

REMARQUES CRITIQUES
SUR LA POSITION SYSTEMATIQUE
DES BAETISCIDAE ET DES PROSOPISTOMATIDAE
(EPHEMEROPTERA)

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

Tout récemment (G. DEMOULIN, 1969a), l'étude critique des *Aenigmephemeridae* (Jurassique du Karatau) m'a amené à rediscuter les rapports phylétiques des diverses familles, actuelles et fossiles, que je crois devoir placer dans la superfamille des *Siphonuroidea* (sensu mihi, 1968; = *Siphonuroidea* + *Oligoneurioidea* sensu mihi, 1958). A cette occasion, j'ai montré que les *Aenigmephemeridae* forment transition (morphologique et phylétique) entre les *Siphonuridae* d'une part, et, indépendamment, les *Hexagenitidae* et les *Oligoneuriidae* d'autre part. Sous réserve des données que pourraient nous fournir leurs larves encore inconnues, les *Aenigmephemeridae* doivent être issus de *Siphonurinae*.

Peu après, j'ai pu montrer (G. DEMOULIN, 1969b) que les *Rallidentinae*, manifestement issus également de *Siphonurinae*, étaient des *Isonychiidae* (les plus archaïques connus).

Les *Siphonurinae* sont apparemment aussi à l'origine des *Siphlaenigmatidae* et des *Baetidae* (Cfr. J. G. PENNIKET, 1966). Mais il ne sont certainement pas la source unique de tous les *Siphonuroidea* et j'essaierai ici de préciser les origines des *Baetiscidae* et des *Prosopistomatidae*.

Classiquement, on accorde une valeur primordiale à la présence, chez les *Baetiscidae*, d'une carapace mésonotale. Cette structure originale fait quelque peu oublier les autres caractères systématiques. Comme une carapace mésonotale analogue existe chez les *Prosopistomatidae*, le même processus mental amène à rapprocher *Baetiscidae* et *Prosopistomatidae* dans une même coupe systématique: *Prosopistomidae* de A. LAMEERE (1917), *Prosopistomatoidea* de G. F. EDMUNDS, R. K. ALLEN & W. L. PETERS (1963).

Je n'ai jamais partagé cette façon de voir; mais, à la lumière des données générales tirées de l'étude des descendants probables des *Siphonurinae* (Cfr. G. DEMOULIN, 1969a, 1969b), je crois utile de rediscuter à nouveau les affinités et les origines des *Baetiscidae* et des *Prosoptomatidae*.

Les BAETISCIDAE

C'est sur la base des caractères alaires que j'ai (G. DEMOULIN, 1956b, 1958, 1969a) placé les *Baetiscidae* dans les *Siphonuroidea*. A ce moment, je n'ai guère envisagé les caractères larvaires. J'y reviens donc ici, mais je crois nécessaire d'abord de confirmer mon interprétation des branches de MP à l'aile antérieure des *Baetiscidae*.

La nervation alaire est de type Siphonuride : CuA et CuP non sinueux à la base, CuA avec des nervules obliques l'unissant au bord anal. Entre MP¹ et MP², il y a 3 nervures longitudinales alternativement (+), (-) et (+). La 2^e de ces nervures naît à sa base de MP¹ et on pourrait être tenté d'y voir la vraie IMP. Mais cette nervure est (-) et il faut y reconnaître la 2^e branche d'une MP¹ bifide (avec intercalaire : la 1^{re} nervure +). IMP est donc bien la 3^e nervure (+) et est rapprochée de MP² comme je l'ai prétendu auparavant.

La larve des *Baetiscidae* présente peu de caractères archaïques : les pièces buccales sont broyeuruses et les cerques latéraux sont ciliés sur leurs deux côtés. L'archaïsme de ce dernier type structural ne sera peut-être pas admis par tout le monde; mais je rappelle qu'il existait déjà chez les *Phthartus* permien et qu'il a persisté chez les *Palingenioidea* et les *Ephemeroidea*.

