

ÉTUDES SUR LES AILES DES HYMÉNOPTÈRES

I. — ORIGINE ET ÉVOLUTION : THÉORIES GÉNÉRALES

Studien über Hymenopterenflügel

I. — Ursprung und Entwicklung : allgemeine Theorien

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»

I. — ORIGIN AND EVOLUTION : GENERAL THEORIES

This preliminary survey of the present state of our knowledge and ideas regarding the origin and evolution of insect wings will be followed by a series of studies designed to establish a general evolutionary scheme of the bee's wing, and to place this type of wing among animal wings in their many aspects.

RÉSUMÉ

Cette revue préliminaire de l'état actuel de nos connaissances et de nos conceptions sur l'origine et l'évolution de l'aile des insectes précède une série d'études destinées à établir l'existence d'un schéma général de l'évolution de l'aile des abeilles, et à situer ce type d'aile parmi les multiples aspects de l'aile animale.

INTRODUCTION

On peut considérer qu'aujourd'hui, l'étude de la nervation alaire, est à peu près abandonnée. Les quelques interprétations récentes relatives à la morphologie de l'aile dérivent de grands schémas phylogénétiques déjà anciens et ne portent plus que sur des modifications très superficielles de la nomenclature. L'étude de la

morphologie de l'aile a cédé le pas, depuis plusieurs dizaines d'années déjà, à l'étude du vol des Insectes qui s'étend, lui, sur de nombreuses disciplines.

L'essentiel des travaux relatifs au vol porte notamment sur :

1. l'étude du mécanisme des battements alaires;
2. l'histologie, l'histochimie, la physiologie, la biochimie, l'ultramicrostructure des muscles du vol;
3. l'aérodynamique des ailes et de leurs annexes.

L'innervation motrice et sensorielle et les comportements réflexes d'équilibre des mouvements alaires en vol.

L'analyse de l'état actuel des travaux dans le domaine du vol des Insectes ne sera pas abordée ici. Il suffit pour en acquérir une idée exacte de se reporter aux trois auteurs dont les noms suivent :

PRINGLE J.W.S. a publié en 1957 une synthèse générale, mise à jour ultérieurement dans le chapitre VI, vol. II de *Physiology of Insecta* de ROCKSTEIN (1965), ainsi que de nombreux travaux personnels.

WEIS FOCH, ses collaborateurs et élèves, à qui l'on doit depuis 1949 de nombreux et importants travaux, notamment sur le vol de *Schistocerca gregaria* FORSK [Orth. Acrididac].

P.P. GRASSE et ses collaborateurs qui ont réuni, dans le Grand Traité de Zoologie, un nombre considérable d'exemples susceptibles d'appuyer telle conception ou telle autre sur le vol des Insectes, des Oiseaux et des Mammifères.

Ces trois séries de travaux permettent de se reporter à de très nombreuses références bibliographiques, qu'il y a certainement grand intérêt à consulter, ne serait-ce que pour acquérir une ouverture d'esprit plus large que ne peut le permettre généralement l'étude de l'aile limitée à la phylogénie et à la nomenclature.

Pour autant que la mécanique de l'aile puisse être pressentie par un entomologiste, et par voie de conséquence accessible à un non aérodynamicien, c'est surtout sous l'angle de la mécanique anatomique que sera envisagée l'étude de l'évolution de la morphologie de l'aile des Hyménoptères. On voudra bien ne pas perdre de vue que les facteurs mécaniques qui conditionnent certains types d'évolution de la morphologie alaire ne constituent probablement qu'un des aspects de la question.

Les facteurs biologiques propres à chaque espèce ont certainement eux aussi une importance, peut être même encore plus considérable.

Parmi les travaux français les plus récents, seuls ceux de J. AUBER (1962-65) qui portent sur l'étude cytologique des ultramicrostructures des muscles du vol chez les Diptères, et notamment chez *Calliphora erythrocephala* (Mg.), peuvent être mentionnés.

Une analyse bibliographique étendue permet de dégager certaines questions restées jusqu'à ce jour sans réponse.

1. Que signifient ces multiples aspects que l'on observe dans la distribution des nervures?
2. Peut-on faire apparaître des constantes au-delà de la multiplication apparemment anarchique des modes de soutien de la membrane?
3. Quels sont les éléments qui différencient une aile dite primitive d'une aile prétendue évoluée?

