ÉTUDES SUR LES AILES DES HYMÉNOPTÈRES

VI. — HYPOTHÈSES RELATIVES AUX INTERACTIONS PRÉSUMÉES ENTRE L'ÉVOLUTION DE L'AILE, LA MORPHOLOGIE GÉNÉRALE ET LA BIOLOGIE DES ESPÈCES

Studien über den Hymenopterenflügel

VI. — *Hypothesen zu den angenommenen Wechselbeziehungen zwischen Flügelentwicklung, allgemeiner Morphologie und der Biologie der Arten*

Jean LOUIS

*Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie,
Centre national de la Recherche scientifique
Groupe des Laboratoires de Gif-sur-Yvette (91) (France)*

SUMMARY

STUDIES ON THE WINGS OF HYMENOPTERA

VI. — HYPOTHESIS CONNECTED WITH PRESUMED INTERACTIONS BETWEEN WING MORPHOLOGY, GENERAL MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF SPECIES

It is possible to regard the insect as an entity that operates with a built-in mechanical harmony so balanced as to respond more or less perfectly to the internal and external evolutionary restraints that control the original morphological integration of each species. We are already familiar with the extent to which the restrictions involved in the faculty of flight have modified the body of the bird, and in this work an attempt has been made through observation, comparison and reasoning to demonstrate the effect exercised by the function of flight not only upon the wings but also upon the general development of the insect body, and particularly of the melliferous types, in relation to the specific biology of each of the entities considered.

The hypotheses offered in this work place it in a fundamentally different category from earlier studies. Up to now, the facts adduced have been based upon demonstrations conducted with the utmost rigour. Although the present ideas are of a much more speculative nature, sometimes, indeed, entirely speculative, we have considered it useful to express those that have arisen out of the very nature of the observations that had already been made. We shall make an attempt, therefore, to keep within the limits of one logic while trying to liberate the evidence as far as possible from the relative nature of the compensatory phenomena behind the paradoxes of which reality is nearly always hidden. The views that follow the opening paragraphs should, therefore be received only as *hypotheses* that are very difficult to verify and especially in the *Insecta* where size is always on a very reduced scale.

RÉSUMÉ

Un Insecte, en soi, peut être considéré comme un ensemble doté d'une harmonie mécanique performante, équilibrée ou suffisante pour répondre, de façon plus ou moins parfaite, aux contraintes évolutives internes ou externes qui orientent l'intégration morphologique originale de chaque espèce. Nous savons combien les contraintes de la fonction de vol ont empreint le corps des oiseaux. Nous avons tenté ici, par l'observation, la comparaison et le raisonnement, de mettre en évidence l'empreinte de la fonction de vol non plus seulement sur l'aile, mais sur l'évolution du corps de l'Insecte en général et, particulièrement, sur celui des Mellifères en rapport avec la Biologie particulière de chacune des entités prises en considération.

INTRODUCTION

Les hypothèses émises dans ce travail font que celui-ci se situe sur un terrain fondamentalement différent des précédents. Jusqu'ici, les faits avancés ont fait l'objet de démonstrations aussi rigoureuses que possible. Les idées qui seront émises ici se placent sur un terrain beaucoup plus spéculatif et même, parfois, exclusivement spéculatif ; toutefois, il nous a paru utile d'exprimer les quelques idées suggérées par la nature même des observations effectuées antérieurement. Nous allons donc tenter de rester dans les limites de la seule logique, tout en essayant d'affranchir les faits, le plus possible, de la relativité des phénomènes de compensation qui cache presque toujours, par d'apparentes contradictions, l'exacte réalité des choses. Il y a donc lieu de ne considérer les idées qui suivront les premiers paragraphes que comme des *hypothèses*, pour la plupart encore très difficilement vérifiables, surtout chez les Insectes où les dimensions sont toujours très réduites.

A. — LA NOTION DE MÉCANIQUE ANATOMIQUE D'E. ĖMINCHEN (1950)

Il ne saurait être question de considérer les faits antérieurement établis comme entachés de finalisme ou apparentés aux conceptions lamarckiennes. En ce qui concerne les modalités des processus évolutifs soupçonnés d'être à l'origine de la coordination des phénomènes morphologiques observés, il y a lieu de s'en tenir à la théorie de synthèse de SIMPSON (1951) sur l'Évolution en général, et de considérer que l'Abeille a répondu avec une précision, peut être assez exceptionnelle, à la pression sélective de facteurs dont l'origine est mécanique. Chez les Oiseaux, où certaines observations sont peut-être plus faciles à effectuer que chez les Insectes, « l'on sait depuis longtemps déjà par quels détails précis d'une organisation technique remarquable l'animal est très bien adapté à sa fonction » (E. ĖMINCHEN, 1950). La preuve des relations entre les structures anatomiques et la mécanique du vol n'est donc plus à faire. A ce sujet, E. ĖMINCHEN considère notamment que : « en règle générale les modifications des ceintures et des membres que l'on observe chez les divers

oiseaux, permettent très souvent, *sans nullement les connaître, a priori*, de déceler leurs habitudes locomotrices. Inversement, la connaissance de ces habitudes permet de prévoir ou d'expliquer un grand nombre de caractères de structure et ceci constitue une des branches de cette nouvelle discipline que nous avons nommée la *mécanique anatomique* ».

C'est dans le même esprit, que l'étude des relations entre la morphologie alaire et la biologie des espèces a été abordée ici. E. CEMINCHEN considère également que la structure de l'oiseau est régie par un déterminisme incontestable selon lequel la fonction impartie est avant tout le planement (entendre l'économie d'énergie musculaire). Les espèces s'approchent de ce but à des degrés divers, c'est ainsi qu'aux points extrêmes les planeurs s'opposent aux rameurs.

Chez les Insectes, il paraît logique de considérer que l'évolution de l'aile, en liaison avec les performances nécessaires à chaque espèce, reste très étroitement liée à l'évolution de la puissance de la musculature. La faible portance relative des formes à musculature peu évoluée peut ainsi être compensée par un plus fort développement de la voilure, et inversement. Les mœurs des Insectes sont suffisamment connues maintenant pour que l'on puisse tenter de les mettre en parallèle avec les structures alaires les plus caractéristiques. Il est prudent, toutefois, de ne s'en tenir qu'aux grandes lignes de ces interactions et de ces relatives convergences. La multiplicité extrême du nombre des espèces, le nombre de solutions équivalentes adoptées par chacune d'elles, font que l'on ne peut comparer que ce qui est comparable, c'est-à-dire les formes les plus étroitement apparentées.

