

CALL NO.

AUTHOR

USDA LIBRARY REQUEST

Zalessky, G.

Photoprint *U JAN 25 54*

TITLE OF PUBLICATION

PHOTOPRINT - PW

Berner

*et in note assigne de*  
Bull. Soc. geol. France, Paris

VOL.

NO.

PAGES

DATE

5

3

497-520, 10 ~~figs.~~ 1933-34

TITLE OF ARTICLE

Observation sur la nervation des ailes des  
Odonates et des Ephemeropteres et leur evolution phylogen-  
etique a la lumiere de l'etude de l'insecte permien  
Pholodoptilon camense.

NAME

BUREAU

ADDRESS

Agricultural Experiment Station  
Att: Ida Keeling Cresap, Librarian  
Library 209 Hort Bldg.  
Gainesville, Florida

TEL. No.

ROOM No.

TABLE No.

**D'Y**

GPO 16-64438-1

Do not write in this space

AD-275



OBSERVATIONS SUR LA NERVATION DES AILES DES ODONATES  
ET DES ÉPHÉMÉROPTÈRES ET LEUR ÉVOLUTION PHYLOGÉ-  
NÉTIQUE A LA LUMIÈRE DE L'ÉTUDE DE L'INSECTE PERMIEN  
*PHOLIDOPTILON CAMENSE*.

PAR **Georges Zalessky**<sup>1</sup>.

Plus un insecte a une haute anti-  
quité géologique, plus la nervation  
de ses ailes est complète; plus un  
insecte est d'apparition récente,  
plus sa nervation s'est simplifiée.

Charles BRONGNIART.

La découverte d'une aile de l'insecte libelluloïde du Permien, dénommé *Pholidoptilon camense* et décrit par moi en 1931 (21) a donné lieu à certaines considérations qui se sont présentées à moi relativement à la manière de concevoir et d'interpréter la nervation des ailes des libellules et éphémères, ainsi que leur affinité et leur évolution phylogénétique. Ce sont ces considérations que j'expose dans le présent article.

Depuis longtemps de nombreux investigateurs essayèrent de comparer et de rapprocher la nervation des groupes parents des libellules et éphémères, et pour traiter cette question quelques-uns se fondaient sur l'étude de l'ontogénie de la trachéation des nymphes, comme Comstock, Needham et Anna Morgan, tandis que d'autres se servaient de préférence des données fournies par l'investigation des formes fossiles, comme Handlirsch et Martynov.

Les premiers qui s'occupèrent de l'interprétation des ailes des libellules et éphémères furent Comstock et Needham (4). D'après leur version la nervation des ailes de libellules différait considérablement de la nervation des ailes d'insectes aussi proches que les éphémères. Le fait est que les libellules possèdent une nervure spéciale, considérée comme un secteur du radius (RS) qui croise et dépasse une série d'autres nervures; ces dernières furent considérées par Comstock et Needham, et plus tard par Handlirsch (7) et la plupart des odonatologues comme des ramifications de la médiane; les éphémères ne possèdent pas une intersection pareille

1. Note présentée à la séance du 26 juin 1933.

10 juillet 1934.

Bull. Soc. Géol. Fr., (5), III. — 32

des nervures et celles qui correspondent d'après leur position à la médiane des libellules sont tenues, dans le cas des éphémères, pour de nombreux secteurs du radius. Redtenbacher (14) signalait la ressemblance de la nervation et de l'alternance des parties convexes et concaves de l'aile (les nervures hautes et basses) des libellules et des éphémères, mais Comstock et Needham n'y attachèrent point d'importance. La première qui, selon moi, donna une interprétation tout à fait correcte de la nervation des éphémères, fut l'investigateur Anna Morgan (12). Elle trouve que la nervure complexe que Comstock et Needham désignent comme RS est en réalité la médiane. Cette opinion d'Anna Morgan fut catégoriquement réfutée par A. B. Martynov (10) qui critiqua en général la méthode d'étudier l'ontogénie de la trachéation, appliquée par Comstock et Needham, dont Morgan s'était également servie. Il considère les médianes de Comstock et Needham des libellules comme de nombreux secteurs du radius et les identifie avec les secteurs du radius des éphémères, ce qui est une erreur, comme nous allons le voir plus loin d'après une comparaison avec l'empreinte récemment découverte de l'aile de *Pholidoptilon camense*. Martynov admet cela, apparemment parce qu'il veut trouver chez les éphémères vivants, le SR qu'il compare à celui des fossiles *Protoephemeroidea* (*Triplosoba*) au moyen desquels il cherche à établir une relation phylogénétique de *Ephemeroptera* (*Agnatha*) vivants avec les *Palaeodictyoptera* (*Dictyoneuridae*) les plus primitifs. D'après moi il n'est nul besoin de chercher chez les libellules et éphémères vivants le SR qui correspond à celui des *Palaeodictyoptera*. La relation phylogénétique entre les éphémères et libellules et les *Palaeodictyoptera* est évidente sans cette tendance à rechercher pour les deux premiers ordres une nervure qui corresponde au SR des *Palaeodictyoptera*. Plus loin je m'arrêterai encore sur cette question avec plus de détails.

Presque en même temps que Martynov, Lameere (9) déclara qu'il partageait cette opinion sur le SR des libellules, et ce point de vue fut accepté par Tillyard en 1928 (15-16), quoique avant cela il eût adopté le point de vue de Comstock, Needham et Handlirsch, comme on peut le voir dans ses travaux précédents (17, 18, 19). Je dois remarquer ici qu'en général je ne puis pas adhérer à l'opinion de Lameere qui veut que toutes les nervures basses soient des secteurs des nervures hautes, cela paraît particulièrement douteux dans le cas du costa et subcosta.

Dans un aperçu plus récent sur les ailes des insectes, Comstock (5) se joint à l'avis de Morgan et accepte son interprétation de la nervation des ailes des éphémères. Martynov dit, lorsqu'il aborde

cette question dans le même article (10, page 147) — je cite littéralement : « Au moyen d'une pareille interprétation la nervation des éphémères ferait jusqu'à un certain point partie du schéma de la nervation des libellules, mais se trouverait par cela même extrêmement éloignée de la nervation des *Palaeodictyoptera* et même des éphémères du houiller *Triplosobidae* HANDL. » C'est parfaitement juste que de cette manière la nervation des *Palaeodictyoptera* devient plus éloignée, mais pourquoi donc serait-ce un démenti ? Ce doit être tout simplement que les *Palaeodictyoptera* et *Triplosobidae* sont en réalité beaucoup plus éloignés que ne le pense Martynov. Un autre fait signalé par Martynov (pp. 150 et 151) se recommande de lui-même à l'attention des paléontologistes, — c'est que les ailes des *Palaeodictyoptera*, des *Triplosobidae* et des éphémères du Permien sont homonomes, tandis que chez les éphémères vivants les ailes antérieures se distinguent grandement des postérieures.

Depuis longtemps l'attention des observateurs avait été attirée par le fait de la présence chez les insectes des nervures hautes et basses qui se trouvent tantôt au sommet de la partie convexe de l'aile, tantôt au fond de la partie concave. En se fondant là-dessus, Adolph (1) a même développé une théorie particulière de l'origine des nervures hautes et basses. Une grande importance fut ensuite attribuée à cette diversité des nervures hautes et basses par Redtenbacher (14) et puis par Brongniart (3). On pourrait résumer les opinions de ces auteurs dans les termes suivants : les nervures de tous les insectes sont divisées en deux groupes d'après la position qu'elles occupent au sommet du pli de l'aile ou bien au fond du creux, et ces groupes sont les nervures hautes et les nervures basses. Cette disposition est strictement déterminée pour chaque nervure, ainsi C est toujours une nervure haute, Sc — une nervure basse, R — une nervure haute, etc., et la distribution des nervures hautes et basses est généralement alternée. Une aile avec un nombre complet de nervures peut être représentée démonstrativement dans la table suivante, où les lettres désignent le nom de chaque nervure et les nombres impairs sa position au sommet du pli, les nombres pairs dans le creux :

C ... I, Sc ... II; R ... III, » ... IV; M ... V, » ... VI;  
Cu ... VII; A<sub>1</sub> ... VIII; A<sub>2</sub> ... IX, et en cas de développement  
considérable du champ anal A<sub>3</sub> ... X; A<sub>4</sub> ... XI, etc.