Les caractères de spécialisation sont plus apparents : outre la très évidente carapace mésonotale, il y a la dorsalisation des trachéobranches, la réduction de leur nombre, et la condensation des urites branchifères. J'y ajouterai le raccourcissement des tibias au bénéfice des tarsi.

Ce sont évidemment les caractères de spécialisation qui doivent le mieux permettre d'imaginer comment a pu se dérouler l'évolution de la famille. Et, envisagés sous cet angle, la carapace mésonotale et les trachéobranches seront particulièrement démonstratifs. En effet, le raccourcissement des tibias et la condensation des urites avec dorsalisation des trachéobranches se rencontrent ailleurs que chez les *Baetiscidae*.

La dorsalisation des trachéobranches est généralement en rapport avec l'acquisition d'un abdomen déprimé et élargi. Cette dorsalisation elle-même s'intègre dans un phénomène plus général qu'on peut résumer comme suit. Les trachéobranches de la paire la plus antérieure s'élargissent en lamelles protectrices, sous lesquelles viennent se cacher les trachéobranches suivantes grâce à la condensation des urites qui les portent. On peut observer divers stades du phénomène chez les *Oniscigastrinae* : *Oniscigaster* possède encore six paires de trachéobranches simples (quoi-

que II-VI montrent un essai de dédoublement par formation d'une région postéro-interne différenciée); chez *Tasmanophlebia*, il n'y a plus que quatre paires de trachéobranches (I-IV), la première operculaire-protectrice simple, les trois autres imbriquées avec trachéation mieux conservée et la 4^e dédoublée; chez *Siphonella*, il reste aussi seulement 4 paires de trachéobranches, toutes dédoublées, la première à lamelle supérieure operculaire-protectrice.

On retrouve les trachéobranches I protectrices chez *Adenophlebiodes*, *Leptophlebiidae* à urites antérieurs condensés et trachéobranches II-VI doubles. Ce type trachéobranche est exceptionnel dans cette famille.

La paire la plus antérieure de trachéobranches, qui acquiert une fonction protectrice, n'est pas nécessairement celle de l'urite I. Chez les *Leptohyphinae*, les *Caenidae*, les *Neoephemeridae*, ce sont les trachéobranches II. Chez les *Ephemerellinae*, ce peuvent être les trachéobranches III ou même IV. Dans plusieurs cas, la « première » paire, protectrice, est précédée par les rudiments de trachéobranches I (*Caenidae*, *Neoephemeridae*, certains *Ephemerellinae*). La fonction de ces rudiments n'est pas précisée; on peut supposer qu'elle est sensorielle.

Chez la larve des *Baetiscidae*, on trouve six paires de trachéobranches. Celles de l'urite II sont quadrangulaires et entières; ce qui explique que A. VAYSSIÈRE (1881) les ait rapprochées de celles des *Caenidae*. Il y était d'autant plus encouragé que les trachéobranches III-V (VI lui étaient inconnues) sont longuement laciniées au bord postéro-interne, ce qui rappelle également les *Caenidae*.

Mais on a mal interprété le rôle des trachéobranches II des *Baetiscidae*. Elles ne sont nullement protectrices (rôle suffisamment assumé par la carapace), mais pulsatrices; et il en est apparemment de même des trachéobranches VI. Quant aux trachéobranches I, III, IV et V, elles sont naturellement respiratoires; celles de l'urite I ne sont nullement rudimentaires.

Si la protection des trachéobranches par la carapace mésonotale est efficace, il n'en reste pas moins que l'eau sous-jacente est quelque peu confinée, ce qui explique à la fois les ramifications respiratoires des trachéobranches I, III-V et le brassage par les trachéobranches II et VI. L'approvisionnement en oxygène est à ce prix !

Il va sans dire qu'on peut imaginer l'ancêtre des *Baetiscidae* comme dépourvu de carapace mésonotale. Il devait posséder des pièces buccales broyeuses, des pattes à tibia court, des cerques latéraux bi-ciliés et des trachéobranches (au moins six) dorsales, simples, plus ou moins laciniées au bord postéro-interne, portées sur des urites condensés. Or, mise à part la bi-ciliation des cerques, on retrouve les principaux traits de cet ancêtre hypothétique chez les *Oniscigastrinae*. A ce sujet, *Oniscigaster* est le plus suggestif. La perte de la ciliation externe des cerques par les *Oniscigastrinae* est vraisemblablement secondaire; on trouve un cas analogue chez les *Ameletosinae*, dont les cerques sont généralement bi-ciliés, sauf chez *Mirawara* !