B. — LA MÉCANIQUE ALAIRE CHEZ LES INSECTES

On sait que l'apparition de la force de portance, en général, est soumise à l'apparition préalable d'un état d'équilibre entre le poids, la traction et la traînée et qu'elle est le résultat de ces trois forces. La portance ne devient effective que lorsque la dépression d'extrados, sur l'aile, devient suffisante pour équilibrer le poids, elle dépend donc : du mode et de la vitesse d'écoulement de l'air sur l'aile, de la masse spécifique de celui-ci, de la forme géométrique de l'aile, de son profil, de sa surface, de l'angle d'inclinaison de la corde du profil avec la trajectoire (incidence), enfin d'un ensemble de paramètres symbolisés par un coefficient sans dimensions, déterminé expérimentalement pour chaque cas.

L'aile des Hyménoptères et celle de l'Abeille en particulier semble être du type creux à profil ultramince, ce qui lui confère, *a priori*, des qualités de légèreté, de grande portance et de grande vitesse. La vitesse d'écoulement des microcourants d'air sur l'aile semble être une fonction directe du nombre de battements. MAGNAN a établi que la réserve puissance était très variable

selon les espèces. Cette variabilité semble pouvoir être imputée à une évolution séparée, relativement libre entre la surface alaire et la puissance musculaire ; les combinaisons de ces deux types d'évolution pouvant varier à l'infini entre le développement maximal et minimal de ces deux éléments, convergeants ou divergeants. Les Insectes primitifs sont généralement dotés d'une musculature encore peu puissante compensée par une grande surface de sustentation. A l'opposé, chez les Diptères et les Hyménoptères, le système moteur, beaucoup plus évolué entraîne corrélativement une surface alaire réduite. Les données empruntées à MAGNAN permettent de comparer la surface relative de l'aile rapportée à la surface du corps. Ces données sont particulièrement révélatrices de la corrélation inverse existant entre la surface relative et le nombre de battements alaires par seconde.

		Surface relative de sustentation	Fréquence des battements par seconde
Lépidoptères	Rhopalocères	52	10-20
	Bombycides	29,9	8
Odonates	Libellules	24,6	20-40
	Agrionides	15,5	—
Lépidoptères	Nocturnes	13,5	—
Diptères	Tipulides	12,6	48
Lépidoptères	Sphingides	10,4	50-85
Orthoptères		8,8	—
Coléoptères		4	33-86
Diptères	(mouches)	3,6	96-210
Hyménoptères		2,8	90-250

En fait, pour une surface alaire fixée, la portance devient une fonction linéaire du carré de la vitesse. MAGNAN remarque que si l'on étend la comparaison aux oiseaux, les papillons de jour ont une surface relative deux fois plus considérable que les oiseaux les mieux ailés (25,9), et que les Diptères et les Hyménoptères ont proportionnellement deux fois moins de surface alaire que les plus mauvais rameurs parmi les oiseaux. Cette remarque amène une conception nouvelle de l'aile mobile et ajoute à la notion d'aile battante, celle d'« *aile vibrante* », le seuil définissant les deux catégories semble se situer aux environs de 70 à 80 battements par seconde. Nous considérerons surtout les modifications morphologiques relatives aux insectes dotés d'une « *aile vibrante* ».

Indépendamment des erreurs dues aux difficultés rencontrées dans la réalisation des expériences, MAGNAN a mis en évidence le phénomène de *sur-*

puissance qu'il estime être de l'ordre des données qui figurent dans le tableau suivant :

	Charge alaire en kg par m ²	Nombre de battements par seconde	Surpuissance
Diptères Eristales	—	210	20 %
Hyménoptères Bourdons	3	90 (abeille 250)	25 %
Macrogllosses	0,8	80-85	40 %

On serait en droit de s'attendre à ce que les Bourdons, du fait du transport de charges occasionnelles, présentent une surpuissance assez importante. Là encore intervient la relativité des besoins. Il faut bien reconnaître que les réserves accumulées au nid par les Bourdons sont faibles et que le poids des charges est peu élevé par rapport à la musculature et à la taille de l'Insecte ; par ailleurs les Bourdons ne transportent jamais les matériaux nécessaires à la construction du nid. Le développement considérable de la taille des gros Apidés contribue, si l'on en juge par la valeur élevée de la charge alaire (*Xylocopa*, 3, 5), à saturer en grande partie la surpuissance possible et à laisser peu de marge pour le transport des charges occasionnelles. Chez les Macrogllosses, il est probable que ce sont d'autres impératifs qui nécessitent une grande réserve de puissance, parmi lesquels, on peut présumer du développement des organes de reproduction ou de la nécessité de disposer de fortes accélérations pour fuir d'habiles prédateurs, contre lesquels, ils sont probablement moins bien armés que ne le sont les Bourdons du fait de leur aiguillon. On remarquera, enfin, que l'Abeille présente une fréquence de battements plus de trois fois supérieure à celle des Bourdons et une taille bien moindre, ce qui laisse préjuger d'une surpuissance importante.

Pour une charge alaire et un nombre de battements semblables, l'efficacité de la poussée est très variable selon les espèces. En effet, le débit d'air en cm³ par seconde à l'arrière du corps est de 350 chez *Bombus* et moins de la moitié (entre 100 et 150) chez *Musca domestica*, alors que l'on obtient en ce qui concerne la charge alaire et le nombre de battements les valeurs de 3 à 90 pour l'un et 3.6 et 96 pour l'autre. L'efficacité de la poussée est donc probablement un nombre relatif plus ou moins lié à la taille.