4. Comment la mécanique alaire s'accommode-t-elle de la variation individuelle?

5. Quelles peuvent être les relations entre la morphologie alaire et la morphologie générale, l'écologie, l'éthologie de chaque espèce?

L'avance prise par l'Angleterre, le Danemark, l'Allemagne et d'autres pays dont l'U.R.S.S. et les U.S.A. dans le domaine du vol, rendait illusoire toute recherche fructueuse à court terme, sans la mise en œuvre de moyens d'investigation au moins équivalents aux équipements déjà existants. Les études qui suivront présentaient au moins l'avantage, à l'origine, d'être réalisables à partir d'une règle et d'un compas. L'étude de la morphologie alaire étant par ailleurs délaissée, et ayant apparemment plus ou moins vieilli c'est précisément pour cette raison, qu'il nous a paru intéressant de reprendre quelques uns de ses aspects les plus négligés.

A travers la multitude des formes vivantes, l'aile des Insectes nous semble aujourd'hui porter témoignage, peut être mieux que n'importe quel autre organe, de la lente recherche de la nature dans la conquête de l'espace terrestre. L'Abeille domestique s'est présentée comme occupant l'une des places les plus élevées dans l'échelle de l'évolution, et ceci par de multiples aspects. Les physiologistes ont montré l'importance fondamentale des sécrétions glandulaires dans le comportement et dans la vie sociale des colonies. Les spécialistes du comportement ont mis en évidence les différenciations infraspécifiques des « danses des abeilles », comparables à de véritables dialectes. A la réflexion, il eut été injuste que le morphologiste n'y trouve pas lui aussi quelque peu son compte, mais il eut été surtout anormal que certains caractères morphologiques n'aient pas été affectés par cette biologie privilégiée. A l'opposé de la plupart des auteurs précédents qui tentèrent d'établir une phylogénie de l'aile en progressant des formes primitives, vers les plus évoluées (sans que l'on sache encore s'il faut toujours entendre par là une progression des plus complexes vers les plus simples), nous avons eu la chance fortuite de commencer par l'étude de l'aile de l'Abeille domestique, qui compte parmi les plus simples, puis de proche en proche, de faire progresser nos investigations sur des formes de plus en plus complexes, pour aboutir à l'aile de *Pamphilius* qui doit son exceptionnelle notoriété à COMSTOCK (1918).

C'est après avoir observé plusieurs milliers d'ailes pour les besoins d'une étude biométrique dont les résultats seront publiés par ailleurs, que le schéma de celle de l'abeille domestique s'est trouvé inscrit avec une précision suffisante dans notre esprit, pour nous permettre de remarquer un jour sa similitude avec un schéma très grossier observé chez une mélipone du genre *Trigona*, et pourtant apparemment fort différent.

Déjà au siècle dernier GALTON, QUETELET et BERTILLON avaient usé de la technique de superposition des silhouettes de visages pour tenter la mise en évidence de constantes raciales chez l'homme. Au début de ce siècle, un élève de COMSTOCK, MAC GILLIVRAY, avait tenté, sans grand succès, quelques constructions sur les ailes de *Blennocampa* et de *Macroxylea*. En 1906, AMANS avait eu lui aussi l'idée d'effectuer une étude des ailes rigides (élytres) par la géométrie. Il semble donc que ce ne soit pas là qu'il faille rechercher l'originalité de ce travail. Mais, l'on s'étonnera peut être de constater que nous ayons préféré généralement aux méthodes traditionnelles employées en morphologie, certaines pratiques beaucoup plus en usage dans les bureaux d'études et de dessin que dans les laboratoires.

Particulièrement, dans le cas d'organes de relation comme l'aile, le morphologiste et l'ingénieur ont sensiblement les mêmes problèmes, à ceci près, que pour le premier, la mécanique existe déjà, et qu'il faut non seulement la comprendre, mais aussi tenter de suivre les voies qui ont abouti aux structures les plus élaborées qu'il nous est donné de pouvoir encore observer. On conçoit alors qu'un plan, avec notice, se soit révélé souvent plus utile qu'un long verbiage descriptif, fastidieux, et en tous cas toujours incomplet.

