

Paläontologische Zeitschrift	71 (1/2)	71-77	2 Abb.	Stuttgart, Mai 1997
------------------------------	----------	-------	--------	---------------------

La plus ancienne sauterelle Tettigoniidae, Orthoptera (Trias, NE France): mimétisme ou exaptation?

Die älteste Tettigoniidae, Orthoptera (Trias, NO-Frankreich): Mimikry oder Exaptation?

FRANCINE PAPIER, Strasbourg, ANDRÉ NEL, Paris, LÉA GRAUVOGEL-STAMM
& JEAN-CLAUDE GALL, Strasbourg

Avec 2 figures

Kurzfassung: *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. aus dem Oberen Buntsandstein (Votziensandstein) der Vogesen (Frankreich) dürfte zu den Tettigoniidae gehören. Dieser Fund beweist, daß diese Familie auf das Mesozoikum (untere/mittlere Trias: unteres Anis) zurückgeht und nicht, wie bis jetzt angenommen, auf das Känozoikum.

Das Vorderflügel-Geäder zeigt viele Ähnlichkeiten mit dem der Tettigoniidae und besonders mit dem der Pseudophyllinae, die heute nur in den Tropen vorkommen. Es suggeriert die Nachahmung von Angiospermen-Blättern. Da aber diese Pflanzen im Votziensandstein fehlen, müssen andere Hypothesen in Betracht gezogen werden. Die scheinbare Blattanpassung könnte auch als Exaptation interpretiert werden.

Résumé: *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges (France), est représenté par des ailes qui ont pu être classées dans les Tettigoniidae. Cette découverte montre que l'ancienneté de cette famille remonte au début du Mésozoïque (Trias inférieur/moyen: Anisien inférieur) et non au Cénozoïque, comme cela était admis jusqu'à présent.

Le schéma nervuraire de ces ailes antérieures présente en effet beaucoup d'analogies avec celui des Tettigoniidae actuels et en particulier des Pseudophyllinae qui n'existent aujourd'hui que dans les zones intertropicales. Ce schéma nervuraire suggère un mimétisme foliaire en relation avec les angiospermes. Mais l'absence de ce type de plantes dans le Grès à Voltzia nous conduit à envisager d'autres hypothèses. Ce mimétisme apparent pourrait également résulter d'une exaptation.

Introduction

La faune paléontologique du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France) montre une grande diversité. En effet, de nombreux ordres sont représentés dont certains (Diptera, Blattodea, Odonata, Mecopteroidea) ont déjà fait l'objet de publications (KRZEMINSKI et al. 1994; PAPIER et al. 1994, 1996a, 1996b;

PAPIER & GRAUVOGEL-STAMM 1995; NEL et al. 1996; GRAUVOGEL & LAURENTIAUX 1952). La poursuite de l'étude de la collection GRAUVOGEL et GALL (5300 échantillons d'insectes) nous a permis de reconnaître un orthoptère Tettigoniidae qui ressemble à une Sauterelle-feuille. Celle-ci fait l'objet de la présente note.

Localisation stratigraphique et géographique

Les échantillons étudiés proviennent de la partie inférieure du Grès à Voltzia appelée Grès à meules qui représente le sommet du Buntsandstein supérieur. Bien que, du point de vue lithologique, cette formation appartienne au Buntsandstein ou Trias inférieur de faciès germanique, elle est d'âge Anisien inférieur dans les Vosges et correspond à la base du Trias moyen dans la stratigraphie alpine (DURAND & JURAIN 1969; GALL 1971).

Une seule localité (Gottenhouse, Bas-Rhin, France) a livré l'ensemble des échantillons de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp.

Etude systématique

Ordre Orthoptera OLIVIER 1789
Sous-ordre Ensifera CHOPARD 1920
Super-famille Tettigoniioidea ZEUNER 1935
Famille Tettigoniidae KRAUSS 1902
(sensu GOROCHOV 1995)

Triassophyllum n. gen.

Espèce-type: *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp.

Adresses des auteurs: FRANCINE PAPIER, Dr. LÉA GRAUVOGEL-STAMM et Prof. JEAN-CLAUDE GALL, Université Louis Pasteur, Institut de Géologie, 1, rue Blessig, F-67084 Strasbourg Cedex, Frankreich; Dr. ANDRÉ NEL, Muséum National d'Histoire Naturelle, Entomologie, 45, rue Buffon, F-75005 Paris, Frankreich

Derivatio nominis: *Triassophyllum*, par référence à l'âge triasique du genre et à l'aspect de feuille de l'aile (du grec *phullon*: feuille); *leopardii*, par référence à l'ornementation tachetée du léopard à laquelle fait penser celle de l'aile.

Holotype: n° 6597-6598 (Fig. 1A-C); empreinte et contre-empreinte d'une aile antérieure complète et bien conservée; collection GRAUVOGEL et GALL à Ringendorf (Bas-Rhin, France).