Il faut dire que beaucoup d'auteurs, en étudiant la nervation, tiennent compte de la position de telle ou telle nervure, selon

qu'elle est haute ou basse, et parfois cet indice leur sert même de critérium pour la définition d'une nervure. Mais, malheureusement, la plupart d'entre eux n'apprécient pas à sa juste valeur l'importance de cette distinction et n'usent pas assez de cette clé fournie par la nature même pour discerner les nervures.

Les considérations suivantes et les conclusions auxquelles je suis arrivé sont fondées sur cette classification des nervures hautes et basses dont je me suis largement servi, tout en tenant compte de la loi observée par Brongniart (3) et exprimée par lui sous cette forme : « Plus un Insecte a une haute antiquité géologique, plus la nervation de ses ailes est complète ; plus un Insecte est d'apparition récente, plus sa nervation s'est simplifiée » (p. 117). J'ai choisi cette règle comme épigraphe de cette note.

Ainsi que cela s'observe au cours de la simplification de la nervation, les nervures IV et VI disparaissent le plus fréquemment, et parfois aussi la nervure V, en partie ou entièrement, tandis que les autres sont plus stables.

Redtenbacher et Brongniart n'ont donné aucun nom à ces nervures IV et VI qui sont souvent sujettes à la réduction, Comstock les a appelées *praemedial* et *postmedial*, tandis que je les désigne ici comme *mediana anterior* — *Ma.*, et *cubitus anterior* — *Cu a* ; par suite la nervure médiane V et la cubitale VII doivent recevoir la désignation de « *postérieur* » (*M p.* et *Cu p.*). Cette nomenclature ne correspond point à la nomenclature précédente des auteurs : *M<sub>1</sub>*, *M<sub>2</sub>* et *Cu<sub>1</sub>*, *Cu<sub>2</sub>*, de même qu'elle se distingue de la terminologie *Cu A* et *Cu P*, employée par Martynov ; ces dernières nervures sont, à proprement parler, deux nervures tout à fait indépendantes qui peuvent avoir, ou ne pas avoir, une base commune (soudée) ; elles ne sont pas les ramifications — antérieure et postérieure — d'une seule nervure primaire *Cu* (VII). Chacune de ces nervures peut avoir ses ramules secondaires que je désigne par des numéros en indice de la dénomination correspondante, par exemple, *Cu a<sub>1</sub>* et *Cu a<sub>2</sub>*<sup>1</sup>. A part cela, je désigne chaque nervure haute du signe + et chaque nervure basse du signe —, car je me sers de préférence des désignations alphabétiques. Ainsi se présente le tableau de la nervation :

1. Il serait peut-être plus conforme au but, pour éviter la confusion de ma nomenclature avec la précédente, de donner des dénominations tout à fait nouvelles aux nervures IV et VI, comme cela a été fait par Comstock, mais ses dénominations me paraissent impropres et je proposerai alors d'appeler la nervure IV *antemediana* et VI — *antecubitus*. Je n'emploie pas ces noms dans la présente note parce qu'il faudra d'abord vérifier en détail si ces dénominations conviendront aux autres ordres d'insectes.

P . . . . .	O —	(propre aux <i>Permodonata</i> seules)	
C . . . . .	I +		
Sc . . . . .	II —		Cu a . . . . . VI —
R . . . . .	III +		Cu p . . . . . VII +
Ma . . . . .	IV —		A <sub>1</sub> . . . . . VIII —
Mp . . . . .	V +		A <sub>2</sub> . . . . . IX +

Nous passerons maintenant à l'examen de la nervation du *Pholidoptilon camense* et aux déductions qui répandent le jour sur l'identification de la nervation des ailes des éphémères et des libellules et qui confirment l'opinion d'Anna Morgan relativement aux premiers et l'avis de Comstock, Needham et leurs disciples par rapport aux secondes.

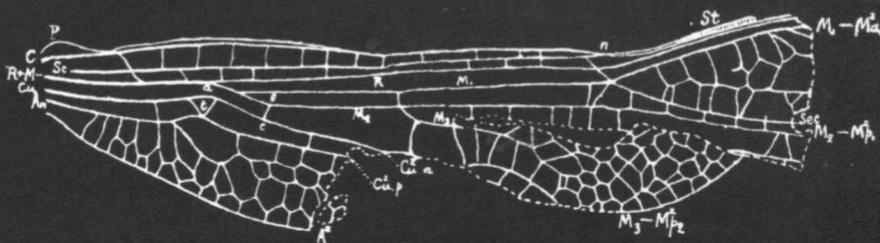


FIG. 1. — Aile antérieure de *Pholidoptilon camense* G. ZALESSKY. Les désignations qui ne sont pas accompagnées de l'exposant « Z » sont mes désignations premières, celles qui sont suivies de l'exposant « Z » appartiennent à ma nomenclature actuelle; n, le nodulus; a b c, l'homologue de l'arculus.

Je ne donnerai pas ici une description détaillée de la nervation de l'aile du *Pholidoptilon*, car je l'ai déjà fait dans un article spécial (21) et je prie mon lecteur de s'adresser directement à mon dessin (fig. 1). Je ferai seulement remarquer que depuis la publication de l'article mentionné, j'ai modifié mon opinion relativement à la dernière nervure, désignée par An, et je la considère comme Cu. p., car c'est une nervure haute qui ne saurait être A<sub>1</sub> — VIII, et je vois An dans la nervure qui suit le bord postérieur de l'aile (v. ci-dessous). De même M<sub>1</sub> correspond à M. a; M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> sont deux ramifications de M. p. Ces modifications sont représentées sur la restauration schématique de l'aile des *Permodonata*, fig. 5, ainsi que dans la fig. 1, où les désignations sont accompagnées de l'index z. La ramification antérieure de la médiane, qui se sépare d'un tronc commun avec R dans l'aile du *Pholidoptilon*, après un examen attentif ne saurait être considérée comme SR, ainsi que cela serait nécessaire si l'on s'en tenait aux opinions de Lameere et de Martynov. Avant tout cette première

nervure  $M_1$  est une nervure basse (M. a.), dont se sépare une seconde ramification commune (M. p.) qui forme ensuite deux nervures :  $M_2$  (M. p<sub>1</sub>) et  $M_3$  (M. p<sub>2</sub>) et qui doit correspondre à la véritable  $M_1$ , c'est-à-dire à la nervure V d'après Martynov et Lameere. Mais alors il faudrait admettre que la médiane est une ramification du SR, ce qui me paraît absolument incroyable et impossible. Il me semble que le caractère de ces deux nervures du *Pholidoptilon*, qui correspondent aux secteurs de l'arculus des libellules contemporaines, prouve clairement que ce sont deux médianes, M. a. IV et M. p. V, et non pas RS et MP de Martynov, de sorte que l'interprétation donnée par Comstock et Needham à ces nervures des *Odonata* récentes contemporaines doit être reconnue parfaitement juste.

Martynov (40) dit que RS se sépare de M; il voit la même chose dans le cas des *Triplosoba* (p. 152). Dans son ouvrage récent sur la libellule du Permien *Permaeschna dolloi* Martynov (41), lorsqu'il restaure la partie de l'aile qui ne s'est pas conservée, représente la médiane comme une ramification de SR et Cu A comme celle de la médiane, tandis que Cu P est tout à fait séparé et indépendant. Il faut remarquer ici que, tout en agissant d'une façon aussi étrange, Martynov restaure la partie basilaire de l'aile d'une manière parfaitement juste et semble prévoir la distribution des nervures qui a été observée plus tard dans l'empreinte du *Pholidoptilon*. *Permaeschna* a certainement une grande ressemblance avec *Pholidoptilon*, mais l'empreinte incomplète qui était à la disposition de Martynov ne permet pas de la référer à l'ordre des *Permodonata* et c'est avec justesse qu'elle a été rapportée à un sous-ordre indépendant de libellules *Protanisoptera*. Cependant la possibilité n'est pas exclue que si la partie basale de l'aile s'était conservée et qu'on y eût reconnu les particularités de la nervation caractéristique pour *Pholidoptilon*, *Permaeschna* ne serait que l'aile postérieure d'un autre genre de l'ordre des *Permodonata*.

