

CONTRIBUTION A L'ETUDE MORPHOLOGIQUE,  
SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENIQUE  
DES  
EPHEMEROPTERES JURASSIQUES D'EUROPE CENTRALE.  
IV. HEXAGENITIDAE ET PAEDEPHEMERIDAE

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

(Avec une planche hors-texte.)

---

Le récent travail de O. A. TSHERNOVA (1961), consacré aux *Ephemeroptopsis* d'Asie septentrionale, a apporté un regain d'actualité aux formes « euplectoptériennes » du Jurassique d'Europe Centrale. Celles-ci appartiennent aux genres *Paedephemera* et *Hexagenites* et je les discuterai ici.

Le genre *Hexagenites* SCUDDER.

En 1871, A. E. EATON a figuré (« Fragmentum fossile oolithicum ») la moitié distale du champ médio-cubital d'une aile antérieure droite d'Ephémère du calcaire lithographique de Solenhofen. L'insecte a été décrit par S. SCUDDER (1880) d'après la figure originale et nommé *Hexagenites weyenberghii* (le nom spécifique ayant été ultérieurement émendé en *weyenberghi*). Depuis lors, l'empreinte fossile (qui appartient au British Museum, Natural History) n'a plus été étudiée.

En 1932, F. M. CARPENTER, ayant retrouvé la contre-empreinte dans les collections du Museum of Comparative Zoölogy (Cambridge), a donné une figure légèrement restaurée de l'aile antérieure droite de l'insecte. C'est cette dernière figure qui a servi de base aux auteurs ultérieurs pour la discussion des caractères morphologiques et systématiques de l'espèce.

Depuis plusieurs années, je dispose de photographies de l'empreinte et de la contre-empreinte de l'holotype de *H. weyenberghi*. Je dois cette documentation aux Trustees du British Museum (Natural History), qui m'ont fourni la photographie de l'empreinte, et à M. le Prof. F. M. CARPENTER, qui m'a confié la contre-empreinte pour étude. A ces diverses autorités, je tiens à exprimer ici ma très grande reconnaissance.

Les deux photographies sont reprises dans la planche I de ce travail (fig. 1 : empreinte, Londres; fig. 2 : contre-empreinte, Cambridge). On peut constater que le fossile montre plus de détails que n'en ont figuré A. E. EATON et même F. M. CARPENTER. Il m'est ainsi possible de donner quelques indications supplémentaires sur la morphologie externe de ce rare Ephéméroptère.

La figure 1 (dans le texte) donne une synthèse des détails fournis par les deux échantillons. Sur l'empreinte (Pl. I, fig. 1), la majeure partie de l'insecte est visible par la face dorsale. Il reste des fragments des tergites thoraciques; il s'agit surtout du mésothorax mais, en dehors du cadre de la photographie, il existe des traces du prothorax et même de la tête. Les derniers segments abdominaux sont également conservés; ils sont couchés sur le flanc gauche et montrent une structure triangulaire allongée que je crois pouvoir identifier comme un ovipositeur issu de la face ventrale du VII<sup>e</sup> urite. L'aile antérieure droite est étalée à plat et montre sa face dorsale; la partie en avant de  $R^{4+5}$  est malheureusement très mal conservée. De l'aile postérieure droite, il reste quelques fragments de nervures longitudinales qui traversent obliquement la base de l'aile antérieure; j'y vois C, SC et quatre ou cinq autres branches que je rapporte aux champs médians. L'aile antérieure gauche n'est pas plus complète; elle a été arrachée près de la base et retournée, présentant ainsi sa face ventrale. Sa nervation confirme celle de sa symétrique. Elle est surchargée par quelques fragments de nervures inidentifiables qui appartiennent très vraisemblablement à l'aile postérieure gauche. Les pattes et les filaments abdominaux manquent.

La contre-empreinte (Pl. I, fig. 2) ne montre rien du corps. Par contre, les ailes sont plus complètes, surtout l'aile antérieure droite. C'est cette dernière qui a servi de base à la figure fournie par F. M. CARPENTER (loc. cit.). Notons dès à présent que cette figure montre une  $IR^2$  formant une fourche régulière avec  $R^2$ , ce qui n'est guère habituel chez les Ephéméroptères. En réalité, la base de  $IR^2$  n'est pas bien conservée sur le fossile et on peut supposer qu'elle était banalement reliée par une paire de nervules transverses à  $R^2$  et  $R^3$ .