Paratype: n° 7881 (Fig. 2A).

Autres échantillons: n° 7882 (Fig. 2B-D); 7883; 7884; 9113; 9114 (Fig. 2E); 9115; 9116; 9117; 9118; 9119; 9120; 9121.

Locus typicus: Gottenhouse (Bas-Rhin, France).

Stratum typicum: Grès à meules = base du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur), d'âge Anisien (base du Trias moyen) dans les Vosges du Nord.

Diagnose: Aile antérieure assez large avec de nombreuses cellules polygonales contenant des macules sombres et multilobées; ScA, ScP et R jointives à la base de l'aile; branches de ScA et ScP subperpendiculaires à C et à Sc et R; R sans ramification en RA et RP; MA et MP+CuA jointives à la base de l'aile; MA (antérieure) aboutissant à l'apex de l'aile et MA (postérieure) se terminant sur le bord postérieur; CuP, AA et AP peu visibles, sans doute nervures peu développées; aucun organe de stridulation visible; présence de 2 ou 3 vésicules sur la surface de l'aile.

Les 14 échantillons identifiés sont représentés par des empreintes et/ou des contre-empreintes d'ailes antérieures isolées. Quelques unes sont complètes mais la plupart sont fragmentaires, avec des restes importants de matière organique.

Ils ont été photographiés en lumière polarisée réfléchie pour augmenter les contrastes, selon la technique préconisée par SCHAARSCHMIDT (1973).

La nomenclature de la nervation utilisée est celle de KUKALOVÁ-PECK (1991).

Description de l'holotype (Fig. 1A-C)

L'holotype est représenté par l'empreinte et la contre-empreinte d'une aile antérieure bien conservée. Sa forme est ovale et son apex arrondi. Le bord postérieur de l'aile est légèrement oblique à proximité de l'apex. Sa longueur atteint 19.2 mm et sa largeur 7.8 mm. L'ornementation originelle est préservée sous forme de nombreuses macules foncées de formes et dimensions variables, le plus souvent multilobées. La surface de l'aile présente un relief finement granuleux (Fig. 1B) qui est également bien visible sur un autre échantillon (Fig. 2C). Le fait que les 14 échantillons présentent la même ornementation suggère que les faces inférieures et supérieures de ces ailes étaient identiques, contrairement à celles de certains *Pseudophyllinae* actuels où les deux faces présentent des ornementations distinctes.

Nervure sous-costale (Sc): ScA, ScP et R sont jointives à leur base sur une assez grande longueur (5.5 mm). ScA se sépare de ScP + R à 2.5 mm de la base de l'aile et émet deux branches costales perpendiculaires à Sc et R et à la Costa. ScP émet aussi quatre à six branches costales perpendiculaires à Sc et R et à la Costa et se sépare

de R à 5.5 mm de la base de l'aile, soit un peu moins du tiers (28.7%) de la longueur totale de l'aile. Le champ sous-costal, entre la Sc et la Costa, a une forme triangulaire avec une base très large (3.75 mm) qui représente 48% de la largeur de l'aile. ScP aboutit sur le bord antérieur à 11.6 mm de la base, un peu au-delà du milieu de l'aile.

Nervure radiale (R): La nervure radiale parcourt l'aile dans sa moitié antérieure. Elle ne présente pas de division en RP et RA.

R émet sept ou huit branches costales qui sont plus ou moins perpendiculaires à R et à la Costa. Le champ entre R et la Costa est large de 2.5 mm et contient deux rangées de grandes cellules polygonales irrégulières. La branche principale de R atteint l'apex en zigzaguant faiblement.

R émet aussi six à huit branches postérieures qui rejoignent la MA mais n'atteignent jamais directement le bord postérieur de l'aile. Ces branches définissent avec MA une rangée de grandes cellules polygonales.

Nervure médiane (M): Dans la partie proximale de l'aile, la MA est bien séparée de R et Sc, alors qu'elle est très proche de MP + CuA, cheminant parallèlement à celle-ci sur une longueur de 3.1 mm. Ensuite MA et MP + CuA s'écartent assez brusquement et délimitent deux grandes zones (marquées 1 et 2 sur la Fig. 1C) traversées par cinq à six nervures transverses plus ou moins parallèles entre elles et presque perpendiculaires à MA et à MP + CuA. Cette série de nervures ne correspond pas à un appareil stridulatoire car elles ne sont pas spécialisées. MA n'est jamais fusionnée avec la radiale (écart maximal entre MA et R: 2.7 mm).

MA se divise en deux branches: la branche antérieure se dirige vers l'apex en zigzaguant faiblement et en émettant quatre à cinq branches se dirigeant vers la marge postérieure; la branche postérieure oblique directement vers le bord postérieur de l'aile, qu'elle rejoint à proximité de la fin de MP + CuA. Le champ entre la branche antérieure de MA et le bord postérieur de l'aile contient deux rangées de grandes cellules polygonales.