Brongniart (3) voit les nervures IV, V, VI et VII des libellules d'une manière toute différente de mon interprétation. Il considère comme nervure IV une partie de cette nervure qui correspond à la seconde ramification de IV — M. a, d'après ma nomenclature et il donne à la première ramification de la médiane antérieure M. a, le nom de nervure VI. Le secteur du radius de Comstock et de Needham est considéré par lui comme la nervure V. Conformément à cela ma nervure V médiane postérieure est désignée par lui comme nervure VII, et il appelle nervures anales VIII et IX les nervures suivantes, que je désigne

comme VI et VII. Je ne puis en aucune manière accepter cette interprétation de Brongniart qui s'est trompé gravement dans le cas des libellules ; certes cela est arrivé en partie parce qu'il ne pouvait pas connaître l'investigation de Comstock et Needham qui prouve que sa nervure V est pourvue d'une trachée de R et se trouve ainsi être SR.

Quant aux nervures cubitales et anales qui suivent les médianes, je les considère d'une manière différente des auteurs précédents, aussi bien dans le cas des libellules contemporaines que des fos-

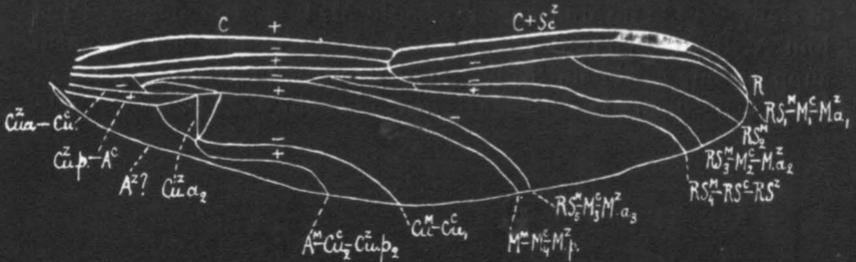


FIG. 2. — Aile antérieure de *Libellula quadrimaculata* L. Seules les principales nervures longitudinales sont représentées.

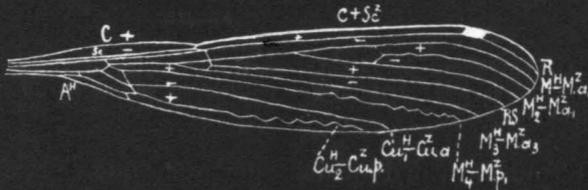


FIG. 3. — Aile antérieure de *Lestes* sp. Les nervures principales seulement sont représentées.

siles. Les dessins ci-joints (fig. 2 et 3), où les nervures portent des désignations d'après tous les auteurs <sup>1</sup>, montrent que Comstock et Needham, ainsi que Handlirsch, considèrent la nervure VI comme Cu et les secteurs du triangle comme Cu<sub>1</sub> et Cu<sub>2</sub>, tandis que l'anale selon eux ne s'est conservée que dans la partie basilaire et se termine vers le triangle, en formant vers le bas un réseau de nervures, développé surtout dans les ailes postérieures. D'après Martynov la nervure VI serait Cu, ainsi que le premier secteur du triangle ; sur son dessin ce dernier ne porte

1. Les désignations sont accompagnées d'exposants au-dessus de chaque lettre qui servent à indiquer les auteurs. L'exposant H signifie « d'après Handlirsch », C — d'après Comstock et Needham, M — Martynov et Z — mes désignations.

pas l'indication du cubitus auquel il appartient, mais d'après le texte de son article (v. p. 159 et 160 de la traduction russe) ce doit être CuP (cubitus posterior de Martynov), tandis que la nervure VII plus le second secteur du triangle serait A selon Martynov (sans qu'il indique quel A). Relativement à Cu A Martynov dit ceci (je cite de la p. 160). « Je ne trouve pas invraisemblable la supposition que le côté supérieur (sous-entendu côté du triangle) chez certains groupes pourrait être un reste de Cu<sub>1</sub> primaire. Cu<sub>1</sub>, comme dans le cas des éphémères, devait être une nervure basse et celle-ci est justement basse, mais devient vers la fin une nervure haute M, très prononcée ». Plus loin A. B. Martynov dit : « Cependant je n'insiste pas sur cette supposition, car je ne trouve point d'autres preuves précises et basées sur des faits ». Si Martynov n'insiste pas là-dessus, je le

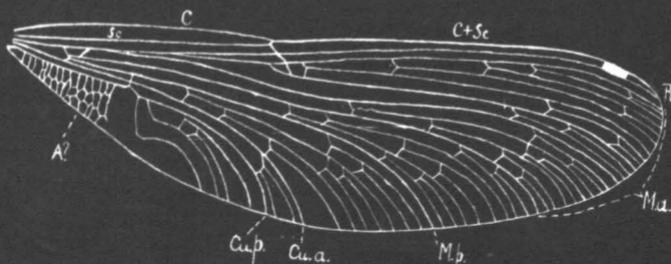


FIG. 4. — Aile antérieure *Calopteryx* sp. ♀. Seules les nervures principales sont représentées, les longitudinales intercalées et une portion du réseau de la région anale.

fais plus résolument, mais je dois remarquer que dans Cu je vois une nervure entièrement indépendante et non pas une ramification du tronc commun du cubitus. Cette nervure séparée, numérotée VI et désignée par moi comme Cu. a (cubitus anterior), a ses deux ramifications Cu. a<sub>1</sub> et Cu. a<sub>2</sub>, dont la première s'est conservée dans les *Odonata* en forme de côté supérieur du triangle et la seconde en forme de côté interne, tourné vers la cellule caractéristique sous le triangle. Je vois Cu<sub>2</sub> ou le cubitus posterior dans la nervure VII et je suis enclin à considérer les secteurs du triangle, du moins le secteur postérieur, comme les dérivés de la nervure VII, tandis que je vois A dans la nervure marginale postérieure qui suit le bord postérieur de l'aile, quoique je n'en sois pas tout à fait sûr, comme je l'explique plus loin.

Pour expliquer ce qui m'a conduit à cette manière d'interpréter ces nervures il est nécessaire d'examiner plus en détail l'évo-

lution phylogénétique des libellules et les modifications que ma conception a subies depuis la découverte de *Pholidoptilon camense*. Tillyard a spécialement étudié en détail la question de l'évolution des *Odonata*. Dans son ouvrage très intéressant, exclusivement consacré à cette seule question (15), il se prononce positivement pour la descendance des *Odonata* de l'ordre des *Megaseoptera* et non des *Palaeodictyoptera*, comme on l'avait supposé. En effet la base étroite, caulescente de l'aile des *Megaseoptera*, qui rappelle celle des libellules, surtout dans le cas des *Zygoptera*, incite à établir cette affinité, mais la simplicité prononcée de la nervation et sa ressemblance toute relative me semblent réfuter la possibilité de ce que les libellules avec leur nervation compliquée et par conséquent plus primitive et archaïque puissent descendre d'un ordre aussi spécialisé que les *Megaseoptera*. Il faut sans doute chercher les racines de l'arbre phylogénétique qui a produit les *Odonata* contemporaines dans l'ordre le plus archaïque des *Palaeodictyoptera* qui a servi d'origine à beaucoup d'autres ordres. Ainsi que cela a déjà été mentionné, Martynov a avancé l'opinion que les parents les plus proches parmi les *Palaeodictyoptera* doivent être les représentants de la famille des *Dyctioneuridae*. Il me semble prématuré de fixer définitivement la famille dont pourraient descendre les ancêtres des libellules ; par suite du rapprochement avec *Pholidoptilon camense*, que je considère comme l'ancêtre direct des libellules, je suis porté à croire qu'il faut chercher les ancêtres des insectes libelluloïdes plutôt dans le groupe de ces *Paleodictyoptera* que Brongniart (3) réunit dans la famille des *Platypteridae*, sous-genre des *Lamproptilida*, et que Handlirsch considère comme deux familles, les *Homoiopteridae* et les *Spilapteridae*. C'est pourquoi, lorsque je représente (fig. 5) l'ancêtre hypothétique, dont descendent les insectes libelluloïdes, je choisis comme prototypes les genres des *Homoioptera Woodwardi* BRONGN. et des *Bacquerelia superba* BRONGN. (v. Brongniart, (3), pl. XXXVI (20), fig. 1 et 10 et Handlirsch, (7), pl. XI, fig. 1 et 22).

