

Institut royal des Sciences  
naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXIX, n° 25.  
Bruxelles, avril 1953.

Koninklijk Belgisch Instituut  
voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXIX, n° 25.  
Brussel, April 1953.

---

A PROPOS D'HEXAGENITES WEYENBERGHI SCUDDER  
ÉPHÉMÉROPTÈRE DU JURASSIQUE SUPÉRIEUR  
DE SOLENHOFEN,  
par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

---

Dans la première monographie qu'il a consacrée aux Ephéméroptères, en 1871, A. E. EATON a montré combien ridicule parfois est l'empressement des paléontologistes à classer dans cet ordre d'insectes n'importe quel fragment d'aile, pourvu qu'il soit fourni d'une réticulation nervulaire. Il fallait donc bien que le savant entomologiste fut sûr de sa détermination lorsque, dans le même travail, il figura un fossile trouvé dans les calcaires lithographiques de Solenhofen, et l'attribua à un genre indéterminé apparenté aux *Ephemera*. Que l'insecte appartint non seulement aux Ephéméroptères, mais encore à la coupe systématique qui devait plus tard porter le nom de *Ephemeridæ*, c'était également l'avis de S. H. SCUDDER, puisque celui-ci (1880) — suivant en cela une habitude assez répandue en paléontologie et qui consiste à donner à un fossile un nom générique rappelant celui des formes actuelles auxquelles il ressemble le plus — baptisa l'Ephémère jurassique : *Hexagenites weyenberghi*.

Reprenant les données des deux auteurs susdits, A. LAMEERE (1917) — qui divisait les Ephémères actuelles en deux familles : *Ephemeridæ* et *Prosopistomidæ* — compara *Hexagenites* à *Bætisca* et *Prosopistoma*, tout en l'isolant dans une sous-famille spéciale : celle des *Hexagenitinæ*.

A ne suivre que les auteurs que je viens de citer, on admettra donc que, si sa position systématique exacte n'est pas absolu-

ment définie, *Hexagenites* doit présenter cependant des caractères structuraux tels que son appartenance à une famille actuelle d'Ephémères ne peut faire de doute. Mais qu'en est-il en réalité ?

A. LAMEERE, en 1934, ne parle plus de *Hexagenites*, mais fait remonter les lignées actuelles à l'Oligocène. L'année suivante, J. G. NEEDHAM (1935) note que les Ephémères ayant « a very modern aspect » datent du Tertiaire. Et, en 1949, R. JEANNEL, passant à son tour sous silence l'existence de *Hexagenites*, place l'apparition des Ephémères modernes à l'Oligocène. Il s'agit donc bien là, semble-t-il, d'un avis général : les *Hexagenitinx* sont oubliés.

On sait que les premiers vrais Ephéméroptères (s. l.) que l'on connaisse ont été trouvés dans le Stéphanien de Commeny. Ils possédaient déjà trois cerques et des ailes pourvues de secteurs intercalaires; mais — différant en cela de nos formes actuelles — ces insectes présentaient deux paires d'ailes de taille et coupe identiques, avec une MA simple. Au Permien (Permoplectoptères), la MA a acquis son tracé actuel, avec deux branches, mais l'aile postérieure reste toujours calquée sur l'antérieure. Ce ne sera qu'au Jurassique que, parallèlement à une réduction de taille du métathorax, l'aile postérieure commencera à perdre de sa superficie. C'est l'époque des « Mésoplectoptères » de A. LAMEERE, qui devaient voler en compagnie des *Hexagenites*. Ces Ephémères tertiaires sont malheureusement fort peu déchiffrables, et l'on ne saurait dire si elles préfigurent réellement celles d'aujourd'hui, comme le prétend R. JEANNEL (loc. cit.).

Si les « Mésoplectoptères » sont fort énigmatiques, il n'en est pas de même de *Hexagenites*. Sans doute n'en possédons-nous qu'un fragment d'aile, mais celui-ci montre une nervation tellement bien lisible que l'on peut tenter, après A. LAMEERE (1917), d'y chercher quelque trait structural qui permettrait de lui assigner une place précise dans la classification des Ephémères. Ce sera le but de ces quelques pages.

