

Contribution à l'étude des Ephéméroptères

XXIV. — Un cas de non-agnathisme chez l'adulte de *Paleoameletus primitivus* TRAV. de l'Himalaya

PAR

J. A. LESTAGE

Tout bon phylogéniste éprouve souvent le regret de ne pouvoir toujours trouver, dans le stock de ce qui est connu, le bienheureux "chaînon" qui pourrait relier le présent au passé, et d'en être réduit à forger quelque hypothèse dont il laisse à l'avenir le soin de la confirmer ou de la démolir.

Parfois la chance vient à son secours; mais, parfois aussi, elle n'apporte qu'une désillusion. C'est un de ces cas qui fait l'objet de cette note.

* * *

On sait que tous les Plectoptères adultes actuels sont frappés d'"agnathisme", d'où le nom de "Agnathes" qui leur fut donné: les organes buccaux sont atrophiés et non fonctionnels (1).

A quel moment, dans l'évolution Ephéméroptérienne, ce phénomène s'est-il produit? Nous savons que les derniers Spilaptéroïdes du Carboniféro-Permien, les *Mischoptera*, possédaient des pattes antérieures aptes à saisir leurs proies au vol et à les maintenir contre la bouche. Les pièces buccales étaient donc fonctionnelles (LAMEERE, 5).

Par contre, nous savons aussi que les Protéphéméroïdes du Houiller supérieur, les Apopappidés et les Triplosobidés, montrent

(1) SWAMMERDAM (1661) l'avait déjà déclaré de façon formelle

des caractères des Plectoptères actuels, parmi lesquels le remplissage de l'entéron par de l'air, la transformation du tube digestif en vessie aérostatique, l'atrophie des organes "cibaires", comme l'on disait autrefois en classant "l'Ephémère et la Phrygane dans la famille des Buccelles, qui renferme des insectes de l'ordre des névroptères et comprend les genres de cet ordre dont la bouche est très petite, et distincte seulement par les palpes."

*
* * *

Ce phénomène de l'agnathisme éphéméroptérien, excessivement curieux, a déjà suscité quelques bons travaux, dont ceux de WOLTER (14), de STERNFELD (11), de SIMM (9), de MURPHY (7), de PICKLES (8), de HSU (3), etc., auxquels je renvoie le lecteur.

Toutes les recherches ont confirmé le fait de l'agnathisme déjà chez la vieille larve qui va se transformer en subimago ; parfois, les vestiges des pièces buccales sont un peu plus apparents extérieurement, comme SIMM l'a démontré chez *Oligoneuriella rhenana* pour s'opposer à la thèse, trop excessive, de STERNFELD ; mais, là aussi, l'auteur polonais parle du "sehr bedeutenden Verkümmernung".

De fait, ces organes sont toujours très réduits, asymétriques, déchitinisés, démuscularisés, non différenciés, sauf les palpes maxillaires, et SPIETH (10) a eu raison de dire que "the rudimentary mouth-parts of the adult are of no value for the interpretation of generic relationships".

Une découverte récente va-t-elle modifier la théorie classique de l'agnathisme plectoptérien ?

*
* * *

Dans un petit lot d'Ephéméroptères récoltés en 1932, par l'expédition du Prof. G. E. HUTCHINSON dans l'Himalaya, se trouvait un Siphonuridien que Miss JAY R. TRAVER vient de décrire sous le nom de *Ameletus primitivus*, parce que cette espèce diffère de toutes les autres "by reason of the persistent mouth-parts".

Dans ce lot se trouvaient des imagos (♀), subimagos (♀) et des larves que l'auteur croit appartenir à la même espèce, "because of the subimaginal mouth-parts visible beneath the last nymphal skin" [12].

De cette trop courte note de TRAVER, nous pouvons étudier trois choses :

1. La persistance des pièces buccales ;
2. Leur rôle fonctionnel ;
3. L'emplacement générique de ce *primitivus*.

* * *

I. — On peut logiquement supposer que des pièces buccales identiques se sont conservées aussi chez l'imago mâle, aussi fortement que chez la femelle, mais moins que chez la subimago.

TRAVER n'en donne aucune description, mais seulement un dessin que je vais interpréter.

Le *labre* "less well developed than in imago", et qui, en principe, est rétracté sous le clypéus, a, ici, la forme d'une pièce plus ou moins quadrangulaire dont le bord antérieur est profondément échancré et forme 2 lobes bien distincts. Y a-t-il encore des traces des appendices cuticulaires ? L'auteur y figure un réseau bipartite et ramifié dont il ne dit pas la signification.

Les *mandibules* (subimago ♀) sont en forme d'une pièce rappelant en petit le labre : le bord antérieur est moins fortement bilobé. Il n'y a, évidemment, ni mola, ni canines, ni lacinia différenciées.

