

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XVIII, n° 48.  
Bruxelles, octobre 1942.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XVIII, n° 48.  
Brussel, October 1942.

---

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES.

---

XXV. — NOTES CRITIQUES  
SUR LES ANCIENS CAENIDIENS D'AFRIQUE  
ET SUR L'INDÉPENDANCE DE L'ÉVOLUTION  
TRICORYTHIDO-CAENIDIENNE

par J. A. LESTAGE (Uccle).

---

HISTORIQUE.

Ce qui suit est indispensable pour bien comprendre le caractère critique de cette étude. Que l'on ne s'étonne pas du qualificatif de « anciens » que j'ai mis dans le titre. Il y a longtemps que je suis absolument persuadé qu'il est nécessaire d'isoler de l'ancien complexe Caenidien, pas du tout naturel, tout le stock des types tricorythoïdes que l'on y englobe encore.

\*  
\*\*

I. — En 1920, J. G. NEEDHAM (11) a créé le genre *Caenopsis* pour une espèce (*fugitans* NEEDH.) dont un unique mâle fut récolté à Faradje (Congo belge) par la Mission LANG et CHAPIN. Mais mon savant confrère américain ne compara ce nouveau genre qu'avec l'ubiquiste et banal *Caenis*, dont il le disait « allied », et dont il le différenciait par la « better preservation of typical forks and a wider band of cross-vein ». C'était exact, mais combien insuffisant !

II. — En 1925, J. A. LESTAGE (9) montra les ressemblances entre ce *Caenopsis* et *Tricorythus*, c'est-à-dire son facies tricorythoïde au stade imaginal, facies si nettement accusé par une polyneurie contrastant avec l'oligoneurie caenidienne, par le comportement anticaenidoïde des nervures CuP et A, ainsi que par la morphologie des terminalia : l'hypandrium ou plaque styligère, les gonopodes ou arthrostyles ou forceps, et le pénis.

Le facies caenidoïde de la larve de *Caenopsis* ne pouvait soulever à cette époque aucune objection, puisque c'était le cas :

a) chez la larve décrite par A. VAYSSIÈRE (22) sous le nom de *Caenis maxima* JOLY, et que l'on attribuait au seul *Tricorythus* qui existait, disait-on, en Europe (Toulouse, France). Cette « conjecture » de EATON (2) avait été admise par LAMEERE (4) et LESTAGE (5, 6), mais, cependant, avec doute.

b) chez la larve du néarctique *Tricorythus allectus* NEEDH. décrite par COCKERELL et GILL (1).

La critique a modifié tout cela. En effet :

1° Tous les anciens *Tricorythus* néarctiques ont été déplacés par ULMER dans le genre *Tricorythodes* ULM. (2), toujours endémique (8 espèces). Ce genre a aussi une larve caenidoïde (3), caractérisée par la perte du micro-filament branchial qui représente chez *Caenis* la 1<sup>re</sup> paire des trachéo-branchies ; par la présence sous la 2<sup>e</sup> paire, — qui a subi la même dorsalisation et la même élythroïdisation que *Caenis* —, d'un appendice bifide, lequel n'est pas sans analogie avec ce que montre la *Caenis maxima* toulousaine (4) ; par l'absence des longues phanères marginales des lamelles trachéo-branchiales 3 à 6, que possèdent les *Caenis* (fig. 20).

2° Le stock des vrais *Tricorythus* appartient presque exclusivement à la faune africaine (6 espèces), et là se trouve probablement l'épicentre. Il ne subsiste des traces des anciennes mi-

(1) COCKERELL, T. D. A. et GILL, M., *Univ. Color. Stud.*, 3, 1906, p. 135.

(2) ULMER, G., *Arch. f. Naturg.*, 85, 1919, p. 51. — Voir aussi ULMER, *Stett. ent. Ztg.*, 81, 1920, p. 122.

(3) « General appearance of nymph much like of *Caenis* » (12, p. 631).

(4) « Sous l'élytre, et dans la larve attribuée au genre *Tricorythus*, aussi sous les 4 paires des branchies frangées, il y a une petite houppé de tubes trachéens » (LAMEERE, 4, p. 71).

grations qu'à Java, Sumatra, Ceylan, Philippines, mais l'on n'y connaît encore que l'unique *Tricorythus Jacobsoni* ULM., décrit en 1913 (5), mais dont la larve n'a été signalée qu'en 1939 (6).

3° Pour ce qui concerne la larve du *Tricorythus* français (l'ancienne *Caenis maxima*), TRAVER émit l'hypothèse que ce pourrait bien être une composante de la famille des *Ephemeri-dae* (13, 14), chose aussi imprévue qu'imprévisible, mais rendue possible par la découverte d'un type néarctique rentrant aussi dans ce cas.

L'auteur français qui résoudra l'énigme toulousaine sera le bien venu (10).

III. — En 1932, K. H. BARNARD, le créateur de l'éphémérop-térologie sud-africaine, avait reproché à LESTAGE d'avoir synonymisé *Caenopsis* avec *Tricorythus* (7). Il se basait sur le type spécial de la larve du *Tricorythus discolor* qu'il venait de découvrir, type tout nouveau montrant quelles différences existaient entre *Tricorythus* et *Caenopsis* (argument inconnu évidemment auparavant) ; et il faisait allusion, à ce point de vue, au génotype *Tricorythus varicauda* PICT., dont l'imago est décrite depuis 100 ans, mais dont la larve est toujours inconnue (1).

IV. — Or, cette attribution hypothétique du type larvaire du *T. discolor* au génotype *T. varicauda* suscita, la même année, cette critique d'ULMER : « Ich möchte mich der Ansicht von LESTAGE anschliessen und bemerken, dass *T. discolor* und seine Nymphen nicht als typisch für die Gattung *Tricorythus* gelten können; die genannte Art steht etwas abseits von den anderen » (20).

V. — En 1939, ULMER eut la grande surprise de constater qu'un autre *Tricorythus* (son javanais *Jacobsoni*) possédait une larve absolument identique à celle de l'africain *discolor*, sauf qu'elle a perdu les palpes maxillaires (21).

(5) ULMER, G., *Not. Leyden Mus.*, XXV, 1913, p. 105.