Il n'est pas question d'établir une nouvelle théorie de l'évolution de l'aile chez les Insectes. Celle-ci dans sa réalisation suit le processus transformiste commun aux autres organes. Ce type d'évolution paraît d'ailleurs se rapprocher particulièrement des conditions de réalisation définies par d'ARCY THOMPSON. Les études qui suivront ne constituent qu'une contribution à ce vaste sujet. Il est apparu en effet, que la thèse d'une influence importante de certains facteurs mécaniques, dans l'évolution de la nervation chez les Hyménoptères, semblait pouvoir être favorablement soutenue, dans la mesure où celle-ci pouvait apporter quelques lumières sur des questions restées en suspens depuis longtemps déjà, et qui sont, en tous cas, depuis toujours, très controversées.

«... Peu de problèmes relatifs à la nervation alaire chez les insectes ont soulevé autant d'explications contradictoires et d'opinions que la question de l'interprétation des ailes des Hyménoptères... La plupart d'entre elles sont radicalement différentes » (ROSS, 1936).

LES AILES DES INSECTES : THÉORIES GÉNÉRALES

L'ÉVOLUTION DE L'AILE CHEZ LES HYMÉNOPTÈRES : CONCEPTIONS ACTUELLES

A. — RAPPEL DES THÉORIES GÉNÉRALES

I. — *Théories relatives à l'apparition de l'aile chez les protoinsectes*

Avec SÉGUY (1959) nous considérerons que quatre théories ont été proposées pour expliquer l'origine de l'aile chez les Protoinsectes.

1. *La théorie branchiale.*

Selon cette théorie les Ptérygotes dériveraient de formes aquatiques. Leurs ailes proviendraient de branchies trachéennes thoraciques. Il aurait même été observé que le caractère branchial des ailes était réversible. Cette théorie est en relation avec les anciennes conceptions de HANDLIRSH qui considérait que les premiers Paléodictyoptères étaient amphibiés.

2. *Théorie stigmatique.*

L'aile, dans ce cas, proviendrait des disques imaginaires stigmatiques du méso et du métathorax. L'aile serait formée par le disque imaginal entier, l'ébauche élytrale dérivant de la fraction restante du disque imaginal après le déplacement vers l'avant de l'orifice stigmatique.

Cette théorie s'accorde avec la conception de WEISSMANN selon laquelle toutes les évaginations appendiculaires sacciformes auraient été provoquées par une poussée des troncs trachéens contre le tégument.

3. La théorie parapodiale.

Cette théorie est basée sur une mutation particulière de *Drosophiles* (*Drosophila melanogaster*, mutant *Podoptera*, GOLDSCHMIDT, 1948) dont les individus montrent que les pattes et les ailes sont des organes homodynames. Les drosophiles podoptères permettraient de croire que l'aile n'est pas un organe préformé immuable, mais que celle-ci peut être remplacée dans certains cas par une patte et réciproquement. Cette théorie semble refléter la conception mutationniste stricte parmi les théories de l'évolution.

4. La théorie paranotale.

SNODGRASS (1935) notait judicieusement que les Oiseaux et les Mammifères pour acquérir la faculté de voler, avaient tous dû sacrifier leurs membres antérieurs à cet usage. A l'opposé, il est évident que chez les Insectes, les trois paires d'appendices métamériques sont toujours représentées par les trois paires de pattes. Les bourgeons alaires chez les Protoinsectes doivent donc dériver de régions différentes. Deux types d'Insectes fossiles sont à l'origine de cette théorie : *Stenodyctya lobata* et *Lemmatophora typica* (TYLLIARD). Ces formes provenant du Carbonifère supérieur de Pensylvanie, montrent un système alaire primitif mais bien développé, des expansions ayant pour origine des apophyses latérales des marges tergaux et pleurales des segments thoraciques : *les lobes paranotaux*. L'existence de telles expansions relictuelles permet de penser que les ailes étaient à l'origine des expansions foliacées, aplaties, immobiles, insérées latéralement, et que ces expansions d'abord mécaniquement passives ont pu, par la suite, acquérir l'articulation basale et la musculature nécessaire à leur mouvement (SEGUY, 1959).

C'est certainement la théorie paranotale qui fournit actuellement l'explication la plus satisfaisante de l'apparition de l'aile chez les Protoptérygotes.