Faut-il en déduire que les *Baetiscidae* dérivent des *Oniscigastrinae*? Ce n'est évidemment pas établi, mais on peut supposer que des formes archaïques de type oniscigastrien — encore pourvues de cerques bi-ciliés — ont développé à la fois une carapace mésonotale (avec les répercussions que cela implique pour le reste du corps de la larve) et des ailes à nervulation de plus en plus dense et champ de MP de plus en plus large, pour en arriver petit à petit aux *Baetiscidae* actuels.

On voit qu'on peut ainsi aisément maintenir les *Baetiscidae* dans les *Siphonuroidea*.

Les PROSOPISTOMATIDAE

Antérieurement (G. DEMOULIN, 1956a, 1958), j'ai rapproché les *Prosopistomatidae* des *Caenidae*; j'avais en cela un illustre prédécesseur (A. E. EATON, 1888). Tous deux, nous nous appuyions avant tout sur certaines similitudes de nervation alaire.

Je négligeais ainsi les données larvaires mais, persuadé que la présence d'une carapace mésonotale ne méritait pas l'importance que les auteurs classiques lui donnaient, je préférais m'en tenir aux adultes.

L'interprétation nouvelle que je viens de donner au système trachéo-branchial des *Baetiscidae* et les diverses tendances évolutives de la nervation alaire que j'ai cru pouvoir reconnaître chez les *Siphonuroidea* m'amènent à reconsidérer le problème de la position systématique et de l'origine des *Prosopistomatidae*.

Les données sur la nervation alaire des *Prosopistomatidae* sont réduites et incomplètes. On peut citer : A. VAYSSIÈRE (1881, subim. ♀), M. T. GILLIES (1954, ♂, sub. ♀), J. FONTAINE (1955, ♂, sub. ♀) et Ch. DEGRANGE (1955, ♂ surtout).

M. T. GILLIES (loc. cit.) a figuré l'aile I du ♂ et de la ♀. Pour le ♂, il trouve 14 nervures longitudinales atteignant la marge, alternativement (+) et (-), dont la 7^e serait R⁴⁺⁵. Pour la ♀, il trouve également 14 nervures, mais ne les identifie pas et n'en donne même pas les alternances. Selon lui, MA est simple. J. FONTAINE (loc. cit.) note chez le ♂ 13 nervures longitudinales, dont deux non issues de la base, et il en est de même chez la ♀. À son avis, ces nervures sont homologues dans les deux sexes; mais elle ne fournit aucune indication sur leur identité ni sur les alternances (sinon que l'alternance + et - est régulière chez la ♀). Ch. DEGRANGE (loc. cit.), n'étudiant en détail que le ♂, lui attribue 17 nervures dont 14 atteignent le bord externe et identifiées de C à CuA (MA est bifide, avec IMA). Enfin, notons que, pour M. T. GILLIES comme pour Ch. DEGRANGE, la dernière nervure atteignant chez le ♂ le bord externe est haute (+). D'autre part, sans analyser de près la nervation ♀, M. T. GILLIES déclare que, dans ce sexe, A¹ est la seule nervure à se terminer au bord anal (entre base et tornus). M'appuyant sur ces données, j'ai (DEMOULIN, 1956a) proposé une iden-

tification des nervures alaires qui était une synthèse des deux sexes, synthèse quelque peu artificielle. J'y reviens maintenant.