MP + CuA atteint le bord postérieur de l'aile peu après le milieu de l'aile. Elle émet six à huit branches postérieures courtes qui vont vers le bord de l'aile. Le champ entre MP + CuA et le bord postérieur est relativement étroit (0.3 mm de large) et ne contient qu'une seule rangée de cellules.

Nervures cubitales et anales: La nervure CuA est fusionnée avec MP. Les nervures CuP, AA et AP ne sont pas identifiables sur les ailes fossiles même sur les échantillons 6598 et 7881 où le champ cubito-anal est bien conservé. Ces nervures ne devaient pas être très marquées, ni bien individualisées dans la réticulation du champ anal. Le champ cubito-anal est étroit ne mesurant que 1 mm de large.

Il n'existe pas d'organe de stridulation discernable dans le champ anal des spécimens où ce dernier est conservé. Ces échantillons correspondaient peut-être à des femelles,

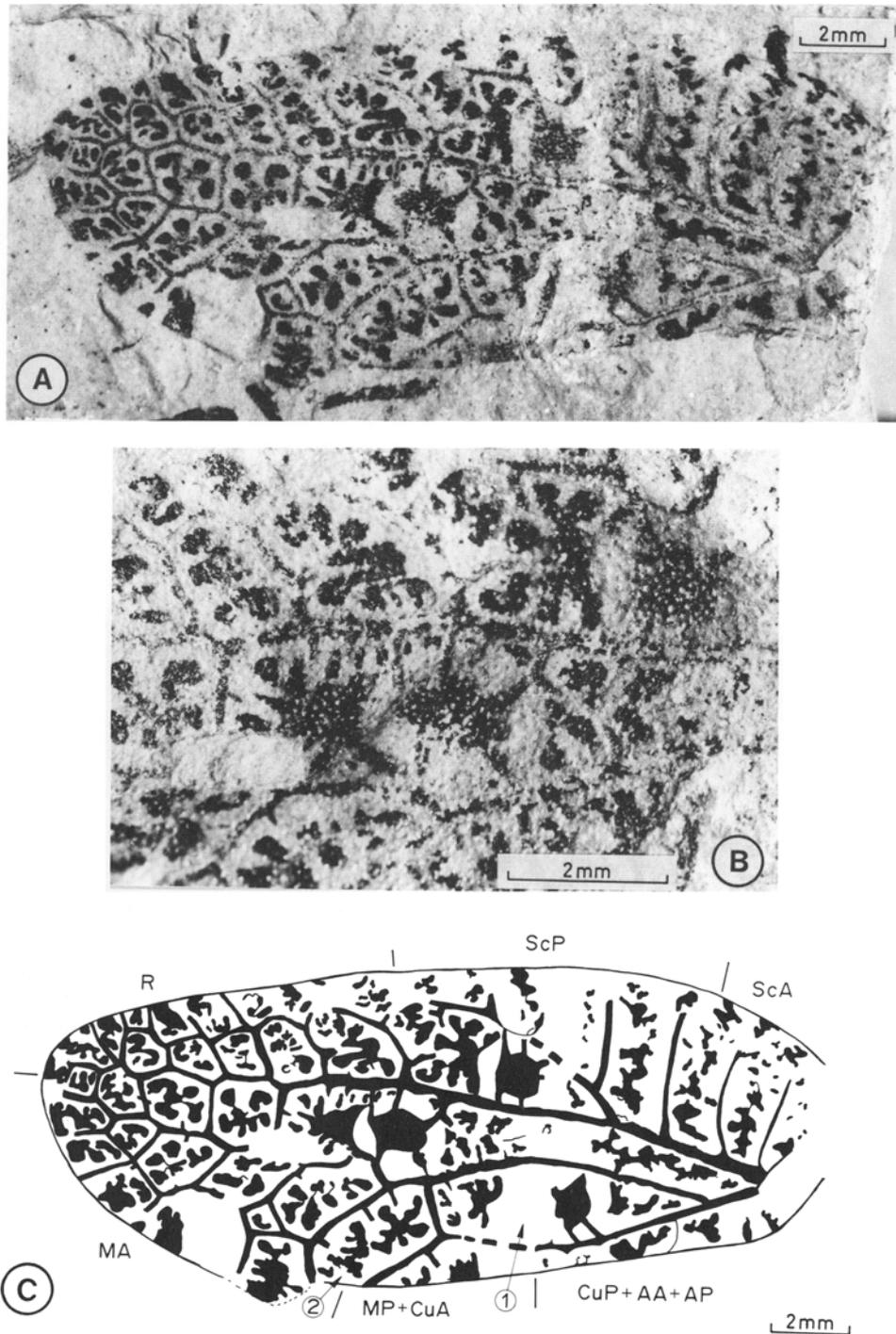


Fig. 1. *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. (Tettigoniidae), Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur), Gottenhouse (Bas-Rhin, France). – **A:** Aile antérieure en lumière polarisée réfléchie. Holotype (éch. 6597-6598). **B:** Aggrandissement de la partie centrale de l'holotype montrant deux vésicules subcirculaires, le relief granuleux et les mailles de la nervation réticulée. **C:** Schéma de la nervation de l'holotype.