L'aile antérieure aurait (teste F. M. CARPENTER, loc. cit.) une longueur de 15 mm. Si j'en crois l'indication d'échelle de la photographie reçue du British Museum, la longueur serait plutôt proche de 19 mm, ce qui concorde mieux avec les données (20 mm) de A. HANDLIRSCH (1906-1908). Quoi qu'il en soit, la plus grande largeur (au niveau de l'angle ternal) vaut les  $2/5$  de la longueur.

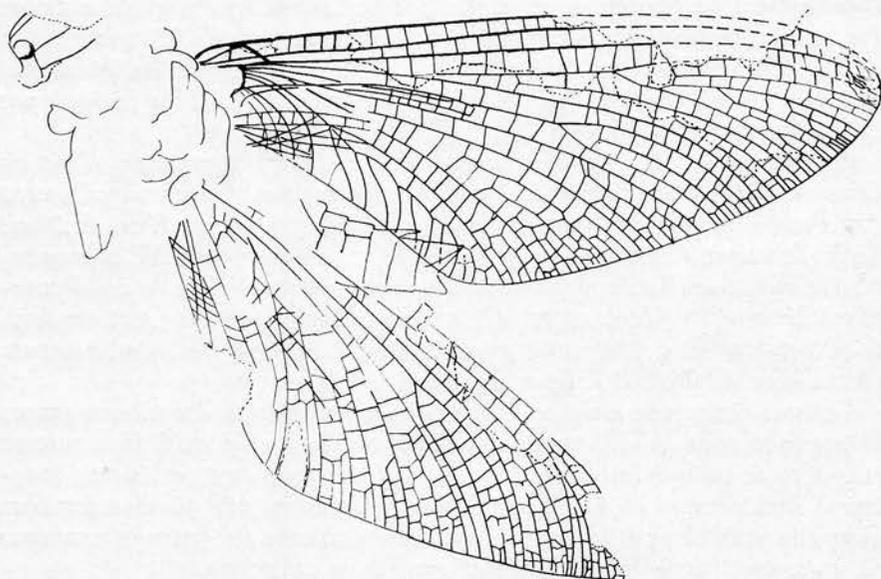


Fig. 1. — *Hexagenites weyenberghi* SCUDDER, Holotype ♀ imago; × 5 env.  
Synthèse des données des empreinte et contre-empreinte.

L'empreinte semble montrer, au niveau du fragment que j'attribue à la tête, un organe arrondi que je crois pouvoir identifier comme un œil composé gauche. La petite taille de cet œil et la présence du présumé ovipositeur me portent à voir dans l'holotype de *H. weyenberghi* une ♀ imago.

En 1955, j'ai figuré un exemplaire appartenant au Musée Teyler (Haarlem). Cet exemplaire (non typique!) avait été antérieurement identifié par divers auteurs comme appartenant à *Paedephemera mortua* (HAGEN). J'ai montré qu'il s'agissait d'un ♂ d'*Hexagenites*. L'aile antérieure de ce spécimen offre une longueur de 19 mm; il se pourrait donc qu'il s'agisse de la même espèce que *H. weyenberghi* (pour autant que la longueur de l'aile suffise à établir une identité spécifique). Il resterait de toute façon à vérifier l'éventuelle co-spécificité de cet exemplaire avec l'holotype de *P. mortua*.

#### La famille Hexagenitidae LAMEERE.

Créant *Hexagenites weyenberghi*, S. SCUDDER (1880) le rapproche des *Hexagenia* (*Ephemeridae* actuels). En 1908, A. HANDLIRSCH le place à la suite des *Paedephemera*.

C'est A. LAMEERE qui, en 1917, crée la famille des *Paedephemeridae*. Mais il n'y place que le genre *Paedephemera*, tandis qu'il rapproche

*Hexagenites* de *Prosopistoma* et de *Baetisca* dans les *Prosopistomatidae* (le genre fossile constituant toutefois une sous-famille distincte).