C. — LES GRANDS TYPES D'ÉVOLUTION ALAIRE CHEZ LES INSECTES PTERYGOTES

Si l'on symbolise le développement relatif entre l'aile antérieure et l'aile postérieure chez les Insectes par des lettres majuscules et minuscules pour

désigner la prédominance de l'une sur l'autre, on peut ramener les types alaires chez les Insectes à six groupes principaux :

1 ^{er} groupe : 4 ailes également développées	$\frac{AA}{PP}$	Plannipennes, Mécoptères.
2 ^e groupe : 2 ailes postérieures développées	$\frac{aa}{PP}$	Coléoptères, Blattes, Acri-
diens.
3 ^e groupe : pas d'ailes antérieures	$\frac{OO}{PP}$	Termitoxeniides, Empidides
du genre <i>Arasiella</i> , Strepsip-
tères.
4 ^e groupe : pas d'ailes postérieures	$\frac{AA}{OO}$	type Diptère.
5 ^e groupe : 2 ailes postérieures régressées	$\frac{AA}{PP}$	certain Hétérocères Hymé-
noptères.
6 ^e groupe : aptère	$\frac{OO}{OO}$	

Certains Lépidoptères convergent vers le 5^e groupe, tels les Sphingides, les *Zygaena* et surtout *Pseudosphex rubripalpus* (Hmps.), Amatide néotropical, mimétique des Pompilides, d'autres Lépidoptères mimétiques s'apparentent au 2^e groupe avec une aile antérieure moins développée : *Aegeria*, *apiformis* (Cl.), *Parathrene tabaniformis* (Roh.).

D. — ESSAI DE MISE EN ÉVIDENCE DES INTERACTIONS PROBABLES ENTRE LA MORPHOLOGIE ALAIRE ET LA MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DES INSECTES

I. Il est remarquable de constater, notamment chez les Coléoptères, que la présence d'une aile postérieure très développée semble permettre un accroissement de la charge post-thoracique. Chez la plupart de ceux-ci, on remarque en effet des téguments lourds, fortement sclérotisés et un développement important de l'abdomen. Il en est de même chez les Blattes, un contre courant évolutif se manifeste chez les Staphylins et les Phasmides. Chez les Forficulides, on remarque l'existence de pinces lourdes, fortement décentrées à l'extrémité de l'abdomen. De même chez certains Phasgonurides apparaît une longue, tarière. Certes les qualités de volateurs de toutes ces espèces sont très variables, mais il y a lieu de noter que chez les Diptères de telles structures sont inexistantes et que l'abdomen n'atteint jamais un développement relatif comparable aux cas précédents.

II. *Inversement l'acquisition de qualités performantes en vol à partir d'une mécanique alaire médiocre peut imposer une diminution du poids et de la trainée.* L'*Anax parthenope* peut être considéré comme un prédateur de type primitif très rapide (8m/sec). Le vol très performant de cette espèce semble pouvoir être obtenu malgré un nombre de battements alaires faible, une aile lourde de grande taille finement réticulée et un développement médiocre de la musculature, par plusieurs processus de compensation et particulièrement :

1° un allègement des téguments de l'abdomen et une réduction considérable du volume de celui-ci;

2° l'existence de deux systèmes de vol indépendants, de développement égal, l'un antérieur, l'autre postérieur, non coaptés, désynchronisés et complémentaires.

On peut attribuer à ces deux modifications essentielles l'apparition des qualités nécessaires à la chasse de proies qui constituent le régime normal de cette espèce.

III. *La structure générale du corps de l'Insecte, séparé en trois parties distinctes, tête, thorax, abdomen, semble particulièrement favorable aux insectes volateurs.* Chez les Oiseaux, le nombre de battements alaires par unité de temps reste relativement peu élevé. A l'opposé, WEISS FOGH, puis PRINGLE ont signalé une fréquence probable de 1 000 battements par seconde chez *Forcipomyia* (Diptère *Ceratopogonidae*).

On remarque d'une façon générale qu'aucun organe vital ne se situe dans la cavité thoracique qui est toujours presque uniquement occupée par la musculature des éléments de relation. Certes, il est probable que l'évolution de la musculature alaire tende à occuper la presque totalité de la cavité thoracique, laissant ainsi peu de place pour les autres organes. Toutefois ceci n'explique pas l'isolement relatif du thorax. Les deux pédoncules situés entre la tête et le thorax d'une part, et entre le thorax et l'abdomen d'autre part, sont assez particuliers aux Insectes. Ils n'existent généralement pas chez les Arthropodes marins ou terrestres à l'exception peut-être des Araignées. Or à ce sujet, on peut considérer qu'il est probable que la fréquence élevée des vibrations alaires chez l'Insecte soit assez peu compatible avec le délicat fonctionnement des tissus et des organes destinés à assurer la reproduction et le métabolisme général. Ces deux pédoncules constitueraient donc des zones d'amortissement propres à éviter la propagation des vibrations du thorax et des ailes au reste du corps.

IV. *On peut considérer que la réduction de la taille peut constituer également un phénomène de compensation non négligeable dans le cas où l'évolution du système alaire reste en deçà des besoins écologiques des espèces.*

On sait en effet que la viscosité relative du milieu ambiant est sensiblement inversement proportionnelle à la taille du volateur. Il n'y a donc guère de comparaison possible entre la viscosité relative de l'air pour un Goliath de 10 centimètres et un Mymaride de 0,6 mm. Il est parfaitement connu que les plus petits insectes se meuvent dans un milieu relativement si visqueux que leurs ailes sont transformées en rames plumeuses, convergeant plus ou moins en cela avec les pattes natatoires des formes aquatiques. Il y a certainement dans cette propriété physique un effet de compensation possible non négligeable. En effet, si l'on considère une espèce dont les facultés de vol se situent à la limite de ses possibilités d'évolution, ou bien que cette évolution soit trop lente pour répondre à des impératifs biologiques pressants (fuite, transport, etc.) on conçoit qu'une sélection rapide favorise alors les individus présentant une taille de plus en plus faible jusqu'à ce que l'obtention de la taille optimale ait rétabli l'équilibre entre les performances en vol et les impératifs biologiques propres à cette espèce.

E. — ESSAI DE MISE EN ÉVIDENCE DE CERTAINES PROPRIÉTÉS PARTICULIÈRES AUX ESPÈCES TÉTRAPTÈRES PAR RAPPORT AUX FORMES DIPTÈRES

On remarque *a priori* une différence fondamentale entre les Diptères qui présentent toujours des mœurs vagabondes et les Hyménoptères qui peuvent être, surtout les plus évolués, nidificants et par conséquent transporteurs. Si l'on se place dans le cas d'un système *membraneux*, animé d'une *forte fréquence de vibrations* (ce qui exclut, pour le moment, notamment les Lépidoptères), la présence d'une aile postérieure semble conférer aux Hyménoptères trois possibilités essentielles :

- 1° une réserve de puissance vers l'arrière,
- 2° une réserve de surface portante,
- 3° une possibilité de recentrage.