(6) ULMER, G., 21, p. 638.

(7) « The wings venation alone shows that it is not a *Tricorythus*, and a fortiori if the nymph described for *T. discolor* proves to be typical for the other species, *Caenopsis* cannot possibly be a synonym; *Caenopsis* would seem to be a perfectly valid genus, allied more closely to the « caenid » series than the *Tricorythus* series, though the ♂ genitalia are certainly « tricorythoid » in character ». (BARNARD, 1).

Telles sont les données que nous fournit la critique pour étudier le problème. On peut déjà en déduire certains faits.

1° *Caenopsis* est réellement un genre valide.

2° Il n'a rien à voir avec le genre *Tricorythus*.

3° Le nom *Caenopsis* ayant été déjà donné en 1854 à un Curculionide (8) ne peut être conservé.

4° Je propose le nom de *Tricorythafer*, qui évoque les affinités avec *Caenis* et rappelle son origine africaine.

5° Il y a lieu de faire remarquer à quel point les gonopodes de *Tricorythafer* rappellent ceux du genre néarctique *Tricorythodes*.

6° Il est exact que la larve de *Tricorythafer* est caenidoïde ; mais faut-il y voir le rappel d'une proche origine commune, ou bien est-ce un cas de simple convergence, comme pour le pseudo *Tricorythus* français (*Caenis maxima*), qui est peut-être un Ephéméroïdien, comme pour le groupe entier des *Neophemerinae*, qui en est d'authentique façon, et pour certains *Siphonuridae*, dont la larve montre, sous certains aspects, un facies caenidomorphe incontestable ?

Ce sont là des faits excessivement curieux d'hétérodoxie dans l'évolution larvo-imaginale des Ephéméroptères, que j'étudierai prochainement en détail.

7° Un des critères fondamentaux du genre néarctique *Tricorythodes* est que la « posterior branch of M, and intercalary between branches of this vein ist much shorter than anterior branch, not extending to base of wings » (9) ; comme l'on connaît 8 espèces, on peut donc croire que ce caractère est constant. Or cela signifie que  $MP^2$  et  $IMP$  sont plus courtes que  $MP^1$ , laquelle naît à la base de l'aile. Cette triade est aussi celle de *Tricorythafer* (fig. 4), mais nous ne la rencontrons telle ni chez les *Tricorythus* (fig. 1, 2), ni chez les *Caenis* et autres types dérivés de ce genre (fig. 5).

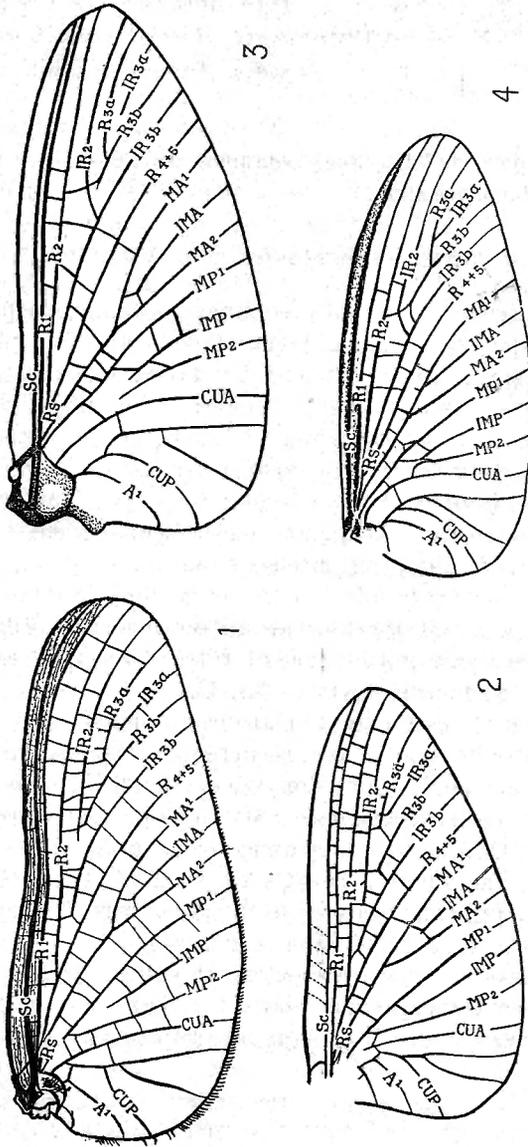
8° *Tricorythafer* nous montre un autre caractère de *Tricorythodes* : le comportement de  $CuP$  et de  $A$  :

a) Chez tous les Tricorythoïdes, ces deux nervures s'incurvent brusquement peu après leur naissance, et elles viennent aboutir dans la membrane récurrente qui agrandit la portion

(8) Cfr. BACH, Käferfauna f. Nord-und Mitteldeutschland, II, 1854, p. 268.

(9) Cfr. *Biology of Mayflies*, p. 630, qui n'indique aucune exception parmi les composantes de ce genre « widely distributed in North America ».

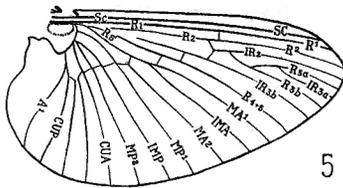
basale de l'aile et compense la disparition des ailes inférieures (fig. 1 à 4).



L'évolution tricorythoïde. Aile.

Fig. 1. — *Tricorythus discolor*. Polynéurie relative.  
 Fig. 2. — *Tricorythus longus*. Oligoneurie plus accentuée.  
 Fig. 3. — *Tricorythodes*. Fig. 4. — *Tricorythaefer*.  
 (D'après ULMER, SPIETH, NEEDHAM).

b) Chez tous les Caenidoïdes, ces deux nervures sont nettement spécialisées par leur parcours très long, rectiligne, parallèle, et par leur aboutissement direct au bas du clavus (fig. 5).



L'évolution caenidoïde. Aile.

Fig. 5. — Type uniforme des Caenidiens.  
(*Austrocaenis*, *Brachycercus*, *Caenis*,  
*Caenodes*, *Tasmanocaenis*).

Ces faits étant bien établis, voici comment on peut fixer les traits du rameau *Ticorythafer*.

