

SUR L'ORIGINE ET LES TENDANCES EVOLUTIVES
DES BAETIDAE ET DES SIPHLAENIGMATIDAE
(EPHEMEROPTERA)

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

Il est généralement admis que les *Baetidae* sont issus des *Siphonuridae*. D'accord avec J. G. PENNIKET (1966), je considérerai même qu'ils descendent de formes ancestrales appartenant à la sous-famille des *Siphonurinae*.

Cette hypothèse phylétique repose évidemment avant tout sur les caractères larvaires. Mais avant de discuter ceux-ci en détail, j'examinerai — comme de coutume — jusqu'à quel point la nervation alaire des *Baetidae* peut être conciliée avec l'idée d'une origine siphonuridienne.

Comme je l'ai dit déjà auparavant (G. DEMOULIN, 1969c), une réduction poussée de la nervation transverse ne peut guère s'admettre qu'à partir d'un stade de densité moyenne. Les ancêtres des *Baetidae* ne sont donc sans doute jamais passés par un stade à nervules transverses très serrées. Chez les formes actuelles, on constate un développement moyen des champs de MA et de MP aux ailes antérieures. Ces caractères concordent avec ceux des *Siphonurinae*. Mais les *Baetidae* se signalent par d'autres caractères qui leur sont, sinon toujours propres, du moins toujours constants. Les ailes postérieures sont au moins fortement réduites; souvent elles manquent. De toute façon, elles ont perdu toute valeur motrice. En compensation, la région cubito-anale des ailes antérieures s'est élargie et arrondie; il n'y a plus de tornus. Le champ de CuA est élargi et porte une paire de longues ICuA longitudinales qui ne rappellent plus du tout les nervules sigmoïdales des *Siphonurinae* (1). Les fourches de MA et de MP sont disloquées, ce qui représente apparemment un stade ultime d'asymétrisation des fourches initiales. La dislocation de MP

(1) On sait pourtant qu'une ébauche de ce type d'ICuA existe déjà chez certains *Siphonurinae* (Cfr. G. DEMOULIN, 1951, genre *Metreletus*).

se rencontre un peu au hasard dans tous les groupes d'Ephéméroptères; celle de MA est plus rare mais se retrouve cependant chez les *Caenidae* et les *Prosopistomatidae*. Cette dernière famille appartient aux *Siphonuroidea*, ce qui prouve que ce type de MA correspond à un mode d'évolution nervuraire possible, a priori, dans les diverses composantes de la super-famille.

A mon avis, le principal trait évolutif significatif chez les adultes de *Baetidae* est l'élargissement du champ de CuA aux ailes antérieures, phénomène dont j'ai montré la fréquence et le polyphylétisme chez les *Siphonuroidea* (G. DEMOULIN, 1969a, b, c). Rien dans la nervation alaire des *Baetidae* ne s'oppose donc à ce qu'ils aient pu dériver de *Siphonurinae* archaïques.

Voyons maintenant jusqu'à quel point les caractères larvaires peuvent confirmer l'origine siphonuridienne des *Baetidae*.

Les traits évolutifs des larves de *Siphonurinae*

On admet douze genres de *Siphonurinae*, dont un fossile (*Stackelbergisca* TSHERNOVA). Tous sont connus au stade larvaire, sauf un actuel (*Siphuriscus*).

Des dix genres actuels entièrement connus, six présentent un certain nombre de caractères larvaires communs : corps cylindrique, à paratergites abdominaux peu ou pas développés; pattes à tibia bien développé, au moins aussi long que le tarse; sept paires de trachéobranches latérales, simples, ovalaires (plus large au-delà du milieu), raidies par un « tendeur » (carène longitudinale dorsale). Il semble que, pour les *Siphonurinae* actuels, ce soit là le type larvaire le plus archaïque. Cet archaïsme ne signifie cependant pas absence totale de traits de spécialisation. Chez *Ameletus* et *Metreletus*, les soies apicales des maxilles ont constitué un racle-plancton. Chez *Dipteromimus*, les palpes labiaux montrent un premier article dilaté et un troisième subtronqué. Chez *Metamonius*, *Ameletoides* et *Nesameletus*, la spécialisation buccale se manifeste par la fusion en un seul bloc des canines mandibulaires. Mais, en outre, ces trois genres ont acquis le clivage des tibias et la présence d'une ébauche de branches sanguines sur l'articulation cardino-stipitale des maxilles. J'ai montré récemment (G. DEMOULIN, 1969b) que ces deux derniers caractères permettent de chercher, chez les ancêtres directs de ces trois genres, ceux des *Isonychiidae*.