Abb. 1. *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. (Tettigoniidae), Voltziensandstein (Oberer Buntsandstein), Gottenhouse (Bas-Rhin, France). – **A:** Vorderflügel in polarisiertem Licht. Holotypus (Nr. 6597-6598). **B:** Die Vergrößerung der Flügelmitte zeigt zwei nahezu runde Blasen, die Körnung im Relief und die netzförmigen Maschen des Flügelgäders. **C:** Flügelgäder des Holotypus.

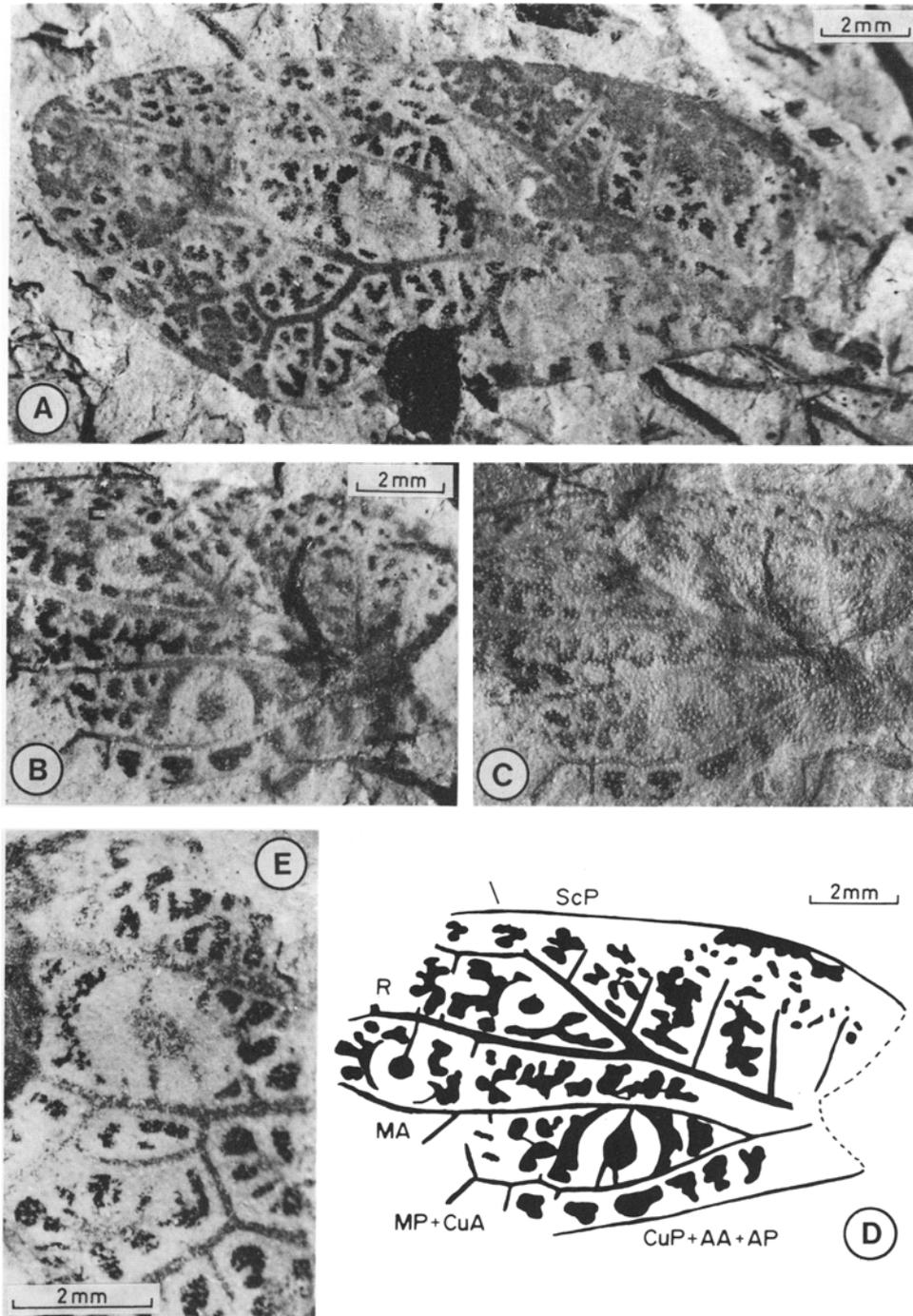


Fig. 2. *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. (Tettigoniidae), Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur), Gottenhouse (Bas-Rhin, France). – **A:** Aile antérieure en lumière polarisée réfléchie. Paratype (éch. 7881). **B, C:** Portion d'aile (éch. 7882) en lumière polarisée (**B**) mettant en évidence l'ornementation tachetée et deux „vésicules“ subcirculaires et en lumière normale (**C**) montrant le relief granuleux de la surface alaire. **D:** Schéma de la nervation de l'échantillon 7882, montrant l'emplacement des vésicules. **E:** Vésicule subcirculaire agrandie (éch. 9114).