En 1932, F. M. CARPENTER ramène *Hexagenites* dans les *Mesephemeridae*, à côté des *Mesephemera* (1). Ce point de vue est partagé par D. LAURENTIAUX (1953).

C'est aussi en 1953 que je propose de transférer *Hexagenites* dans les *Oligoneuriidae Chromarcyinae* à côté du genre actuel *Chromarcys* NAVAS (= *Pseudoligoneuria* ULMER). Mais, en 1954, j'élève les *Hexagenitinae* de A. LAMEERE (1917) au rang de famille et, à partir de 1955, je rassemble *Hexagenites*, *Paedephemera* et *Chromarcys* dans la famille des *Paedephemeridae* (= *Hexagenitidae*, = *Chromarcyinae*). Je maintiendrai, dans mes travaux ultérieurs, ce groupement motivé par une structure particulière de MA à l'aile antérieure.

Ce bref historique n'est qu'un raccourci des avatars des divers genres cités, mais, pour ce qui va suivre, il est suffisant. Ce qu'il faut surtout en retenir, c'est que les divers fossiles du Jurassique sont restés trop longtemps mal connus et que les paléontologistes ont dû changer leur façon de voir chaque fois qu'ils avaient la chance de pouvoir examiner un spécimen fossile retrouvé dans une vieille collection.

C'est en 1961 qu'on a commencé à voir un peu plus clair, grâce à la description par O. A. TSHERNOVA de la forme ailée de deux *Ephemeropsis* d'Asie septentrionale : *E. trisetalis* EICHWALD et *E. martynovae* TSHERNOVA. On connaissait déjà des fragments très incomplets de *E. trisetalis*, mais O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) a pu donner la description complète des ailes et du corps des deux sexes de *E. trisetalis* et des ailes de *E. martynovae*. Elle a même fourni une reconstitution d'une ♀ complète de *E. trisetalis* (y compris les pattes, mais le texte semble muet à leur égard).

Le genre *Ephemeropsis* avait été isolé dans une famille des *Ephemeropseidae* mais, dès 1956, j'avais envisagé de les rapprocher de *Paedephemera* et de *Hexagenites* dans la famille des *Paedephemeridae*. O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) a restauré les *Hexagenitidae* pour y placer *Hexagenites* et *Ephemeropsis*, maintenant les *Paedephemeridae* pour le seul genre *Paedephemera*. Quant aux *Chromarcys*, elle y voit des *Oligoneuriidae* dépourvus de toute affinité immédiate avec les fossiles.

Les arguments invoqués par O. A. TSHERNOVA pour rapprocher *Hexagenites* et *Ephemeropsis* sont tirés des ailes : forme, gémination des longitudinales, traits généraux de nervation, et surtout le tracé nervural du champ de CuA aux ailes antérieures. À ce sujet, on ne perdra pas de vue que, en ce qui concerne *Hexagenites*, O. A. TSHERNOVA ne disposait que de la figure de l'aile antérieure fournie par F. M. CARPENTER (loc. cit.).

Il m'est donc agréable de pouvoir confirmer aujourd'hui le bien fondé du rapprochement *Hexagenites-Ephemeropsis*. Dans les deux cas, l'aile

(1) L'auteur américain ignore les *Paedephemeridae*.

antérieure montre une fourche de CuA bien définie, avec une ICuA principale qui se ramifie en quatre fourches mineures portant chacune une petite intercalaire. La présence et la forme de l'ovipositeur découvert chez l'holotype de *H. weyenberghi* sont un argument supplémentaire au rapprochement des deux genres. Avec O. A. TSHERNOVA (loc. cit.), je placerai donc dans une même famille, à laquelle je conserverai le nom de *Hexagenitidae*, au moins tant qu'une révision des diverses espèces de *Paedephemera* n'aura pas été réalisée.