#### CARACTÈRES DU GENRE *Ticorythafer* (fig. 4, 11, 16).

♂ **imago** (subimago et ♀ imago inconnues). — Cercode présent et plus long que les cerques. Tibias I de 3 à 4 fois grands que les autres; dernier article des tarses aussi grand que tous les autres ensemble (10); ongles différents: l'un aigu, l'autre obtus (11). Hypandrium (12) largement concave, enclosant le pénis entre ses angles postérieurs qui sont longs, aigus et divariqués. Lobes du pénis fusionnés, formant un gros organe piriforme à côtés convergents légèrement en arrière; sommet acuminé, mais finement bilobé. Gonopodes de 3 articles: le 1<sup>er</sup> très petit et annulaire; le 2<sup>e</sup> cylindrique et quadruple du 1<sup>er</sup>; le 3<sup>e</sup> plus grand que tous les autres ensemble, dilaté en dedans à la base, puis graduellement rétréci jusqu'au sommet qui se termine en pointe flexible (fig. 11).

Ailes II disparues. Ailes I (fig. 4) élargies au champ anal, en dedans, par une petite membrane récurrente compensant la disparition de l'angle anal. Nervation tricorythoïde; triade de MA normale; triade de MP spécialisée: MP<sup>1</sup> longue, IMP courte, de même que MP<sup>2</sup>; CuA et ICuA<sup>1</sup> grandes et parallèles; ICuA<sup>2</sup> courte et formant une furca avec ICuA<sup>1</sup>; CuP et A courtes, naissant de ICuA<sup>1</sup>, puis courbées et se dirigeant parallèlement vers la marge interne de la membrane récurrente.

Nervules transversales présentes seulement sur le tiers antérieur de l'aile, absentes cependant dans les champs C et Sc, sur le tiers distal des champs R et dans les champs M, Cu et A.

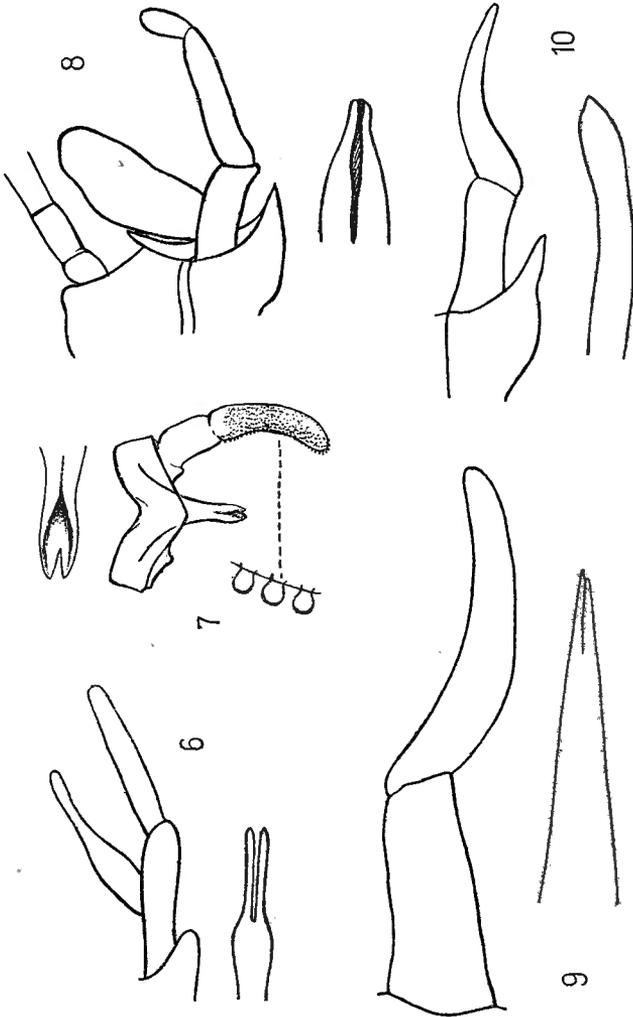
(10) NÉEDHAM ne dit pas si cela concerne uniquement les tarses I. Ne pas oublier que les tarses des *Caenis*, *Caenodes* ♂♂ ont 5 articles.

(11) Chez *Ticorythodes*, le ♂ a les ongles I seuls semblables; la ♀ les a tous différents.

(12) C'est la lame ou plaque styligère des auteurs, qui termine le X<sup>e</sup> sternite abdominal.

**Larve** (fig. 16). — Type caenidoïde. Corps déprimé. Tête étroite, mais assez grosse. Yeux petits, étroits, arrondis, latéraux.

Pronotum 3 à 4 fois plus large que long, plus large que la tête, les angles antérieurs saillants, la métazone rétrécie en arrière.



Evolution tricorythoïde. Genitalia. Fig. 6: *Tricorythus varicauda*. — 7: *T. discolor*. — 8: *T. latius*. — 9: *T. abyssinicus*. — 10: *T. longus*. — En dessous, le pénis à lobes plus ou moins différenciés. (D'après ULMER, NEEDHAM, BARNARD, SPIETH.)

Abdomen à segments 1 et 2 simples, ce dernier portant un tubercule dorso-médian spinoïde; segments 3 à 9 onisciformes, leurs angles latéro-postérieurs prolongés en arrière par une

apophyse plate et aiguë; segment 10 petit, quadrangulaire. Cerques... (manquent). Pattes courtes.

Trachéo-branchies présentes sur les tergites abdominaux 1 et 3 à 7; la 1<sup>re</sup> paire réduite à un micro-filament pédonculé; la 3<sup>e</sup> paire transformée en un grand opercule élytroïde qui recouvre les autres paires; celles-ci en forme de petites lamelles ovalaires, obliques, fines, plates, d'un blanc transparent, portant latéralement de longues franges de soies fourchues.

#### COMPARAISON AVEC LE GENRE *Tricorythodes*.

L'imago ♂ de *Tricorythafer* possède des gonopodes qui rappellent singulièrement ceux du néarctique *Tricorythodes* (fig. 12); mais, ici, le 1<sup>er</sup> article est un peu plus grand et plus large que le 2<sup>e</sup>; celui-ci possède la même gibbosité interno-basale que ce même segment de *Tricorythafer*; le 3<sup>e</sup> article est minuscule et globuleux (13).