Ces trois possibilités semblent confirmées par certains oiseaux et, notamment, par les grands oiseaux de proie qui présentent généralement une aile plus large et une surface portante postérieure non négligeable apportée par l'ouverture de l'éventail des plumes caudales.

En fait, chez les Diptères, la variation du centre de gravité de l'Insecte en vol peut être présumée nulle alors que, chez les Hyménoptères, le centre de gravité paraît susceptible de se déplacer linéairement d'avant en arrière, selon le régime de vol, et surtout la position des charges, notamment, selon la présence ou l'absence de pollen aux pattes postérieures. Ce n'est guère que chez quelques familles de Diptères où les imagos sont Zoophages que l'on peut trouver certains cas de transport de proies. Parmi les familles les plus caractéristiques on peut noter les Asilides, les Empidides, les Dolichopodides et quel-

ques autres cas çà et là (SEGUY, 1950). Il s'agit pour la plupart de chasseurs performants effectuant des rapt plus ou moins consommés sur place. Si l'on considère que la chasse est un phénomène d'apparition plus récente que la régression des ailes postérieures en balanciers, ceci permet de penser que si contrairement à la loi de DOLLO les balanciers de certaines espèces prédatrices avaient la possibilité d'évoluer à nouveau en ailes, la plupart des Diptères zoophages s'en accommoderaient fort bien. Deux observations semblent venir confirmer cette conception.

1° Chez les Célyphides (Dipt.) *Paracelyphus harmandi* Lucas, le scutellum très dilaté recouvre les ailes au repos et l'abdomen ; or, corrélativement l'alule est également très développée. Les représentants de cette famille semblent confirmer que lorsqu'un fort gradient de croissance provoque un accroissement de poids de la masse post-thoracique, la recherche d'un complément de portance dans cette région semble s'effectuer par les moyens encore disponibles. Le même phénomène est observable chez les Oncodides *Pterodontia waxelii* Klug.

2° Certaines espèces semblent même recourir à des artifices extraorganiques de sustentation. Ainsi chez *Hilara maura* Fabr. (Dipt. Empididae) la proie minuscule offerte par le mâle à la femelle est enfermée dans un cocon fort léger (GRASSE et SEGUY, 1951). L'*Empis acrobatica* Mel. souffle, lui, un gros ballon écumeux, formé de petites bulles, autour de la proie à transporter. Ces éléments jouent de toute évidence un rôle compensateur de sustentation statique analogue à celui des sacs aériens des pollens anémophiles, autour d'une proie souvent minuscule, parfois même symbolique (*Hilara sartor* Beck).

Il est donc probable que chez la plupart des Diptères, les transports s'effectuent à la limite des réserves de puissance et de surface alaire pour chaque espèce. Aux arguments que l'on peut opposer aux interprétations qui précèdent, on ne manquera pas d'ajouter qu'il existe de multiples espèces d'Hyménoptères et de Lépidoptères à vol vibré qui possèdent évidemment quatre ailes et qui pourtant ne transportent jamais rien. On voudra bien remarquer qu'il est évident qu'un animal capable d'effectuer une tâche particulière n'est pas affecté outre mesure s'il n'a pas la faculté de l'exercer et que, par conséquent, il semble beaucoup plus facile pour un tétraptère de ne jamais rien transporter, que de transporter quoique ce soit pour un Diptère qui restera toujours privé de certains avantages mécaniques apparemment inhérents à l'aile postérieure.

F. — LA RÉSISTANCE DES MATÉRIAUX ALAIRES

L'on est obligé de constater que la réduction des ailes postérieures en rapport avec un accroissement de puissance est un phénomène très relatif chez les Lépidoptères qui présenteraient, probablement, si l'on considérait

ensemble toutes les espèces de cet ordre, la possibilité d'un classement continu allant du gigantisme alaire à l'aptérisme total. Il est surprenant :

1^o qu'aucun Lépidoptère n'ait évolué vers la forme Diptère totale bien qu'ayant toujours des mœurs vagabondes, la nidification ou la vie en communauté, lorsqu'elle existe, étant toujours le fait de chenilles ;

2^o qu'aucun Lépidoptère ne soit prédateur ou nidifiant bien qu'ils possèdent tous une aile postérieure, donc, *a priori*, la possibilité de le devenir.

Il semble que du point de vue des phénomènes de compensation, les téguments des Lépidoptères soient beaucoup plus *légers* que ceux des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères, et que leurs ailes soient beaucoup plus *fragiles* et moins souples que les ailes membraneuses. En fait, les Lépidoptères auraient opté pour une grande légèreté. Cette faculté paraît présenter à la fois des avantages et des inconvénients. Parmi les avantages, on peut mentionner le fait que certaines espèces aient pu atteindre un vol au point fixe parfait avec un rythme de battements alaires relativement bas (Sphingides, 85 battements par seconde). Parmi les inconvénients, on peut considérer que la légèreté des téguments semble affecter la résistance de leurs tissus en général, et de l'aile en particulier, et réduire les imagos à l'accomplissement d'activité biologique évitant au maximum les risques de contact et de détérioration.

A taille égale avec l'Abeille, on peut présumer que l'application de 190 battements par seconde entraînerait la pulvérisation des écailles en un nuage de poussière dès les premières vibrations et, à court terme, la rupture des longerons de l'aile, plus cassants et moins fortement sclérotisés que les nervures des insectes à aile membraneuse. Il est donc possible de voir dans leur vulnérabilité la cause principale de leur inaptitude à acquérir des mœurs brutales comme la chasse en vol ou au sol, et le transport.

Il paraît possible d'attribuer également à la résistance des matériaux le fait qu'aucun Lépidoptère ne soit diptère, l'aile antérieure pouvant atteindre ou dépasser difficilement le seuil de l'aile vibrante ne serait pas suffisante pour assurer, à elle seule, la surface de sustentation et la surpuissance nécessaires. On peut cependant noter des convergences très nettes ; ainsi chez *Hiloicus ligustri* L., il est évident qu'une forte musculature alaire ayant atteint presque le seuil de 85 battements par seconde a entraîné une diminution importante de la surface de l'aile postérieure. Par ailleurs, la persistance de celle-ci semble avoir permis un développement plus fort de l'abdomen.