Avec SHAROV (1966) nous considérerons toutefois que les modalités d'acquisition de l'articulation basale sont encore loin d'être évidentes. Une comparaison avec certains Crustacés et Myriapodes permet, en effet, de penser que ces articulations devraient préexister dans bien des cas sur les lobes paratergaux, bien avant que ceux-ci ne deviennent des ailes fonctionnelles. Par ailleurs, CARPENTER (1968) conteste formellement les anciennes vues de HANDLIRSH qui prétendait que les fourreaux alaires des nymphes de Paléodictyoptères étaient orientés perpendiculairement au corps. BEKKER (1962) remarque que conformément à ce que l'on observe chez les nymphes des insectes primitifs vivants et fossiles, les rudiments alaires des Protoptérygotes devaient être dirigés de l'avant vers l'arrière en formant un certain angle avec l'axe longitudinal du corps. Cette conception semble confirmée depuis 1961 par la découverte de l'Insecte ailé le plus ancien et le plus primitif qui soit connu : *Eopterum devonicum* Rohd. Cette espèce décrite par ROHDENDORF (1959-61) est originaire du Dévonien supérieur. Elle présente des ailes épaisses, à nervation faible mais grossière, orientées de l'avant vers l'arrière et insérées obliquement par rapport au corps.

Il semble peu probable que cette espèce ait bénéficié d'attributs lui permettant un vol très efficace. Il est beaucoup plus probable que ses rudiments alaires n'autorisaient qu'un faible planement sur de courtes distances. HOCKING (1957) note que l'apparition des Insectes ailés est presque synchronisée avec celle d'une végétation de plus en plus haute. Les rudiments alaires d'*Eopterum devonicum*

semblent donc susceptibles, tout au plus, d'allonger le saut ou d'amortir une chute.

Cette dernière conception modifie donc en partie l'ancienne théorie paranotale sans toutefois la contredire, mais semble poser à nouveau le problème de la simplification de la nervation, puisque le type alaire le plus ancien ne compte que quatre nervures.

II. — *Théories relatives à la formation de la nervation chez les Insectes ptérygotes : l'origine de la nervation*

Il est concevable que l'apparition très localisée aux paranotas d'un fort gradient de croissance transversale, ait pu avoir pour effet secondaire d'étendre également le réseau préexistant de la cuticule sur toute la surface des lobes paranotaux. La réticulation ayant pu par la suite s'organiser en systèmes de nervures longitudinales et transversales, à partir de ce réseau primitif, appelé archédiclyon par TILLYARD.

Il est remarquable d'observer notamment chez certains *Oedipoda* (Orth. *Acrididae*) que le réseau de l'archédiclyon est resté d'autant plus dense qu'il se trouve situé dans les zones de l'aile les moins développées, donc les moins distendues comme c'est le cas pour l'élytre par exemple.

Il est certain que l'un des aspects de l'évolution générale de l'aile tend à transformer la réticulation archaïque en *ptérigostias*, c'est-à-dire en un ensemble de nervures spécialisées de plus en plus rigides et de moins en moins nombreuses.

En ce qui concerne les Hyménoptères, ROSS (1936) s'exprime ainsi sur ce point : « Il est incontestable que les puissantes veines en faible nombre de l'aile des Hyménoptères, constituent une meilleure consolidation de l'aile que les veines plus nombreuses et plus fines du complexe panarpoïde. L'archédiclyon primitif des Protoptères a pu être transformé chez les Paléoptères et les Néoptères soit en un archédiclyon secondaire plus finement réticulé, soit en *ptérigostias* ». Il semble, en effet, que la réacquisition d'un archédiclyon secondaire finement réticulé soit possible chez certains Orthoptères lorsque les ailes acquièrent une fonction de recouvrement, par exemple (SHAROV, 1962).

La théorie de la simplification de l'archédiclyon associée à la théorie paranotale fournit actuellement l'explication de toutes les structures alaires observables chez tous les ordres d'Insectes.

PRINGLE a relevé sur le vol des Insectes quelques 250 références; SEGUY (1959), dans son ouvrage *Introduction à l'étude de la morphologie alaire* a mentionné quelques 440 travaux relatifs surtout à la morphologie. Une analyse bibliographique qui n'est reproduite ici que partiellement, parce que pour une grande part hors du sujet, permet d'exprimer les problèmes qui restent en suspens en ces termes :

Aucune théorie n'a permis encore de pressentir la nature des facteurs qui ont présidé au cours de l'évolution à la migration, la fusion ou l'effacement des nervures au sein de la membrane.

On n'a pu jusqu'ici que constater certaines modifications en comparant les différents types de nervation, sans qu'aucune hypothèse ait pu être établie quant

aux raisons qui peuvent être à l'origine des modifications constatées. De ce point de vue le problème reste entier.