L'attention du lecteur peut être attirée sur l'incompatibilité de l'interprétation des nervures dans mon dessin et dans celui de Brongniart pour les deux formes qui viennent d'être mentionnés. Le fait est que cet auteur désigne toutes les nervures, excepté Sc, au moyen de nombres impairs, c'est-à-dire que presque toutes les nervures de l'aile sont des nervures hautes, tandis que les basses ont disparu. Il me semble que cela contredit le principe de Brongniart sus-mentionné et qu'un groupe aussi ancien ne pourrait pas avoir perdu presque toutes ses ner-

vures basses. Tout simplement la gaufrure de l'aile n'est pas encore aussi parfaite; les nervures hautes et basses ne se distinguent pas sur l'empreinte et toutes paraissent être des nervures hautes. Malheureusement ce n'est qu'une supposition de ma part, car il me faudrait avoir l'original en main. Malgré tout je suis fondé à croire que nous avons affaire ici également à des nervures basses qui ne sont pas encore différenciées et je les indique d'une manière conforme sur l'aile hypothétique des *Palaeodictyoptera*, dont les groupes d'insectes Odonates et Agnathes tirent leur origine.

Je représente dans le schéma ci-joint une autre aile hypothétique qui suit la première, mais je ne veux nullement reconstituer un ancêtre qui aurait vraiment existé, je veux seulement montrer l'une des phases des modifications qui eurent lieu dans le processus de l'évolution, ainsi que je me les figure; je veux aussi faire comprendre que c'est parmi des phases semblables dans la voie de l'évolution que je trouve le tronc commun des trois branches; les *Protodonata*, les *Permodonata* et les *Ephemeroptera*.

Je prie mon lecteur de prêter son attention à mon schéma (fig. 5). Comme on le voit d'après mon dessin, je trouve présentes toutes les nervures de l'aile des *Palaeodictyoptera*, fam. *Platypteridae*, et chacune de ces nervures est bien développée et possède ses ramifications secondaires; les nervures IV et V ont une base commune, tandis que les nervures VI et VII sont séparées. Au moyen de la phase suivante je veux faire comprendre que l'évolution a suivi la voie de la réduction de RS et du développement de M. a., c'est-à-dire de la nervure IV aux dépens de l'aire desservie par RS, et d'une certaine diminution du nombre et de la soudure des nervures anales. L'appendice aliforme (P) du prothorax (pleurae) qui existait chez les *Palaeodictyoptera* se soude avec le bord antérieur de l'aile et le champ précostal s'étend de là. Je me représente cette soudure dans le genre de celle qui a lieu quelquefois parmi les papillons contemporains, lorsque leurs ailes antérieures se soudent d'une manière anormale avec les postérieures (8). A partir de cette étape l'évolution a suivi deux voies différentes: l'une a produit les insectes agnathoïdes, l'autre les odonatoïdes. Examinons d'abord le second cas. La réduction de SR s'est encore accrue et en définitive a conduit le plus souvent à sa complète disparition. Le champ précostal subsiste, ainsi que la saillie précostale qui a résulté de la soudure de l'appendice du prothorax (P). Le tronc commun des médianes se rapproche de R. Les nervures Cu. a.-VI et Cu. p.-VII se

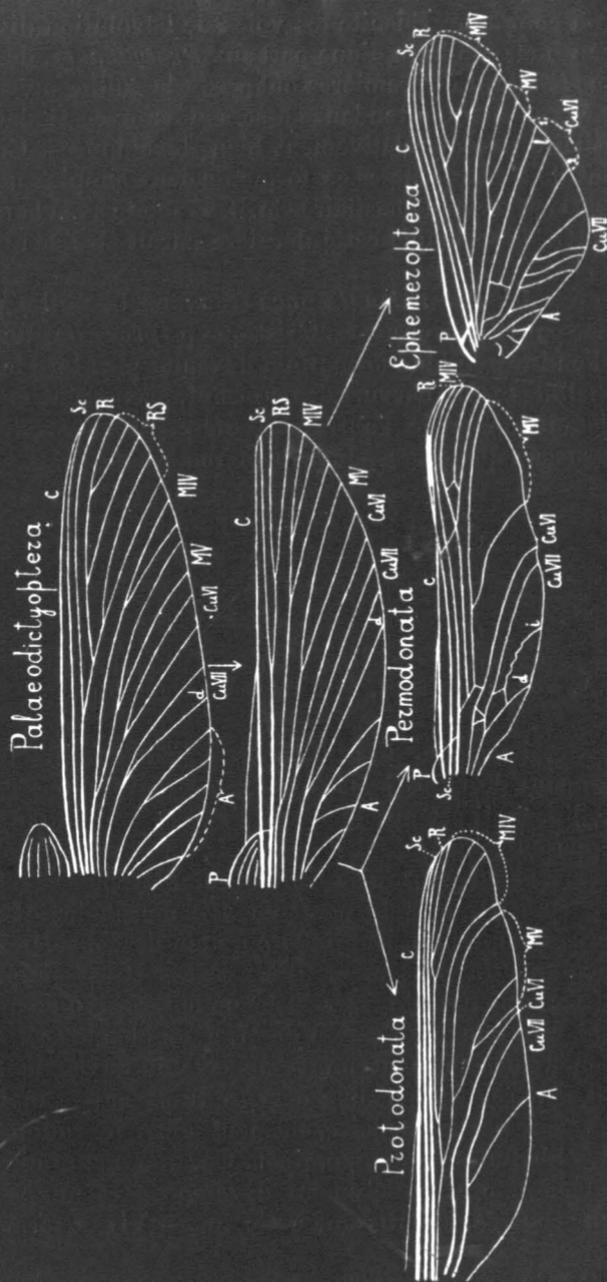


FIG. 5. — Schéma de l'évolution des libelluloïdes (*Odonatoptera*) et des éphémères.

simplifient et leurs ramifications sont sujettes à une réduction partielle ou complète. Ensuite les voies de l'évolution divergent de nouveau pour conduire d'une part aux *Protodonata*, de l'autre aux *Permodonata*. Les premières ont perdu la saillie précostale ; M. a. et M. p. ont une tendance à se souder avec R dans leur partie basilaire et sont relativement bien développées. Cu. a. et Cu. p. sont déjà représentées en forme de deux simples nervures parallèles. Dans sa partie basilaire Cu. p. se soude avec la nervure anale — VIII, de sorte que cette dernière paraît être sa ramification (An.)<sup>1</sup>.

Dans le cas des *Permodonata* nous trouvons la saillie précostale, limitée par la nervure caractéristique p (*præcosta*) qui croise C et Sc à l'endroit de leur formation, devenue plus tard le nodulus des libellules ; ces nervures se croisent, s'avancent ensuite à peu de distance l'une de l'autre et renferment entre elles une plaque rugueuse qui correspond au pterostigme.

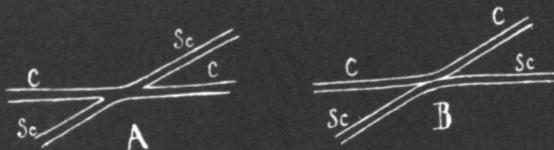


FIG. 6. — Schémas du croisement possible du costa et du subcosta ; A, croisement réel ; B, faux croisement morphologique.