En ce qui concerne le ♂, M. T. GILLIES (loc. cit.) et Ch. DEGRANGE (loc. cit.) sont d'accord sur l'identification de R^{4+5} . La 7^e des nervures qui suivent R^{4+5} est, pour ces deux auteurs, une nervure (+). Pour moi, cette 7^e nervure est CuA. Les 3 nervures qui la suivent (entre tornus et base) sont donc CuP, A¹ et A². Les 6 nervures qui, au contraire, la précèdent (en arrière de R^{4+5}) sont — d'avant en arrière — MA¹, IMA, MA², MP¹, IMP et MP². À ce point de vue, la nervation du ♂ est de type banal et complet; il concorde avec mon schéma précédent (1956a). Quant aux nervures qui précèdent R^{4+5} , le schéma est également correct si on tient compte du fait que, à en juger par la littérature, la R² est moins bien définie que d'habitude. On retiendra aussi que, entre R² et R^{4+5} , il y a seulement deux nervures longitudinales, dont la première (—) a une base commune avec R^{4+5} et dont la deuxième (+) est intercalaire. On en conclut que ce sont respectivement R³ et IR³. Cette dernière, vu sa longueur, est certainement IR^{3b}. Il manque donc une nervure (+) et une nervure (—) par rapport au nombre habituel de nervures de RS.

En raison de l'absence de tous renseignements sur les alternances, la nervation de la ♀ est bien plus malaisée à étudier. Comme je l'ai dit précédemment (1956a), la coupe de l'aile antérieure rappelle celle des *Tricorythidae Tricorythinae*.

Utilisant un argument qui ne m'est pas nouveau, j'admettrai que la dernière nervure avant le tornus est CuA. D'autre part, la fourche basilaire de RS permet de reconnaître R^{4+5} . En avant de celle-ci, se trouvent les mêmes nervures que celles observées chez le ♂. Mais, entre R^{4+5} et CuA, il n'y a que 5 nervures longitudinales, au lieu de 6. Laquelle manque? Une nervure (+) ou une nervure (—)? Malgré les circonstances très défavorables (teste M. T. GILLIES, loc. cit.) dans lesquelles A. VAYSSIÈRE a figuré les ailes de la ♀, c'est sa fig. 7 (1881) qui va peut-être nous fournir quelque indication. Des 5 nervures en question, les trois premières sont représentées comme formant une fourche à tige courte, avec intercalaire. Ce seraient donc MA¹, IMA et MA². Les deux suivantes appartiennent donc à MP et je suppose qu'il s'agit de MP¹ et MP², IMP étant absente. Le cas, pour n'être pas très fréquent, n'est pas unique (la tige courte et la grande fourche de MA, de même que la MP sans IMP, se retrouvent par exemple chez *Homoeoneuria*).

Ce qui me paraît important pour la comparaison avec les *Siphonuroidea*, c'est le rétrécissement, chez la ♀, du champ de MP. J'ai récemment montré (DEMOULIN, 1969a) que, dans l'étude de la phylogénèse des diverses familles siphonuroïdes, on peut faire intervenir la densité de la nervulation transverse et l'amplitude relative du développement des champs de MA, MP et CuA. Je suis d'accord avec G. F. EDMUNDS & AL. (1963) pour admettre que la réduction de taille doit avoir une répercussion sur la nervation, en la simplifiant. Mais, en ce qui concerne les *Prosopistomatidae*, je pense que cette réduction n'a eu à se produire qu'à partir de

formes dont la densité de nervulation transverse n'avait pas encore dépassé un stade moyen et dont le champ de MP n'avait pas entrepris de s'élargir; en bref, une spécialisation absolument inverse de celle qui a abouti aux *Baetiscidae*. Parallèlement au rétrécissement du champ de MP, la ♀ montre un élargissement du champ de CuA. Chez le ♂, le champ de MP n'étant pas rétréci, celui de CuA n'est pas élargi.

Rien ne nous empêche donc, malgré certaines originalités de la nervation, d'admettre que les *Prosopistomatidae* descendent, eux aussi, de *Siphonuroidea* archaïques. Seraient-ils également, comme les *Baetiscidae*, issus d'*Oniscigastrinae* primitifs? C'est à une nouvelle étude des larves à nous le dire.

