larvaire pour l'explication comparative du fonctionnement de la branchie terminale et de la branchie rectale de ces derniers Insectes.

(1) Comparer EATON, *Rev. mon.*, pl. 40 avec VALLEY, *Can. Ent.*, 1930, pl. III, fig. 4.

C'est un cas évidemment paradoxal, et davantage encore parce qu'il apparaît dans une série primitive. Mais n'explique-t-il pas que les modalités polymorphes au sein d'un groupe restreint peuvent rendre quelque peu subjectives certaines conclusions tirées par des paléozoologistes d'autres modalités non moins polymorphes présentées par des types historiques ?

Cela ne veut pas dire du tout qu'on doive négliger la valeur de l'apport de la morphologie larvaire au point de vue de la pure systématique.

Je n'ai cessé de le répéter, et TRAVER, qui en a fait l'expérience, insiste de nouveau pour une meilleure différenciation des formes éphéméroptériennes néarctiques (1).

Une systématique correcte aide à retracer la phylogénie, à condition qu'elle soit complète.

(Laboratoire de Recherches hydrobiologiques).

---

(1) TRAVER : « The rearing of many species of mayflies from the nymphal stage has convinced me of the great importance of correlating nymphal characters with those of the imago ». (*Journ. N. Y. Entom. Soc.*, XLI, 1933, p. 106). C'est fatal d'en arriver là.