Je n'insisterai pas pour dire que nous avons affaire ici au véritable croisement de C et Sc sous la forme, représentée dans le schéma A, fig. 6. Il est possible qu'il s'agisse ici d'un faux croisement, apparent, lorsque ces deux nervures se rapprochent d'abord l'une de l'autre jusqu'au contact complet, puis se séparent un peu (schéma B), mais du point de vue morphologique, à en juger d'après l'empreinte, je trouve possible de considérer cette formation comme un croisement. Dans ce cas R est simple, car le secteur (Sec) qui part de dessous le nodulus est une nervure basse et doit être une ramification de M. a. ou bien le secteur Sc. Les deux médianes forment un tronc commun avec le radius (R + M) et sont réunies par une nervure transversale au Cu. a. — VI dans leur partie basilaire, formant ainsi le rudiment de l'arculus des libellules contemporaines. Cu. a. a une ramification antérieure complète et entièrement développée et une seconde ramification écourtée, aboutissant à Cu. p. — VII et formant le

1. Le schéma représente la phase qui correspond à *Meganeura monyi* BRON-  
GNIART.

côté gauche du triangle. Le côté supérieur du triangle est formé par la ramification antérieure du Cu. a., tandis que du côté droit il est limité par une nervure transversale qui se dirige obliquement. Il s'en suit naturellement que je ne puis point accepter l'interprétation de Needham (13), d'après lequel le côté supérieur du triangle serait formé par une transversale entre Cu et M, inclinée en dehors.

Cu. p. a conservé sa seconde ramification en forme de ramule haute d. Entre la première et la seconde ramule de Cu. p. il y a une nervure basse intercalée, i, qui se sépare du côté extérieur de la cellule caractéristique, située entre ces ramules et Cu. p. Je suppose que la nervure anale est représentée par la nervure marginale postérieure qui suit le bord de l'aile. Je fonde cette interprétation sur une figure de l'aile de la nymphe des libellules, reproduite par Brongniart dans la pl. XXIV (8), fig. 1 (3), où il y a une trachée qui suit le bord postérieur de l'aile, mais non pas celle qui a été désignée par Brongniart. Dans les autres reproductions — très schématiques — de la trachéation des nymphes, publiées par Comstock, Needham et Handlirsch, je ne trouve nulle part une trachée semblable. Existe-t-elle donc? Voici pourquoi je ne suis pas tout à fait sûr — comme je l'ai déjà mentionné — que la nervure marginale postérieure puisse être considérée comme  $A_1$  ou la nervure VIII; est-elle une nervure chéale? J'aurais dû vérifier cela moi-même en examinant la nervation des nymphes des libellules, mais les circonstances ne m'ont pas permis de le faire dès à présent. Mais si l'on ne regarde pas la nervure marginale postérieure comme  $A_1$ , il ne resterait qu'à supposer que cette dernière s'est tout simplement soudée entièrement avec Cu. p. et que cette soudure, constatée chez les *Protodonata*, est consommée pour la branche des *Permodonata*, ayant abouti à une réduction complète des nervures anales des *Odonata* dans l'aile antérieure, et partielle dans l'aile postérieure.

Je repousse le point de vue de Tillyard sur l'origine des libellules de l'ordre des *Megaseoptera* par l'intermédiaire des *Protokennedyia* hypothétiques, qui les relient aux *Zygoptera*, et je ne partage pas non plus son opinion sur l'origine des *Anisoptera* de l'ordre des *Zygoptera*. Sous ce rapport je suis entièrement de l'avis de Martynov, émis dans son article sur les *Permæschna Dóloï* MARTYNOV (41); il dit qu'une interprétation pareille est contraire à la loi de Dollo et que les *Anisoptera* à la nervation plus compliquée, plus complète et par conséquent plus primitive ne sauraient descendre des *Zygoptera* simplifiées.

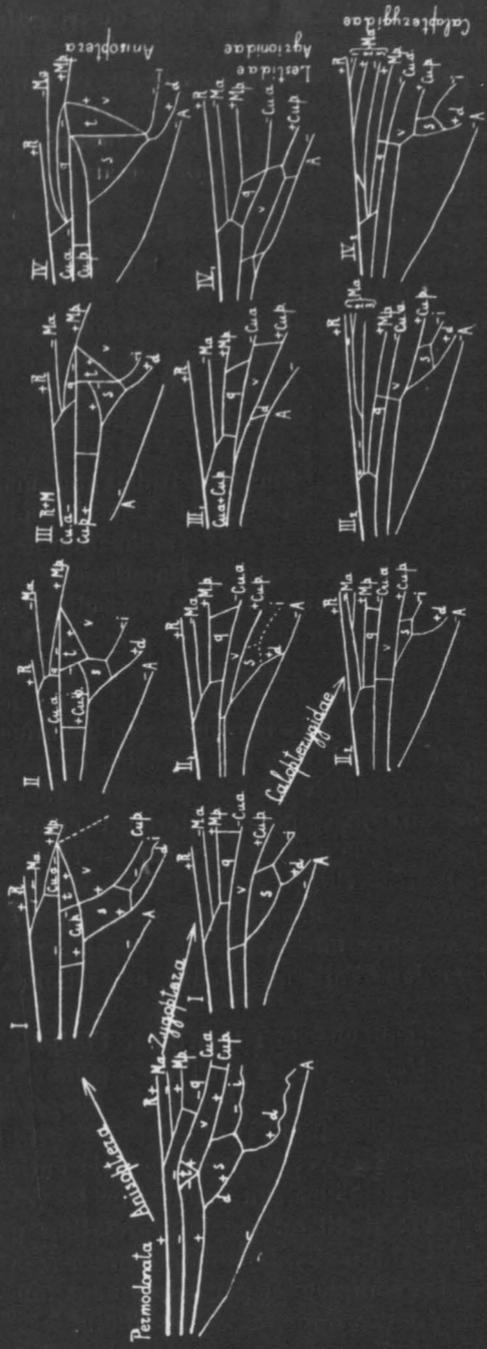


FIG. 7. — Schéma de l'évolution des sous-ordres de libellules.

D'après le schéma ci-joint (fig. 7) qui représente l'évolution des sous-ordres de libellules, qui s'est développée graduellement, depuis leurs ancêtres communs, sous la forme des *Permodonata*, on peut juger de ma manière de concevoir cette évolution. Dans mon schéma je ne représente qu'une section de la partie basilaire de l'aile, parce que les modifications principales dans la nervation sont survenues justement dans cette portion de l'aile, tandis que le reste de l'aile a conservé le type de nervation commun aux libellules. Je n'ai point voulu représenter par cette série de phases les formes hypothétiques, par lesquelles l'évolution a passé; je veux seulement indiquer démonstrativement la voie suivie par cette évolution, et par conséquent telle modification, représentée par moi dans l'une des phases, a pu survenir beaucoup plus tôt ou plus tard que je ne l'ai représentée et correspondre à une autre phase.

Les modifications suivantes se sont opérées dans la première branche des *Permodonata* qui a produit les *Anisoptera*: L'arculus prend une forme plus caractéristique. M. p. se dirige brusquement vers le bas. Cu. a. aboutit à M. p. par sa ramification antérieure, mais il est possible que tout d'abord il ait été décliné dans la direction que j'ai tracée au pointillé dans la première phase (I). Les deux ramifications de Cu. p. s'avancent d'abord vers le bas, comme dans le cas des *Permodonata*, puis la ramification antérieure tourne graduellement en haut et dans la phase finale IV, qui représente une libellule contemporaine, Cu. p. aboutit à l'angle externe du triangle, près de Cu. a. La seconde ramification de Cu. p., désignée dans le schéma par la lettre d, conserve à peu près sa direction première, si ce n'est que sa base remonte légèrement vers le triangle, conformément aux autres modifications, ensuite de quoi la nervure intercalée i se trouve en contact avec l'angle postérieur du triangle. C'est ainsi que je me figure la formation des deux secteurs du triangle. Mais cette hypothèse se trouve sérieusement démentie par ce fait que d'après les figures de la trachéation des nymphes, publiées par Comstock, Needham, Brongniart et autres, ces deux secteurs reçoivent leur trachée en forme de deux ramifications de la trachée Cu. a. Dans ce cas on pourrait admettre que dans la dernière phase définitive, IV, la nervure i est une continuation logique de la seconde ramification de Cu. a., qui forme le côté gauche du triangle, une continuation qui s'est développée en second lieu pour remplacer le bout disparu de la première ramification de Cu. p. Mais cela n'explique nullement pourquoi la nervure d reçoit également sa trachée du Cu. a.,

quoiqu'elle soit une nervure haute. Je ne puis pas insister sur la justesse de l'opinion que j'avance ici, mais je trouve que les données de la trachéation ne suffisent pas à la réfuter et doivent être vérifiées, car il est possible que les trachées peuvent tourner une seconde fois et desservir une nervure qui ne leur correspond pas; j'admets ceci également dans le cas de RS des libellules de Comstock et Needham, où RS très probablement n'est qu'une nervure intercalée, de même que la nervure *i*, et a reçu sa trachée de R. La formation du nodulus et du subnodulus, ainsi que la soudure du costa et du subcosta entrecroisés (C, Sc), peuvent être vues clairement dans mes schémas, fig. 8, et une description détaillée me paraît superflue. Selon mon avis, ainsi