\*  
\*\*

Le fossile, conservé au British Museum, consiste en un fragment d'aile antérieure, à laquelle manquent non seulement la base, mais aussi les champs costal et sous-costal, ainsi que la plus grande partie du champ radial. Je dis : aile antérieure, parce que, après A. LAMEERE (1917), j'estime que la forme anguleuse du tornus est, à cet égard, décisive. La nervation,

tant longitudinale que transverse, est bien conservée. On peut s'en convaincre en examinant la figure de A. E. EATON (loc. cit.), reprise ci-dessous (fig. 1).

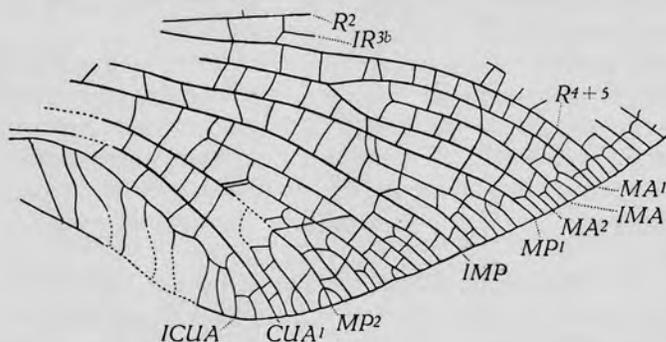


Fig. 1. — *Hexagenites weyenberghi* SCUDDER, du Jurassique supérieur de Solenhofen; fragment de l'aile antérieure droite (holotype) ( $\times 5,5$ ). (D'après EATON, A. E., 1871; homologation originale des nervures.)

Six nervures longitudinales, dont l'une bifurquée un peu au delà du milieu de l'aile, sont presque entièrement lisibles sur le fossile. Des fragments d'une septième, vers l'avant de l'aile, sont également reconnaissables. Il y a en outre une dizaine de nervures marginales, dérivées par simplification de l'archédiction, dont l'une, située dans la fourche signalée plus haut, est une indiscutable intercalaire. D'après sa forme, on peut reconnaître dans cette fourche les nervures MA<sup>1</sup> et MA<sup>2</sup>. L'intercalaire est donc IMA. La première nervure longitudinale conservée, qui atteint la marge externe juste en avant de MA<sup>1</sup> ne peut être que R<sup>4+5</sup>, et apparemment les fragments qui la précèdent appartiennent-ils à R<sup>2</sup>. On peut même retrouver trace de la base de IR<sup>3b</sup>, de même que de son extrémité.

Si nous examinons maintenant le champ situé immédiatement devant le bord postérieur de l'aile, nous trouvons une nervure longitudinale que les sigmoïdales qui en naissent permettent de déterminer comme étant la CUA (rectius CUA<sup>1</sup>). Les sigmoïdales atteignent classiquement la marge, et — par un processus courant chez les Ephémères — sont anastomosées de façon à donner naissance à une fausse nervure longitudinale, une ICUA.

Les nervures situées entre  $MA^2$  et  $CUA^1$  ne peuvent évidemment appartenir qu'au champ médian postérieur. On reconnaît effectivement, en arrière de  $MA^2$ , la  $MP^1$ , tandis que devant  $CUA^1$  se trouve la  $MP^2$ . La dernière nervure longitudinale à homologuer, située entre  $MP^1$  et  $MP^2$ , ne peut être qu'une intercalaire: IMP.

Ayant ainsi reconnu l'identité de chacune des nervures principales, il nous est possible d'étudier maintenant les particularités de leur tracé, particularités toujours suggestives lorsqu'il s'agit de définir la position systématique d'une Ephémère. Pour mener à bien cette étude, nous n'avons ici à examiner pratiquement que deux champs internervuraires: les champs médians.