Abb. 2. *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. (Tettigoniidae), Voltziensandstein (Oberer Buntsandstein), Gottenhouse (Bas-Rhin, France). – **A:** Vorderflügel in polarisiertem Licht. Paratypus (Nr. 7881). **B, C:** Flügelteil (Nr. 7882) in polarisiertem Licht (**B**) mit gut sichtbarer gefleckter Verzierung und zwei nahezu runde Blasen. Im Normallicht (**C**) zeigt das Relief eine Körnung auf der Flügel-Oberfläche. **D:** Flügelgeäder (Nr. 7882) mit Lage der Blasen. **E:** Vergrößerung einer nahezu runden Blase (Nr. 9114).

mais il est possible aussi que les mâles en étaient dépourvus ou qu'ils stridulaient différemment.

Cellules polygonales et vésicules: Les grandes cellules polygonales sont généralement subdivisées en trois à quatre cellules plus petites, délimitées elles-mêmes par des nervures secondaires moins épaisses, et toujours incomplètes (conservation ?). Les grandes cellules contiennent toutes des taches noires de formes très variables mais dont l'aspect général est identique chez tous les spécimens. Ces structures ne sont donc pas des artefacts de fossilisation mais correspondent à l'ornementation originelle de l'aile.

Au centre de trois grandes cellules situées, l'une entre MA et R dans la partie centrale de l'aile et les deux autres dans les champs entre MA et MP + CuA et entre ScP et R, certaines des petites nervures secondaires convergent pour former une tache sombre moins lobée, au centre d'un espace subcirculaire dépourvu de pigmentation (Fig. 1B). Ces structures particulières, qui sont également bien visibles sur les autres échantillons (Fig. 2A-E), rappellent les vésicules alaires des Berothidae (Neuroptera) et plus précisément celles du genre *Mucroberotha* TJEDER 1959 (TJEDER 1968). Il existe aussi, peut-être, une analogie avec certaines des taches observées par VIGNON (1930) sur les ailes des sauterelles-feuilles et avec les structures interprétées comme des „leaf-mining“ sur les ailes des Tettigoniidae, notamment dans les sous-familles des Pseudophyllinae et Phaneropterinae (RAGGE 1981).

Discussion

Position systématique de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp.

Bien que ces ailes aient une nervation assez variable dans les détails (nombre de ramifications des nervures principales, forme des taches et des grandes cellules polygonales), leur organisation générale reste identique et leur ornementation est comparable. Aussi, en l'absence d'argument contraire, nous estimons qu'elles correspondent toutes à une seule espèce, *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp.

La nervation permet d'attribuer ces ailes à la superfamille des Tettigonioidae telle qu'elle a été définie par RAGGE (1955). Cette superfamille constitue un groupe polymorphe et il n'existe pas de diagnose de la nervation commune aux différentes familles. Toutefois il y a quelques caractères communs que l'on retrouve également chez *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp.:

- La fusion entre la MP et la CuA est le caractère le plus marquant dans cette superfamille.
- ScA, appelée costa (C) par RAGGE (1955), est très courte et n'atteint que le quart proximal de l'aile.
- ScP, appelée Sc par RAGGE (1955), est bien développée.

D'après GOROCHOV (1995) la superfamille des Tettigonioidae comporte deux familles: les Tettigoniidae et les Haglotettigoniidae. C'est avec les Tettigoniidae que *Trias-*

sophyllum leopardii n. gen. n. sp. présente le plus d'analogies. La nervation et l'organisation des cellules chez les Haglotettigoniidae sont très différentes de celles de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp.

Triassophyllum leopardii n. gen. n. sp. présente en effet une remarquable similitude de nervation avec les Tettigoniidae actuels, ceux en particulier dont l'aile antérieure ressemble à des feuilles d'Angiospermes:

- les nervures R et MA zigzaguent dans leur moitié distale;
- RP n'est pas distinguable des simples nervures transverses entre R et MA;
- les champs entre ScA, ScP et la Costa sont très élargis; les nervures ScA et ScP sont nettement coudées distalement et rejoignent la Costa perpendiculairement;
- les branches costales de R sont perpendiculaires à R et à la Costa;
- le champ de MA couvre la majeure partie de l'aile;
- les nervures principales et secondaires forment un réseau de grandes cellules très nettement polygonales; celles-ci sont subdivisées en cellules plus petites et plus irrégulières par des nervures secondaires moins épaisses se terminant librement.

Il faut noter toutefois que la forme des ailes fossiles, dont l'apex est arrondi, diffère de celle des sauterelles-feuilles actuelles dont l'apex est le plus souvent acuminé et mime davantage la forme d'une feuille.