Les quatre autres genres actuels entièrement connus ont conservé les sept paires de trachéobranches latérales, mais leur corps s'est déprimé et ce nouveau type s'observe d'autant plus aisément que les paratergites abdominaux sont plus développés. En même temps, les trachéobranches ont modifié leur forme, s'élargissant avant le milieu et acquérant ainsi une coupe plutôt triangulaire. *Parameletus* est encore relativement peu spécialisé : le deuxième article des palpes labiaux est étiré sur son bord

interne et forme pince avec le troisième. Chez *Siphlonisca*, les palpes labiaux sont plus archaïques, mais les paratergites abdominaux sont encore élargis, presque rectangulaires (ils persisteront partiellement chez l'adulte) et les trachéobranches sont également élargies.

Mais un nouveau pas dans la spécialisation nous est fourni par *Edmundsius* et *Siphlonurus*, qui « perfectionnent » le type larvaire aplati. Les trachéobranches — au moins celles des urites I et II — sont dédoublées, avec des lamelles élargies et plus ou moins bilobées; les tibias sont secondairement raccourcis au bénéfice des tarsi. Chez *Edmundsius*, à deuxième et troisième articles des palpes labiaux élargis et fusionnés, la lamelle inférieure des trachéobranches dédoublées (I-II) est encore petite. Chez *Siphlonurus*, à palpes labiaux de type banal, les lamelles supérieures et inférieures des trachéobranches sont subégales et le dédoublement peut aller jusqu'au segment abdominal VI.

On trouve donc, chez les *Siphlonurinae*, deux tendances évolutives : larves cylindriques à trachéobranches ovalaires simples d'une part, et d'autre part larves déprimées à trachéobranches élargies finissant par se dédoubler parallèlement à un léger raccourcissement des tibias.

Si, comme je l'ai supposé plus haut, le type cylindrique est le plus archaïque, on conçoit néanmoins assez facilement comment il a pu donner naissance au type déprimé. La cause de l'apparition de ce dernier pourrait d'ailleurs s'expliquer par des nécessités écologiques ou éthologiques.

Le genre *Stackelbergisca* n'est connu que par une seule espèce (*S. sibirica* TSHERNOVA), du Jurassique. La larve est déprimée, avec des paratergites abdominaux triangulaires bien développés. Les tibias ne sont pas raccourcis. L'insecte pourrait donc être rapproché des actuels *Parameletus* et *Siphlonisca*. Mais les trachéobranches — malheureusement assez mal connues — pourraient bien avoir été ovalaires (Cfr. O. A. TSHERNOVA, 1967) et même avoir été pourvues d'un « tendeur » (Cfr. G. DEMOULIN, 1968). S'il en est bien ainsi, *Stackelbergisca* pourrait être un intermédiaire, morphologique et phylétique, entre les ancêtres du type cylindrique et les formes plus récentes du type déprimé. La solution de ce problème serait peut-être plus aisée si on pouvait se baser sur la larve de l'actuel *Siphuriscus*, dont la nervation alaire concorde étroitement avec celle de *Stackelbergisca*. Mais cette larve reste à découvrir...

Quoi qu'il en soit, nous pouvons maintenant voir comment les types larvaires des *Siphlonurinae* ont pu donner naissance à ceux des *Baetidae*. Nous discuterons ensuite le cas particulier des *Siphilaenigmatidae*.

Les traits évolutifs des larves de *Baetidae*

En dehors de quelques rares formes auxquelles je m'intéresserai plus loin, on retrouve, chez les *Baetidae*, les deux grands types larvaires des *Siphlonurinae*.

Chez la majorité des genres (une quinzaine; actuels, sauf le jurassique *Mesobaetis*), la larve est du type cylindrique, avec des trachéobranches simples et ovalaires. La ressemblance avec certains *Siphonurinae* est souvent si étroite que des confusions se sont parfois produites (2). Toutefois, chez les *Baetidae*, les paratergites sont inexistantes et les trachéobranches sont toujours dépourvues de « tendeur ». La spécialisation se limite à des déformations des palpes labiaux et maxillaires, à la réduction (limitée) du nombre des trachéobranches, et à l'atrophie plus ou moins marquée du paracercue.