Voyons d'abord le champ médian antérieur. Notons le peu d'ouverture de la fourche de la MA, et le fait que ses branches sont parallèles et rapprochées chacune d'une nervure longitudinale des champs voisins:  $MA^1$  est proche de  $R^{4+5}$ , et  $MA^2$  proche de  $MP^1$ . Si ces branches de MA n'étaient pas relativement courtes, on pourrait dire qu'elles sont « géménées » avec leurs voisines.

Quant au champ médian postérieur, il est abondamment pourvu de nervures marginales, qui séparent IMP à la fois de  $MP^1$  et de  $MP^2$ . Cette dernière est elle-même proche de  $CUA^1$ , dont son apex est séparé par deux fort courtes nervures marginales (qui en naissent d'ailleurs).

\*  
\*\*

J'ai assez insisté dans d'autres notes (1) sur l'importance que présente la gémination des nervures longitudinales pour la systématique des Ephéméroptères. Je n'ai donc plus à y revenir ici, et j'en abrègerai d'autant mon raisonnement. A l'heure actuelle, on ne connaît d'ailles à nervures géménées que chez les *Ephoridæ* *Euthyplociinaæ*, les *Palingeniidæ*, les *Behningiidæ* et les *Oligoneuriidæ*. Sans doute, il n'est pas exclu que, au cours des temps révolus, d'autres lignées aient pu, elles aussi, acquérir progressivement une gémination plus ou moins poussée des nervures longitudinales. La littérature nous en fait connaître l'un ou l'autre cas, types de familles dont l'extinction est supposée. Mais avant d'y chercher de plus ou moins hypothétiques affinités pour *Hexagenites*, il est bon

(1) Cfr. DEMOULIN, G., 1952 a, b, c, d, et 1953.

de voir si ce genre ne peut rentrer dans le cadre de l'une des quatre familles susdites.

Si, nous appuyant sur le tableau synoptique des familles actuelles présentant une gémination nervurale, nous tentons d'intégrer *Hexagenites* dans l'une d'elles, nous constatons que les rapports réciproques de position de  $MA^2$  et  $MP^1$  nous conduisent à la famille des *Oligoneuriidæ*. L'abondance de nervules transverses, la présence de IMA et l'absence d'une  $CUA^2$  bien définie à l'aile antérieure nous amènent à la sous-famille des *Chromarcyinae*. Enfin, la comparaison de l'aile fossile avec celle préfigurée dans les ptérothèques mésothoraciques de la larve de *Pseudoligoneuria* ULMER (fig. 2) nous montre, jusque dans les plus petits détails de nervation, une telle similitude de structure que la position que j'assigne ici dans la classification à *Hexagenites* ne peut paraître qu'évidente.

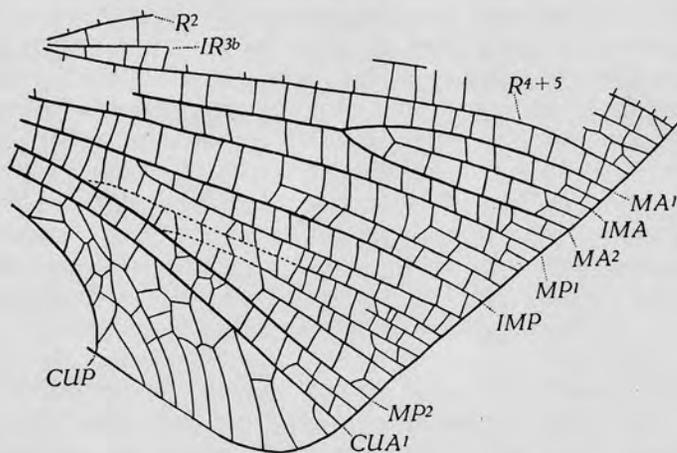


Fig. 2. — *Pseudoligoneuria feuerborni* ULMER, forme actuelle de Sumatra; fragment de l'aile antérieure droite préfigurée dans les ptérothèques d'une larve syntypique, pour comparaison avec la figure 1, ( $\times ?$ ). (Repris de DEMOULIN, G., 1953, d'après ULMER, G., 1939.)

