

doivent être en principe dorsaux (1), leurs trachéobranches ont dû, au cours de l'évolution du phylum behningien, effectuer une migration en sens inverse de celle qui les avait d'abord amenés sur les flancs, puis sur le dos.

Si, par contre, les *Behningia* doivent constituer une famille spéciale des *Behningiidae* (MOTAS & BACESCO, 1837; TSHERNOVA, 1938) ayant — ainsi que je l'ai admis antérieurement (1952, 1955) — une origine commune avec les *Palingeniidae*, à partir des *Mesephemeridae* permo-jurassiques, le problème recule d'autant.

On ne connaît malheureusement pas les larves des *Mesephemeridae*. Les *Ephemeropsidae* jurassico-crétacés, que j'ai supposé être intermédiaires entre les *Mesephemeridae* et le complexe palinogénidio-behningien, avaient des trachéobranches déjà latérales.

Par ailleurs, les *Protereismatidae* permien, qui ont apparemment fourni la souche des *Mesephemeridae* (cfr. DEMOULIN, G., 1955), ne sont pas connus avec certitude à l'état larvaire. Cependant, les larves permien de *Phthartus* doivent sans doute leur être attribuées. Or, et c'est là un point essentiel dans le problème qui nous occupe ici, l'examen attentif des figures fournies pour ces larves par A. HANDLIRSCH (1908, pl. XXXVII, figs. 17-19) montre que leurs trachéobranches, encore au nombre de neuf paires, sont indiscutablement ventrales, articulées devant le bord postérieur des pleurosternites I-IX. Le fait est surtout bien visible sur la figure 18 (*Ph. netschajewi* HANDLIRSCH).

On pourra donc affirmer — si l'on admet les *Protereismatidae* comme ancêtres lointains des *Behningiidae* — que, loin d'être cénogénétique, la position ventrale des trachéobranches des *Behningia* est, tant phylogénétiquement que ontogénétiquement, primitive.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DEMOULIN, G., 1952, *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg.*, XXVIII, 21.  
 —, 1955, *Loc. cit.*, XXXI, 39 (sous presse).  
 HANDLIRSCH, A., 1906-1908, *Die fossile Insekten*, Leipzig.  
 LESTAGE, J.A., 1929, *Ann. Bull. Soc. Ent. Belg.*, LXIX, p. 433.  
 MOTAS, C. et BACESCO, M., 1937, *Ann. Sci. Univ. Jassy*, XXIV, 3, p. 25.  
 TSHERNOVA, O.A., 1938, *Bull. Acad. Sci. URSS, Sci. math. nat.*, p. 129.

Institut royal des Sciences naturelles  
de Belgique

(1) Si l'on se base sur la larve de *Pseudoligoneuria* ULMER, forme actuelle dont les ancêtres sont apparemment aussi à l'origine des *Oligoneuriidae*.

## A propos des affinités systématiques des *Prosopistomatidae* (Ephemeroptera)

par Georges DEMOULIN

Il n'est guère d'animaux dont les affinités systématiques aient autant intrigué les zoologistes que ceux constituant le genre *Binoculus* FOURCROY (1) (= *Prosopistoma* LATREILLE).

On n'a longtemps connu qu'une espèce, *Binoculus pennigerus* (MÜLLER), que l'on a d'abord prise pour un Crustacé.

C'est E. JOLY (1871) qui, le premier, y a reconnu un insecte, et même un Ephéméroptère. On a cependant continué à y voir une forme adulte jusqu'en 1881, date à laquelle A. VAYSSIÈRE a pu, après bien des difficultés, obtenir l'éclosion de deux ♀♀ subimagos. Il a donné de celles-ci une excellente iconographie mais, ignorant en partie les besoins des systématiciens éphémérologues, et aussi mal servi en matériel, il n'a figuré que d'une façon assez floue certains détails de valeur systématique certaine.

Ce n'est que tout récemment que, à quelques mois d'intervalle, M. T. GILLIES (1954), J. FONTAINE (1955) et Ch. DEGRANGE (1955) nous ont enfin, après 192 ans de curiosité insatisfaite, permis de connaître de façon complète les stades adultes de deux espèces : *B. africanus* (GILLIES) et *B. pennigerus* (MÜLLER).

Différents auteurs cependant n'ont pas attendu de bien connaître les stades adultes des *Binoculus* pour discuter de leur position systématique. Obnubilés par les similitudes anatomiques existant entre les larves des *Binoculus* et celles des *Baetisca*, ils ont classé ces deux genres dans une même coupe. Citons, au hasard, les *Prosopistomatidae* de A. LAMEERE (1917), les « Cryptobranches »

(1) L'« Opinion 228 » de l'I.C.Z.N. ayant invalidé le travail de GEORGE FOURCROY (1762), la paternité du nom *Binoculus* revient à A.F. DE FOURCROY (1785).

de J. A. LESTAGE, et, tout récemment, les *Prosopistomatoidea* de G. F. EDMUNDS et J. R. TRAVER (1954).

Dans son travail déjà cité (1954), M. T. GILLIES admet qu'il existe, tant dans la nervation alaire que dans la morphologie larvaire, des similitudes entre *Binoculus* et *Baetisca* telles qu'une origine commune des deux formes doit être admise. Toutefois, il reconnaît que l'ancêtre commun doit être d'une « great antiquity », et que « since then evolution and specialisation have proceeded independently ». De son côté, Ch. DEGRANGE (*loc. cit.*) rapproche les *Prosopistomatidae* des *Oligoneuriidae* et à la fois des *Caenidae*.

Pour ma part, j'estime que les similitudes de structure larvaire peuvent généralement s'expliquer par des convergences, d'origine écologique ou autre, et que, dans le cas du complexe *Binoculus-Baetisca*, les profondes différences dans la structure des pièces buccales suffisent à montrer l'indépendance des deux genres. Quant aux prétendues similitudes de nervation, elles ne reposent, à mon avis, que sur une mauvaise interprétation du schéma nervural de ces deux formes. Laissant pour une autre occasion la discussion de l'aile de *Baetisca*, je discuterai ici celle de *Binoculus*.

#### Les Ailes de *Binoculus*

Un premier point à noter est la forme, surtout chez la ♀, de l'aile antérieure. Elle présente une dilatation du clavus que l'on ne retrouve que chez les *Tricorythidae* et les *Caenidae*. L'aile postérieure, d'autre part, est moins réduite que dans le groupe tricorythidien, mais on la comparera cependant avec fruit à celle de *Bruchella* NAVAS. Chez cette dernière, on ne retrouve que SC (fort courte, se terminant au-delà du calus costal et prenant l'aspect d'une transverse), R + R<sup>s</sup>, MA (brièvement anastomosée à R), et MP. Ces trois dernières nervures sont longues et simples. Chez *Binoculus*, bien que le calus costal soit aussi basilair que chez *Bruchella*, SC est longue (2/3 de la longueur de l'aile), R, atteint l'apex, R<sup>s</sup> est bifide et unie à sa base avec MA, qui est simple. MP est bifide.

Un problème plus délicat est celui de l'homologation des nervures de l'aile antérieure. M. T. GILLIES a admis (*loc. cit.*) que MA est indivise, et que A<sup>1</sup> est la seule nervure se terminant entre la base de l'aile et l'angle du clavus. Quant à R<sup>s</sup>, il est trifide (R<sup>2</sup>, R<sup>3</sup> et R<sup>4+5</sup>).

Ce sont ces caractères assez spéciaux qui, à première vue, peuvent donner à penser que l'origine des *Binoculus* remonte fort loin. Effectivement, la MA simple n'existe que chez les *Protepheroidea*, formes très primitives, à ailes homonomes, du Carbonifère. Or, chez ces formes archaïques, la R<sup>3</sup> est également indivise, et CUP est proche de CUA. Faut-il donc admettre que *Binoculus* est le dernier représentant des Protéphéméroïdes? Je ne le crois pas. Ch. DEGRANGE (*loc. cit.*) vient d'ailleurs de retrouver au moins chez le ♂ une nervation longitudinale complète, sinon que R<sup>3</sup> reste simple.

Je voudrais donc proposer une autre interprétation, basée sur l'hypothèse suivante: puisque, en principe, tous les Ephéméroptères descendent d'une même forme, dont l'aile était nécessairement d'un type déterminé (dont la définition n'importe pas dans cette discussion), on peut supposer que, à une coupe d'aile particulière, doit correspondre un type de nervation particulier qui, évidemment, pourra présenter des variantes plus ou moins accentuées mais toujours secondaires.

Ici, il ne semblera peut-être pas inutile de rappeler que la réduction plus ou moins poussée de nervulation transverse, le déplacement vers la base des fourches nervuraires, la disparition de certaines nervures longitudinales secondaires, sont des processus évolutifs qui peuvent toucher, à des degrés divers, toutes les familles d'Ephémères. Ils ont agi au maximum chez *Binoculus*.

Je pense ainsi pouvoir reconnaître dans l'aile des *Prosopistomatidae* les nervures suivantes: C, SC et R<sup>1</sup> subparallèles; R<sup>2</sup> et R<sup>3</sup> ayant une tige commune, issue de la base, et se séparant à mi-longueur de l'aile; une IR<sup>3</sup> indépendante, naissant au premier quart de l'aile; R<sup>4+5</sup> naissant de R<sup>2+3</sup> près de la base. MA<sup>1</sup>, IMA, MA<sup>2</sup>, MP<sup>1</sup>, IMP et MP<sup>2</sup> entières issues séparément dès la base. CUA se terminant sur l'angle du tornus, CUP sur la marge interne. A<sup>1</sup> et A<sup>2</sup> présentes au moins chez le ♂. Notons encore que l'écartement existant à la marge entre les apex de R<sup>3</sup> et IR<sup>3</sup> permet de supposer que ces nervures sont en réalité R<sup>3a</sup> et IR<sup>3b</sup>.

La nervation des *Binoculus* ayant ainsi reçu une interprétation qui cadre mieux avec le plan général des Ephéméroptères, et avant d'essayer de préciser les affinités systématiques de ces insectes, je discuterai certains caractères larvaires.

La larve des *Binoculus*

La larve des *Prosopistomatidae* est bien connue, et c'est elle, avant tout, qui est cause du rapprochement que l'on établit habituellement avec les *Baetiscidae*. Il semble que les systématiciens ont été tellement obnubilés par les étonnantes similitudes structurales existant entre la larve de *Binoculus* et celle de *Baetisca* qu'il n'ont pas cherché à retrouver des affinités avec d'autres formes.

En matière de phylogénie, une particulière importance doit être attachée aux structures dont le type ne se justifie plus guère que comme l'héritage d'ancêtres qui avaient une raison physiologique d'être ainsi bâtis. C'est sous cet angle que je voudrais ici discuter les trachéobranchie des *Binoculus*.

On sait que ces insectes possèdent six paires de trachéobranchie. situées sur les six premiers segments abdominaux. De ces organes, ceux de la deuxième paire sont en forme de lamelle carrée, qui recouvre les appendices respiratoires des urites III à VI. Ceux-ci sont bien plus petits, plus ou moins profondément découpés en languettes trachéolaires. Ceux de la première paire, enfin, ressemblent à ceux des quatre dernières paires.

Ce type trachéobranchie se retrouve chez les *Neoephemeridae*, les *Caenidae* et les *Tricorythidae Leptohyphinae*. Chez ces trois familles, la transformation des trachéobranchie de la deuxième paire en lames élytroïdes s'explique aisément par leur rôle protecteur des appendices suivants. Ceux du premier segment abdominal, non protégés, sont d'ailleurs presque complètement atrophiés. Chez les *Prosopistomatidae*, par contre, la protection des trachéobranchie est assurée par la carapace thoracique, et celles du premier urite sont relativement bien développées. La structure élytroïde des appendices respiratoires de la 2<sup>e</sup> paire n'a donc pas d'explication physiologique immédiate, et ne peut s'interpréter que comme la persistance d'une structure ancestrale.

Cette explication limite fortement le champ des recherches quant aux affinités systématiques des *Prosopistomatidae*.

Affinités Systématiques des *Prosopistomatidae*

De ce qui précède, il découle que la larve de *Binoculus* montre, par sa structure trachéobranchie, que l'ancêtre des *Prosopistomatidae* devait être proche de celui des *Neoephemeridae*, de celui

des *Caenidae* ou de celui des *Tricorythidae*. La coupe de l'aile antérieure des *Binoculus* rappelle celle des *Tricorythidae Tricorythinae* et celle des *Caenidae*, et sa nervation ne peut se comprendre qu'à la lumière de celle de ces mêmes Ephémères.

Ces similitudes, tant au stade larvaire que chez l'adulte, entre *Binoculus* d'une part, les *Tricorythidae* et *Caenidae* d'autre part me paraissent être dues bien moins à de la convergence qu'à une communauté héréditaire.

J'estime donc non-fondées les théories qui veulent séparer les *Prosopistomatidae* du reste des Ephéméroptères actuels, et je place cette famille à côté des *Tricorythidae* et des *Caenidae*.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DEGRANGE, Ch., 1955, *Sur la morphologie de Prosopistoma foliaceum Fourcr.* (C.R. Séances Acad. Sci., CCXL, p. 1668).  
 EDMUNDS, G.F. et TRAVER, J.R., 1954, *An Outline of a Reclassification of the Ephemeroptera.* (Proc. Ent. Soc. Wash., LVI, p. 236.)  
 FONTAINE, J., 1955, *Les formes ailées de Prosopistoma foliaceum Fourcroy (Ephéméroptère).* (Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, XXIV, p. 60.)  
 GILLIES, M.T., *The adult stages of Prosopistoma Latreille (Ephemeroptera), with Descriptions of two new species from Africa.* (Trans. R. Ent. Soc. London, CV, p. 355.)  
 JOLY, E., 1871, *Note sur le prétendu Crustacé dont Latreille a fait le genre Prosopistoma.* (Mém. Soc. nat. Sci. Cherbourg, XVI, p. 329.)  
 LAMEERE, A., 1917, *Etude sur l'évolution des Ephémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)  
 LESTAGE, J.A. 1917, *Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques.* (Ann. Biol. Lac., VIII, p. 213.)  
 VAYSSIÈRE, A., 1881, *Etude sur l'état parfait du Prosopistoma punctifrons.* (Ann. Sci. Nat. Zool., (6), XI, p. 1.)

Institut royal des Sciences naturelles  
de Belgique.