Actuellement, ce type de nervation se rencontre chez les Tettigoniidae (sensu GOROCHOV 1995) et plus précisément dans les sous-familles des Pseudophyllinae et des Phaneropterinae (RAGGE 1955, 1981; GOROCHOV 1988), quelquefois considérées comme des familles à part entière (CHOPARD 1954). Cependant il est difficile de rapprocher *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. de l'une ou de l'autre de ces sous-familles, sur la seule base de la nervation alaire. Le fait que la ScA diverge de R dans la moitié proximale de l'aile semble néanmoins être un caractère spécialisé (pour les Tettigoniidae), commun à *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. et à certains Pseudophyllinae actuels, comme *Typophyllum* SERVILLE 1839 ou *Mimetica* PICTET 1888 (BEIER 1962). L'hypothèse qui minimise le nombre d'homoplasies consisterait à rapprocher *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. des Pseudophyllinae. Cette sous-famille n'existe actuellement que dans les zones intertropicales (BEIER 1962).

Si la systématique actuelle des Tettigoniidae reflète bien la phylogénie de cette famille et si les Pseudophyllinae et les Phaneropterinae sont bien monophylétiques (ce qui reste encore à démontrer), les caractères spécialisés que *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. partage avec ces deux sous-familles actuelles pourraient résulter de convergences évolutives remarquables. Dans ces conditions, la position de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. deviendrait très incertaine.

En l'absence de caractères autres que la nervation de l'aile antérieure, il est impossible de trancher entre les deux hypothèses suivantes, celles d'une homologie vraie ou celle d'une convergence évolutive.

Dans la mesure, par ailleurs, où il n'y a pas d'arguments qui permettent d'attribuer *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. à une autre famille de Tettigoniioidea (sensu GORCHOV 1995), la solution minimale consiste à classer cette aile triasique dans les Tettigoniidae.

L'ancienneté des Tettigoniidae et la question du mimétisme

Les plus anciens Tettigoniidae fossiles connus étaient datés du Cénozoïque, et plus précisément du Paléocène - Eocène (CARPENTER 1992). Un Tettigoniidae Pseudophyllinae ou Phaneropterinae vient d'être découvert dans l'Oligocène moyen du Bassin de Marseille, France (NEL, étude en cours). La découverte, à présent, d'un Tettigoniidae dans le Grès à Voltzia des Vosges montre que l'existence de cette famille est en fait beaucoup plus ancienne et remonte au moins au Trias inférieur/moyen.

SHAROV (1968) indique que la nervation alaire des Pseudophyllinae est très spécialisée et qu'elle est „connected with the imitation of the leaves of broadleaved trees which appeared quite recently“. RAGGE (1955) note par ailleurs, que la forme des ailes antérieures des Tettigoniidae est très variable et que cette variabilité est le résultat du mimétisme. La découverte de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. pose donc le problème d'un mimétisme éventuel avec le milieu.

La nervation de ces ailes présente en effet des similitudes avec celle des feuilles d'angiosperme, suggérant un mimétisme foliaire. La nervure radiale qui est presque rectiligne et occupe une position centrale fait penser à une nervure principale de feuille. Les ramifications de Sc qui sont subperpendiculaires à la Costa et à R miment des nervures secondaires. Les grandes cellules délimitées par des grosses nervures ressemblent par ailleurs aux mailles de la nervation réticulée des feuilles d'angiospermes dicotylédones (STEWART & ROTHWELL 1993). Cependant les gisements du Grès à Voltzia n'ont jamais livré de restes végétaux attribuables à ce groupe de plantes (GRAUVOGEL-STAMM 1978). De même la microflore provenant de ces gisements ne comprend aucune forme pollinique susceptible d'être attribuée aux angiospermes (ADLOFF & DOUBINGER 1969). Bien que certains paléobotanistes aient suggéré la possibilité de leur présence déjà au début du Mésozoïque, celle-ci est loin d'être démontrée et il est généralement admis que les angiospermes sont apparus au début du Crétacé (TAYLOR & TAYLOR 1993; STEWART & ROTHWELL 1993; CRANE 1993; DOYLE & DONOGHUE 1993; PALMER 1994).