La larve de type déprimé existe chez quelques genres. Chez *Neocloeon* et *Procloeon*, on trouve ce type sous sa forme la plus simple. Les trachéobranches sont encore simples, mais triangulaires (3). Chez *Callibaetis*, *Centroptiloides*, *Austrocloeon* et *Cloeon*, les trachéobranches sont plus ou moins dédoublées, avec lamelles inégales ou égales selon le genre. Mais, chez les *Baetidae*, les larves déprimées ne montrent pas de paratergites abdominaux élargis et toutes ont les tibias non raccourcis.

Le parallélisme du double type larvaire chez les *Siphonurinae* et les *Baetidae* pose un problème phylétique. Les *Baetidae* ont-ils tous la même origine, ou sont-ils diphylésiques? La seconde hypothèse semble, au premier abord, séduisante: C. BOGOESCO & I. TABACARU (1957), n'étudiant il est vrai que 7 genres, y ont vu deux lignées distinctes, séparables selon la simplicité ou la duplication des nervules marginales aux ailes antérieures. Malheureusement, le triage sur cette base des adultes ne concorde pas, dans les résultats avec celui qu'on établirait sur les types larvaires. On sait d'ailleurs que, chez les *Callibaetis*, on trouve mélangés les deux types de nervules marginales.

A mon avis, les *Baetidae* sont monophylétiques et dérivent de *Siphonurinae* à larves cylindriques. Qu'il faille ou non accepter l'idée de deux lignées à l'intérieur de la famille, reconnaissables à leurs nervules marginales, il est en tout cas pratiquement certain que les larves déprimées sont issues, mono- ou polyphylétiquement, de larves cylindriques.

Mais, pour mieux comprendre l'origine des *Baetidae*, il est utile de voir ce qui a pu se passer dans la famille voisine: les *Siphlaenigmatidae*.

Les traits évolutifs des *Siphlaenigmatidae*

Pour J. G. PENNIKET (1962), les ancêtres des *Baetidae* étaient construits comme des *Siphlaenigmatidae* et ces derniers avaient des ancêtres bâtis comme des *Siphonuridae*. Mais voyons d'abord les caractères de nervation.

(2) Par exemple, la larve de *Metamonius fuegiensis* (LESTAGE) a d'abord été décrite par G. ULMER (1905) comme « Nympe des *Baëtis*-Typus »!

(3) L'opposition entre trachéobranches ovalaires et trachéobranches triangulaires est moins marquée que chez les *Siphonurinae*. On connaît des *Baetidae* à larves cylindriques dont les trachéobranches montrent une tendance à la triangularisation.

Chez le seul *Siphlaenigmatidae* connu (*Siphlaenigma janae* PENNIKET), l'aile postérieure est moins réduite que chez les *Baetidae* et montre encore une nervation pratiquement complète. A l'aile antérieure, la nervulation transverse est d'une densité un peu en-dessous de la moyenne et les champs de MA et de MP sont d'une largeur également moyenne (avec la fourche de MP disloquée); le champ de CuA est élargi, avec tornus marqué, et les ICuA — peu nombreuses — sont intermédiaires entre celles des *Siphonurinae* et celles des *Baetidae*. D'autre part, la larve de *Siphlaenigma* est du type cylindrique. Selon J. G. PENNIKET (loc. cit.), elle a beaucoup de caractères de *Baetidae* mais, dans ses grandes lignes, elle ferait plutôt penser à celle de *Nesameletus*. Notons toutefois qu'elle n'a ni « tendeurs » trachéobronchiaux ni branchies sanguines maxillaires. Mais ce qui, à mon sens, importe plus, c'est que ses tibias sont courts (à peine plus de la moitié des tarsi).

Le raccourcissement du tibia est un trait exceptionnel pour une larve cylindrique. Dans les autres *Siphonuroidea*, il n'est connu que chez des larves plutôt déprimées. Si le raccourcissement tibial existait dès l'origine des *Siphlaenigmatidae*, ceux-ci constituent alors une lignée divergente. Mais on peut supposer que les ancêtres des *Siphlaenigmatidae* devaient également posséder des larves à tibias non raccourcis. Celles-ci pouvaient donc constituer un passage entre les *Siphonurinae* et les *Baetidae*.