B. — CONCEPTIONS ACTUELLES RELATIVES A L'ÉVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE ALAIRE CHEZ LES HYMÉNOPTÈRES

Les travaux importants relatifs à la morphologie alaire des Hyménoptères sont peu nombreux. Leur nombre n'atteint certainement pas 30. Les travaux de synthèse sur ce sujet, et notamment ceux de ROSS (1936) et de LANHAM (1951), s'appuient respectivement sur 11 et 15 références. A ces deux auteurs il convient d'ajouter la contribution de F. BERNARD (1951) au *Traité de Zoologie* de P.-P. GRASSE, et bien entendu les publications de TILLYARD (1925) et de MARTYNOV (1930) qui traitent de ce sujet.

Les idées et les conceptions émises par ces différents auteurs, ont été examinées et classées sous les quatre aspects suivants : l'origine de l'aile des Hyménoptères, la conception des entomologistes relative à l'influence de la mécanique alaire et de la biologie des espèces sur l'évolution de la morphologie de l'aile; enfin le processus de coaptation et les plis de la membrane.

I. — *Origine de l'aile chez les Hyménoptères*

Au début du siècle COMSTOCK et NEEDHAM ont prétendu que les nervures en évolution phylétique pouvaient subir non seulement une réduction, mais une augmentation en nombre. Un fort courant d'opinion tendant à s'opposer à ces suppositions s'est rapidement manifesté. Sur ce point MARTYNOV (1923) considère que les faits témoignent que les nervures se sont toujours développées à partir de formations précédentes et ne procèdent jamais de la membrane elle-même.

En 1924, TILLYARD, s'appuyant sur six spécimens fossiles originaires du Permien inférieur du Kansas, décrivait son ordre malheureux des Protohyménoptères. Il pensait pouvoir situer celui-ci à l'origine de l'ordre des Hyménoptères, à cause d'apparentes convergences dans la forme du subcosta, du radius et d'un ptérostigma allongé. CARPENTER (1930) montrait un point important de l'évolution de l'aile en précisant que les ressemblances entre de nombreuses ailes à nervation réduite étaient dues le plus souvent à une *évolution parallèle*. La même année, MARTYNOV, après une étude portant sur des Insectes fossiles originaires du Permien de la province de Kazan, étroitement apparentés aux formes décrites par TILLYARD, revenait sur les conclusions antérieures et considérait avoir accepté à tort les interprétations de celui-ci. De nouvelles observations l'obligèrent à abandonner ses précédentes interprétations tendant à situer les soi-disant Protohyménoptères à l'origine des Hyménoptères actuels. Il établissait alors de nouvelles homologies qui l'amenaient à conclure que les Hyménoptères provenaient d'un groupe intermédiaire entre les Mégaloptères (*Sialis*, *Raphidia*) et les Mécoptères (Panorpes), et que la ressemblance entre les Mégascoptères ou les Protohyménoptères fossiles avec les Hyménoptères et les Mécoptères actuels, était purement superficielle.

ROSS, en 1936, après avoir repris certaines homologies mises en évidence par les précédents auteurs, concluait qu'il était clair que les Hyménoptères montraient de nettes affinités avec les Mégaloptères, les Mécoptères et les Trichoptères. Ses arguments ne sont pas seulement fondés sur la morphologie de l'aile, mais

également sur un certain nombre de convergences biologiques et notamment sur :

1. une ressemblance entre le nombre et la structure des ailes;
2. des divisions semblables sur le mésonotum et même à la rigueur une conformation voisine de la mésofurca;
3. un mésopostnotum évaginé;
4. une tendance semblable à produire un proboscis par fusion des appendices labiaux;
5. plusieurs similitudes dans les stades larvaires.

LAMEERE (1917) cité et fortement soutenu par MARTYNOV (1930) considérait que les Perles étaient des Orthoptères à larves aquatiques. On est tenté de prétendre de même que les Mégaloptères constituent une branche à larves aquatiques des Hyménoptères.

Aucune autre théorie n'est venue depuis modifier celle de MARTYNOV sur ce point et F. BERNARD (1951) conclut avec la majorité des spécialistes :

« LAMEERE et WEBER dont j'adopterai les hypothèses admettent que le meilleur type intermédiaire est celui des Mégaloptères (*Sialis* et *Raphidia*) proches à certains égards de la souche primitive des Holométaboles ».