Les *palpes maxillaires* (subimago ♀) montrent 4 articles portés par un long palpigère et bien différenciés l'un de l'autre, même le globule terminal ; les stipes et cardo paraissent fusionnés, et peut-être y a-t-il apparence d'une lacinia sous forme d'une protubérance tronquée distalement.

Le *labium* est dit "somewhat better developed (chez la subimago ♀) que chez l'imago (♀).

Les *palpes labiaux* sont figurés sur une grande pièce (ligulamentum ?) et composés de 3 articles, deux grands et un lobule terminal.

De toutes les pièces buccales qui ont été dessinées chez un Ephéméroptère adulte, celles de ce *primitivus* sont certainement les mieux faites pour évoquer l'idée de "persistance", à cause de leur développement et de leur différenciation, au moins relative ; elles n'ont, cependant, aucun rapport avec les pièces buccales larvaires.

II. — Sont-elles fonctionnelles ? Miss TRAVER écrit que c'est "doubtful".

Il est évident que des pièces buccales *fonctionnelles* postulent immédiatement une alimentation, et, celle-ci, un canal alimentaire, un tube digestif, une musculature, etc., eux aussi fonctionnels. Est-ce possible ? Certainement non !

Puisque ce *primitivus* a passé par toute la série des métamorphoses habituelles chez ces Paléoptilotes, il a donc subi aussi toute la série des transformations que l'on connaît : perte, par l'estomac, de sa fonction digestive ; son remplissage par de l'eau, puis de l'air, le transformant en une vessie aérostatique qui a modifié le centre de gravité, favorisé le vol pendulaire, facilité l'expulsion du sperme et des œufs et probablement aussi le curieux et inédit dédoublement en subimago et en imago, biphasé du stade ailé ; tous phénomènes que nous connaissons déjà chez les Protéphéméroïdes du Permien supérieur, s'il est exact qu'on le puisse préjuger de la minceur de la membrane alaire, attestée par la finesse de la nervation (LAMEERE, 6).

Nous pouvons donc supprimer le "doubtful" de l'auteur américain et, sans aucune dubitation, déclarer que les pièces buccales de ce *primitivus* ne peuvent pas être fonctionnelles, non seulement du fait de leur réduction, de leur déchitinisation, de leur démuscularisation, mais encore du fait de leur inutilité radicale, puisque le canal alimentaire est entièrement dégénéré et non fonctionnel.

Nous devons donc renoncer à voir dans ce type himalayen une sorte de chaînon reliant les Plectoptères aphagiques et agnathes aux Mischoptéridiens capteurs de proies.

III. — Ce *primitivus* est un véritable *Ameletus* pour TRAVER, à cause des caractères larvaires et, chez l'adulte, du dimorphisme onguéal.

Reste à savoir si tout s'harmonise bien pour le situs générique définitif, vu que le mâle est encore inconnu.

A. — La formule générique tarsienne, par exemple, est, pour la femelle, d'après EATON (2) : tarsi I : 2. 1. 3. 5. 4. D'après TRAVER, elle serait chez *primitivus* ♀ : 2. 5. 1 = 3. 4, formule que je déduis de ce que dit l'auteur (1). C'est un peu différent.

Si nous examinons maintenant d'autres *Ameletus* de ces régions, nous constatons un polymorphisme frappant ; ainsi :

a). chez *camtschaticus* ULM. (13), les tarsi I du ♂ sont, d'après ULMER : 1^{er} article les 2/5 du deuxième ; les autres, et ceux des tarsi III, ont les longueurs typiques (♀ inconnue).

b). chez *Alexandrae* BRODSKY (1), du Kasakstan et du Usbechi-

(1). "Second joints longest ; fourth the shortest : basal and third subequal ; distal slightly longer than basal or third joints".

stan, Asie Centrale. l'auteur donne comme longueur proportionnelle des tarsi I (σ): 16,5 ; 15,5 ; 9 ; 6,5. Les autres tarsi sont passés sous silence, de même que tous ceux de la ♀ qui est cependant connue.

c). chez *montanus* IMANISHI (4), de Otsu et Kyoto, Japon, les tarsi I (σ) sont comme suit: 3. 2. 4. 5. 1, et les tarsi III (σ): 2. 1. 5. 4. 3. La ♀ est connue, mais aucun renseignement n'est donné.

On ne peut donc faire état de la formule tarsienne pour caractériser un authentique *Ameletus*, et l'étude des types néarctiques laisserait dans le même doute.

B. — TRAVER, qui est bien placée pour juger de la morphologie alaire des *Ameletus*, note que les ailes antérieures du *primitivus* sont "relatively wider" que celles des formes néarctiques, et "less narrowed" à la base. Quant aux ailes inférieures, la saillie costale n'est pas acuminée, mais "low and rounded" (2).