Si l'aile des Lépidoptères présente des caractères communs à toutes les espèces de cet ordre, on peut voir dans l'homogénéité de ses particularités tégumentaires les raisons de ses oppositions avec l'aile membraneuse des Diptères et des Hyménoptères. Il est cependant possible de constater certaines convergences qui confirmeraient, dans une certaine mesure, les conceptions relatives aux interactions probables entre l'aile, le corps des insectes et leur biologie en général.

**G. — ESSAI D'APPLICATION DES PRINCIPES DE MÉCANIQUE ANATOMIQUE
A LA JUSTIFICATION DES STRUCTURES ALAIRES OBSERVABLES CHEZ LES
HYMÉNOPTÈRES**

I. — La morphologie de l'abdomen chez les Hyménoptères

Les hypothèses faites sur les Coléoptères et relatives au développement de l'abdomen, en relation avec le développement du système alaire postérieur, restent applicables chez les Hyménoptères où l'on peut noter, en outre, de multiples effets compensateurs de l'augmentation de la masse post-thoracique. Si l'on tient compte des aptitudes de chaque espèce à développer ou à rétracter certaines parties du corps en fonction d'impératifs biologiques internes d'allométrie de croissance, et, à l'origine, étrangers au vol, la multiplicité des formes fonctionnelles permet de penser que celles-ci ne sont guère différentes qu'en apparence et que le principe des phénomènes de compensation doit être très généralisé.

La morphologie de l'abdomen chez les Hyménoptères peut être répartie en quatre grandes catégories.

1^o Abdomen lourd et très développé (Fig. 1a). C'est généralement le propre des Hyménoptères primitifs Tenthredoïdes, de quelques Chalcidiens (*Leucopsis gigas* L.), de certains Proctotrupides (*Hadronotus monspeliensis* Picard) et quelques gros Apides (*Xylocopa*, *Bombus*).

2^o Abdomen rétracté avec aiguillon ou tarière traînante (Fig. 1b et c). Des Xyleïdes aux Ichneumonides on peut observer tous les stades de rétraction relative à l'abdomen. Il est remarquable cependant de constater que plus la tarière est longue, plus l'abdomen est réduit.

3^o Abdomen peu développé, situé à l'extrémité d'un pédoncule plus ou moins long (Fig. 1 d, 2 a, d, e); c'est généralement le cas des Ammophiles. Mais on retrouve cette particularité chez quelques Chalcidiens (*Stibula cynipiformis* Rossi et *Eucharia adscendens* F.) et de nombreux autres cas intermédiaires.

4^o Abdomen moyen, aiguillon rétractile, faculté de transport. Cette structure est assez particulière aux Vespides et aux Apides en général.

Or, ces quatre catégories extrêmes sont du point de vue mécanique sensiblement équivalentes si l'on ne considère que la charge post-thoracique. En effet :

1^o le gros abdomen des Tenthredes semble incompatible avec la longue tarière des Ichneumons;

2^o le report d'un petit abdomen à l'extrémité d'un long bras de levier, notamment chez les Ammophiles, est équivalent aux deux cas précédents;

FIG. 1. — Évolution de la forme de l'abdomen chez les Hyménoptères : du point de vue mécanique anatomique la charge post-thoracique est équivalente en (a) (b) (c) (d) et (e).

ABB. 1 — Entwicklung der Form des Abdomens bei den Hymenopteren : vom Gesichtspunkt der Bewegungs-anatomie aus ist die post-thorakale Belastung bei (a), (b), (c), (d) und (e) gleichwertig.

3° la diminution et la rétraction des pièces de l'aiguillon chez les transporteurs est incontestablement favorable, de même que la réduction relative de l'abdomen à l'apparition de la réserve de puissance nécessaire à ceux-ci.

On peut même y voir un phénomène de recentrage de l'abdomen qui peut être mis en évidence chez d'autres espèces par l'observation de la position de l'abdomen en vol chez *Ammophila campestris* Jur. (Fig. 2d) et chez *Gesteruption rubricans* Guerin (Fig. 2e), il est évident que le relèvement de l'abdomen et de ses structures annexes diminue la longueur du bras de levier et que l'abdomen pèse davantage dans la région du centre de gravité du volateur

FIG. 2. — Évolution de la forme de l'abdomen chez les Hyménoptères : les cas extrêmes (a) (b) (c) (f) et le recentrage de l'abdomen en vol (d) et (e).

ABB. 2 — Entwicklung der Form des Abdomens bei den Hymenopteren : die extremen Fälle (a), (b), (c) und (f) und die Neuzentrierung des Abdomens im Flug (d) und (e).

diminuant ainsi la charge traînante. Il en est probablement de même pour l'aiguillon rétractile des Vespides et des Apides. Cette conception nous amène évidemment à considérer bon nombre d'exceptions :

1° Dans le cas de *Monoplopus idolon* Konow. (Fig. 2f) l'abdomen pourrait être plus développé sans inconvénient mécanique, il s'agit là d'un contre courant évolutif opposé au courant général observable chez les Tenthredes.

2° Dans le cas de *Bombus* (Fig. 2c) et de *Xylocopa* le fort développement de l'abdomen est superposé à la faculté de transport, ce qui mécaniquement est une anomalie.

Cependant il a été remarqué :

a) que les Bourdons récoltent peu par rapport à l'Abeille,

- b) que la masse des charges est faible par rapport à leur taille,
- c) que la charge alaire est élevée.

Il est probable que les Bourdons constituent un cas extrême et particulier se situant à la limite des possibilités de transport. Enfin, on peut voir chez les Bourdons et les Melipones une preuve des difficultés de transport dans l'existence de genres parasites (*Psithyrus* et *Lestremelitta*). Il est infiniment peu probable que soit décelée un jour une nouvelle espèce d'Hyménoptères, jusqu'alors inconnue, possédant à la fois un abdomen très développé, une longue tarière et d'excellentes facultés de transport en vol. Outre l'incompatibilité biologique de certaines de ces fonctions, ce qui supposerait un gros prédateur du type Ichneumonide, social et récoltant massivement toute l'année, on peut présumer qu'aucun système alaire ne serait capable de supporter de telles surcharges.

La diminution de la taille chez les Mellifères joue également un rôle certain. Les castes récoltantes sont toujours de taille plus réduite que les castes fondatrices et le nombre de parasites minuscules est très élevé. Chez les Hyménoptères (Fig. 2b), *Mymar regalis* Enoch présente, comme certains représentants de la plupart des autres ordres d'Insectes, des ailes plumeuses en rapport avec une taille qui n'est que de 0,6 mm.