La larve est moins spécialisée chez *Tricorythafer* (fig. 16). Elle a conservé le filament branchial caenidien de la 1<sup>re</sup> paire

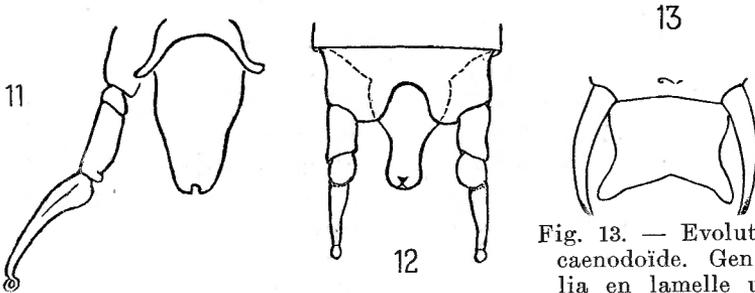


Fig. 11 et 12. — Evolution tricorythoïde (suite). Genitalia de *Tricorythafer* (11) et de *Tricorythodes* (12).

Fig. 13. — Evolution caenodoïde. Genitalia en lamelle uniformément monobloc de tous les Caenidiens.

et les phanères marginales des lamelles 3 à 7, que *Tricorythodes* n'a pas (fig. 17, 18). Par contre, *Tricorythafer* ne possède pas, sous les opercules élytroïdes, l'appendice spécial qui avait influencé les auteurs pour leur faire placer la *Caenis maxima* toulousaine parmi les *Tricorythus*.

En somme, sous certains aspects, le type larvaire de *Tricorythodes* rappelle, mieux que celui de *Tricorythafer*, le type

(13) On peut se demander si cette terminaison n'aurait pas quelque analogie avec celle, qualifiée de « flexible », de *Tricorythafer*.

éphémérellidien généralisé; celui de *Tricorythafer* a davantage évolué vers la caenidomorphie (fig. 16).

Cela est si vrai que l'École Américaine admet qu'il y a « certain points of likeness between *Tricorythodes* and *Ephemerella* as regards nymphal structures »; par contre, elle déclare : « the venation of the imago is clearly much nearer to the other genera of the *Caeninae* than to *Ephemerella* » (14). C'est exact si les *Caeninae* englobent les types tricorythoïdes; mais alors pourquoi déclarer « in fine » cette anomalie que « *Tricorythodes* ist an aberrant member of the *Caeninae* »? L'aberrance ne disparaît-elle pas immédiatement si *Tricorythodes* est mis à la place qui lui convient, précisément hors des Caenidiens, qui, du coup, deviennent homogènes ?

#### ÉTUDE DES ANCIENS CAENIDÉS AFRICAINS.

Cet ancien groupe, que l'on ne peut donc plus conserver tel quel, doit se différencier en deux phyla :

I. — Le premier comprend les 3 genres caenidoïdes suivants :

1. — **Caenis** STEPH. (*Ordella* CAMPION, LESTAGE).

C'est un genre cosmopolite, mais inconnu cependant encore dans la région néotropicale. On n'y peut inclure avec certitude qu'une seule espèce africaine, *Caenis Scotti* ULM. (ULMER, Ann. Mag. Nat. Hist., X, 6, 1930, p. 505, fig. 25). Abyssinie (15).

Il faut donc revoir au point de vue générique, car ce sont peut-être des *Caenodes*, les espèces suivantes :

*Caenis Haywardi* NAV. (NAVAS, Bull. Soc. Roy. Ent. Egypt., 1926, p. 211). Assouan (sexe non indiqué).

*Caenis fasciata* NAV. (NAVAS, Mem. Soc. ent. ital., 1927, p. 89). Somalie. (Sexe non indiqué).

*Caenis Edwardsi* KIMM. (KIMMINS, Ruwenzori Expedition 1934-35, III, 5, 1939, p. 107, fig. 1). Fort Portal, Ouganda (102 ♂♂).

2. — **Caenodes** ULM.

Ce genre, créé par ULMER (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Bd. 99, 1924, p. 7), et que ni le P. NAVAS (16), ni BARNARD ne sem-

(14) *Biol. Mayflies*, p. 631.

(15) ULMER a pris soin de noter que c'était « a true *Caenis*, not *Caenodes* ».

(16) En 1931, le P. NAVAS plaçait encore le *kungu* ETN. parmi les *Caenis* (*Rev. zool. bot. afr.*, 1931, XXI, 2, p. 137).

blent avoir connu, renfermait alors uniquement les vieilles espèces africaines *Caenis cibaria* ETN. et *kungu* ETN.; cet endémisme a disparu avec la découverte d'une autre espèce aux Philippines (*Caenodes philippinensis* ULM.).

Les *Caenodes* diffèrent des vrais *Caenis* par la brachypodie des mâles. En effet :

a) chez *Caenis*, les pattes antérieures sont beaucoup plus longues que les postérieures; leurs fémurs sont moitié plus grands que les tibias, et ceux-ci 1 fois  $1/2$  plus grands que les tarses.

b) chez *Caenodes*, les pattes antérieures sont beaucoup plus courtes et subégales aux postérieures; leurs fémurs sont seulement de  $4/5$  à  $5/6$  plus longs que les tibias, et ceux-ci 1 fois  $1/3$  aussi grands que les tarses; les fémurs postérieurs sont 1 fois  $1/3$  aussi grands que les tibias, et ceux-ci 1 fois  $1/2$  aussi longs que les tarses.

### 3. — *Austrocaenis* BARN.

Créé en 1932 par BARNARD (Trans. roy. Soc. South Africa, XX, 3, 1932, p. 227), ce genre ne renferme que l'ancienne *Caenis* sp. de EATON (Monogr., p. 142), décrite par BARNARD sous le nom de *capensis*, plus une « minute » imago ♂, aussi sud-africaine, mais non nommée.

a) Voulant montrer la valeur de ce genre, BARNARD dit qu'il possède, à la fois, des caractères qui l'apparentent aux *Caenis*, et d'autres aux *Brachycercus* CURT. (*Eurycaenis* BGTN.), notamment le large prothorax de l'imago et de la larve.

b) ULMER (Sett. ent. Ztg., 1932, 93) ne voit rien, parmi les caractères génériques, pour adopter cette nouvelle coupe.

c) C'est beaucoup aussi mon avis, car BARNARD ne dit pas, au moins pour la larve, si l'élargissement du prothorax a provoqué l'écartement des hanches antérieures, comme chez *Brachycercus*. En tout cas, la larve d'*Austrocaenis* ne possède pas les curieux ocelles tuberculés de celles des *Brachycercus*, et l'imago n'a pas le long 2<sup>e</sup> article antennaire qu'ont les *Brachycercus* paléarctiques et néarctiques (17).

Il y a donc, jusqu'à nouvel ordre, quelque doute sur la valeur du genre sud-africain *Austrocaenis*.

(17) Ce 2<sup>e</sup> article est 3 fois plus long que le premier. La faune néarctique possède 4 espèces; ce caractère doit être constant, car il entre dans les données du genre : « Second joint of antenna considerably elongated, fully three times the length of the basal joint » (*Biol. Mayflies*, p. 639).

II. — Le second phylum comprend les genres tricorythoïdes, à savoir :

1. — **Tricorythus** ETN.

Ce genre date de 1868 (EATON, Ent. M. M., 1868, v). En 1918, lors de sa dernière révision par LESTAGE (6), il renfermait 5 espèces : *varicauda* PICT., *discolor* BURM., *latus* ULM., *longus* ULM., *Sjoestedti* ULM. On en connaît d'autres :

*T. Poincisi* NAV. (NAVAS, Broteria, 1926, p. 100, fig. 13), de Nairobi (Kenya), qui est à redécrire pour les terminalia.

*T. abyssinicus* ULM. (ULMER, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 10, VI, 1930, p. 502, fig. 23-24), d'Abyssinie, env. d'Addis-Abeba.

*T. reticulatus* BARN. (BARNARD, Trans. roy. Soc. South. Africa, XX, 3, 1932, p. 232, fig. 21, ♀), de l'Afrique du Sud. Il serait caractérisé par la grosseur des nervures principales, qui contraste avec la faiblesse des autres et des nervules, lesquelles tendent à former entre elles des anastomoses plus ou moins régulières.

Grâce à BARNARD, nous avons enfin connu le vrai type larvaire d'un *Tricorythus*, puisque celui de *l'allectus* appartient aux *Tricorythodes* néarctiques. En voici les grands traits (fig. 14).

Facies plutôt éphémérellidien. Mandibules énormes, encadrant la tête et garnies au bord externe de longues soies disposées en éventail, dont la longueur va en diminuant vers le sommet distal de la mandibule; 3<sup>e</sup> article des palpes labiaux offrant la même garniture de soies de chaque côté. Abdomen non onisciforme. Ptérothèques fusionnées au milieu. Fémurs très larges. Trachéo-branchies présentes sur les tergites abdominaux 2 à 6, latérales, décombantes, partiellement imbriquées, composées chacune de 2 lamelles : l'une, supérieure, ovale, sans soies marginales; l'autre, inférieure, recouverte par la supérieure, offrant 2 séries de micro-lamelles imbriquées et portées chacune par un rachis central (fig. 19).

Ce type larvaire est absolument original. Son facies dénote, à priori, un organisme indéniablement lithophile, voire lithobionte, comme c'est souvent le cas pour beaucoup d'*Ephemerelellidae* et toujours pour les *Caenidae*. Tenons-nous, cette fois, le génotype larvaire des *Tricorythus*? Ou bien aurons-nous une surprise nouvelle lors de la découverte de la larve de *T. varicauda*? Souhaitons qu'un hydrobiologiste égyptien nous donne la solu-

tion de ce problème. Il y a, cependant, une chance en faveur de la première hypothèse, chance appuyée par la découverte de la larve, identique, du javanais *T. Jacobsoni* ULM.

2. — **Tricorythafer** LEST. (*Caenopsis* NÉEDH., nec BACH). Voir plus haut.

\*  
\*\*

#### TABLEAU DES *TRICORYTHUS* AFRICAINS.

La détermination des *Tricorythus*, des *Caenis* et des *Caenodes* est quasi impossible si l'on n'a comme base que la coloration. Dans ce groupe règne une isochromie désolante. La difficulté est surtout chez les ♀♀, notamment pour les espèces à vaste géonomie. Pour les ♂♂, il y a, heureusement, les terminalia, à condition de ne pas les oublier.

Cependant, l'examen comparatif d'une série d'ailes montre quelques différences dont on pourrait peut-être se servir et en tirer un heureux parti. Ainsi :

1. — La triade de MP<sup>2</sup>: elle est régulière chez *T. longus*, *discolor* et *Jacobsoni*; irrégulière chez *Tricorythafer fugitans*.

2. — Le développement des nervules, qui se présente de deux façons :

a) chez *T. discolor*, *reticulatus*, *Jacobsoni*, on peut encore parler d'une polyneurie relative, car les nervules ne manquent que sur la partie distale de l'aile;

b) chez *T. longus* (et *Tricorythafer*), il y a une oligoneurie manifeste : les nervules sont absentes sur toute la moitié inférieure de l'aile, de même que dans la furca de MP<sup>2</sup>.

3. — L'emplacement de quelques-unes de ces nervules dans l'un ou l'autre champ.

4. — La naissance des secteurs de la radiale, ce qui peut modifier l'origine des triades.

Indépendamment de la morphologie alaire, il y a encore la morphologie gonopodiale. Elle intéresse tout au moins le *T. latus* ULM., qui diffère de l'ensemble du stock par ses gonopodes de 3 segments (fig. 8).

Il m'a toujours paru fort curieux que cela n'ait ici aucune importance, alors que, dans d'autres groupes, on attribue si grande valeur à ce caractère que des nouveaux genres ont été

fondés sur ce critère, et, ont été, dès lors, mieux compris (18).

Récemment, ULMER a eu soin de ne pas confondre parmi les *Choroerpes* à urostyles de 3 articles des formes de Java et de Sumatra n'en ayant que 2, et pour lesquelles il a créé le genre *Choroerpides* (21, p. 494).

Il me semble donc très logique de conserver, ici aussi, cette conception de l'évolution, en isolant, au moins dans un sous-genre provisoire, l'espèce qui seule nous en montre un exemple. Ceci explique le sous-genre *Tricorythurus*, qui ne comprend encore que le *latus* ULM., tel qu'il figure dans le tableau suivant.

\*  
\*\*

- I. — Gonopodes de 3 articles (S. G. — *Tricorythurus* nov.).  
 Hypandrium, vu ventralement, prolongé en arrière en se rétrécissant nettement, la marge postérieure largement tronquée; vu latéralement, l'hypandrium a les angles saillants. — Pénis très gros : vu dorsalement, il est lancettiforme, rétréci seulement au sommet, qui montre une longue incision médio-dorsale; vu latéralement, il est plus élargi (fig. 8). . . . .  
 . . . . . *Tricorythurus latus* ULM.

II. — Gonopodes de 2 articles (*Tricorythus* sens stricto).

A. — 2<sup>e</sup> article des gonopodes triple du 1<sup>er</sup>, arrondi au sommet. — Pénis tubulaire, offrant au sommet distal une échancrure ventrale en forme de cuiller (fig. 7). . . . *Tricorythus discolor* BURM.

B. — 2<sup>e</sup> article des gonopodes 1 fois 1/2 aussi grand que le 1<sup>er</sup>, rétréci vers le sommet distal qui est acuminé.

a) Hypandrium fortement prolongé en pointe triangulaire au milieu de son bord postérieur. — Pénis long, tubulaire, courtement bilobé au sommet qui est acuminé (fig. 10). . . . .  
 . . . . . *T. longus* ULM.

aa) Hypandrium non ou à peine prolongé en pointe. — Pénis court.

(18) Cfr. LESTAGE, J. A., *Mém. Soc. ent. Belg.*, XXIII, 1930, pp. 74-146, à propos du groupe potamanthidien différencié dans ses composantes.

b) Pénis graduellement et très régulièrement rétréci en arrière; vu ventralement, ses côtés convergent en pointe aiguë et forment 2 lobes assez grands, séparés par une incision fine et peu nette (fig. 9). . . . .  
 . . . . . *T. abyssinicus* ULM.

bb) Pénis, vu ventralement, nettement plus étroit à hauteur de la partie distale où se dessinent nettement les 2 longs lobes digiti-formes formés par une incision bien marquée (fig. 6). . . . . *T. varicauda* PICT.

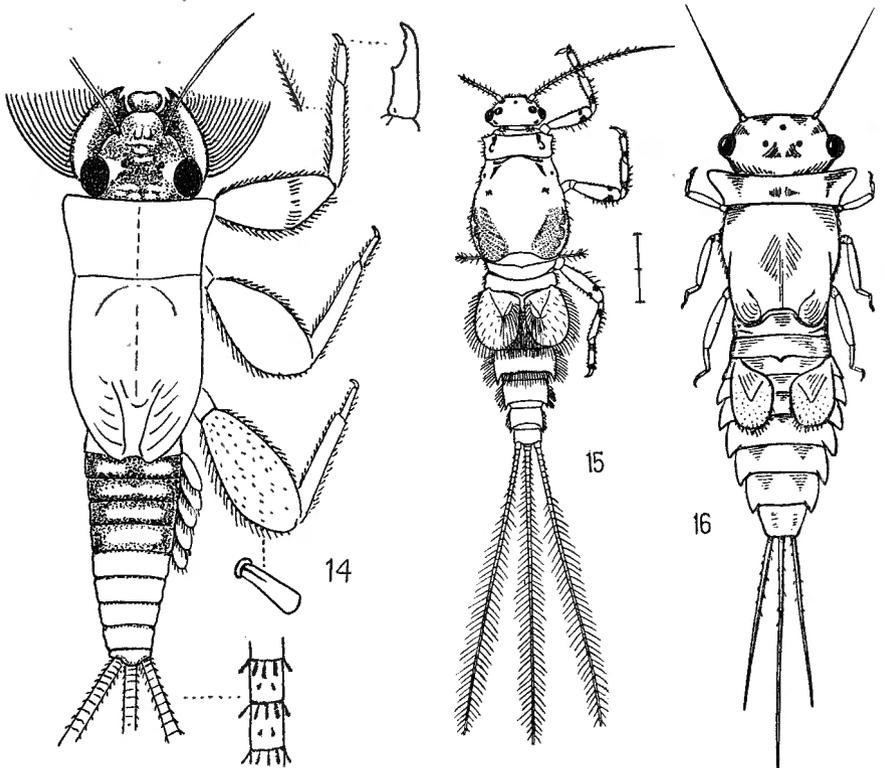


Fig. 14. — Evolution larvaire tricorythoïde de *Tricorythus discolor*.  
 (D'après BARNARD).

Fig. 15 et 16. — Evolution larvaire caenidoïde. Type caenidien général (15). — Type caenidoïde du tricorythoïde *Tricorythafer fugitans*, à évolution caenidomorphe par convergence (16).  
 (D'après BARNARD [14] et NEEDHAM [16]).

NOTA. — Manquent à ce tableau :

1° *T. reticulatus* BARN., dont le ♂ est inconnu.

2° *T. Sjoestedti* ULM. On ne sait pas encore si ce n'est pas tout simplement le *T. discolor*, et même si c'est bien un *Tricorythus* (19).

3° *T. Poincisi* NAV., dont le sexe n'a pas même été indiqué. (19) Cfr. LESTAGE, 6.

\*  
\*\*

TABLEAU  
DE L'ÉVOLUTION TRICORYTHIDO-CAENIDIENNE.

I. — Groupe moins spécialisé, à larve tricorythoïde, exceptionnellement caenidoïde, à imago toujours tricorythoïde.

Ailes allongées, à faible membrane récurrente. Nervation toujours normale; triade de MP variable, les autres non spécialisées; champ cubital élargi, les intercubitales formant une petite furca, la courte ICuA<sup>2</sup> naissant du milieu de la longue ICuA<sup>1</sup>; CuP et A<sup>1</sup> courtes, courbées en arc de cercle et se terminant au bord médian de la membrane récurrente. Nervules disposées en plusieurs séries. Ongles (♂) tous différents. Gonopodes de 2 ou 3 articles. Lobes du pénis généralement différenciés distalement ventralement, jamais développés en lamelle (fig. 6 à 12). FAM. *Tricorythidae* (nov.).

A. — Larve (supposée) tricorythoïde. Imago à gonopodes de 2 ou 3 articles. MP<sup>2</sup> longue ou courte, et, dans ce cas, triade de MP irrégulière. Nervules transversales absentes au plus sur le 1/3 inférieur du disque . . . . . (*Tricorythus* ETN.).

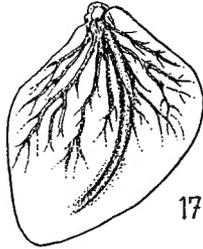
a) Gonopodes de 2 articles . . . . .  
. . . . . S. Genre. — *Tricorythus* sensu stricto.

b) Gonopodes de 3 articles . . . . .  
. . . . . S. Genre. — *Tricorythurus* LEST.

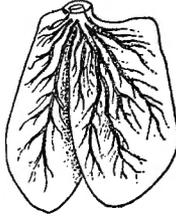
AA. — Larve caenidoïde. Imago à gonopodes de 3 articles. MP<sup>2</sup> courbe; triade de MP irrégulière. Nervules absentes sur toute la moitié inférieure de l'aile. . . . . GENRE *Tricorythafer* LEST.

II. — Groupe très évolué, à larve et imago caenidoïdes.

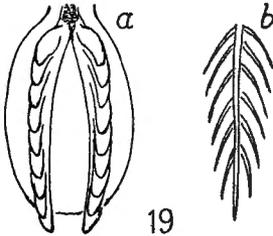
Ailes élargies au clavus, la membrane récurrente plus développée. Nervation spécialisée : nervures et leurs intermédiaires naissant quasi à l'axe de l'aile et se diri-



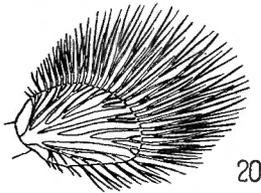
17



18



19



20

Figs. 17 à 19. — Evolution trachéo-branchiale. — Lamelle supérieure de la 2<sup>e</sup> paire des trachéo-branchies de *Tricorythodes* (17). — Lamelle inférieure de la 3<sup>e</sup> paire du même (18). (D'après SPIETH). — 19 a = vue interne d'une lamelle de *Tricorythus discolor*; 19 b = diagramme du rachis de la même lamelle (D'après BARNARD).

Fig. 20. — Lamelle caenidoïde de tous les Caenidiens, avec les grandes phanères périphériques; type que l'on rencontre par convergence chez le tricorythoïde *Tricorythafer* et chez des groupes appartenant à d'autres sous-ordres.

geant vers la marge externe avec un parallélisme régulier, y compris la triade de MP; champ cubital étroit; CuP et A aboutissent en ligne droite au clavus, et non dans la membrane récurrente. Nervules réduites à une seule série oblique (fig. 5). Ongles I (♂) seuls différents. Pénis à lobes indifférenciés et transformés en

une grosse lamelle (fig. 13). — FAM. *Caenidae* (sens. restrict.).

B. — Prosternum (larve et imago) nettement plus large que long; hanches antérieures fortement distantes l'une de l'autre. Tibias I (♂) beaucoup plus grands que les fémurs.

a) Larve à ocelles simples, à palpes maxillaires de 3 articles. — Antennes? (imago) (20). . . . . GENRE *Austrocaenis* BARN.

aa) Larve à ocelles tuberculés, à palpes maxillaires de 2 articles. — Antennes (imago) à 2<sup>e</sup> article triple du 1<sup>er</sup> (21). . . . . GENRE *Brachycercus* CURT.

BB. — Prosternum (larve et imago) étroit, hanches I contiguës. — Antennes (imago) à 2<sup>e</sup> article non triple du 1<sup>er</sup>.

b) Pattes I (imago ♂) subégales à III. . . . . GENRE *Caenodes* ULM.

bb) Pattes I (imago ♂) beaucoup plus longues que III. . . . . GENRE *Caenis* (ST.) ULM.

On admettra sans peine que cette différenciation entre les *Tricorythidae* et les *Caenidae* montre beaucoup mieux l'évolution des deux phyla que l'antique conception qui les confondait sous l'unique formule que donne le dernier travail d'ULMER (21, p. 455).

J'ai idée que ce sont moins les « points of likeness », dont parle la *Biology of mayflies*, entre les Caenidiens, les *Tricorythodes* et les Ephémérellidiens, qui ont suggestionné les auteurs étudiant les larves de ces deux groupes, que la présence, inaccoutumée partout ailleurs, des franges existant à la marge des ailes de l'imago, franges inexistantes chez les *Ephemerellidae*, mais que l'on dit être la caractéristique de l'homogénéité du stock caenidien.

De cette conception, certains ne s'embarrassent guère. LA-MEERE, par exemple (4), a réuni ses tribus des Ephemerellini et des Caenini, dans sa famille des *Caenidae*, leur trouvant, à tous les stades, un tel air de parenté qu'il envisageait un ancêtre

(20) BARNARD n'en dit rien.

(21) Ce genre n'est pas africain. Je l'ai placé ici pour mieux montrer en quoi *Austrocaenis* pourrait s'en différencier.

commun « direct ». Il ne faisait aucune allusion aux franges marginales des ailes des *Caenini* adultes pour incorporer les *Tricorythus* dans ce groupe et les isoler des *Ephemerellini* infrangés.

Plus tard, SPIETH (22) alla plus loin. Il colloqua franchement le genre *Tricorythus* (*Tricorythodes*) parmi les *Ephemerellidae*, tout en avouant, cependant, qu'il est « clearly distinct from *Ephemerella* », ... « greatly specialized ». Mais il n'avait aucun doute sur leur origine : ils descendent « probably from the stock which later broke up into the genera *Blasturus*, *Leptophlebia* and *Chorotopes* and the family *Ephemeridae* » (p. 355).

