

LE « MYSTERE » DES EPHEMEROPSIS
(EPHEMEROPTERES JURASSICO-CRETACES
D'ASIE PALEARCTIQUE),

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

La position systématique, tout autant que les rapports phylogénétiques, des *Ephemeropsis* (s. lat.) sont encore fort mal définis. On y a vu successivement des *Siphonuridae*, puis une famille distincte, les *Ephemeropsidae* à rapprocher soit des *Paedephemeridae*, soit des *Palingeniidae*.

Ces attributions reposent à peu près uniquement sur les caractères tirés de l'aile imaginale. Quant aux larves, l'avis général est qu'elles ont un faciès siphonuridien.

Le problème des affinités phylogénétiques de ces Ephémères géants mérite donc qu'on s'y attache. Disons immédiatement qu'une solution définitive ne peut encore être donnée actuellement, et ce, par suite du manque de détails précis sur la morphologie tant larvaire qu'imaginale. On le comprendra aisément à la lecture du résumé qui suit des indications fournies tant par les paléontologues qui ont pu examiner des empreintes de ces insectes, que par les zoologistes qui ont tenté de les interpréter.

HISTORIQUE.

Ce résumé est établi dans l'ordre chronologique, et laisse de côté les travaux de portée uniquement paléozoogéographique, tout autant que les traités où, manifestement, on s'est contenté de compiler avec plus ou moins de bonheur les données éparses dans la littérature.

1848. — J. MÜLLER figure un fragment d'abdomen d'une larve que, sur la foi des cerques, il attribue à un « *Ephemera* ». Notons qu'à cette époque, le genre *Ephemera* LINNÉ comprenait encore pratiquement la totalité des espèces (peu nombreuses) décrites comme Ephémères actuels.

1864. — E. D'EICHWALD décrit brièvement une larve presque complète que, faute de pouvoir placer dans un genre connu, il nomme *Ephemeropsis trisetalis*. Il lui voit des trachéobranches simples, coniques, et trois cerques pourvus de « petits cils ».

1868. — Le même auteur redécrit son matériel, qu'il nomme cette fois *Ephemeropsis orientalis*, sans justifier cependant cette nouvelle appellation spécifique, certainement superflue. Sa description est ici plus détaillée, quoique encore insuffisante pour les besoins de la systématique moderne. Ce qui est mieux, il donne une figure d'ensemble, malheureusement assez fruste, et certainement inexacte en plusieurs points. Les trachéobranches sont décrites comme doubles (quoique figurées, au nombre de sept paires, comme simples!), et les cerques latéraux sont brièvement ciliés au bord interne. La tête est arrondie, un peu anguleuse vers l'avant. Notons au passage que, pour cet auteur, le prothorax représente l'entièreté du thorax, et que le ptérothorax correspond morphologiquement aux deux premiers segments de l'abdomen!

1889. — F. BRAUER, J. REDTENBACHER & L. GANGLBAUER attribuent à *E. orientalis* des fragments de larves qui, rassemblés, pourraient permettre une reconstitution de l'aspect général du corps de ces insectes. La tête rappelle peu celle figurée par l'auteur précédent : elle est arrondie-hypognathe, avec des yeux latéraux presque pédonculés. Les cerques sont longuement ciliés, le médian de part et d'autre, les latéraux au bord interne seulement. D'après ces auteurs, les trachéobranches (huit paires) sont bifides et rappelleraient celles des actuels *Blasturus*; néanmoins les figures qu'ils donnent ne sont guère explicites. Les pattes sont toujours inconnues.

1906-1908. — Dans sa compilation monumentale des insectes fossiles, A. HANDLIRSCH, apparemment aussi peu familiarisé que ses prédécesseurs avec les traits généraux des larves d'Ephémères, conserve la distinction spécifique établie par E. D'EICHWALD (tout en attribuant à *E. trisetalis* s. str. une localité erronée — qui pourrait être due à un lapsus calami), et baptise *E. middendorfi* la larve de J. MÜLLER. Quant aux larves de F. BRAUER et consorts, interprétant à sa façon les données fournies par ces auteurs pour les trachéobranches, il en fait une espèce et un genre nouveaux : *Phacelobranthus braueri*. A. HANDLIRSCH ne semble pas avoir eu l'occasion d'examiner autre chose que les figures originales des auteurs qui l'ont précédé.