Notons, enfin, que chez les Ichneumonides, la prospection en vol semble avoir prévalu sur le transport, puisque la plupart sont obligés de traîner leurs proies au sol jusqu'au nid. La multiplicité des facteurs biologiques, des aptitudes génétiques d'évolution, des facteurs mécaniques, l'apparition de phénomènes de compensation toujours efficaces, l'existence de multiples formes imparfaites mais suffisantes, de formes plus ou moins surpuissantes dont l'utilité nous échappe et surtout de formes équivalentes bien qu'apparemment différentes contribuent à rendre l'approche du problème difficile. Surtout en l'absence de toute expérimentation, il semble qu'il ne soit pas possible pour un entomologiste d'aller beaucoup plus loin dans l'interprétation des relations probables entre l'aile, le corps et la biologie des espèces sans encourir de graves risques d'erreurs. Ces conceptions semblent toutefois permettre une meilleure compréhension des aptitudes particulières aux Hyménoptères.

II. — *Relations entre la morphologie alaire et la biologie chez les Hyménoptères*

Les principales structures alaires chez les Hyménoptères ayant été définies dans les précédents chapitres, leurs mœurs étant par ailleurs bien connues, il devient donc possible de prévoir les facteurs susceptibles d'orienter certains grands courants d'évolution de la nervation.

1. *L'aile de Pamphilius.*

Cette aile comparée à celle des Mellifères et particulièrement à celle de l'Abeille domestique, se présente comme une aile dotée d'une *nervation épaisse et lourde*. On peut donc préjuger que la musculature de *Pamphilius* incontestablement moins développée que celle de l'Abeille, doit vaincre en plus de sa fonction et pour simplement mouvoir une telle armature alaire une inertie importante. Bien que les *Pamphilius* aient des mœurs vagabondes, on remarque cependant un renforcement important du système de crochets de coaptation. Dans ce cas, le développement de la coaptation ne peut être justifié par les transports en vol. Toutefois, on conçoit aisément qu'un organe assurant la liaison entre les deux éléments mécaniques soit d'autant plus développé que le poids des éléments dont il doit assurer la coordination entraîne une inertie plus importante. D'autre part, l'aile de *Pamphilius*, restée primitive, a montré jusqu'ici une tendance faible à l'évanescence, ou même à la simplification de la nervation de sorte que le processus de coaptation a pu se réaliser pleinement à partir de grosses nervures vanales restées longtemps disponibles. On peut donc concevoir que les formes actuelles soient peu performantes du fait des faibles possibilités évolutives apparentes du système musculaire, incapable d'entraîner une amélioration de la structure alaire. Toutefois, on peut remarquer que par la faiblesse relative des nervures distales, ce type d'aile converge déjà avec celle des autres espèces d'Hyménoptères plus évoluées.

2. *L'aile de la reine de fourmi Atta.*

La plupart des sexués des formicoïdes présentent une nervation moins évoluée que les sexués du genre *Atta*. Celle-ci constitue l'un des cas extrêmes de simplification de la nervation pour ce groupe. La caractéristique essentielle de cette aile a déjà été établie et réside dans la régression totale du système des nervules de sustentation transversale dans la membrane. Contrairement au cas précédent, la nervation montre une forte tendance à l'évanescence qui se répercute sur le système de coaptation beaucoup plus faible que chez les Mellifères, bien que la surface alaire soit de toute évidence plus importante et que les ailes dépassent largement l'extrémité du corps. Or, les besoins biologiques de vol entre les deux groupes sont fondamentalement opposés. Il est évident :

a) qu'aucun Insecte connu ne vole ni ne transporte dans l'espace (3,5 km) et dans le temps (toute l'année)¹ avec une intensité comparable à celle qui est observable chez l'Abeille domestique ;

b) que le rôle de l'aile chez la plupart des formicoïdes est réduit strictement à la phase de propagation des couples précédant de peu la fécondation.

La disparition du système transversal chez *Atta* semble donc plus ou

1. En France la période de vol va de février à novembre.

moins liée à la théorie du non-emploi de l'aile et pouvoir être imputée à l'absence d'une nécessité absolue de prospection et de transport en vol. Si l'on remarque enfin, que les Diptères présentent généralement un système de nervation presque exclusivement composé de nervures longitudinales, la régression du système transversal chez certains formicoïdes les plus évolués, semble pouvoir être expliquée avec une certitude satisfaisante par une diminution considérable dans l'usage de l'aile par rapport aux autres Hyménoptères, et être assimilée à un début de régression, convergeant partiellement avec le système Diptère.

3. L'aile des Sphégiens et des Vespoïdes (fig. 3).

Bien que ce type d'aile n'ait pas été analysé de façon approfondie dans les chapitres précédents, la figure montre que chez les Guêpes (et les Sphex), la

FIG. 3. — Morphologie alaire : type vespoïde montrant le report vers le distum de l'aile de la nervation et le grand allongement du parallélogramme de sustentation.

ABB. 3 — Flügelmorphologie : vespoïder Typ, der die distale Verlagerung des Geäders im Flügel und die grosse Ausdehnung des Stützparallelogramms erkennen lässt.

réticulation est fortement déportée vers le distum de l'aile et que la forme du parallélogramme de sustentation atteste du grand allongement de celle-ci. Si l'on rapporte cette structure aux membres antérieurs des Mammifères et notamment au cubitus, il faut considérer que l'Abeille vole avec la partie proximale un peu comparable au coude, et la Guêpe, avec la partie distale, plutôt semblable aux doigts de la main. Le report de la nervation est obtenu chez celle-ci par un allongement important de la première cellule médio-cubitale C¹Mcu. On sait que les fonctions de planement qui exigent une aile longue soigneusement profilée sont incompatibles avec les battements puissants des oiseaux rameurs. L'application d'impulsions musculaires puissantes sur l'aile de l'Albatros entraînerait inévitablement la rupture des longerons osseux. Il est utile de rappeler que les rapaces peuvent concilier le planement, le vol puissant, voire le transport de charges par une augmentation de la largeur de

l'aile en corrélation inverse avec l'allongement, et la récupération d'une surface portante à l'arrière de l'aile par l'éventail caudal. De même, en ce qui concerne la Guêpe et l'Abeille, on peut considérer que nous sommes en présence d'un volateur souple et rapide et d'un rameur puissant. En effet, leur biologie s'oppose par un certain nombre de points.

a) *Chez la Guêpe*

— L'exploration et la chasse nécessitent un vol rapide et précis. Il est difficile de suivre le vol de *Vespa crabro* (6 mètres seconde) et le frelon est le meilleur volateur au point fixe reconnu chez les Hyménoptères (MAGNAN).