II. — Conception des entomologistes relative à l'influence de la mécanique du vol et de la biologie des espèces sur l'évolution de la morphologie alaire

Parmi les entomologistes qui se sont intéressés à l'aile des Hyménoptères, c'est certainement ROSS (1936), puis LANHAM (1951) qui ont le plus discuté cette question. Il faut noter cependant que leurs considérations, pour la plupart, restent du domaine des hypothèses. ROSS considère que, dans son aspect général, l'aile des Hyménoptères ne ressemble apparemment à aucune autre aile d'insectes. Les nervures transversales présentent des angulations très aiguës avec les éléments du réseau longitudinal, et sont beaucoup plus développées que dans les autres ordres. COMSTOCK avait déjà émis l'hypothèse que les nervures transversales étaient dans le cas des Hyménoptères des branches déformées issues d'éléments longitudinaux. F. BERNARD reconnaît là une explication satisfaisante du fait que les rameaux transversaux sont aussi larges que les autres et munis de trachées.

ROSS remarque également que les modifications les plus importantes résultant de l'angulation des veines se manifestent dans la zone transversale qui s'étend du point d'attache des crochets alaires à la base du stigma et que c'est sans doute dans cette région que s'exerce le plus grand effort de traction. ROSS voit là l'explication probable des perturbations de la nervation dans la région de la nervure basale. Par ailleurs, il considère que l'aile postérieure exerce certainement une action bien définie sur l'aile antérieure et que c'est probablement la raison principale de la réduction de la nervation. Nous montrerons ultérieurement que la seconde partie de cette proposition est probablement fautive. LANHAM (1951), influencé probablement par les thèses de BRUES (1921) considère que les différents modes de vol n'ont pu constituer les facteurs déterminants de la nervation alaire et constate que les Sphégiens ne présentent pas de différences avec des Apides, bien que les premiers ne récoltent pas de nectar et de pollen à la différence des seconds.

De même il prétend que beaucoup de genres peuvent être distingués par de toutes petites caractéristiques de la nervation. Ces toutes petites caractéristiques sont en réalité considérables par rapport à la taille des Hyménoptères et il a été prouvé (LOUIS et LEFEBVRE, 1968) que la valeur discriminante de l'aile est loin d'être limitée comme le prétend F. BERNARD, puisqu'elle permet l'infraspéciation même dans des cas très difficiles. Nos conceptions sont donc, en général, fondamentalement opposées à celles de LANHAM. En ce qui concerne particulièrement les interactions probables entre la biologie des Hyménoptères et la morphologie alaire, cet auteur a prétendu exactement le contraire de ce qu'il est logique de concevoir maintenant, d'après les observations plus approfondies qui seront exposées ultérieurement.

A l'opposé, on peut concevoir, en accord avec celui-ci que les efforts supportés par l'aile des insectes pendant le vol, viennent non seulement de la résistance de l'air, mais des changements rapides dans la direction du vol « qui provoquent des distorsions de la membrane ». Il serait là beaucoup plus logique de considérer que les changements de direction sont en réalité provoqués par les distorsions de la membrane. Enfin, il considère, semble-t-il à raison, que des distorsions dépendent largement de la nervation et que l'élasticité de la membrane alaire, modifiée par celle-ci, doit remplir un rôle important dans la détermination des caractéristiques aérodynamiques de l'aile. Les formes qui lui paraissent être les plus adaptées sont les Abeilles et les Guêpes.

MARTYNOV (1924 *b*) s'est surtout attaché à déterminer les conditions de formation de la *neala* « sous l'action d'exigences d'agrandir la surface volante avec les mêmes nervures », et s'est peu préoccupé de l'influence de facteurs mécaniques et biologiques sur la nervation alaire des Hyménoptères.

III. — *Influence de la coaptation sur l'évolution de la nervation*

C'est à MAC GILLIVRAY (1906), mais surtout à TILLYARD (1924 *b*) que l'on doit d'avoir réuni un grand nombre d'observations sur les nervures, et surtout de les avoir reliées hypothétiquement au phénomène de coaptation. Ces observations souvent exactes, ne sont cependant pas convaincantes et ont été négligées par les spécialistes. ROSS (1936) n'y fait qu'une courte allusion en disant que les deux auteurs précités ont beaucoup écrit sur ce sujet. F. BERNARD (1951) s'en tient aux crochets alaires. Les observations les plus importantes de TILLYARD peuvent être résumées ainsi :

1. En ce qui concerne les modifications générales entraînées par l'usage en vol d'ailes coaptées, on peut remarquer que cet usage semble provoquer :

- a. une réduction de la taille de l'aile postérieure;
- b. le développement d'un « tornus » et d'un « termen » sur l'aile postérieure;
- c. un rétrécissement de l'aire anale avec un alignement de la marge postérieure de l'aile jusqu'au tornus;
- d. le développement de crochets alaires sur la marge costale des ailes postérieures;
- e. le développement de la gouttière de coaptation sur l'aile antérieure.