Je dois ici ouvrir une parenthèse à propos du « tendeur » trachéobronchial. On pourrait être tenté d'y voir une structure primitive; néanmoins, on ne le rencontre que chez les *Siphonurinae* à larves cylindriques, qui forment une lignée fort homogène se prolongeant jusque dans les *Isonychiidae*. Mais tous les autres *Siphonuroidea* en sont dépourvus, même les *Hexagenitinae* dont la taille particulièrement grande aurait largement justifié l'existence de ce renforcement des lamelles trachéobronchiales. Je considère donc le « tendeur » trachéobronchial comme une acquisition, ancienne certes mais cependant secondaire, apparue après la naissance des *Siphonurinae* les plus archaïques.

Les ancêtres des *Siphlaenigmatidae* devaient donc avoir une larve cylindrique, à sept paires de trachéobronchies latérales, simples, ovalaires, sans « tendeur », à tibias non raccourcis et — bien que je n'en aie pas parlé jusqu'ici — à cerques latéraux ciliés au bord interne seulement; ils ne se distinguaient des *Siphonuridae* contemporains que par leurs caractères adultes (nervation alaire). Ce sont eux qui ont pu être à l'origine des *Baetidae*.

Les tendances évolutives des larves atypiques de *Baetidae*

Alors que les *Siphonurinae* à larves cylindriques ont donné naissance à différentes lignées qui, progressivement, ont développé des types morphologiques (tant adultes que larvaires) très variés, il pourrait

paraître assez étrange que les *Baetidae* — disposant pourtant des mêmes bases — se soient cantonnés dans un style homogène. Sans doute, les adultes de *Baetidae* sont déjà tellement spécialisés qu'il leur serait assez malaisé d'acquérir des caractères morphologiques nouveaux assez originaux. Mais il n'en est pas de même des larves, dont les traits archaïques ne sont tout au plus que voilés par des nécessités mécaniques inhérentes à la petite taille. Et de fait, il semble que le *Baetidae* à larves cylindriques ont entamé — assez tardivement sans doute — des essais divers de divergence à partir du type banal. Et il est intéressant d'observer que, plus ou moins fidèlement, ces essais copient certaines réalisations d'autres *Siphonuroidea*. Ces copies, je vais les discuter ici.

Chez les *Baetodes*, le corps des larves est cylindrique et les trachéobranchies sont simples. Elles sont toutefois légèrement triangulaires, latéro-ventrales et réduites à 5 paires (urites I-V). D'autres Ephéméroptères possèdent des trachéobranchies ventrales, mais pas dans le cadre des *Siphonuroidea*. D'autre part, les larves de plusieurs espèces de *Baetodes* possèdent des branchies sanguines sterno-thoraciques. Par là, elles rappellent les *Isonychiidae* les plus spécialisés. Chez *Afrobaetodes* (4), les trachéobranchies, également latéro-ventrales, sont restées au nombre de six paires (I-VI); il y a non seulement des branchies sanguines sur le sterno-thorax, mais il y en a sur les maxilles. Toutefois, ici, ces branchies se trouvent, non pas sur l'articulation cardino-stipitale, mais sur le « coude » du palpe. La copie du type isonychien s'arrête d'ailleurs là : il n'y a pas de filtres ciliaires sur les pattes et les trachéobranchies abdominales ne portent pas de touffes de caecums. En outre, le paracerque manque et les cerques latéraux sont nus. Mais si la copie du type isonychien se limite à la présence des branchies sanguines, il faut en outre noter que les deux genres ne correspondent pas à une même lignée, mais se copient mutuellement. En effet, l'adulte de *Baetodes* est dépourvu d'ailes doubles. Par contre, *Afrobaetodes* possède des ailes postérieures et ses ailes antérieures ont des nervules marginales simples.