1909. — O. REIS cependant regroupe toutes ces formes sous le nom unique de *E. orientalis*, et y ajoute quelques nouveaux spécimens, dont il donne une reconstitution passablement fantaisiste. S'il a le mérite d'avoir essayé de déchiffrer les pièces buccales de ces insectes, il arrive à ce résultat plutôt imprévu d'y trouver, outre les appendices classiques, une paire de mâchoires supplémentaires situées... devant les mandibules. La reconstitution iconographique qu'il offre de l'aspect général de ces larves montre une tête en capuchon (il ne figure pas d'yeux), pas de prothorax,

un ptérothorax homogène à ptérothèques I seules indiquées, et un abdomen de 9 segments à paratergites à peine différenciés. Les pattes sont minces, les trois paires naissant de la ligne médiane du... ptérothorax ! Les cerques sont longs, leur moitié basale longuement ciliée : au bord interne pour les latéraux, de part et d'autre pour le paracerque. A l'exception des trois derniers, les segments abdominaux portent des trachéobranches (six paires) bifides, la partie interne en spatule, l'externe en filament pourvu de cils au bord interne.

1924. — T. D. A. COCKERELL décrit et figure photographiquement de nouveaux spécimens, malheureusement incomplets. Leurs pattes sont banales, quoique moins minces que ne le pensait O. REIS. Les derniers segments abdominaux portent des paratergites étirés en épines; les cerques latéraux sont ciliés au bord interne, le paracerque dès deux côtés. Les trachéobranches seraient constituées d'une lame simple, bifide, et au nombre de sept paires, contrairement à ce que pouvaient laisser penser les données de certains descripteurs précédents. L'auteur estime que toutes les formes décrites doivent être rangées sous le nom de *E. trisetalis*, sauf trois cerques qu'il figure et nomme *E. melanurus*.

T. D. A. COCKERELL décrit et figure également quelques fragments d'ailes — les premiers connus — qu'il attribue à *E. trisetalis*. Il crée pour cette espèce une sous-famille *Ephemeropsinae*, à placer dans les *Siphonuridae*.

1927. — Le même auteur, étudiant du nouveau matériel, apporte quelques détails supplémentaires sur l'aile supposée des *Ephemeropsis*. Il estime plus indiqué de constituer pour ces insectes une famille distincte : les *Ephemeropsidae*.

1928. — C. PING signale de nouvelles larves, et figure celles-ci avec sept paires de trachéobranches; il n'y a plus de pattes, et la tête est en forme de capuchon arrondi.

1934. — A. LAMEERE, résumant les données éparses dans la littérature, admet deux genres : *Ephemeropsis*, à trachéobranches en lames étroites et cerques ciliés de part et d'autre comme le paracerque; et *Phacelobranthus*, à trachéobranches « compliquées » et cerques ciliés longuement du côté interne seulement.

1935. — M. UÉNO, suivant T. D. A. COCKERELL dans sa conception taxonomique des *Ephemeropsidae*, signale de nouvelles larves de *E. trisetalis*, qu'il décrit et figure photographiquement. Ces larves sont dépourvues de pattes et de tête. L'auteur compte sept paires de trachéobranches constituées d'une lame simple, bifide.

1939. — A. HANDLIRSCH, restant sur ses anciennes positions, met *E. melanurus* COCKERELL en synonymie de *E. trisetalis* EICHWALD, et crée pour les larves de O. REIS (1909) une espèce nouvelle : *E. reisi*.

1954, 1955 (a, b). — Réinterprétant la nervation des *Ephemeropsis*, à l'aide des figures fournies par T. D. A. COCKERELL (1924, 1927), je suis amené à rapprocher (comme je l'ai rappelé plus haut) ces Ephémères d'abord des « *Hexagenitidae* » (nunc *Paedephemeridae*), ensuite des *Palingeniidae*.

DISCUSSION DES FAITS ET DES INTERPRÉTATIONS.

Les Larves.

Si l'on tente de coordonner les détails fournis par les différents auteurs, on arrive à une première conclusion : il n'existe aucune raison de multiplier, à l'intérieur de la famille des *Ephemeropsidae*, les espèces et même les genres. La synonymie *E. trisetalis* = *E. orientalis* va de soi, puisqu'il s'agit certainement du même matériel. Quant aux autres dénominations, elles ne sont justifiées que par diverses causes d'erreur : mauvais état de conservation du matériel à examiner; manque de moyens techniques pour les auteurs les plus anciens; absence évidente de documentation sur les traits généraux des larves d'Ephémères chez les descripteurs; non-identité entre ces derniers et les « baptiseurs », ces derniers se basant uniquement sur des figures fort souvent grossières, voire inexactes.

Sous réserve de données ultérieures plus complètes, nous placerons donc toutes les larves signalées sous le nom unique de *Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD.