La sous-famille des *Chromarcyinae* se compose donc ainsi de trois genres, dont la morphologie imaginaire reste très incomplètement connue: *Hexagenites* SCUDDER, *Chromarcys* NAVAS et *Pseudoligoneuria* ULMER.

La similitude de structure nervuraire entre *Hexagenites* et *Pseudoligoneuria* est si étroite qu'on pourrait même, au pre-

mier abord, se demander si en réalité il ne s'agit pas d'un seul et même genre. Mais, outre qu'un fragment d'aile ne suffit pas à étayer une mise en synonymie, je dois faire observer que la comparaison minutieuse des deux ailes permet déjà de relever de petites différences de détails, dont l'importance n'apparaîtra pas absolument nulle. Je n'insisterai pas sur le tornus mieux marqué de l'aile de *Pseudoligoneuria*; apparemment ceci est-il dû à la non-maturité de l'organe (2). Le tracé plus rectiligne des nervures et nervules marginales chez la forme actuelle est peut-être lui aussi dû à la même cause, encore que l'on puisse y voir tout aussi bien le résultat d'une spécialisation plus poussée; je ne puis actuellement en juger. Plus intéressant par contre me paraît le fait que, chez *Hexagenites*, la MP<sup>2</sup> n'est nullement parallèle à CUA<sup>1</sup>, contrairement à ce que montrent les deux autres genres de Chromarcyines. Pour mieux me faire comprendre, je rappellerai que j'ai montré (3) chez une autre famille d'Ephémères, celle des *Palingeniidæ*, que la gémination nervurale débute au niveau des branches de la MA, pour gagner progressivement celles de la MP, puis celles de CUA. Chez les *Oligoneuriidæ Oligoneuriinæ*, toutes les nervures longitudinales persistantes (à l'exception de IMP quand elle existe) sont géminées. Il en est de même chez les *Chromarcyinæ* actuels. Nous voyons maintenant, par ce que nous montre *Hexagenites*, qu'il n'en a pas toujours été ainsi, et que probablement la gémination nervurale a dû s'établir progressivement comme chez les Palingeniides. Il semblera donc logique de supposer que les premiers ancêtres des Oligoneuriides possédaient une aile antérieure ne manifestant qu'une gémination nervurale réduite, probablement celle de MA<sup>1</sup> avec R<sup>4+5</sup> et celle de MA<sup>2</sup> avec MP<sup>1</sup>. On ne pourra négliger cette hypothèse dans la recherche de l'origine des *Oligoneuriidæ*, problème dont l'étude dépasserait largement le cadre de cette petite note.

\*  
\*\*

Pour A. LAMEERE (1934), des Ephémères fossiles du Jurassique, autres que les *Mesephemera* et *Pædephemera* (Mésoplec-toptères), « ne sont pas suffisamment conservés pour valoir d'être mentionnés ». *Hexagenites* est-il du nombre? On pourrait le supposer, puisque — je l'ai rappelé plus haut — le

(2) Comparer à ce sujet l'aile antérieure de *Chromarcys magnifica* NAVAS (fig. 2 a de ma note de 1953).

(3) 1952 a et b.

savant zoologiste ne le cite pas. J'espère avoir montré ici qu'il n'en est rien, et que, au contraire, l'Ephémère de Solenhofen nous fournit des données importantes sur l'évolution de l'aile oligoneuridienne.

Mais l'intérêt d'*Hexagenites* n'est pas seulement d'ordre morphologique. Cet insecte apporte également sa contribution au double problème de l'âge et de la paléogéographie des lignées actuelles d'Ephéméroptères.