La découverte dans le Trias supérieur des Etats-Unis (FRASER et al. 1996) d'un fragment de feuille, *Pannaulika triassica*, dont la nervation ressemble à celle d'une angiosperme dicotylédone (CORNET 1993) est cependant à signaler car sa ressemblance avec *Triassophyllum leopardii* est étonnante. Les frondes des fougères Dipteridaceae du Trias supérieur ont également une nervation réticulée ressemblant à celle des angiospermes avec lesquelles elles ont parfois été confondues. Dans le Grès à

Voltzia cependant aucun reste de Dipteridaceae n'a été trouvé et seule une fougère, encore inédite, présente une réticulation de la nervation mais celle-ci est dépourvue de grandes mailles comme c'est le cas chez les angiospermes. Toutes ces observations semblent démontrer que le mimétisme de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp., si mimétisme il y avait, n'était pas de type foliaire. Il est possible aussi que des ailes à structures complexes comparables à des feuilles se soient développées chez les Tettigoniidae avant qu'apparaissent les végétaux susceptibles d'être imités. Dans ce cas, semble-t-il, on ne peut plus parler de mimétisme puisque l'un de ses principes suppose la co-existence du modèle et de l'insecte mimétique (RETTENMEYER 1970). *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. suggère par conséquent que la nervation très particulière des Pseudophyllinae modernes, qui paraît être à priori une adaptation sélective liée au mimétisme avec des feuilles, a pu en fait résulter d'une exaptation (sensu GOULD & VRBA 1982), c'est à dire d'un caractère qui à l'origine était lié à une fonction (encore inconnue) différente, et qui a eu par la suite une fonction nouvelle, le mimétisme avec les feuilles d'angiospermes.

La pigmentation très particulière des ailes de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp., faite de taches sombres multilobées et plus ou moins fragmentées, qui est, de prime abord, beaucoup plus frappante que la nervation, permet aussi de se demander s'il n'y a pas eu un mimétisme pigmentaire. Bien que les feuilles de certaines plantes présentent parfois un agencement de taches caractéristiques, il ne semble pas que l'une des plantes du Grès à Voltzia ait montré cette particularité. Il est possible cependant que la portion externe de l'écorce (rhytidome) des troncs de certains conifères, comme *Voltzia*, qui étaient les végétaux les plus répandus à cette époque, ait eu une pigmentation analogue à celle des ailes de *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp., mais ceci est difficile à vérifier puisque les écorces ne sont jamais conservées dans le Grès à Voltzia. Dans ce cas, *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. serait une espèce rhytidomorphe. Il est possible aussi que l'espèce triasique était active uniquement la nuit comme beaucoup de sauterelles cryptiques nocturnes actuelles et que, dans ce cas, le mimétisme n'était pas nécessaire (LEROY 1985).

Conclusions

L'étude des insectes du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur, Trias inférieur/moyen) des Vosges du Nord (France) nous a permis de décrire le plus ancien Tettigoniidae connu à ce jour: *Triassophyllum leopardii* n. gen. n. sp. Sa position systématique demeurera incertaine tant que ses similitudes de caractères avec les Pseudophyllinae ne pourront être attribuées à des homologies ou à des convergences. Cette découverte montre qu'au Trias inférieur/moyen il y avait déjà des insectes très modernes.

L'aspect très particulier de ces ailes suggère qu'elles étaient mimétiques. Leur nervation ressemble en effet à celle des feuilles d'angiosperme, mais comme ces

plantes n'existaient pas encore au Trias on ne peut parler de mimétisme foliaire. Le graphisme de ces ailes indique peut-être un mimétisme avec des écorces (rhytidomes) et dans ce cas *Triassophyllum leopardii* serait un Tettigoniidae rhytidomorphe. Il est possible aussi que ce caractère d'apparence mimétique soit le résultat d'une exaptation.