— Le transport s'effectue à partir de charges assez bien centrées maintenues soit entre les pattes, soit entre les mandibules.

b) *Chez l'Abeille*

L'exploration et la récolte nécessitent surtout un vol puissant. Si la vitesse de vol des Guêpes ordinaires et de l'Abeille est sensiblement la même (2,5 m seconde), l'Abeille est beaucoup moins adaptée au vol au point fixe qui est toujours entrecoupé de phases pendulaires horizontales ou verticales.

— Le transport peut s'effectuer à partir de charges décentrées fixées sur les pattes postérieures.

C'est, par ailleurs, une banalité que de prétendre que l'Abeille butine de fleurs en fleurs, ceci implique toutefois un développement exceptionnel *des fonctions d'essor qui doit être répété en fin de butinage, à pleine charge*. Or, la Guêpe qui, elle, s'attaque aux fruits, s'installe à l'intérieur de la source sucrée et ne la quitte qu'après destruction ou épuisement total. Chez l'Abeille, la récolte du pollen implique, comme la formation des pelottes qui s'effectue en vol, un essor répété semblable à celui qui est imposé par la récolte du nectar, alors que la Guêpe, elle, tue, dépèce ses proies et les emporte par fragments. Il est donc possible de voir dans les différences mises en évidence entre la nervation des Vespides et celle des Mellifères *l'inscription dans l'aile de ceux-ci du développement extrême de la fonction d'essor répétée en ascendance verticale* (l'économie d'énergie étant totale chez certains Sphingides qui ne se posent plus pour se nourrir). Les aptitudes de ces deux groupes d'Hyménoptères seraient donc opposées. L'Abeille serait très avantagée à l'envol en charge et la Guêpe, par ses meilleures possibilités, de point fixe à l'attaque et à l'atterrissage.

4. *L'aile des Méliponides.*

Le caractère évanescent très généralisé de la nervation alaire chez les Méliponides confère à cette catégorie de Mellifères une apparence contradictoire avec tout ce qui a été prétendu jusqu'ici. En effet, les Méliponides présentent un type d'évolution alaire convergeant avec celui des *Atta*, bien qu'ayant une biologie semblable à celle de nos Abeilles domestiques.

Il apparaît qu'un certain nombre de phénomènes de compensation semblent susceptibles de permettre le fonctionnement d'un système alaire de toute évidence moins performant que celui de l'Abeille.

a) Si l'on en croit les données recueillies par LINDAUER l'aire du butinage des Mélipones serait réduite à quelques centaines de mètres.

b) C'est parmi les Trigones que l'on rencontre les plus petits Mellifères connus, *Trigona madecassa*, 2,5 mm (DARCHEN et LOUIS, 1961) alors que chez les Abeilles on rencontre des formes de grande taille (*Megapis dorsata* L., 15 mm).

c) L'abdomen peut être considérablement réduit (*Tetragona dolichogaster* Kohl, DARCHEN et LOUIS, 1961) et présente un volume égal à celui du thorax chez *Trigona madecassa* Sm.

d) L'aiguillon est atrophié. Enfin, la sclérotisation de l'aile comme chez les Xylocopes, l'existence de plis permettent de croire que la rigidité de la surface alaire est obtenue par d'autres moyens, probablement plus légers que par la nervation.

Si l'on s'en rapporte aux thèses établies dans ce chapitre, les Méliponides se situeraient, comme les Diptères transporteurs, à la limite inférieure des performances parmi les Hyménoptères Mellifères. Toutefois, les transports intenses seraient encore possibles, grâce, notamment à une diminution de la taille de l'abdomen, à la disparition des pièces lourdes et décentrées de l'aiguillon, à la diminution de la taille et à la réduction de l'aire de butinage. Cette dernière particularité peut être cause de leur localisation dans les régions chaudes où la floraison est dense et plus abondante.

CONCLUSIONS

Le vol, à lui seul, ne semble pas être une activité très favorable au développement de la fonction sociale chez les Insectes. En effet, on conçoit mal la coordination des efforts de plusieurs individus ayant pour objet le transport en vol, d'une seule et même charge.

Par ailleurs, l'aile de Mélipones suggère que ce groupe s'est séparé très tôt des formes originelles primitives et qu'elles peuvent être assimilées à un type de formicoïde dont la biologie et certains aspects morphologiques seraient seuls convergents avec les Apides actuels.

Enfin, la méthode d'inférence utilisée dans ce chapitre, par laquelle il est possible par le raisonnement et l'observation de passer de propositions tenues pour vraies à d'autres propositions, ne permet de tirer aucune conclusion. Toutefois, il est à la fois troublant et logique de constater qu'en définitive, ce sont presque toujours des caractères de comportement qui entrent en interaction avec la morphologie de l'aile chez les Hyménoptères et qui sont inscrits dans la nervation.

Reçu pour publication en mars 1971.
Eingegangen im März 1971.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Flug ist eine Funktion von Wechselbeziehungen, bei der äussere Entwicklungszwänge der ursprünglichen morphologischen Integration der Arten die Richtung gewiesen haben. Da aus den Arbeiten von E. CEMINCHEN bekannt ist, wie sehr die Funktion des Fluges den Vogelkörper geprägt hat, wurde hier versucht, durch Beobachtung, Vergleich und Überlegungen nachzuweisen, dass die Flugtätigkeit nicht nur, wie in früheren Veröffentlichungen festgestellt wurde, den Flügel selbst sondern auch ganz allgemein die Entwicklung des Insektenkörpers bestimmt hat.

Es handelt sich demnach in der Hauptsache um schwer zu beweisende Hypothesen, die zur Zeit auch keine Schlussfolgerungen zulassen. Die Überlegungen erlauben jedoch die Sondierung der Selektionszwänge, die in der Entwicklung der honigtragenden Hautflügler z.B. durch anatomische Konstruktionen ausgeübt werden. Ferner lässt sich die Genauigkeit bestimmen, mit der die Arten, besonders die Honigbiene (*Apis mellifica*), auf diese Zwänge reagieren, die sich übrigens häufig hinter einer Reihe von Kompensationserscheinungen verbergen.