Si j'ai invoqué la structure du champ de CuA aux ailes antérieures et la présence chez la ♀ d'un ovipositeur pour confirmer le rapprochement *Hexagenites-Ephemeropsis*, je ne considère cependant pas ces caractères comme les plus importants. On admettra sans peine que la présence d'un ovipositeur n'a tout au plus qu'une valeur générique. Quant à la structure nervulaire du champ de CuA à l'aile antérieure, elle n'est a priori ni limitée à une famille, ni même permanente à l'intérieur de celle-ci. On sait par exemple que plusieurs familles d'*Ephemeroidea* ont le même type de nervation de CuA et que ce type se retrouve chez les *Neoephemeridae* (*Neoephemeroidea*). Les deux paires d'intercalaires cubitales des *Heptageniidae* se rencontrent également chez certains *Ametropodidae*. Un simple coup d'œil dans l'ensemble des familles d'Ephéméroptères permet de retrouver d'autres cas de convergence. Par ailleurs, on sait que la furcation de CuA en CuA<sup>1</sup> et CuA<sup>2</sup> chez les *Palingeniidae* manque chez certains genres de cette famille ou, tout au moins, n'est pas parfaitement marquée. Ici aussi, on trouvera aisément d'autres cas; je rappellerai seulement les *Behningiidae*, dont le genre *Behningia* LESTAGE rappelle les *Palingeniidae* tandis que les genres *Dolania* EDMUNDS & TRAVER et *Protobehningia* TSHERNOVA & BAJKOVA font penser aux *Polymitarcyidae* *Polymitarcyinae*.

J'attribuerais volontiers plus d'importance à d'autres traits de nervation : tout d'abord le parallélisme des branches de MA, dont j'ai déjà parlé à plusieurs reprises; ensuite, le développement important du champ de MP, avec ses longues intercalaires supplémentaires séparant IMP de MP<sup>1</sup> et de MP<sup>2</sup>; enfin, la gémiation des nervures principales, qui est d'un type en quelque sorte intermédiaire entre celui des *Palingeniidae* et celui des *Oligoneuriidae*. Ce dernier trait de nervation est d'ailleurs le moins important des trois, car on sait qu'il peut n'avoir qu'une valeur générique (comme chez les *Behningiidae*) ou même spécifique, voire individuelle (comme chez les *Euthyplociidae*).

Il resterait à vérifier jusqu'à quel point le parallélisme des branches de MA et l'élargissement du champ de MP se superposent aux limites de la famille des *Hexagenitidae*. J'ai cru retrouver la structure particulière de MA chez les *Paedephemera*, mais O. A. TSHERNOVA n'en a pas tenu compte et a maintenu ce genre dans une famille distincte. L'élargissement du champ de MP n'est pas limité aux *Hexagenitidae*; on le trouve par exemple chez les *Baetiscidae* et on ne peut oublier que les

*Palingenia* possèdent un champ de MP bien pourvu en intercalaires supplémentaires.

Pris isolément, aucun des trois traits de nervation repris ci-dessus n'est donc propre aux *Hexagenitidae*. Mais je serais enclin à admettre que les deux premiers (MA et MP) doivent intervenir dans la définition de la famille.

Quant aux *Paedephemera*, leurs rapports réels avec les *Hexagenitidae* ne pourront être établis qu'après un nouvel examen des exemplaires holotypiques. Je voudrais cependant, dès à présent, rediscuter les données de la littérature pour y rechercher les imprécisions, voire les contradictions qu'elles présentent.

### Le genre *Paedephemera* HANDLIRSCH.

En créant le genre *Paedephemera*, A. HANDLIRSCH (loc. cit.) y a placé quatre espèces : *multinervosa* (OPPENHEIM, 1888), *mortua* (HAGEN, 1862), *oppenheimi* HANDLIRSCH, 1908, et *schwertschlagerei* HANDLIRSCH, 1908.

En 1932, F. M. CARPENTER a mis *oppenheimi* en synonymie de *mortua* tandis qu'en 1955 je l'ai rapporté à *H. weyenberghi*. Comme je l'ai dit plus haut, il est probable que le ♂ du Musée Teyler, que divers auteurs ont identifié comme *P. mortua* et qui est un *Hexagenites*, doit être ramené à *H. weyenberghi*. Si une nouvelle étude démontrait que l'holotype de *mortua* appartient à la même espèce que le ♂ susdit, on pourrait alors admettre que *mortua*, *weyenberghi* et *oppenheimi* constituent une seule et même espèce (qui devrait s'appeler *Hexagenites mortua*).