Cette unification taxonomique nous permet de tirer le maximum des données fournies par les divers auteurs. Essayons donc maintenant de coordonner les renseignements dont nous disposons, pour établir une reconstitution satisfaisante des principaux traits morphologiques des larves de *E. trisetalis*.

Forme générale du corps (fig. 1 a). — Celle-ci est visiblement siphonuridienne, si l'on entend par là ce type, dit nageur, effectivement courant chez les actuels *Siphonuridae*, mais que l'on rencontre aussi dans quelques autres familles.

Tête. — O. REIS, qui semble être l'auteur qui a pu examiner le matériel le plus abondant, schématise une tête en forme de capuchon court. Ceci concorde d'ailleurs assez bien avec les figures de E. D'EICHWALD (1868) et de C. PING (1928).

On ne sait pratiquement rien des yeux ni des antennes. Les pièces buccales ne sont connues que par les figures de O. Reis; on sait que cet auteur en a proposé une interprétation inacceptable. Pour ma part, je vois (fig. 1 b), dans le prétendu « labium », en réalité les coxas des pattes I, entourant le sternite prothoracique. Le vrai labium doit être recherché apparemment dans les « II-maxillae » de O. REIS; les « mandibules » de cet auteur doivent être les maxilles, tandis que les vraies mandibules sont certainement représentées par les prétendues « I-maxil-

lae ». Notons que, si mon hypothèse est exacte, les mandibules sont (peut-être!) dépourvues de mola (ce qui dénoterait un régime carnivore), et qu'il n'y a pas de palpes maxillaires. Cette interprétation reste toutefois sous la dépendance d'un nouvel examen des empreintes.

Thorax. — Le prothorax paraît bien avoir été court et transverse, à en juger par les figures dont nous disposons. Le ptérothorax était de forme banale, sans doute un peu bombé dorsalement, avec mésothorax prédominant; plusieurs auteurs signalent que les ptérothèques métathoraciques ne sont pas visibles : autrement dit, elles sont cachées par celles du mésothorax. On en déduira la réduction des ailes postérieures, et la triangularisation des antérieures.

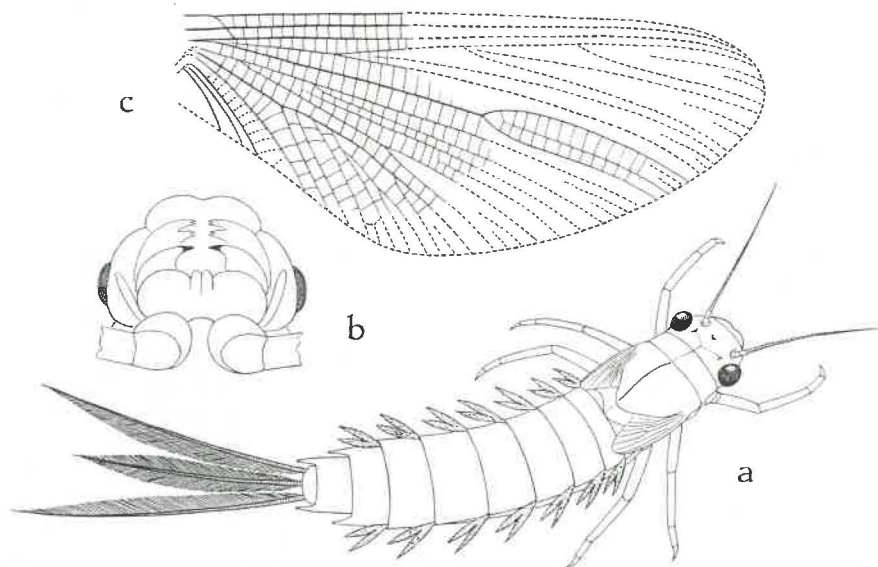


Fig. 1. — *Ephemeropsis trisetalis* EICHWALD, larve et adulte.

- a. — Larve, vue latéro-dorsale, restauration originale d'après les données de divers auteurs; $\times 2,2$ env. b. — Larve, tête, face ventrale, restauration originale d'après les données de O. REIS (1909); $\times 5$ env. c. — Adulte, aile I droite, restauration originale d'après les données de T. D. A. COCKERELL (1924 et 1927); $\times 2,2$ env. Les nervures connues sont en traits pleins; les autres sont hypothétiquement tracées en traits interrompus.

Les pattes, assez mal connues, paraissent d'un type banal, sans adaptations particulières.

Abdomen. — Sans doute légèrement déprimé, constitué évidemment de 10 segments. Des paratergites étirés en épines aux urites 8 et 9. Dernier segment court.