1. Es fällt besonders bei den Coleopteren auf, dass das Vorhandensein eines gut entwickelten Hinterflügels eine verstärkte post-thorakale Belastung zu erlauben scheint.

2. Umgekehrt kann die Notwendigkeit, bei nur mittelmässigem Flugsystem besondere Flugleistungen zu entwickeln, eine relative Verringerung der Belastung allgemein und des Abdomens im besonderen (Odonaten) gebieten.

3. Der allgemeine Körperbau des Insekts weist darauf hin, dass die beiden Stielchen, die den Körper in drei Abschnitte einteilen, Dämpfungszonen bilden, die die Verbreitung der Schwingungen im Thorax verhüten, die von vornherein der empfindlichen Physiologie des Gewebes und der für Fortpflanzung und Metabolismus allgemein verantwortlichen Organe wenig zuträglich sind.

4. Von der relativen Dichte des Milieus her, die der Gestalt des Fliegers deutlich umgekehrt proportional ist, kann die Entwicklung in Richtung auf eine Verkleinerung der Körpermasse das Gleichgewicht zwischen einem mittelmässigen Flugsystem und den zwingenden biologischen Erfordernissen wieder herstellen und so einen wichtigen, allgemeinen Ausgleich bilden.

5. Anders als beim Dipteren-System scheinen Hinterflügel eine Kraftreserve für das Hinterende des Körpers, eine Reserve an tragender Flügelfläche und die Möglichkeit einer Neuzentrierung des Körpers beizusteuern. Dipteren könnten daher nur selten Lastenträger sein.

6. Bei den Lepidopteren, die sich für eine grosse Leichtigkeit entschieden haben, macht es die geringe Widerstandskraft ihres Körpermaterials ohnehin unmöglich, schwere Tätigkeiten, wie Jagd oder Transport, auszuüben und zwingt sie, die Gefahren einer Berührung oder Beschädigung unbedingt zu meiden.

7. Die Hymenopteren lassen sich aus morphologischer Sicht in vier Kategorien einteilen: schweres Abdomen, mehr oder weniger verkürztes Abdomen mit verschieden langem Stachel, kleines Abdomen am Ende eines langen Stiels und mittleres Abdomen mit eingezogenem Stachel, aber Transportmöglichkeit. Die verschiedenen Strukturen sind aber in bezug auf die Bedeutung der post-thorakalen Belastung von der Mechanik her betrachtet gleichwertig.

8. Bei den parasitären Gattungen, die bei *Bombus* und bei den Meliponiden vorkommen, lassen sich ungenügende Flugsysteme erkennen, die auf Sättigung, zu grosses Gewicht oder auch auf eine rückläufige Tendenz der Aderung zurückzuführen sind.

9. Bei den Meliponiden scheinen sich die Kompensationserscheinungen in einer Beschränkung des Sammelbereichs, dem Verschwinden zentrierter Lasten vom Stachel, der Reduzierung der Körpergrösse und einem manchmal beträchtlich kleineren Abdomen zu manifestieren. Unter diesen Bedingungen würde eine rückläufige Entwicklung des Flugsystems, die mit der der Formiciden übereinstimmt, noch für jede Art ausreichende Transporte erlauben, die aber vermutlich bei den jetzigen Hymenopteren an der untersten Leistungsgrenze lägen.

10. Kein bekanntes Insekt fliegt oder transportiert Lasten in Raum und Zeit mit einer Intensität, die der bei *APIS MELLIFICA* beobachteten vergleichbar wäre. Wir haben es demnach mit einem der höchstentwickelten Flugsysteme bei den Insekten zu tun.

11. Morphologisch gesehen und mit den Vordergliedmassen der Säugetiere verglichen, kann man sagen, dass die Biene mit den « Ellenbogen » fliegt und die Wespe mit den « Fingern ». Wenn man die Fluggewohnheiten beider Gruppen miteinander vergleicht, stellt man fest, dass die relative Rückbildung des Geäders bei der Biene und den Melliferen allgemein einer Ausnahme-Entwicklung der Funktion des wiederholten Auffluges in vertikaler Richtung (und oft bei voller Belastung) entspricht. Man kann daher annehmen, dass diese Strukturen bei der Biene einem morphologischen Vorteil beim Aufflug und bei der Wespe, ihrer grösseren Möglichkeiten des Auf der Stelle-Stehens wegen hingegen einem Vorteil beim Angriff und beim Landen entsprechen.

12. Der Flügel der Meliponiden und die Art seiner Entwicklung weist darauf hin, dass diese Gruppe sich sehr früh von den primitiven Urformen getrennt haben muss, denn sie kann einem rein formiciden Entwicklungstyp zugeordnet werden, dessen Biologie allein einige morphologische Aspekte mit sich brachte, die mit denen der jetzigen Apiden übereinstimmen.

13. Letztlich scheinen es stets Verhaltensweisen zu sein, die mit der Entwicklung der Flügelmorphologie zusammenwirken, und die zu einem grossen Teil im Geäder festgelegt sind.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DARCHEN R., LOUIS J., 1961. — Les Melipones et leur élevage. *Ann. de l'Abeille*, 4, 5-39.
- CEMINCHEN E., 1920. — *Nos Maîtres les Oiseaux*. Dunod Ed. Paris. 1938. — *Titres et Travaux*. E. Ceminchen, Hermann Paris.
- CEMINCHEN E., 1950. — in : *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, Masson Ed. Paris, XV, 108-170.
- MAGNAN A., 1922. — Les caractéristiques des Oiseaux selon leur mode de vol. *Ann. Sc. Nat.* Ser. 10, 5, 124-334.
- PRINGLE J.W.S., 1964-65. Locomotion : Flight. in *Physiology of Insecta* (M. Rockstein) Academic Press. Ed. N.Y.), 2, 284-329.
- SEGUY E., 1959. Introduction à l'étude morphologique de l'aile des Insectes. *Mém. Mus. Hist. Nat.* sér. A, 21, 1-248.
- SIMPSON G.G., 1951. *L'Évolution et sa signification*. Payot Ed. Paris, 304 p.

Travaux de l'auteur relatifs au même sujet

5 publications antérieures : *Revue Apidologie*, à partir du n° 2, 1970.