D'autre part, A. HANDLIRSCH (loc. cit.) a placé l'*Ephemera cellulosa* HAGEN (1862) dans le genre *Mesephemera*, suivi en cela par la plupart des auteurs, y compris F. M. CARPENTER (loc. cit.) qui a retrouvé l'holotype. M'en tenant à l'iconographie originale de H. HAGEN, j'ai d'abord isolé *cellulosa* dans un genre nouveau *Stenodicranum* DEMOULIN (1954), mais, en 1955, j'ai placé ce genre monospécifique en synonymie de *Paedephemera*. Si un nouvel examen de l'holotype confirmait ma façon de voir, il est probable que *P. multinervosa* tomberait en synonymie de *P. cellulosa*.

Néanmoins, jusqu'à présent, *P. multinervosa* (espèce type) et *P. schwertschlagerei* sont les seuls *Paedephemera* indiscutés.

Les diverses synonymies ici rappelées restant jusqu'à nouvel ordre hypothétiques, je reprendrai sous leur nom d'origine les diverses espèces susceptibles d'être des *Paedephemera*.

1) *Ephemera multinervosa* OPPENHEIM, 1888. — Espèce type du genre *Paedephemera*. Selon P. OPPENHEIM (loc. cit.), l'aile antérieure aurait une longueur de 20 mm. Cette aile, à en juger par la figure originale, est triangulaire, avec le bord postérieur presque droit. Cet exemplaire a été refiguré, photographiquement cette fois, par F. MEUNIER (1898).

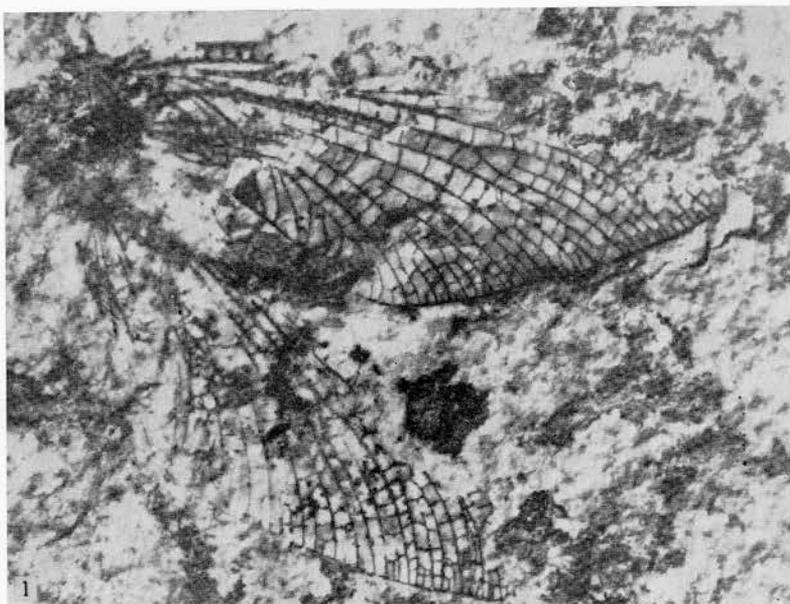


Fig. 1. — *Hexagenites weyenberghi* SCUDDER, Holotype ♀ imago; × 5 env.  
Empreinte, British Museum (Natural History), London, (In. 44. 391)  
Photo Trustees British Museum, Natural History.

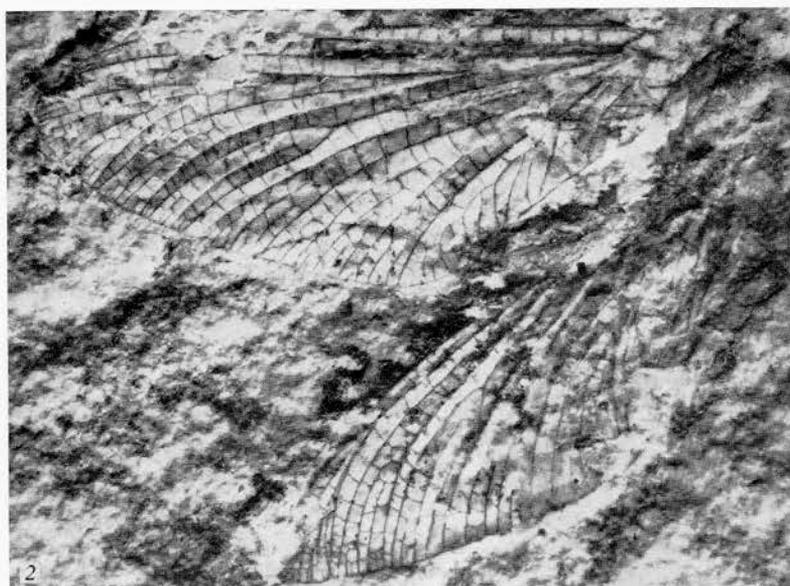


Fig. 2. — *Hexagenites weyenberghi* SCUDDER, Holotype ♀ imago; × 5 env.  
Contre-empreinte, Museum of Comparative Zoology,  
Harvard University, Cambridge (n° 6277). Photo G. DEMOULIN.

G. DEMOULIN. — Contribution à l'étude morphologique,  
systématique et phylogénique  
des Ephéméroptères jurassiques d'Europe centrale  
(IV. Hexagenitidae et Paedephemeridae).



Les deux figures concordent. En 1908, A. HANDLIRSCH a donné une nouvelle figure, ailes antérieure et postérieure séparées. L'aile antérieure aurait 22 mm de long, l'aile postérieure 14 mm environ. L'aile antérieure montre un bord postérieur fortement convexe, la MP semble dépourvue d'IMP et R<sup>s</sup> consiste essentiellement en une fourche avec une intercalaire. L'aile postérieure aurait la même nervation que l'aile antérieure (teste A. HANDLIRSCH, loc. cit.), mais ceci me semble être démenti par l'iconographie. J'ignore si A. HANDLIRSCH s'est basé sur l'holotype, mais je doute que ses dessins soient entièrement corrects.

2) *Ephemera mortua* HAGEN, 1862. — La figure originale de H. HAGEN (loc. cit.) et celle fournie par P. OPPENHEIM (loc. cit.) sont fort frustes et ne concordent pas. F. M. CARPENTER (loc. cit.) a revu le type mais ne l'a ni redécrit ni figuré. On ne sait donc rien de la nervation. Comme je l'ai dit plus haut, c'est probablement un *Hexagenites*.

3) *Paedephemera oppenheimi* HANDLIRSCH, 1908. — L'espèce a été créée pour l'*Ephemera mortua* OPPENHEIM, 1888 (nec HAGEN, 1862). L'aile antérieure n'aurait que 16 mm de long (contre 19 mm chez *mortua*). On ne sait rien de la nervation. Les synonymies antérieurement proposées (avec *mortua* ou avec *weyenberghi*) devront être confirmées par une nouvelle étude de l'holotype.

4) *Paedephemera schwertschlagerei* HANDLIRSCH, 1908. — Alors que, selon A. HANDLIRSCH (loc. cit.), l'aile postérieure des espèces précédentes vaut environ les  $\frac{3}{4}$  de l'aile antérieure, ici elle est indiquée simplement comme « viel kleiner ». A. HANDLIRSCH n'a figuré que l'aile antérieure; sa nervation est banale, de type plutôt siphonuridien, et sa longueur atteint 15 mm. F. M. CARPENTER (loc. cit.) est d'avis que cette espèce est synonyme d'une des précédentes; or, si la figure originale est correcte, il ne peut s'agir d'un *Hexagenites* et la seule espèce susceptible d'être synonyme est *multinervosa* (dont la longueur d'aile est pourtant donnée comme supérieure).

5) *Ephemera cellulosa* HAGEN, 1862. — D'après la description originale, les quatre ailes sont conservées mais superposées et leur nervation est malaisément dissociable; la figure donnée par H. HAGEN (loc. cit.) ne montre qu'une partie des nervures. Selon cet auteur, les ailes postérieures sont nettement plus courtes que les ailes antérieures. F. M. CARPENTER (loc. cit.) a vu l'holotype, mais ne l'a ni redécrit ni refiguré. La figure originale montre une aile antérieure triangulaire, à bord postérieur convexe (tornus peu anguleux), avec une MA à branches concentriques et nervulation transverse dense. En travers de la partie basilaire de cette aile, on voit une série de fragments de nervures longitudinales qui pourraient correspondre à la moitié basilaire d'une aile postérieure. Enfin, en travers de la moitié distale de l'aile antérieure, se voient encore des fragments de nervures dont une partie correspond

manifestement à la zone de bifurcation de MA (avec MA<sup>1</sup>, IMA et MA<sup>2</sup>) tandis que le reste ne peut appartenir qu'au champ de MP (sans doute rameaux de MP<sup>1</sup>). Le champ de CuA comporte une série incomplète de nervures courbes qui unissent CuA au bord postérieur. Si on néglige la forme du bord postérieur et les nervures courbes de CuA, il faut bien constater que les branches parallèles de MA et l'abondance des nervures transverses sur la plus grande partie de l'aile antérieure font plutôt penser à un *Hexagenites*. Ceci pourrait d'ailleurs être confirmé par la forme de la nervure humérale figurée (d'après l'hotype ?) par R. J. TILLYARD (1923) : elle est de type « permoplectoptérien » et concorde absolument avec celle que je viens de décrire chez *H. weyenberghi* (2).

Il résulte de tout cela que l'espèce type de *Paedephemera* est très mal connue, que les autres espèces placées dans ce genre ne sont pas mieux définies et qu'il faut par conséquent accueillir avec prudence l'assertion de O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) selon laquelle *Paedephemera* diffère foncièrement de *Hexagenites*.

#### RÉSUMÉ.

Redescription de l'hotype de *Hexagenites weyenberghi* (SCUDDER) et discussion des rapports taxonomiques existant entre les *Hexagenitidae* et les *Paedephemeridae*.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

CARPENTER, F. M.

1932. *Jurassic Insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoölogy*. (Ann. Carnegie Mus., XXI, p. 97.)

DEMOULIN, G.

1953. *A propos d'Hexagenites weyenberghi Scudder, Ephéméroptère du Jurassique supérieur de Solenhofen*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXIX, 25.)

1954. *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes*. (Vol. Jubil. V. Van Straelen, I, p. 549.)

1955. *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. II. Paedephemeridae*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 55.)

1956. *Le « mystère » des Ephemeropsis (Ephéméroptères jurassico-crétacés d'Asie paléarctique)*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXII, 53.)

EATON, A. E.

1871. *A Monograph on the Ephemerae*. (Trans. Ent. Soc. London, 1871, p. 1.)

HAGEN, H.

1862. *Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern*. (Palaeontographica, X, p. 96.)

HANDLIRSCH, A.

1908. *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen*. (Leipzig, Engelmann, 1906-1908, 1430 pp.)

(2) La nervure humérale pourrait être d'un type plus « euplectoptérien » chez les *Ephemeropsis* (voir iconographie de O. A. TSHERNOVA, 1961).

LAMEERE, A.

1917. *Etude sur l'évolution des Ephémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)

OPPENHEIM, P.

1888. *Die Insektenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern.* (Palaeontographica, XXXIV, p. 215.)

SCUDDER, S.

1880. *The Devonian Insects of New Brunswick, with a note by Sir William Dawson.* (Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1880, p. 3.)

TILLYARD, R. J.

1923. *The Wing-Venation of the Order Plecoptera or Mayflies.* (Journ. Linn. Soc. London, Zool., XXXV, p. 143.)

TSHERNOVA, O. A.

1961. *Sur la position taxonomique et l'âge géologique du genre Ephemeropsis Eichwald (Ephemeroptera, Hexagenitidae).* (Rev. Entom. U. R. S. S., XL, p. 858.) (en russe, résumé en anglais.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