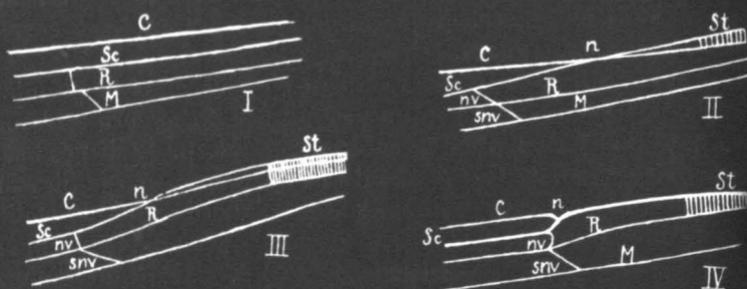


FIG. 8. — Schéma du développement du nodulus, subnodulus et ptérostigme. C, costa; Sc, subcosta; R, radius; M, médiane; n, nodulus; n v, nervure du nodulus; s n v, nervure du subnodulus; st, ptérostigme.

que je l'ai déjà mentionné dans un autre article (21), le ptérostigme s'est formé d'abord à l'endroit du plus grand rapprochement du costa et du subcosta, et, lorsqu'ils se furent soudés, à l'endroit du rapprochement maximum du radius et de cette nervure soudée.

Une autre branche des *Zygoptera* qui s'est séparée des *Permodonata* pour former un ordre indépendant, de même que les *Anisoptera*, a suivi une autre voie d'évolution qui l'a conduite à la formation d'une base caulescente de l'aile et à une simplification marquée de sa nervation. Avant tout une disparition complète du triangle a eu lieu ici, et ses fonctions sont passées au champ q situé au-dessus et limité par l'arculus, par M. p., Cu. a et une nervure transversale. Cu. a. devient tout à fait simple et Cu. p. conserve d'abord son caractère premier. Ensuite, quelque part ici, l'évolution suit de nouveau deux voies différentes (phases II<sub>1</sub> et II<sub>2</sub>), l'une d'elles mène aux formes vivantes des familles : *Lestidae* et *Agrionidae*, ta dis que l'autre conduit à la

famille des *Calopterygidae*. Dans le premier cas a lieu une soudure à la base de Cu. a. + Cu. p., le raccourcissement de la ramule d du cubitus postérieur, la disparition de la nervure intercalée i et le rapprochement de la nervure marginale postérieure An des autres nervures. Toutes ces modifications dépendent de l'évolution qui s'est développée dans le sens de la formation de la base caulescente de l'aile. C'est approximativement à la phase III que se rapporte *Kennedyia mirabilis* TILLYARD qui tout au commencement de la tige d'aile a encore Cu. a. (désigné par Tillyard comme Cu<sub>1</sub>) séparé de Cu. p. et se réunit ensuite à Cu. p., mais près de l'arculus il s'en sépare derechef en forme de nervure indépendante. Plus loin je suppose que l'évolution a suivi la voie, déjà représentée en détail par Tillyard dans son article (15), fig. 10, c'est-à-dire qu'elle a passé par les phases des *Permagrion*, *Hemiphlebia* pour aboutir à des formes aussi parfaites que les *Lestes* et *Agrion* (phase IV<sub>1</sub>).

L'évolution du côté de la famille des *Calopterygidae* suit la voie de la soudure de M. a. avec R, de sorte que, en fin de compte, ses premières ramifications (1 et 2) semblent se séparer de R. La *Pseudophaea* contemporaine, qui correspond approximativement à la phase III<sub>2</sub> de mon schéma, a encore un M. a. dont la ramification antérieure ne se soude pas avec R, quoique elle s'en rapproche considérablement. Cu. p. conserve ici durant toute l'évolution son caractère premier, propre aux *Permodonata*, et s'allonge seulement un peu, de sorte que le champ V s'écarte vers la partie distale de l'aile et la nervure qui le borde se place justement au-dessous de la nervure qui limite du côté extérieur le champ q (quadrangulaire) et forme les angles droits q et v.

D'aucuns objecteront peut-être à mon hypothèse de la formation des sous-ordres et familles des libellules que les faits, sur lesquels elle se base, ne sont pas suffisants, mais je veux remarquer ici que ce n'est qu'une hypothèse et non une théorie et j'estime que les données, dont je dispose, suffisent pour la former. J'espère que de nouvelles découvertes de fossiles libelluloïdes confirmeront les principes de mon schéma de l'évolution, qui alors pourra s'appeler théorie.

Maintenant que nous avons examiné l'évolution des insectes libelluloïdes, nous allons passer à l'analyse du développement de la branche des éphémères. Si nous examinons la formation et le croisement (P) caractéristiques des nervures dans la partie basilaire de l'aile des éphémères, très prononcés surtout pour le genre des *Palengenia* (fig. 9), et que nous le comparons avec la saillie

précostale et la nervure précostale de *Pholidoptilon camense*, plus la nervure qui s'en sépare et croise le subcosta, nous ne manquerons pas de conclure que l'identification de ces formations s'offre d'elle-même. Il me semble que cette configuration de la base de l'aile des éphémères est justement le reste de la saillie précostale qui était propre autrefois à l'ancêtre commun des libellules et des éphémères. Je ne veux nullement dire par là que *Pholidoptilon camense* fut l'ancêtre des éphémères, aussi bien que celui des libellules, mais, dans tous les cas, le lien

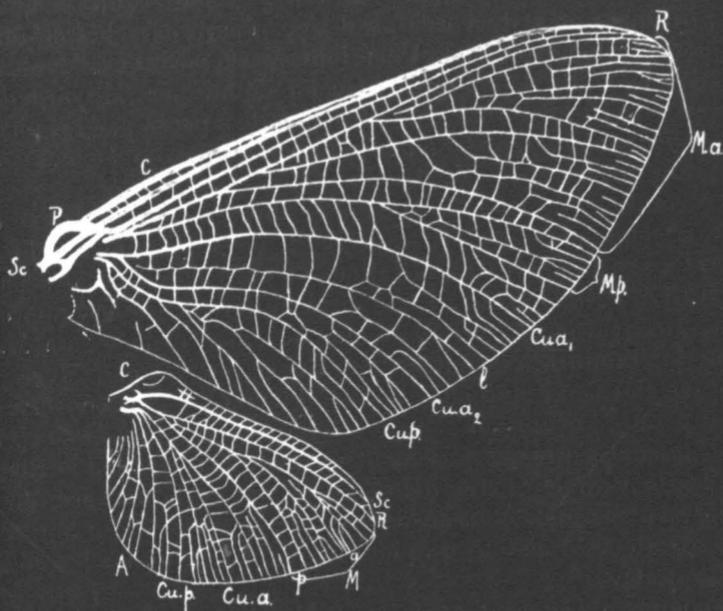


FIG. 9. — *Palingenia longicauda* OLIV. Paire d'ailes de droite.

phylogénétique est évident et *Pholidoptilon* est certainement très proche de cet ancêtre commun, dont les insectes libelluloïdes et les éphémères tirent leur origine. C'est cet ancêtre commun que je représente dans la phase hypothétique qui montre dans mon schéma (fig. 5) la transition des *Palaeodictyoptera* aux *Protodonata*, *Permodonata* et *Ephemeroptera*.