2. En ce qui concerne les modifications entraînées sur la nervation elle-même, on peut noter également les caractéristiques suivantes :

a. Sur l'aile antérieure :

- une cellule radiale piriforme, le plus souvent ouverte dans sa partie distale;
- une réduction de la nervure médiane à deux branches au lieu de trois;
- un épaississement du ptérostigma et un renforcement de la nervation de soutien par un plus fort développement des nervures transversales dans la région hypostigmale;

- la constitution d'une nervure basale par l'alignement de M et de m_{cu};

- la fusion de la seconde nervure cubitale avec la première anale;

- les fortes sinuosités de la première nervure cubitale.

b. Sur l'aile postérieure :

- la disparition du ptérostigma et du secteur de la radiale (Rs);

- la réduction de la médiane à deux ramifications;

- une réduction importante du système transversal.

Bien que certaines soient intéressantes, la plupart de ces observations ne démontrent pas l'existence de liaisons entre la nervation et la coaptation.

IV. — Signification actuelle des plis de la membrane

MARTYNOV (1929), et SEGUY (1959) notent, à ce propos, trois plicatures importantes sur l'aile des Insectes : la *vena dividens* ou pli vannal, la *plica jugalis* et la *vena spuria*. Ils distinguent les plis longitudinaux placés entre les nervures ou doublant les nervures et permettant chez les formes plicatipennes la pliure de l'aile en éventail; ou bien encore, des plis transversaux comme les plis des ailes des Coléoptères. Ces plis plus ou moins compliqués favorisent la pliure de l'aile sur elle-même dans la longueur, de manière à la raccourcir.

Le rôle de ces épaississements de la membrane, nervures bâtardes, fausses nervures parfois nommées *pseudoneurias*, n'a jamais été défini et est généralement rattaché au phénomène de pliage de l'aile (Vespides).

ADOLPH (1879) a remarqué pour la première fois la constance de l'alternance des veines convexes et concaves. Malgré les critiques violentes de COMSTOCK, 1918, LAMEERE (1922) a repris et développé cette conception. Nous tenterons de fournir une explication logique de cette alternance particulièrement dans les cas où les plis de la membrane ne correspondent pas au pliage de l'aile au repos.

CONCLUSIONS

L'évolution de l'aile est inséparable de l'évolution du système musculaire moteur. Il est même certain qu'elles sont en corrélation inverse, c'est-à-dire qu'à un système moteur puissant correspond une aile de taille réduite (Diptères, Hyménoptères) alors qu'à une musculature restée faible correspond généralement des ailes de grande taille.

On peut penser qu'au cours de l'Évolution, l'acquisition d'une musculature puissante a été beaucoup plus longue et plus difficile que l'acquisition d'une grande envergure. La plupart des Insectes primitifs semblent effectivement dotés d'ailes de grande taille et finement réticulées. L'application de vibrations de plus en plus rapides semble bien pouvoir être l'une des causes de la réduction progressive de la surface alaire, cette réduction entraînant dans la plupart des cas une condensation de la nervation. Par ailleurs, il n'est pas exclu que la sélection naturelle ait agi simultanément dans le sens d'une amélioration de la résistance des matériaux alaires favorisant ainsi encore davantage la réduction de la surface de sustentation. Si l'on admet que l'accroissement de taille de l'aile ait pu être dans le passé plus rapide que l'accroissement de puissance musculaire qui probablement met en cause davantage de structures génétiques, on peut concevoir que l'amélioration des facultés de vol ait pu être obtenue au début de l'apparition de cette fonction par une augmentation de la surface portante. L'évolution de l'aile a donc pu tendre pendant un certain temps à favoriser les espèces à grande envergure (voire susceptible de développer un archédiction secondaire), l'évolution de la musculature restant relativement faible.