Les *Pseudocloeon* ont des larves cylindriques à trachéobranchies simples. Normalement, ils sont dépourvus de paracerque mais on y a introduit des formes à paracerque développé. C'est parmi celles-ci que R. S. CRASS (1947) a placé une forme à pièces buccales assez originales. Ce type buccal se retrouve chez *Pseudocloeon bertrandi* DEMOULIN; mais cette espèce présente d'autres traits morphologiques autrement originaux. Les ptérothèques I sont larges et fusionnées sur la ligne médiane (il n'y a pas de ptérothèques II). Elles constituent ainsi une protection pour les sept paires de trachéobranchies, qui sont latérales, simples, subovalaires-arrondies. Au premier abord, on pourrait penser à un dispositif semblable à celui des *Baetiscidae* et des *Prosopistomatidae*; mais, chez *P. bertrandi*, la « carapace » est formée par les ptérothèques et non par une expansion du mésonotum. D'autre part, les fémurs et les maxilles présentent des

(4) Description sous presse.

traits de *Caenidae* (Cfr. G. DEMOULIN, 1967). On ne connaît rien d'analogue chez les autres *Siphonuroidea*.

De son côté, *Centroptilum marlieri* DEMOULIN fait plutôt penser aux *Ephemerellidae*. Le corps, de type cylindrique, est trapu, avec des callus de plus en plus longs et épineux sur l'arrière des méso- et métanotum et des urotergites I-IX. Les trachéobranchies, au nombre de sept paires, sont simples, subdorsales, imbriquées grâce à la condensation des urites, et passent d'avant en arrière de la forme ovalaire à la forme lobée. Le palpe maxillaire, de deux articles, est fort petit. Pour une larve de type plutôt éphémérellidien, la persistance de sept paires de trachéobranchies est exceptionnelle. Cela fait un peu penser aux précurseurs oniscigastriens des *Baetiscidae*, d'autant plus que les bords latéro-postérieurs du mésonotum, surplombant la base des ptérothèques, pourraient annoncer la formation d'une carapace mésothoracique.

Toutes ces larves atypiques se rattachent, je le répète, au type cylindrique; c'est-à-dire qu'elles appartiennent aux *Baetidae* les plus archaïques. Elles semblent ainsi constituer diverses tentatives pour sortir de la monotonie des larves baetidiennes classiques. Il n'est pas question ici d'épiloguer sur les chances de succès de ces tentatives.

RÉSUMÉ

Les *Baetidae* dont la morphologie imaginaire est fort homogène, présentent deux types larvaires principaux parallèles à ceux des *Siphonurinae*, sous-famille dont ils sont issus il y a longtemps.

Certaines formes semblent indiquer, chez les *Baetidae*, des tentatives variées de sortir du type larvaire banal.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BOGOESCO, C. & TABACARU, I.

1957. *Etude comparée des nymphes d'Acentrella et de Pseudocloëon. Considérations phylogénétiques concernant la famille Baëtidae.* (Beiträge z. Entom., VII, p. 483.)

CRASS, R. S.

1947. *The may-flies (Ephemeroptera) of Natal and the Eastern Cape.* (Ann. Natal Mus., XI, p. 37.)

DEMOULIN, G.

1951. *A propos de Metretopus goetghebueri LESTAGE, 1938, et des Metretopodidae (Insectes Ephéméroptères).* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXVII, 49.)
1967. *Description de deux larves atypiques de Baëtidae (Ins. Ephemeroptera).* (Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belg., CIII, p. 226.)
1968. *A propos du genre Stackelbergisca Tshernova et des formes affines (Ephemeroptera, Siphonuridae).* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLIV, 1.)
- 1969a. *Sur les rapports phylétiques des Aenigmephemeridae avec les autres familles des Siphonuroidea (Ephemeroptera).* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLV, 13.)
- 1969b. *Sur la position systématique et phylogénétique des Rallidentinae (Ephemeroptera).* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLV, 15.)

- 1969c. *Remarques critiques sur la position systématique des Baetiscidae et des Proso-
pistomatidae (Ephemeroptera)*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLV, 17.)
- PENNIKET, J. G.
1962. *Notes on New Zealand Ephemeroptera. III. A new Family, Genus and Species*.
(Rec. Canterbury Mus., VII, p. 389.)
1966. *Id. IV. A new Siphonurid Subfamily: Rallidentinae*. (Rec. Canterbury Mus.,
VIII, p. 163.)
- TSHERNOVA, O. A.
1967. *May-fly of the recent family in Jurassic deposits of Transbaikalia (Epheme-
roptera, Siphonuridae)*. (Rev. Entom. U. R. S. S., XLVI, p. 322.)
- ULMER, G.
1905. *Ephemeriden*. (Hamburg, Magalh. Sammelreise.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.