J'estime que SR des *Palaeodictyoptera* subit une réduction dans le processus de développement des éphémères et enfin disparaît complètement. M. a. se développe considérablement et assume le rôle de SR dans la corroboration de l'aile. Dans les interstices entre les ramifications de M. a. et M. p., ainsi que

des ramifications des cubitus, se développe un grand nombre de nervures intercalées, qui paraissent formées directement du réseau secondaire des nervures. Une de ces nervures intercalées atteint de grandes dimensions et se trouve entre les ramifications largement écartées de Cu.a (nervure VI); sa base à deux branches renferme souvent une grande cellule qui rappelle beaucoup le triangle des libellules. C'est fort possible que cette formation du triangle ait eu lieu chez l'ancêtre commun des *Permodonata* et *Ephemeroptera*, mais, tandis qu'elle a atteint son développement définitif dans le premier cas, elle a été interrompue dans le second. C'est pourquoi je suis enclin à considérer le côté gauche du triangle des libellules comme la seconde ramification de Cu.a. Le Cu.p. des éphémères s'est fortement compliqué, conformément à la modification de la forme de l'aile, et cette région a été pourvue d'un grand nombre de nervures intercalées. Les nervures anales se sont conservées normalement, comme celles des autres insectes, et sont généralement au nombre de deux : de A<sub>1</sub>, c'est-à-dire, de la nervure VIII et de A<sub>2</sub>, de la nervure IX.

A présent je dois attirer l'attention sur l'entière conformité dans la disposition des nervures hautes et basses des libellules et des éphémères, qui a été signalée il y a longtemps par Redtenbacher (14), et je me pose cette question : se peut-il que la nervure des éphémères, désignée par moi comme M. a., soit RS? Assurément, non ; elle correspond à cette même nervure basse M. a. des *Permodonata* et *Odonata*, que j'ai décrite, et Anna Morgan avait bien raison de la tenir pour M et non pour SR. Dans le cas de plusieurs formes vivantes des *Ephemeroptera* cette nervure, surtout sur les ailes antérieures, ne se trouve même pas entièrement en contact avec le radius, mais s'en rapproche seulement de très près, comme cela est représenté dans les fig. 9 et 10.

Brongniart non plus ne partageait pas l'avis de Redtenbacher et trouvait que R des éphémères est simple, et il considérait SR comme la nervure IV, c'est-à-dire de la même manière que moi. Quant à la désignation des autres nervures, nos opinions se rencontrent aussi, excepté pour les nervures VII et VIII, car, conformément à ma nouvelle interprétation de Cu (comme VI-Cu. a et VII-Cu. p.), je ne considère pas toujours ces nervures de la même manière que lui dans les exemples qu'il cite (3).

Pour ce qui concerne les formes de l'évolution des ailes des éphémères et des fossiles éphéméroïdes qui furent leurs ancêtres, je dois dire ceci : Je mets fort en doute la supposition de Mar-

tynov que les éphémères puissent tirer leur origine des *Triplosobidae* du Carbonifère (*Triplosoba*). D'après moi ce serait une branche latérale qui s'est éteinte et qui n'a aucune relation directe aux éphémères. Je serais plutôt enclin à chercher l'ancêtre des éphémères parmi ces *Palaeodictyoptera*, que Brongniart considérait comme la sous-famille des *Lamproptiliadae* de la famille des *Platypteridae* et que Handlirsch considère comme la famille des *Lamproptilidae* (v. l'ouvrage cité de Handlirsch, tab. XII, *Lamproptilia Grand'Euryi* HANDL.)

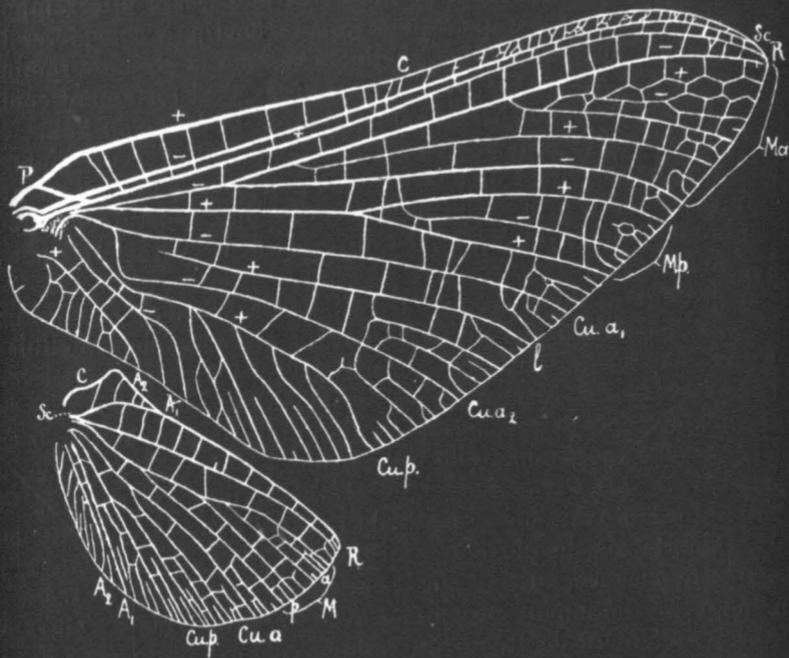


FIG. 10. — *Ephemera* sp. Paire d'ailes de droite.

Je termine là-dessus l'exposition de ma manière de voir l'évolution et la nervation des libellules et des éphémères et j'attends que la paléontologie nous fournisse des faits nouveaux pour la confirmer. Je remarquerai encore que selon moi ce serait utile de réunir tous les insectes libelluloïdes, c'est-à-dire les *Protodonata*, *Permodonata* et *Odonata*, dans un seul sous-ordre de libelluloïdes sous la dénomination nouvelle des *Odonoptera*, ainsi que cela a été fait par Handlirsch pour les deux ordres des *Protodonata* et *Odonata*, qui ont formé le sous-ordre de *Libelluloidea*.

## Appendice.

Le présent article était déjà terminé et préparé pour l'impression lorsque je reçus l'article de A. B. Martynov (Sur le sous-ordre des *Permonisoptera* et sa position)<sup>1</sup>, dans lequel il change le nom de son sous-ordre des *Protanisoptera* pour celui des *Permanisoptera*, car en même temps que lui, mais cependant un peu plus tôt, Carpenter avait fondé le sous-ordre des *Protanisoptera*, en se basant sur un autre insecte — *Ditaxineura* TILLYARD. L'article de Carpenter<sup>2</sup> qui avait paru au mois de février 1931 et était parvenu en Russie beaucoup plus tard, n'était naturellement pas connu de Martynov lorsqu'il avait fondé son sous-ordre des *Protanisoptera*, de même qu'il m'était inconnu, lorsque j'écrivais le présent article.

Dans un entretien personnel avec moi, A. B. Martynov a émis la supposition que la forme du *Pholidoptilon*, décrite par moi comme représentant l'ordre nouveau des *Permodonata*, doit être référée aux véritables *Odonata*, dans le sous-ordre des *Protanisoptera* Carpenter. Maintenant que j'ai pris connaissance de l'article de Carpenter, je dois remarquer que je considère la supposition de A. B. Martynov comme impossible. Avant tout la forme du *Ditaxineura* est trop parfaite et possède déjà un réseau considérablement simplifié de nervures transversales ; à part cela, l'entrecroisement original, du point de vue morphologique — de C et Sc lui manque complètement, le pterostygme a un tout autre caractère, le triangle ailaire est absent, ainsi que le champ précostal. Ce que Carpenter décrit comme champ précostal doit être à mon avis une formation qui correspond seulement à la saillie précostale (P) de *Pholidoptilon* et, à en juger d'après la photographie jointe à son article, elle est même entourée d'un contour de couleur sombre qui correspond à la nervure précostale (P). Certes, il faudrait avoir en main l'original pour en parler avec assurance. En outre *Ditaxineura* a certainement une ressemblance avec *Pholidoptilon* et est relié génétiquement à l'ordre des *Permodonata*, mais ne saurait être placé dans le même sous-ordre des *Protanisoptera* de l'ordre des *Odonata*. La forme de *Ditaxineura* est probablement une des branches latérales qui sont restées en dehors de l'évolution du sous-ordre des *Anisoptera* et rappelle plutôt la branche qui aurait pu être dans la voie de l'évolution du côté du sous-ordre des *Zygoptera* et que j'ai représentée dans la phase I, fig. 7. C'est pourquoi je trouve que Tillyard est plus près de la vérité, lorsqu'il réfère le genre des *Ditaxineura* à l'ordre des *Protozygoptera*, quoique je n'admets pas que cette forme se soit trouvée sur la ligne directe de l'évolution des *Zygoptera*. Quant au sous-ordre des *Anisozygoptera*, il est selon mon

1. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'U. R. S. S.*, 1931, p. 246.