La larve des *Prosopistomatidae*, elle aussi, présente peu de caractères archaïques : pattes à tibia non raccourci, cerques latéraux bi-ciliés. Les traits de spécialisation, une fois encore, sont plus nombreux : carapace mésonotale, six paires de trachéobranches dorsales, urites antérieurs condensés. En outre, les pièces buccales sont prédatrices.

Le système respiratoire est semblable à celui des *Baetiscidae* : trachéobranches I, III-V respiratoires, II et VI pulsatrices. La carapace mésonotale est encore perfectionnée et fait pratiquement corps avec le dessous du thorax et de la base de l'abdomen. Ici plus encore, les deux trachéobranches II et la paire de trachéobranches VI justifient leur rôle pulseur, placées qu'elles sont au niveau des trois orifices par lesquels l'eau pénètre puis s'écoule sous la carapace.

Mais, comme chez les *Baetiscidae*, on peut supposer aux *Prosopistomatidae* actuels des ancêtres dépourvus de carapace mésonotale. Sans doute avaient-ils des trachéobranches de type oniscigastrien, mais il est certain qu'ils ne pouvaient descendre directement d'*Oniscigastrinae*. À cela s'opposent les tibias non raccourcis et les pièces buccales prédatrices.

Les tibias non raccourcis correspondent à un caractère archaïque et ne peuvent donc nous fournir d'arguments sérieux dans la recherche des ancêtres des *Prosopistomatidae*. Il en va tout autrement des pièces buccales. Celles-ci — auxquelles on n'a sans doute pas accordé suffisamment d'attention — présentent des traits structuraux très particuliers. Les mandibules portent une canine supérieure trifide, une canine inférieure plus faible et bifide, et une protubérance garnie de longues soies raides (je considère cette protubérance comme étant la mola). L'apex des maxilles est garni de quelques fortes soies raides et courbes. Le labium est trapézoïdal et d'un bloc (glosses et paraglosses complètement fusionnées). Les palpes maxillaires et labiaux sont tri-articulés, avec un premier article robuste, orienté vers l'arrière, un deuxième article long et plus mince formant un coude très net avec le précédent, et un troisième article mince et court. Ajoutons que la tête est prognathe.

Ce type céphalique original n'est pas exclusif aux *Prosopistomatidae*. On le trouve, à peine différent, chez les *Ameletopsinae*. Chez ces derniers, la tête est prognathe, mais moins intégrée au thorax. Aux mandibules, la protubérance molaire est plus longue mais moins ciliée. Les maxilles

ont des soies apicales courbes un peu plus nombreuses. Le labium est trapézoïdal, mais les glosses et paraglosses sont bien distinctes. La spécialisation est donc un peu moins marquée que chez les *Prosopistomatidae*. Par contre, le palpe labial, tout en conservant la même silhouette, est terminé par un flagelle pluri-articulé qui remplace les deux articles distaux; au palpe maxillaire, le flagelle a même englobé le premier article et n'est pas coudé.

Les *Ameletopsinae* actuels partagent donc leur type céphalique, leurs tibias non raccourcis et leurs cerques bi-ciliés avec les *Prosopistomatidae*. Mais leurs palpes spécialisés et le dédoublement de leurs trachéobranchies les en écartent comme ancêtres directs possibles.

On peut cependant imaginer un ancêtre commun à pièces buccales prédatrices (avec palpes tri-articulés), pattes à tibia non raccourci, cerques latéraux bi-ciliés et sept paires de trachéobranchies latérales simples. Cet ancêtre, sans appartenir déjà aux *Ameletopsinae*, en serait un précurseur direct. La déviation vers les *Prosopistomatidae* aurait alors pu débiter par dorsalisation des trachéobranchies. Dans cette hypothèse, il faut également admettre que l'ancêtre possédait une nervulation de densité moyenne et des champs de MA, MP et CuA non élargis ni rétrécis. Ce type alaire a persisté chez les *Ameletopsinae* actuels.