On sait (4) que, à l'heure actuelle, les deux sous-familles d'Oligoneuriides ont des aires de dispersion absolument séparées: les Chromarcyines sont extrême-orientaux, tandis que les Oligoneuriines occupent Madagascar, l'Afrique, l'Europe et les deux Amériques. *Hexagenites* nous apprend qu'au Jurassique il en était autrement, et que les Chromarcyines étaient représentés également en Europe. Faut-il penser qu'à cette époque géologique les Oligoneuriides n'étaient représentés que par des Chromarcyines, et que *Chromarcys* et *Pseudoligoneuria* sont les derniers descendants d'une lignée autrefois florissante? Ou bien y avait-il déjà des Oligoneuriines primitifs, parents plus ou moins proches de nos actuels *Elassoneuria* Eaton (5)? Les données paléontologiques dont nous disposons sont encore bien trop fragmentaires à mon sens, et je laisse aux zoogéographes chevronnés le soin de résoudre ce problème.

Par ailleurs, *Hexagenites* soulève à nouveau la question de l'âge des lignées actuelles d'Ephémères. On a vu que les auteurs qui ont traité de l'époque d'apparition des familles récentes sont d'accord pour fixer cette date à l'Oligocène. Devons-nous reprendre, en la modifiant, l'opinion de A. LAMEERE (1917), et admettre que les « Euplectoptères » se composent de deux phylums distincts, le premier comprenant la presque totalité des Ephémères actuelles, tandis que le second est représenté par *Hexagenites* et ses descendants plus ou moins directs (qui ne sont pas — nous le savons maintenant — *Prosopistoma* ni *Bætisca*)? Je ne le pense pas. Les *Oligoneuriidæ* présentent, tant au point de vue de la morphologie imaginale que de celle de la larve, de telles similitudes de structure avec des formes d'autres familles actuelles, les *Isonychia* par exemple (6), qu'il ne peut y avoir là uniquement de la convergence. J'estime

(4) Cfr. DEMOULIN, G., 1953.

(5) Au sujet des affinités que présente *Elassoneuria* avec les *Chromarcyinæ*, voir ma note de 1953.

(6) Cfr., entre autres, J. G. NEEDHAM (1905).

plus logique d'admettre que les familles actuelles d'Ephémères, ou tout au moins une bonne partie d'entre elles, sont apparues déjà au Secondaire, et je ne doute pas que, indépendamment de la découverte — toujours à souhaiter — d'autres fossiles, une nouvelle étude des formes déjà connues nous apporte des faits originaux et nous suggère des hypothèses plus conformes à la réalité.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- DEMOULIN, G., 1952 a, *Les Behningia Lestage 1929, et leur position dans la classification des Ephémères*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXVIII, 21.)
- , 1952 b, *Sur deux Palingeniidæ (Insectes Ephéméroptères) mal connus*. (Loc. cit., 33.)
- 1952 c, *Essai de nouvelle clé pour la détermination des Oligoneuriidæ (Insectes Ephéméroptères)*. (Loc. cit., 43.)
- , 1952 d, *Contribution à l'étude des Ephoronidæ Euthyplociinx (Insectes Ephéméroptères)*. (Loc. cit., 45.)
- 1953, *Les Chromarcyinx subfam. nov., Ephéméroptères Oligoneuriidés orientaux*. (Loc. cit., XXIX, 17.)
- EATON, A. E., 1871, *A Monograph on the Ephemeridæ*. (Trans. Ent. Soc. London, 1871, p. 1.)
- JEANNEL, R., 1949, *Les Insectes, Classification et Phylogénie, les Insectes fossiles, Evolution et Géonémie*. (In GRASSÉ, P. P., *Traité de Zoologie*, IX, p. 3.)
- LAMERE, A., 1917, *Etude sur l'évolution des Ephémères*. (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)
- , 1934, *Ephéméroptères*. (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)
- NEEDHAM, J. G., 1905, *Mayflies and Midges of N. York. Ephemeridæ*. (N. Y. State Mus., Bull., LXXXVI, Entom., 23, p. 17.)
- , in NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. and HSU, Y.-C., 1935, *The Biology of Mayflies, with a Systematic Account of N. A. species*. (Ithaca, N. Y.)
- SCUDDER, S. H., 1880, *The Devonian Insects of New Brunswick, with a note by Sir William Dawson*. (Anniv. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., 1880, p. 3.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.