Le paracerque est longuement cilié de part et d'autre, et devait être un peu plus court que les cerques latéraux, ceux-ci également pourvus de longs cils mais seulement au bord interne. J'ignore absolument où A. LAMEERE (1934) a trouvé l'indication de cerques latéraux ciliés de part et d'autre, bien que cette donnée ait été reprise de confiance par J. A. LESTAGE (1935).

Les trachéobranches sont les organes qui ont donné lieu au plus grand nombre de discussions. À l'exception de E. D'EICHWALD (1864, nec 1868), les auteurs décrivent des lamelles trachéobranchiales bifides. A. HANDLIRSCH (1906-1908), on ne sait pourquoi, admet chez son « *Phacelobranthus braueri* » des trachéobranches fibrillaires (sa description fait penser aux organes respiratoires des *Habrophlebia* actuels!). Notons que O. REIS (1909) a cru voir chez *E. trisetalis*, des « cils » au bord interne d'au moins une des branches de la lamelle. Il est donc assez vraisemblable que, en fait, les trachéobranches étaient constituées d'une lamelle divisée presque jusqu'à la base en deux branches étroites et pointues, sans doute couvertes de soies plus ou moins épaisses (et peut-être accompagnées de fibrilles trachéolaires dont la position exacte reste à découvrir ??).

J'ai dit plus haut que la larve d'*Ephemeropsis* présentait un aspect général siphonuridien. Mais il est un type larvaire, appartenant à la famille des *Isonychiidae* et donc apparenté à la famille des *Siphonuridae*, avec lequel on peut avantageusement comparer celui des *Ephemeropsis* : c'est celui des *Coloburiscus* EATON et des *Coloburiscoides* LESTAGE. Ces larves ont en effet un faciès siphonuridien, avec des épines paratergales sur certains segments abdominaux, et leurs trachéobranches sont constituées de lamelles simples, fendues en deux branches étroites et pointues, épineuses, à la base commune desquelles se trouve, chez *Coloburiscoides*, une touffe de caecums trachéolaires. Est-ce aller trop loin que de supposer un parallélisme structural assez marqué entre ces organes respiratoires chez les *Ephemeropsis* et les *Isonychiidae* susdits ?

Les Adultes.

Les *Ephemeropsidae* présentent une gemination nervuraire qui entraîne leur rapprochement soit avec les *Palingeniidae* et les *Behningiidae*, soit avec les *Paedephemeridae* et les *Oligoneuriidae*. Comme on le sait, chez les formes où cette gemination n'est qu'ébauchée, la décision sera emportée par la position, à l'aile I, de la nervure MP^1 par rapport à MA^2 . Malheureusement, on ne connaît encore rien de l'extrémité distale de MP^1 chez les *Ephemeropsis*. Toutefois, ce que T. D. A. COCKERELL a figuré (1927) de la partie basilaire de MP^1 laisse supposer une gemination du type des *Paedephemeridae*. Un autre caractère de nervation vient d'ailleurs montrer le parallélisme avec les *Paédéphémérides* : ceux-ci ont une MA à branches à courbure concentrique; on les retrouve telles

chez *Ephemeropsis* (1). Même la furcation de CUA, que T. D. A. COCKERELL (1924) compare à celle des *Palingeniidae* et qui m'avait amené (1955 a) à établir un rapprochement entre les uns et les autres, se trouve indiquée nettement chez certains *Paedephemeridae*, et persiste, simplifiée et perfectionnée, chez les *Oligoneuriidae*.

Dans l'ensemble, l'aile I des *Ephemeropsis* ne présente donc rien qui la sépare de celle des *Paedephemeridae*. C'est dans ce sens qu'a été réalisée la reconstitution partiellement hypothétique présentée par la figure 1 c.

ESSAI SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES *Ephemeropsis*.

La comparaison des larves et des adultes des formes actuelles non seulement entre eux, mais aussi avec les rares fossiles connus, permet de supposer l'origine commune d'une série de familles, dont les *Siphonuridae*, *Isonychiidae*, *Paedephemeridae* et *Oligoneuriidae*. L'ordre dans lequel ces familles viennent d'être énumérées n'a pas été laissé au hasard de la plume. Sans pouvoir entrer ici dans le détail, on est en droit d'admettre chez ces groupes systématiques l'existence de caractères de spécialisation progressive des mêmes structures, sans pouvoir évidemment pour cela y chercher les stades successifs d'une évolution monophylétique.