C. — Ces caractères n'ont peut-être pas une valeur très forte, mais il y a les pièces buccales, dont le grand développement a attiré l'attention de TRAVER, et au sujet duquel elle note que c'est un trait inédit, absolument inédit dans le phylum Amélétien. C'est exact pour les nombreuses formes néarctiques que cet auteur a vues, et il n'y est fait aucune allusion chez les autres espèces par aucun autre auteur.

La question se pose donc de savoir si ce caractère, mis en relief pour le *primitivus*, et qui détonne si fortement dans un genre par ailleurs si parfaitement homogène, ne doit pas personnifier un genre spécial montrant, au moins sous ce rapport, un trait d'archaïsme que ne possède pas le vrai genre *Ameletus*.

Je sais bien qu'il y a des auteurs qui n'admettent pas, par exemple, la valeur différentielle de la larve, mais qui reconnaissent que la formule tarsienne vaut beaucoup. Je n'ignore pas qu'il y a eu opposition à accepter le genre *Paraleptophlebia*, que j'ai créé autrefois parce que je n'y pouvais inclure tout un stock de *Leptophlebia* disparates. La critique éphéméroptérienne m'a finalement donné raison.

(2). TRAVER dit avoir vu une aile de *primitivus* qui faisait exception, mais "in this wing it is much less acute than is typical for species of Nearctic *Ameletus*"

C'est le même motif qui m'empêche de classer un type montrant un "gnathisme" aussi accentué parmi tous les autres absolument agnathes, et plus évolué, évidemment, que ce type au sujet duquel TRAVER dit qu'il faut le considérer comme "as primitive as *Tasmanophlebia*" de la Nouvelle-Zélande.

Bien que le mâle ne soit pas connu, mais supposant qu'il présente aussi ce caractère, je propose de considérer le *primitivus* comme le type du nouveau genre *Paleoameletus* pour respecter l'idée heureuse de mon savant collègue américain.

Cette relique Ephéméroptérienne peut être associée à cette autre relique, himalayenne aussi, de l'Anisoptéroïdien *Epiophlebia* (= *Paleophlebia*) *Laidlawi*, grâce auquel nous pouvons mieux comprendre les formes, aujourd'hui disparues, des Architémidés et des Liasso-phlébiidés parmi les Odonatoptères.

Malheureusement, là et ici, le "missing link" n'a pas valeur égale. C'est regrettable, mais c'est absolument certain.

Bibliographie

1. BRODSKY, K. — Zur Kenntnis der mittelasiatischen Ephemeropteren. — I. Imagines (*Zool. Jahrb.*, LIX, Abt. f. System., 1930, pp. 681-720),
2. EATON, A. E. — Revisional Monograph of Recent Ephemeridæ (*Trans. Linn. Soc. London*, 2^d Ser., Zool., 1883-87).
3. HSU (NEEDHAM et TRAVER). — The Biology of Mayflies, 1935, Ithaca, N. Y.
4. IMANISHI, K. — Mayflies from Japanese torrents. — I. New Mayflies of the Genera *Acentrella* and *Ameletus* (*Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa*, 1930, XX).
5. LAMEERE, A. — Etude sur l'Évolution des Ephémères. (*Bullet. Soc. zool. de France*, 1917, t. 42, pp. 41-81).
6. LAMEERE, A. — Les Aptilotes et les Paléoptilotes (*Précis de Zoologie*, 1934, t. IV, fasc. 2).
7. MURPHY, H. E. — Notes on the Biology of some of our N. American species of May-flies. The Metamorphosis of Mouth-parts. (*Bull. Lloyd. Libr.*, Bull. 22, Ent. Ser. N° 2, 1922).
8. PICKLES, A. — On the metamorphosis of the alimentary canal in certain Ephemeroptera (*Trans. entom. Soc. London*, 1931, 79, Pt. II, pp. 263-276).

9. SIMM, K. — Die larvalen Mundwerkzeuge bei *Oligoneuria rhenana* und ihre Verkümmernng bei Imago. (*Bullet. Acad. Sc. Cracovie, Sér. B. Sc. Nat.*, 1914, pp. 388-394).
10. SPIETH, H. T. — The Phylogeny of some Mayfly Genera. (*Journ. N. Y. Entom. Soc.*, XLI, 1933, pp. 55-86, 327-390, pl.)
11. STERNFELD, R. — Die Verkümmernng der Mundteile und der Funktionwechsel der Darm bei den Ephemeriden (*Zool. Jhrb., Anat., Ontg.*, 1907, Bd. 24).
12. TRAVER, Jay R. — Himalayan Mayflies (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 11, Vol. IV, 1939, pp. 32-56).
13. ULMER, G. — Entomologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920-1922. — Trichopteren und Ephemeropteren (*Ark. f. Zool.*, 1927, Bd. 19 A, N° 8, p. 12).
14. — WOLTER, M. — Die Mundbildung der Orthopteren mit spezieller Berücksichtigung der Ephemeriden, Greifswald, 1883.

(*Laboratoire de Recherches hydrobiologiques*).