Références

- ADLOFF, M.C. & DOUBINGER, J. 1969. Etude palynologique dans le Grès à Voltzia (Trias inférieur). – Bulletin du Service de la Carte géologique d'Alsace-Lorraine **22** (2): 131-148, Strasbourg.
- BEIER, M. 1962. Orthoptera Tettigoniidae (Pseudophyllinae). – Das Tierreich **73**: 468pp., Berlin (Walter de Gruyter & Co.).
- CARPENTER, F.M. 1992. Superclass Hexapoda. – [In:] MOORE, R.C. [ed.], Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, vol. 3: 1-277, New York (Geological Society of America) and Lawrence/ Kansas (University of Kansas Press).
- CHOPARD, L. 1954. Orthoptères Ensifères. – Mémoires de l'Institut français d'Afrique Noire **40** (2): 25-97, Paris.
- CORNET, B. 1993. Dicot-like leaf and flowers from the late Triassic tropical Newark supergroup rift zone, U.S.A. – Modern Geology **19**: 81-99, New-York.
- CRANE, P.R. 1993. Time for the angiosperms. – Nature **366**: 631-632, London.
- DOYLE, J.A. & DONOGHUE, M.J. 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. – Paleobiology **19** (2): 141-167, Ithaca/New York.
- DURAND, M. & JURAIN, C. 1969. Eléments paléontologiques nouveaux du Trias des Vosges méridionales. – Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, (D) **269**: 1047-1049, Paris.
- FRASER, N.C.; GRIMALDI, D.A.; OLSEN, P.E. & AXSMITH, B. 1996. A Triassic Lagerstätte from eastern North America. – Nature **380**: 615-619, London.
- GALL, J.C. 1971. Faunes et paysages du Grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléocéologique sur le Buntsandstein supérieur. – Mémoires du Service de la Carte géologique d'Alsace-Lorraine **34**: 1-318, Strasbourg.
- GOROCHOV, A.V. 1988. Classification and phylogeny of the Tettigonioidae. – [In:] PONOMARENKO A.G. [ed.] Melovoj biotsenoticheskij krizis i evolutsiya nasekomykh. [Cretaceous biocenotic crisis and insect evolution]: 145-190, Moskva (Nauka) [en russe].
- 1995. System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera). – Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences **260**: 3-224 (part I), 3-211 (part II), Moskva [en russe].
- GOULD, S.G. & VRBA, E.S. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. – Paleobiology **8** (1): 4-15, Ithaca/New-York.
- GRAUVOGEL, L. & LAURENTIAUX, D. 1952. Un Protodonate du Trias des Vosges. – Annales de Paléontologie **38**: 121-129, Paris.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. 1978. La flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. – Sciences Géologiques **50**: 1-225, Strasbourg.
- KRZEMINSKI, W.; KRZEMINSKA, E. & PAPIER, F. 1994. *Grauvogelia arzvilleriana* sp.n. – the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France). – Acta Zoologica cracoviensia **37** (2): 95-99, Krakow.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1991. Fossil History and the evolution of Hexapod structures. – [In:] NAUMANN T. D. [ed.] The insects of Australia. A textbook for students and research workers. 1: 141-179, Melbourne (University Press) [2ème édition].
- LEROY, Y. 1985. Le camouflage chez les sauterelles Tettigonioidae. – Bulletin de la Société Entomologique de France **90**: 1051-1071, Paris.
- NEL, A.; PAPIER, F.; GRAUVOGEL-STAMM, L. & GALL, J.C. 1996. *Voltzialestes triasicus* gen.nov., sp.nov. le premier Odonata Protozygotera du Trias inférieur des Vosges (France). – Paleontologia Lombarda (N.S.) **5**: 25-36, Milano.
- PALMER, D. 1994. First flowers emerge from Triassic mud. – New scientist, 29 January **1994**: 13, London.
- PAPIER, F. & GRAUVOGEL-STAMM, L. 1995. Les Blattodea du Trias: Le genre *Voltziablatta* n. gen. du Buntsandstein supérieur des Vosges (France). – Palaeontographica, (A) **235** (4-6): 141-162, Stuttgart.
- PAPIER, F.; GRAUVOGEL-STAMM, L. & NEL, A. 1994. *Subioblatta undulata* n. sp., une nouvelle blatte (Subioblattidae SCHNEIDER) du Buntsandstein supérieur (Anisien) des Vosges (France). Morphologie, systématique et affinités. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte **1994**(5): 277-290, Stuttgart.
- PAPIER, F.; GRAUVOGEL-STAMM, L. & NEL, A. 1996a. Nouveaux Blattodea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges, France. – Paleontologia Lombarda (N.S.) **5**: 47-60, Milano.
- PAPIER, F.; NEL, A. & GRAUVOGEL-STAMM L. 1996b. Deux nouveaux insectes Mecopteroidea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges (France). – Paleontologia Lombarda (N.S.) **5**: 37-45, Milano.
- RAGGE, D.R. 1955. The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria with notes on dictyopteran wing-venation. – British Museum (Natural History), 159pp., London.
- 1981. A new leaf-resembling genus of bush-cricket from West Africa (Orthoptera: Tettigoniidae). – Journal of Natural History **15**: 327-330, London.
- RETTEMEYER, C.W. 1970. Insect mimicry. – Annual Review of Entomology **15**: 43-74, Palo Alto/California.
- SCHAARSCHMIDT, F. 1973. Pflanzenfossilien in ungewöhnlichem Licht. – Natur und Museum **103** (7): 247-253, Frankfurt/Main.
- SHAROV, A.G. 1968. Filogeniya ortopteroidnykh nasekomykh. – Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk S.S.S.R. **118**: 1-216, Moskva. [Traduit en 1971: Phylogeny of the Orthopteroidea. – Israel program for scientific translations, Jerusalem: 1-251].
- STEWART, W.N. & ROTHWELL, G.W. 1993. Paleobotany and the evolution of plants. – 521 pp., Cambridge (University Press) [2ème édition].
- TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.L. 1993. The Biology and Evolution of Fossil Plants – 982 pp., Englewood Cliffs/New Jersey (Prentice-Hall) [2ème édition].
- TJEDER, B. 1968. The genus *Mucroberotha* TJED. and its systematic position (Neuroptera). – Entomologisk Tidskrift **89** (1-2): 3-18, Stockholm.
- VIGNON, M.P. 1930. Recherches sur les Sauterelles-feuilles de l'Amérique tropicale. – Archives du Muséum national d'Histoire naturelle, **5** (6): 57-214, Paris.

Eingang des Manuskriptes am 27. Mai 1996;
Annahme durch die Schriftleitung am 15. Dezember 1996.