Donc, à l'encontre de LAMERE, qui excluait de cette origine ancestrale les *Leptophlebiinae*, les *Ephemerinae* et, à fortiori, les *Heptageninae*, SPIETH donnait un ancêtre commun à ses *Ephemerellidae*, *Leptophlebiidae* et *Ephemeridae*, et il englobait tout ce complexe dans sa super-famille des *Ephemeroidea*.

Par contre, il en bannissait les *Caenis*, qui constituent sa famille des *Caenidae*, unique composante de sa super-famille des *Caenoidea*. Il n'y a, entre *Caenis* et *Tricorythus*, que des « superficial external similarities » nymphales et imaginaires ; *Tricorythus* « appears to have been derived from the same stock as the *Leptophlebiidae-Ephemeridae* stock ». L'ancêtre Caenidien est encore incertain ; probablement ce stock ancestral, dont provient *Caenis*, était-il « differentiated long ago » ; mais la classification qui tend à grouper *Caenis* et *Tricorythus* est « absurd » ; il n'y a « no close relationship » entre eux.

Nous avons vu que la critique de l'Ecole américaine se bornait à répondre à SPIETH en considérant *Tricorythodes* comme un « aberrant member of *Caeninae* ».

On ne semble donc guère donner non plus grande valeur phylogénétique à la conservation de ce caractère subimaginal : la frange alaire des imagos dans ces deux groupes, alors que l'on porte tant d'attention à la valeur de la subimago en tant que « vrai » représentant de l'Ephéméroptère qui rappelle, mieux que l'imago, les Spilaptéroïdes ancestraux.

J'accorde que l'on ne saurait voir de vrais Ephémérellidés dans les *Tricorythus*, *Tricorythodes*, *Tricorythafer*, etc. Ce groupe doit conserver son facies particulier (9). Cet argument vaut aussi pour différencier les *Tricorythidae* des *Caenidae*, et c'est beaucoup plus logique que de les y laisser comme une séquelle aberrante.

(22) SPIETH, H., The phylogeny of some Mayfly genera (*Journ. N. Y. entom. Soc.*, XLI, 1933, pp. 55-86, 327-391).

Il est vain de vouloir accepter comme définitive une classification que je considère comme étant encore à l'état d'ébauche. C'est seulement aujourd'hui que nous savons jusqu'à quel point ces Ptilotes montrent des antinomies aussi radicales que l'influence de la caenidomorphie chez des groupes primitifs comme les *Siphonuridae*, ou très évolués comme les *Ephemeridae*.

L'étude de ces phénomènes de convergence trouvera un merveilleux chapitre chez les Ephéméroptères.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. BARNARD, K. H., 1932, *South African Mayflies. Ephemeroptera.* (Trans. roy. Soc. South Africa, XX, Part II, pp. 201-259.)
2. EATON, A. E., 1883-88, *Revisional Monograph of recent Ephemeridae of Mayflies.* (Trans. Linn. Soc. London, Zoology (2), III.)
3. KIMMINS, D. E., 1939, *Ruwenzori Expedition 1934-35. (Ephemeroptera and Neuroptera, vol. 3, N° 5, pp. 107-115.)*
4. LAMEERE, A., 1917, *Étude sur l'évolution des Ephémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, pp. 41-81.)
5. LESTAGE, J. A., 1917, *Les larves aquatiques des Insectes d'Europe.* (Ephemeroptera, pp. 161-273.)
6. — 1918, *Les Ephémères d'Afrique. Notes critiques sur les espèces connues.* (Rev. Zool. Afric., VI, 1, pp. 65-114.)
7. — 1922, *Notes synonymiques.* (Bull. Soc. ent. Belg., IV, p. 102.)
8. — 1924, *Les Ephémères de l'Afrique du Sud. — Catalogue critique et systématique des espèces connues, et Description de 3 nouveaux genres et 7 espèces nouvelles.* (Rev. Zool. Afric., XII, pp. 316-352.)
9. — 1924 (1925), *Contribution à l'étude des larves des Ephémères. — III. Le groupe Ephémérellidien.* (Ann. Biol. lac., XIII, 3-4, pp. 228-302.)
10. — 1935, *Contribution... — X. Une énigme française : Caenis maxima* JOLY. (Bull. Ann. Soc. ent. Belg., LXXV, pp. 173-183.)
11. NEEDHAM, J. G., 1920, *African Stone-flies and May-flies collected by the American Museum Congo Expedition.* (Bull. Mus. Nat. Hist., XLIII, Art. IV, pp. 35-40.)
12. — TRAVER, J. R., YIN-CHU-HSU, 1935, *The Biology of Mayflies.* (Ithaca, New York.)
13. TRAVER, J. R., 1931, *A new Mayfly genus from Carolina.* (Canad. Entom., LXIII, pp. 103-109.)
14. — 1932, *Mayflies of North Carolina.* (J. Elisha Mitchell Sc. Soc., 47, pp. 85-236.)
15. ULMER, G., 1913, *Ephemeriden aus Java.* (Not. Leyd. Mus., XXXV, pp. 102-120.)

16. — 1915 (1916), *Ephemeropteren von Aequatorial Afrika*. (Arch. f. Naturg., 81, A, 7, pp. 1-20.)
17. — 1924, *Ephemeropteren von den Sunda-Inseln und den Philippinen*. (Treubia, VI, 1, pp. 28-91.)
18. — 1924, *Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-Aegyptischen Sudan (Kordofan) 1914. — XII. Trichopteren und Ephemeropteren*. (Denkschr. d. Akad. Wissensch. Wien, Bd. 99, pp. 1-9.)
19. — 1930, *Entomological Expedition to Abyssinia 1926-27. — Trichoptera and Ephemeroptera*. (Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 10, Vol. VI, pp. 479-511.)
20. — 1932-33, *Bemerkungen über die seit 1920 neu aufgestellten Gattungen der Ephemeropteren*. (Stettin. ent. Ztg., pp. 204-219.)
21. — 1939, *Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln*. (Arch. f. Hydrobiol., Suppl. Bd. XVI, pp. 443-692.)
22. VAYSSIÈRE, A., 1882, *Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines*. (Ann. Soc. Nat. Zool., 6, XIII.)