2. CARPENTER. « The Lower Permian Insects of Kansas ». *American Journal of Science*. February 1931. N° 122.

idée, entièrement isolé, hors de la ligne de l'évolution des *Anisoptera* et *Zygoptera*. Pour ce qui concerne le sous-ordre des *Permanisoptera*, vu l'absence complète de la partie basilaire de l'aile pour la forme qui a servi à établir ce sous-ordre, je trouve prématuré et même impossible de définir sa position dans l'arbre phylogénétique des libellules, car je soupçonne, comme je l'ai déjà indiqué, que cette forme pourrait même être un représentant de l'ordre des *Permodanata*.

Par conséquent je trouve que l'ordre des *Odonata* est formée des sous-ordres des *Anisozygoptera*, *Protozygoptera*, *Zygoptera* et *Anisoptera*, et, me basant sur les considérations mentionnées ci-dessus relativement à la famille des *Calopterigidae*, je pense qu'il est possible de la considérer comme un sous-ordre indépendant, qui, en ce cas, devrait porter le nom de *Caloptericoptera*. J'espère revenir plus tard dans un article spécial à un examen plus détaillé des corrélations qui existent entre les sous-ordres séparés des libellules, car dans le présent article j'ai voulu uniquement éclairer la phylogénie de l'ordre des *Odonata* relativement aux lignes directes de l'évolution, qui ont produit les *Anisoptera* et *Zygoptera* contemporains, et les questions générales n'entraient pas dans mon plan.

Orel, décembre 1931.

#### Explication de la signification des lettres et des désignations abrégées dans les dessins.

P, Praecosta; C, costa; Sc, subcosta; R, radius; RS, sector radii ou bien radii sector; M. IV et M. a., nervure IV mediana anterior ou bien antemediana; M. V et M. p., mediana posterior ou vraie médiane; Cu VI et Cu. a., nervure VI, cubitus anterior ou antecubitus; Cu. VII et Cu. p., nervure VII cubitus posterior ou vrai cubitus.

Les chiffres qui accompagnent les désignations anterior *a* et posterior *p* ou bien les noms de nervures, indiquent le numéro de la ramification ou du secteur de la nervure principale, par ex. : Cu. p<sub>2</sub>, signifie cubitus posterior second, c'est-à-dire la ramification postérieure de cubitus posterior; A et An sont les nervures anales; A<sub>1</sub>, la première anale, c'est-à-dire la nervure VIII; A<sub>2</sub>, la seconde anale, c'est-à-dire la nervure IX, etc.; *t*, le triangle ailaire (triangulum; *l*, nervure intercalée entre Cu a<sub>1</sub> et Cu a<sub>2</sub>; *i*, nervure intercalée du cubitus posterior; *d*, ramification postérieure du cubitus posterior; *q*, champ qui forme ensuite chez les formes récentes un quadrangle (quadriangulum); *v*, champ intercubital; *s*, cellule qui se transforme en subtriangle (subtriangulum) pour le sous-ordre des *Anisoptera*. Dans les figures 2 et 3 les index au-dessus des lettres désignent les auteurs : H, Handlirsch; M, Martynov; C, Comstock et Needham, et Z, Zalesky. Le signe + au-dessus d'une nervure indique une nervure haute le signe — une nervure basse.

## BIBLIOGRAPHIE

1. ADOLPH, G. Ueber Insektenflügel. *Nova acta Ksl. Leopold-Carol. Deutsch. Akad. der Naturfor.* Band XLI. Pars II. Halle 1879.
2. BRAUER und REDTENBACHER, I. Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten. *Zool. Anz.*, XI, 1888.
3. BRONGNIART Charles. Recherches pour servir à l'histoire des Insectes fossiles des temps primaires, précédées d'une étude sur la nervation des ailes des Insectes, Saint-Étienne, 1893.
4. COMSTOCK, John-Henry and NEEDHAM, James-G. The Wings of Insects. A series of articles on the structure and development of the wings of Insects, with special reference to the taxonomic value of the characters presented by the wings. Reprint from *the American Naturalist*, vol. XXXII and vol. XXXIII, 1898-99, Ithaca, N. Y.
5. COMSTOCK, John-Henry. The wings of Insects. An Exposition of the uniform Terminology of the wings veins of Insects and a discussion of the more general characteristics of the wings of several orders of Insects. Ithaca, New-York, 1918.
6. EATON, M. A. A revisional monograph of recent *Ephemeridae* or May-flies. *Transactions of the Linnean Society of London*. Second series, vol. III, London, 1883.
7. HANDLIRSCH, Anton. Die fossilen Insecten und Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig, 1908.
8. HENKE Karl und REISS Julius. Ueber Naturfunde von Mehrfachbildungen an Schmetterlingsflügeln. WILHELM ROUX, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 122 Band, I Heft, 1930.
9. LAMEERE, Aug. On the Wing-venation of Insects (translated by A. Brues). *Psyche*, vol. XXX, n° 3-4, 1923.
10. MARTYNOV A.-B. Sur l'interprétation de la nervation et de la trachéation des ailes des Odonates et des Agnathes (en russe avec un résumé en français). *Revue Russe d'Entomologie*, v. XVIII, n° 4, 1924. — *Idem.*, traduit par T. Carpenter, *Psyche*, vol. 37, n° 3, 1930.
11. MARTYNOV A. On some new remarkable Odonata from the Permian of Archangelsk district. *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'U. R. S. S. Classe des sciences mathém. et natur.*, n° 1, 1931, Leningrad.
12. MORGAN, Anna. Homologies in the Wing-veins of May-flies. *Annals Entom. Soc. Amer.*, vol. V, n° 2, 1912, Columbus, Ohio.
13. NEEDHAM, J. A genealogic study of Dragon-fly wing venation. *Proceedings of the United States National Museum*, vol. XXVI, Washington, 1903.
14. REDTENBACHER, Joseph. Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. *Ann. K. K. Naturhist. Hofmus*, Band I, Wien, 1886.
15. TILLYARD R.-J. The Evolution of the Order Odonata. *Records of the Indian Museum*, vol. XXX, part II, Calcutta, 1928.

16. TILLYARD R.-J. The Evolution of the Order Odonata. Abstract from IV. *International Congress of Entomology*. Ithaca, 1928, vol. II.
  17. TILLYARD R.-J. The Biology of Dragon-flies. Cambridge Zoological series, Chapter III, pp. 38-66. Cambridge, 1917.
  18. TILLYARD R.-J. The fossil Dragonfly *Aeschnidiopsis* (*Aeschna*) *hindersi* Woodward, from the Rolling Down series. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, vol. XLII, part 4, 1917.
  19. TILLYARD R.-J. Odonata and Protodonota. *Proceedings of the Linn. Soc. of New South Wales*, vol. XLIII, part 3, 1918.
  20. TILLYARD R.-J. On the development of the Wing Venation in Zygopterous Dragonflies, with special referencé to the Calopterygidae. *Proceedings of Linn. Soc. New South Wales*. XI, 1915.
  21. ZALESSKY, Georges. Observations sur un nouvel Insecte libelluloïde du Permien du bassin du fleuve Kama. *Annales de la Société Géologique du Nord*, t. LVI, Lille, 1931.
-