* * *

On voit que, non seulement, il n'est pas nécessaire d'imaginer pour les *Baetiscidae* et les *Prosopistomatidae* une origine commune et lointaine, fort éloignée de celle des autres Ephéméroptères, mais que, au contraire, ces deux familles appartiennent aux *Siphonuroidea* au sein desquels elles se sont différenciées indépendamment. L'ampleur inégale des écarts morphologiques entre les formes actuelles des divers groupes systématiques ici considérés permet en outre de supposer que la différenciation des *Prosopistomatidae* a dû débiter bien avant celle des *Baetiscidae*.

Si les diverses hypothèses phylétiques exposées ici se vérifient, on considérera les *Baetiscidae* et les *Prosopistomatidae* comme deux lignées paléantarctiques qui, issues indépendamment d'un stock siphonuridien archaïque, se sont partagé le monde de part et d'autre du sillon atlantique. Peut-être alors faut-il considérer comme un début de confirmation de ces hypothèses le fait que, dans l'ambre oligocène de la Baltique, on a trouvé un présumé *Ameletopsinae* (*Balticophlebia hennigi* DEMOULIN), mais pas d'*Oniscigastrinae*. Une extrême prudence s'impose cependant ici, en raison de la rareté des Ephéméroptères fossiles.

RÉSUMÉ

Les *Baetiscidae* et les *Prosopistomatidae* sont des *Siphonuroidea* issus indépendamment d'ancêtres proches des *Oniscigastrinae* pour les premiers, des *Ameletopsinae* pour les seconds.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DEGRANGE, Ch.
1955. *Sur la morphologie de Prosopistoma foliaceum* Fourcr. (C. R. séances Acad. Sci., CCXL, p. 1668.)
- DEMOULIN, G.
1953. *A propos d'Hexagenites weyenberghii* Scudder, *Ephéméroptère du Jurassique supérieur de Solenhofen*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXIX, 25.)
1956a. *A propos des affinités systématiques des Prosopistomatidae (Ephemeroptera)*. (Bull. Ann. Soc. Roy. Ent. Belg., XCI, p. 209.)
1956b. *Les Baetiscidae dans la classification des Ephéméroptères*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXII, 35.)
1958. *Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXIV, 27.)
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.)
- DESPAX, R.
1949. *Super-ordre des Ephéméroptères*. (in GRASSÉ, P. P., *Traité de Zoologie*, IX, p. 279.)
- EATON, A. E.
1883-1888. *A revisional Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies*. (Trans. Linn. Soc. London, (2), Zool., III.)
- EDMUNDS, G. F., R. K. ALLEN & PETERS W. L.
1963. *An annotated Key to the Nymphs of the Families and Subfamilies of Mayflies (Ephemeroptera)*. (Univ. Utah Biol. Ser., XIII, 1.)
- FONTAINE, J. (= LAFON, J.)
1952. *Note sur Prosopistoma foliaceum* Fourcr. (*Ephéméroptère*). (Bull. Soc. Zool. France, LXXVII, p. 425.)
1955. *Les formes ailées de Prosopistoma foliaceum* Fourcroy (*Ephéméroptère*). (Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, XXIV, p. 60.)
1957. *Les affinités systématiques du genre Prosopistoma Latreille (Ephéméroptère). Première note : le genre Baetisca Walsh : la forme larvaire*. (Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, XXVI, p. 49.)
- GILLIES, M. T.
1954. *The adult Stages of Prosopistoma Latreille (Ephemeroptera), with Descriptions of two new species from Africa*. (Trans. R. Ent. Soc. London, CV, p. 355.)
- LAMEERE, A.
1917. *Étude sur l'évolution des Ephémères*. (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)
1934. *Ephéméroptères*. (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)
- PENNIKET, J. G.
1966. *Notes on New Zealand Ephemeroptera. IV. A new Siphonurid subfamily : Rallidentinae*. (Rec. Canterbury Mus., VIII, p. 163.)
- VAYSSIÈRE, A.
1881. *Étude sur l'état parfait de Prosopistoma punctifrons*. (Ann. Sci. Nat. Zool., (6), XI, p. 1.)
1934. *Étude anatomique des larves nymphales des Baetisca obesa et carolina*. (Ann. Sci. Nat., Bot. & Zool., (10), XVII, p. 381.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.