Puis l'évolution de la puissance musculaire ayant rattrapé son retard, c'est-à-dire ayant dépassé le seuil d'équilibre avec la surface alaire, l'amélioration des facultés de vol a pu se faire alors par augmentation de la puissance. L'évolution de la fonction de vol semble donc avoir été en mesure de favoriser dans un second temps les espèces présentant une musculature de plus en plus puissante et une surface alaire de plus en plus réduite.

Ces conditions d'évolution si elles sont réelles rappelleraient alors singulièrement l'évolution de nos techniques où les grandes surfaces portantes ont été rapidement remplacées par des puissants éléments moteurs. Quoi qu'il en soit, la théorie paranotale, légèrement modifiée en ce qui concerne l'orientation primitive des ébauches alaires, et la théorie de la simplification de l'archédiction, dominante sur la direction évolutive opposée présumée par certains auteurs, semblent pouvoir apporter longtemps encore la meilleure explication de l'apparition de l'aile chez les Insectes en général et le meilleur schéma de son évolution chez les Abeilles en particulier.

Reçu pour publication en décembre 1969.

Eingegangen im Dezember 1969.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor befasst sich erneut mit dem Problem des Flügels bei den Insekten, insbesondere bei den Hymenopteren. Die Arbeit gibt eine vorläufige Übersicht, in der die wichtigsten vorliegenden Theorien über den Ursprung des Flügels, seines Geäders sowie die Entwicklungs-Modalitäten der Flügel-Morphologie bei den Hymenopteren einander gegenübergestellt werden.

Bis heute sind vier Theorien zum Ursprung des Flügels bei den Ur-Insekten aufgestellt worden :

1. Die *Kiemen-Theorie* in Verbindung mit den alten Theorien von HANDLIRSCH, nach denen die ersten Palaeodictyopteren Amphibien waren.

2. Die *Stigmen-Theorie*, die mit den Ansichten WEISMANN'S übereinstimmt, wonach alle ta-schenförmigen Flügelscheiden durch den Druck der Tracheenstämme gegen das Integument entstanden sind.

3. Die *Parapodial-Theorie* (GOLDSCHMIDT, 1948), die die strikteste Mutationstheorie unter den Entwicklungstheorien darstellt.

4. Die *Paranotal-Theorie*, nach der der Flügel den Paranota-Loben entstammt. Die neuerdings von ROHDENDORF (1959-1961) gemachte Entdeckung von *Eopterum devonicum* im oberen Devon lässt jedenfalls daran denken, dass die rudimentären Flügel ursprünglich von vorn nach hinten, schräg zur Körperachse orientiert waren und nicht senkrecht dazu, wie *Stenodyctya* und *Lemmatophora* aus dem oberen Karbon vermuten liessen.

Übrigens stellt uns der Flügel von *Eopterum devonicum* ROHD, mit seinen vier Adern, der zudem eher mit einem Hemi-Elytron als einem echten Flügel verwandt zu sein scheint, erneut vor die Frage eines vereinfachten Archaedictyon.

In mehreren Veröffentlichungen wird der Verfasser versuchen, einige der bis heute ungelösten Fragen zu beantworten.

1. Was bedeuten die verschiedenen Anlagen des Geäders?
2. Ist es möglich, über die anscheinend gesetzlose Vielfalt an Membranstützen hinaus konstant-Größen aufzuzeigen?
3. Wodurch unterscheidet sich ein sogenannter primitiver Flügel von einem angeblich hochentwickelten?
4. Wie ist der Flugmechanismus den individuellen Unterschieden angepasst?
5. Welcher Art können die Beziehungen zwischen der Morphologie des Flügels, der allgemeinen Morphologie, der Ökologie und der Ethologie der einzelnen Arten sein?

Tatsächlich gibt es bis jetzt noch keine Theorie, die die Natur jener Faktoren erklären könnte, die im Verlauf der Entwicklung die Wanderung, das Verschmelzen oder das Verschwinden des Geäders in der Membran bestimmt haben.

Der Verfasser erwägt und wird bemüht sein, nachzuweisen, dass die an die Notwendigkeiten des anatomischen Mechanismus gebundenen Phänomene weitgehend die Entwicklung des Flügels bestimmen, insbesondere bei den Sammelgut befördernden Insekten, wie der Honigbiene.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADOLPH E., 1880 a. Über abnorme Zellenbildungen einiger Hymenopteren flügel. *Nova Acta d. kal. Leop. Carol. Deutschen Akademic d. Naturforscher.*, Bd. XLI, Pars 11, Nr 5 : 295-328.
- ADOLPH E., 1880 b. