Zeitschrift:	Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg
Herausgeber:	Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles
Band:	76 (1987)
Heft:	1-2
Artikel:	Complément à la description de "Arthroplea congener" BENGTSSON, 1908 (Ephemeroptera) et à son statut systématique
Autor:	Studemann, Denise / Landolt, Peter / Tomka, Ivan
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-308667

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. <u>Mehr erfahren</u>

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. <u>En savoir plus</u>

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. <u>Find out more</u>

Download PDF: 23.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Complément à la description de Arthroplea congener BENGTSSON, 1908 (Ephemeroptera) et à son statut systématique

par DENISE STUDEMANN, PETER LANDOLT et IVAN ТОМКА, Institut de Zoologie de l'Université, Département d'Entomologie, CH-1700 Fribourg

1. Introduction

Impressionné par l'élégance des palpes de sa larve, BENGTSSON (1908) a nommé l'espèce *Remipalpus elegans*. Les subimagines récoltées lors de la même expédition de 1907 dans le Värmland (Suède) recurent le nom que l'espèce a gardé: *Arthroplea congener* (BENGTSSON, 1908). La première description des différents stades parut un an plus tard (BENGTSSON, 1909). *Cynigma mirabilis* ARO (1910, 1928) et *Haplogenia southi* BLAIR (1929) se rapportent également à cette espèce (BENGTSSON, 1930).

A cause de leur appareil buccal particulier, les larves de *A. congener* ont fait l'objet de plusieurs publications (BALTHASAR, 1937; FROEHLICH, 1964). Par contre, les stades ailés restent peu ou insuffisamment décrits (BENGTSSON, 1909, 1930; BLAIR, 1929). L'œuf a été présenté par BENGTSSON (1913).

Lors de notre récente expédition en Scandinavie, nous avons pu récolter des larves de *A. congener* et élever des individus jusqu'au stade d'imago. Des dessins effectués d'après des observations à la loupe binoculaire et au microscope optique, ainsi que des photographies prises lors de microscopie électronique à balayage (= SEM, scanning electron microscopy) permettent de compléter la description de cette espèce et de la situer au point de vue systématique.

Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 76 (1/2), 144–167 (1987)

2. Matériel et méthodes

Les individus examinés proviennent des localités suivantes:

- Vindelälven à Vindeln (Västerbotten, Suède), latitude 64°14', 150 m d'altitude, 18.7.87-23.7.87: 1 imago (mâle), 2 subimagines, 3 exuvies.
- Beivjavaejjokka à Aidejavrre, près de Kautokeino (Finnmark, Norvège), latitude 68°45', 350 m d'altitude, 24.7.87–31.7.87: 50 imagines (mâles et femelles), 6 sub-imagines, 10 larves et nymphes, 50 exuvies.
- Oulankajokki à la station biologique Kiuta (Kuusamo, Finlande), latitude 66°22',
 160 m altitude, 27.7.87: 2 imagines (mâles), 1 subimago, 3 larves, 20 exuvies.

Les exuvies, larves, subimagines et une dizaine d'imagines sont conservées dans l'éthanol à 80%. Les autres imagines ont été placées dans de l'azote liquide au moment de leur récolte ou éclosion et maintenues ainsi à -196° C durant leur transport. Elles sont ensuite conservées à -70° C jusqu'à leur utilisation en recherche biochimique (électrophorèses des isoenzymes).

Pour l'observation au microscope photonique, les exuvies et les œufs sont plongés dans une goutte de chloralphénol puis inclus entre lame et lamelle dans un milieu préparé selon HEINZE (1952).

Pour l'investigation au SEM, les parties examinées (sauf certains œufs) provenaient de matériel conservé dans l'éthanol. Les structures, détachées de l'insecte, ont subi une déshydratation en passant successivement dans les milieux suivants: éthanol 80%, éthanol absolu, 50% éthanol – 50% acétone, acétone 100%. Elles ont ensuite été séchées par la méthode du séchage au point critique.

Une partie des œufs a subi le même traitement que précédemment. L'autre partie des œufs, extraits directement des femelles adultes congelées, a été transférée dans 50 mM cacodylate de sodium pH 7,4/1 % OsO_4 , dans le but de fixer les structures du chorion. La déshydratation et le séchage au point critique ont été effectués ensuite comme décrit ci-dessus.

Les préparations déshydratées et séchées ont été montées sur une goutte de cutex déposée sur un support métallique. Les œufs ont été placés sur un papier adhésif à double face. Tous les objets ont ensuite été recouverts d'une couche de 75 nm de Au/Pd. Les photographies ont été prises sur un SEM Hitachi S700, à 25 kV. Sur toutes les figures, une barre indique l'ordre de grandeur. La lettre U représente des micromètres.

3. Description

3.1. Œuf

De forme générale ovale (figs. 1, 2), l'œuf de *A. congener* mesure en moyenne 220 μ m de grand diamètre et 185 μ m de petit diamètre. Le microscope photonique permet une observation du vitellus et des micropyles, ainsi que du chorion dans le périmètre de l'image (fig. 5), ce qui correspond



Fig. 1: Arthroplea congener, œufs.



Fig. 2: A. congener, œuf, vue d'ensemble.



Fig. 3: *A. congener*, détail du chorion de l'œuf.



Fig. 4: *A. congener,* détail du chorion de l'œuf, avec un micropyle.



Fig. 5: A. congener, œuf. a: extérieur, b: intérieur.

0.1 mm

Fig. 6: *A. congener,* larve, griffe d'une patte.



Fig. 7: A. congener, larve, griffe d'une patte.



A. congener, larve,

patte antérieure droite.

0.5 mm

Fig. 8:

Fig. 9: A. congener, larve, patte.

tout à fait à la description et au dessin qu'en a faits BENGTSSON (1913). La SEM met en évidence la structure du chorion (fig. 2), avec ses organes adhésifs détendus (fig. 3) ou spiralisés et resserrés près de la surface (fig. 2). Les micropyles (détail fig. 4) sont au nombre de trois à quatre.

En comparant des œufs ayant subi différents traitements, nous avons constaté que l'éthanol peut changer la structure du chorion, alors qu'un traitement à l'oxyde d'osmium maintient l'état initial de la surface. En effet, les œufs conservés dans l'alcool, ou non traités par OsO₄, sont dépourvus d'organes adhésifs despiralisés.

3.2. Autres stades

Les couleurs et les dimensions des larves et des stades ailés étant indiquées par BENGTSSON (1909), nous ne mentionnerons que les informations complémentaires à ces descriptions.

3.2.1. Larve

Décrite pour la première fois par BENGTSSON (1909), la larve de A. congener verra encore ses pièces buccales figurer chez de nombreux auteurs (ARO, 1910, 1928; BALTHASAR, 1937; BENGTSSON, 1930; FROEHLICH, 1964; LANDA, 1967). En plus d'une description très détaillée de chaque pièce buccale, FROEHLICH (1964) mentionne les muscles qui permettent leurs mouvements, ainsi que le mécanisme de nutrition de la larve.

Nos dessins (figs. 6, 8, 10, 13, 16, 18, 20, 39, et 50) traitent toute la larve. Ils sont illustrés par les photographies prises au SEM (figs. 7, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 19, 43, 51, et 52). Cette dernière méthode met en évidence la structure fine des bords postérieurs des tergites, avec sa rangée de dents (figs. 11 et 12), les griffes des pattes, munies d'un groupe de trois brosses (fig. 7), ainsi que les pattes, recouvertes d'épines (surtout le fémur) et de fins poils (surtout les tarses) (fig. 9).

3.2.2. Imago, mâle

Le corps du mâle de *A. congener* présente une forme caractéristique qui permet de reconnaître l'espèce au premier coup d'œil : l'abdomen, étroit dans sa partie centrale, s'élargit brusquement vers son extrémité apicale, ce qui est dû à la base très large des gonopodes (figs. 21 et 24).



Fig. 10: A. congener, larve, vue d'ensemble, dorsale.



Fig. 11: A. congener, larve, extrémité de l'abdomen, vue apico-dorsale.



Fig. 12: *A. congener*, larve, bord postérieur des tergites.



Fig. 13: *A. congener,* larve, les quatre dernières branchies trachéennes.



Fig. 14: A. congener, larve, tête, vue ventrale.



Fig. 15: *A. congener*, larve, hypopharynx, face ventrale.



Fig. 17: *A. congener,* larve, mandibule.



500 μm

Fig. 18: *A. congener*, larve, mandibule gauche, face ventrale.



Les quelques représentations du pénis de *A. congener* (BLAIR, 1929; BENGTSSON, 1930; ELLIOTT and HUMPESCH, 1983; LANDA, 1969) ne montrent pas une structure uniforme. Le meilleur pouvoir de résolution du SEM permet de clarifier les structures compliquées (figs. 28 à 32). Les dessins représentent une synthèse de nombreuses observations des objets dans l'éthanol, à l'aide d'une loupe binoculaire (figs. 24 et 27). De forme générale large à sa base et à son apex, le pénis de *A. congener* est resserré dans sa partie médiane. Sa face ventrale présente deux grands éperons divergents (figs. 27a et 28). Les ouvertures éjaculatrices sont dirigées apicalement (fig. 30). Chaque lobe est entouré d'un sclérite sillonné à sa base sur la face ventrale (figs. 28 et 32). Ce sclérite forme, autour de l'ouverture éjaculatrice, un petit repli apical et un grand repli latéro-dorsal, terminé par une pointe bifide (figs. 29 et 31). Les titillateurs, situés entre les deux lobes du pénis, sont dirigés apico-ventralement (figs. 27, 28 et 32).

Les structures sclérotinisées, comme le pénis, sont assez stables pour ne pas nécessiter une fixation à OsO₄. Cette stabilité est si grande que la structure est conservée même par un simple séchage à l'air, sans passer par le séchage au point critique.





Fig. 24: *A. congener,* imago mâle, derniers segments abdominaux, vue ventrale.



Fig. 25: *A. congener*, imago mâle, genitalia, vue ventrale.



Fig. 26: *A. congener*, imago mâle, extrémité du forceps droit, face ventrale.



Fig. 27: *A. congener*, imago mâle, pénis. a : face ventrale, b : face dorsale.



Fig. 28: *A. congener,* imago mâle, pénis, face ventrale.



Fig. 29: *A. congener*, imago mâle, pénis, face dorsale.



Fig. 30: *A. congener*, imago mâle, pénis, vue apicale.



Fig. 31: *A. congener,* imago mâle, pénis, vue latérale.



Fig. 32: *A. congener*, imago mâle, lobe gauche du pénis, vue apico-ventrale.





Fig. 34: *A. congener,* imago femelle, plaque subgénitale, vue apico-ventrale.

Fig. 33: A. congener, imago femelle, derniers segments abdominaux, vue ventrale.

3.2.3. Imago, femelle

Contrairement à celui du mâle, l'abdomen de la femelle s'amincit jusqu'à son extrémité apicale (figs. 33 et 34).

4. Ecologie

Les auteurs mentionnent la larve de *A. congener* dans les eaux calmes (BENGTSSON, 1909; BALTHASAR, 1937). C'est en effet dans les anses tranquilles des rivières (fig. 35) que nous avons récolté les larves et les nymphes de cette espèce. Mais il faut ajouter qu'un substrat végétal, par exemple *Carex acuta* L. bordant les cours d'eau, leur est indispensable. Les larves montrent une préférence pour la zone des racines des plantes, et même pour le dessous de la motte des végétaux lorsque ces derniers sont flottants. Bien que les plantes de *Carex* s'étendaient dans la zone lentique, les larves de *A. congener* se trouvaient concentrées très localement. Dans les localités prospectées, les paramètres physico-chimiques de l'eau étaient les suivants : température 14 à 18°C, conductibilité électrolytique 35 à 60 μ S, pH 5,5 à 6,4.



Fig. 35: Biotope de *A. congener*: Beivjavaejjokka à Aidejavrre, avec la zone littorale à *Carex* sur la rive droite.

Selon BALTHASAR (1937), l'appareil buccal spécialisé de *A. congener* (fig. 14) remplit trois fonctions. Les longs poils des palpes maxillaires (figs. 50 et 51) permettent à la larve de se déplacer en arrière et créent des tourbillons qui amènent des particules nutritives vers l'appareil buccal. La troisième fonction est remplie par les vibrations des palpes qui renouvellent l'eau dans la région de la tête. Les pièces buccales, peu sclérotinisées et très riches en trachées, contribuent à une respiration auxilliaire.

En ce qui concerne la nutrition de la larve de *A. congener*, FROEHLICH (1964) évoque, en plus des détritus, une nourriture d'origine végétale (algues, hyphes) et animale (rhizopodes, rotifères). BALTHASAR (1937) a pu constater un comportement de prédateur chez quelques larves. Quant à nous, nous n'avons remarqué aucun signe de prédation au cours de nos élevages.

A Vindeln (S), nous n'avons trouvé que quelques larves attardées. La grande partie de la population avait déjà éclos avant le 20 juillet. A Oulankajokki (SF), le 27.7.87 correspondait à la fin de la période d'éclosion. Nous avons trouvé un grand nombre d'exuvies flottant sur l'eau. Par contre à Aidejavrre (N), situé encore plus septentrionalement et à une altitude légèrement plus élevée que les deux localités précédentes, nous avons pu récolter de nombreuses larves, ainsi que quelques imagines en vol, le 24.7.87, entre 14 et 15 heures. A partir de ce moment, et jusqu'à la soirée, plus aucun adulte de *A. congener* n'a été remarqué. En ce qui concerne les dates, il faut préciser que les conditions météorologiques particulières de l'année 1987 ont retardé le développement de la faune et de la flore en Scandinavie (communication personnelle de Dr. J. Brittain, Oslo).

En élevage, les nymphes ont passé au stade de subimago entre le 24 et le 31 juillet, de préférence en fin d'après-midi. Les subimagines ont mis en général trois jours pour éclore en imagines, et cela plutôt le matin.

5. Statut systématique

LANDA et SOLDAN (1985) retracent l'historique des appartenances de A. congener aux différentes familles et sous-familles d'Ephemeroptera:

- Heptageniidae, Arthropleinae: DEMOULIN, 1956, 1958; EDMUNDS, 1962, 1972; EDMUNDS et al., 1963, 1976.
- Heptageniidae, Heptageniinae: EDMUNDS & TRAVER, 1954 (partim); BURKS, 1953 (partim); BERNER, 1950 (partim).
- Arthropleidae, Arthropleinae: BALTHASAR, 1937; LANDA, 1967, 1969, 1973.

Chez de nombreux individus, d'une part de *A. congener*, d'autre part de différents représentants de chaque groupe d'Heptageniidae, nous avons comparé plusieurs structures larvaires et imaginales. A l'intérieur d'un même groupe chez les Heptageniidae, les pièces buccales choisies (labium et premiers maxilles) sont toujours très semblables (JENSEN, 1972). Les branchies trachéennes de la larve et les gonopodes de l'imago (mâle) présentent le même aspect chez tous les Heptageniidae. La comparaison des caractères morphologiques décrits ci-dessous nous permet de classer *A. congener* dans une famille distincte des Heptageniidae: les Arthropleidae.

Heptageniidae

Larves

Premier segment du palpe labial large, avec une excroissance sur son bord antérieur, permettant l'articulation avec le mentum (figs. 36, 37, 38 et 42).

Glosses et paraglosses trapues, paraglosses plus larges que longues (figs. 36, 37, 38, 41 et 42).

Second segment des palpes des premiers maxilles bordé d'au maximum une rangée de poils, sur sa face externe (figs. 44, 45, 46, 47 et 49).

Branchies trachéennes lamellaires accompagnées d'une touffe de filaments.

Imago, mâle et femelle

Nervure MA de l'aile postérieure en principe fourchue; si ce n'est pas le cas, nervure RS libre à sa base.

Imago, mâle

Gonopode formé de 4 segments dont un segment basal court et mobile, un segment long et deux petits segments terminaux.

Arthropleidae

Larves

Premier segment du palpe labial étroit et allongé, sans excroissance (figs. 39 et 43).

Glosses et paraglosses étroites et allongées, paraglosses plus longues que larges (figs. 39 et 43).

Second segment des palpes des premiers maxilles très allongé, bordé de très longs poils disposés en deux rangées, sur ses faces externe et interne (figs. 50 et 51).

Branchies trachéennes lamellaires simples (fig. 13).

Imago, mâle et femelle

Nervure MA de l'aile postérieure simple; la nervure RS présente une fourche régulière (fig. 22b).

Imago, mâle

Gonopode formé de 4 segments dont un segment basal long et trois petits segments terminaux (figs. 24, 25 et 26).

La comparaison morphologique des Heptageniidae et de *A. congener* permet donc de rétablir le statut de famille aux Arthropleidae. Nos études biochimiques en cours (électrophorèses des isoenzymes) révèleront le degré de parenté entre ces deux familles.



Fig. 36: *Ecdyonurus sp.,* larve, labium, selon JENSEN (1972).

Fig. 37: Heptagenia sp., larve, labium, selon JENSEN (1972).

Fig. 38: *Rhithrogena sp.,* larve, labium, selon JENSEN (1972).

Fig. 39: A. congener, larve, labium.

a: face dorsale, b: face ventrale.



Fig. 40: Ecdyonurus siveci JACOB & BRAASCH, 1984, larve, palpe labial.



Fig. 41: *E. siveci*, larve, glosses et paraglosses, face dorsale.





Fig. 43: *A. congener,* larve, labium, face ventrale.

Fig. 42: *Rhithrogena germanica* EATON, 1885, larve, labium, face dorsale.



Fig. 44: Ecdyonurus sp., larve, premier maxille, selon JENSEN (1972).



Fig. 45: Heptagenia sp., larve, premier maxille, selon JENSEN (1972).



Fig. 46: *Rhithrogena sp.*, larve, premier maxille, selon JENSEN (1972).



Fig. 47: *Ecdyonurus siveci,* larve, premier maxille.



Fig. 48: *Rhithrogena germanica,* larve, galea et lacinia du premier maxille.







Fig. 50: A. congener, larve, premier maxille, face ventrale.



Fig. 51: *A. congener,* larve, premier maxille.



Fig. 52: *A. congener,* larve, galea et lacinia du premier maxille.

Genres et espèces appartenant aux Arthropleidae (selon LANDA & SOLDAN, 1985, et EDMUNDS et al., 1976):

+*Electrogenia*, DEMOULIN, 1956 (Eocène, Baltic amber),

Arthroplea, BENGTSSON, 1908

A. congener BENGTSSON, 1908

A. bipunctata McDunnough, 1924.

6. Remerciements

Ce travail fait partie d'un projet soutenu par le Fonds National Suisse pour la Recherche Scientifique (N° 3.506–0.86). Nous tenons à remercier Prof. Dr. G. Lampel pour la lecture critique du manuscript. Le Département de Microscopie électronique de l'Institut de Biologie cellulaire de l'ETH à Zurich, sous la direction de Dr. M. Müller, a gracieusement mis à notre disposition son infrastructure et ses compétences pour nos investigations au SEM. Dr. O. Söderström à Umeå (Suède) nous a indiqué une localité intéressante. M. Gachoud et M^{me} Janke ont apporté leur aide technique. Nous exprimons notre reconnaissance à chacune de ces personnes.

7. Résumé – Zusammenfassung – Summary

Résumé

La description morphologique de *A. congener* est complétée pour tous les stades de développement. Grâce à la microscopie électronique à balayage, des connaissances ont pu être précisées, en ce qui concerne les organes génitaux des imagines, les pièces buccales et les pattes des larves, ainsi que le chorion des œufs. Chez ce dernier, le maintien de l'état initial est obtenu par fixation à l'oxyde d'osmium.

Les larves de *A. congener* se tiennent très localement dans la végétation à *Carex* bordant les zones calmes des rivières. L'éclosion des stades ailés a lieu au cours du mois de juillet. Les subimagines ont une durée de vie de trois jours.

La comparaison du labium, des premiers maxilles, des branchies trachéennes, des ailes postérieures et des gonopodes permet la distinction entre la famille des Heptageniidae et celle des Arthropleidae.

Zusammenfassung

Die morphologische Beschreibung von *A. congener* wird für alle Stadien vervollständigt. Durch Anwendung der Rasterelektronmikroskopie konnten die Kenntnisse über die Genitalorgane der Imagines, die Mundwerkzeuge und Beine der Larven sowie das Chorion der Eier stark erweitert und verbessert werden. Die Chorionstrukturen bleiben nur bei einer Fixierung mit OsO₄ erhalten. Die Larven von A. congener halten sich sehr lokal in Gruppen an von Carex gesäumten, stillen Uferabschnitten der Flüsse auf. Die geflügelten Stadien treten im Monat Juli auf. Die Subimagines haben eine Lebensdauer von drei Tagen.

Der Vergleich von Labium, 1. Maxillen, Tracheenkiemen, Hinterflügeln und Kopulationsklammern erlaubt, die Familie der Arthropleidae von derjenigen der Heptageniidae zu unterscheiden.

Summary

The morphological description of *A. congener* is completed for every stage of development. The use of the scanning electron microscopy allowed to precise or confirm the knowledges concerning the genitalia of the adults, the mouthparts and the legs of the larvae, as well as the egg surface. The structure of the chorion of the egg is maintened only by a fixation of the native egg with OsO_4 .

The larvae of *A. congener* live in the *Carex* belts of the rivers, and they are locally abundant in quiet places. The larvae emerge to the subimaginal stage in July. The emergence to the imaginal stage takes place three days later.

The family of the Heptageniidae and that of the Arthropleidae can be separated by the comparison of the labium, the first maxillae, the gills, the hind wings and the forceps.

8. Bibliographie

ARO, J.E.: Piirteitä päivänkorennoisten (Ephemeridae) elämäntavoista ja kehitykestä. Ylipainos Viipurin suomal. realilyseon suosikertomuksesta. Viipuri 1910.

- - : Suomen päivänkorennoiset. Otavan hyönteiskirjasia 3 (1928).

- BALTHASAR, V.: Arthropleidae, eine neue Familie der Ephemeropteren mit Beschreibung einer neuen Art der Gattung Arthroplea BENGTSSON. Zool. Anz. 120, 204– 230 (1937).
- BENGTSSON, S.: Berättelse öfver en resa i entomologiskt syfte till mellersta Sverige sommaren 1907. Vetenskapsakademiens Årsbok 6, 237–246 (1908).
- - : Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Ephemeriden. Lunds Universitets Årsskrift 5, 2–19 (1909).
- : Undersökningar öfver äggen hos ephemeriderna. Entomol. Tidskr. 34, 271–320 (1913).
- : Kritische Bemerkungen über einige nordische Ephemeropteren, nebst Beschreibung neuer Larven. Lunds Universitets Årsskrift 26, 1–27 (1930).

BERNER, L.: The mayflies of Florida. Univ. Fla. Studies, Biol. Sci. Ser. 4(4) (1950).

- BLAIR, K.B.: Two new British mayflies (Ephemeroptera). Entomologist's Monthly Magazine 65, 253-257 (1929).
- BURKS, B.D.: The mayflies or Ephemeroptera of Illinois. Bull. Illinois Nat. Hist. Surv. 26, 1–216 (1953).

DEMOULIN, G.: Les Baetiscidae dans la classification des ephéméroptères. Bull. Ann. Soc. R. entomol. Belg. 92, 1–4 (1956).

- : Nouveau schéma de la classification des archodonates et des éphéméroptères.
 Bull. Sci. nat. Belg. 34, 1–19 (1958).
- EDMUNDS, G.F.: The principles applied in determining the hierarchic level of the higher categories of Ephemeroptera. Syst. Zool. 11, 22-31 (1962).
- : Biogeographie and evolution of Ephemeroptera. Ann. Rev. Entomol. 17, 21–42 (1972).
- , ALLEN, R.K., and PETERS, W.L.: An annoted key to the nymphs of the families and subfamilies of mayflies (Ephemeroptera). Univ. Utah Biol. Ser. 13, 1-55 (1963).
- -, JENSEN, S.L., and BERNER, L.: The mayflies of North and Central America. University of Minnesota Press: Minneapolis 1976.
- , and TRAVER, J.R.: An outline of a reclassification of the Ephemeroptera. Proc. entomol. Soc. Washington 56, 236–240 (1954).
- ELLIOTT, J.M., and HUMPESCH, U.H.: A key of the adults of the British Ephemeroptera with notes on their ecology. Freshwater Biological Association, Sci. publ. 47 (1983).
- FROEHLICH, C.G.: The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea* BENGTSSON (Ephemeroptera). Opusc. Entomol. Lund 24, 187–208 (1964).
- HEINZE, K.: Polyvinyl-Lactophenol-Gemisch als Einbettungsmittel für Blattläuse. Naturwissenschaften 39, 285–286 (1952).
- JENSEN, S.L.: A generic revision of the Heptageniidae of the world (Ephemeroptera). Ph. D. thesis Univ. of Utah (USA) 1972.
- LANDA, V.: Srovnávací anatomie, klasifikace a fylogenese jepic (Ephemeroptera). DSc thesis Praha 1967.
- : Fauna ČSSR. Svazek 18: Jepice-Ephemeroptera. Českoslov. Akad. Ved: Praha 1969.
- : A contribution to the evolution of the order Ephemeroptera based on comparative anatomy. Proc. lst Int. Confer. Ephemeroptera, Tallahassee, 115–119 (1973).
- , and SOLDAN, T.: Phylogeny and higher classification of the order Ephemeroptera: a discussion from the comparative anatomical point of view. Studie ČSAV 4 (1985).
- McDUNNOUGH, J.: New Ephemeridae from New England. Occasion. papers Boston Soc. nat. hist. 5, 76 (1924).