J'ai rappelé au début de cette note mes opinions différentes de 1954 et 1955. A cette époque, je n'avais pu consulter certains auteurs ayant traité des *Ephemeropsis*. Aujourd'hui, ayant pu compléter ma documentation, je serais plutôt enclin à revenir à ma première façon de voir, et à rechercher l'origine des *Ephemeropsis* chez des *Paedephemeridae* archaïques, voire chez des « Prépédéphémérides » permo-jurassiques (cfr. DEMOULIN, G., 1955 b) (2). Même, allant plus loin, on pourra se demander si la famille des *Ephemeropsidae* n'est pas superflue, et si *Ephemeropsis* ne doit pas être intégré tout simplement dans les *Paedephemeridae*.

Les lecteurs insuffisamment documentés sur les difficultés de l'étude phylogénique des Ephémères pourront sans doute s'étonner de pareilles tergiversations à propos de la position taxonomico-phylogénique des *Ephemeropsidae*. Qu'ils veuillent seulement bien se souvenir que pareil problème est de ceux qu'il faut reconsidérer à l'occasion de chaque fait nouveau, ce fait fut-il constitué par l'obtention de renseignements auparavant hors de portée.

(1) On pourrait craindre que le parallélisme des branches de MA figuré chez l'adulte de *Ephemeropsis* par T. D. A. COCKERELL (1927) ne soit dû à une erreur du dessinateur. Il semble bien qu'il n'en est rien, car ce parallélisme se retrouve dans la ptérothèque larvaire figurée par le même auteur en 1924.

(2) Les *Ephemeropsidae* constitueraient alors une famille ayant disparu à la fin du Secondaire, sans laisser de descendance, et ne pourraient former le passage entre les *Mesephemeridae* permo-jurassiques et les actuels *Palingeniidae*, ceux-ci ayant pu dériver directement de ceux-là.

De toute façon, la solution ici proposée au problème des *Ephemeropsis* reste, on le comprendra, très provisoire. Mais il n'est pas douteux qu'une étude des fragments alaires trop schématiquement figurés par T. D. A. COCKERELL (1924, 1927) pourrait nous fournir cette fois des bases fermes pour une nouvelle discussion des *Ephemeropsidae* et de leurs affinités réelles. La solution de cette question se trouve à l'American Museum of Natural History!

RÉSUMÉ.

La position systématique et phylogénique des *Ephemeropsidae* ne peut être précisée avec certitude, par suite du manque de données complètes sur la morphologie larvaire et imaginale de ces insectes. On trouvera ici un historique de la question, une synthèse de nos connaissances sur la structure des larves et des adultes, et une hypothèse sur les rapports phylogéniques de ces Ephémères géants.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BRAUER, F., REDTENBACHER, J. & GANGLHAUER, L., 1889, *Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibirien*. (Mém. Acad. Imp. Sci. St-Petersbourg, (7), XXXVI, 15.)
- COCKERELL, T. D. A., 1924, *Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., LI, p. 129.)
- , 1927, *New light on the giant fossil May-flies of Mongolia*. (Amer. Mus. Novit., 244.)
- DEMOULIN, G., 1954, *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes*. (Vol. jub. V. Van Straelen, I, p. 549.)
- , 1955a, *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. I. Mesephemeridae*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 39.)
- , 1955b, *Id. III. Phylogénie et Zoogéographie*. (Mém. Soc. Roy. Ent. Belg., XXVII, Vol. jub., p. 176.)
- EICHWALD, E. D', 1864, *Sur un terrain jurassique à poissons et insectes d'eau douce de la Sibérie orientale*. (Bull. Soc. Géol. France, (2), XXI, p. 19.)
- , 1868, *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, décrite et figurée*. (Seconde section de la période moyenne.) (Stuttgart, Schweizerbart, II, 2, p. 641, pl. 37.)
- HANDLIRSCH, A., 1906-1908, *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen*. (Leipzig, Engelmann.)
- , 1939, *Neuere Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. II*. (Ann. Naturhist. Mus. Wien, XLIX, p. 1.)
- LAMEERE, A., 1934, *Ephéméroptères*. (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)
- LESTAGE, J. A., 1935, *Contribution à l'étude des Ephéméroptères. IX. Le Groupe Siphonuridien*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., LXXXV, p. 77.)
- MÜLLER, J., 1848, in MIDDENDORF, A. Th., *Reisen in den äussersten Norden und Osten Sibiriens*. (St-Petersburg, I.)
- PING, C., 1928, *Cretaceous fossil Insects of China*. (Palaeontologia Sinica, (B), XIII, 1.)
- REIS, O., 1909, *Die Binnenfauna der Fische in Transbaikalien*. (Recherches géol. & minières le long du chemin de fer de Sibérie, XXIX.)
- UÉNO, M., 1935, *A fossil Insect Nymph from Jehol*. (Report First Scientif. Exped. Manchoukouo, 1933, II, 2.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.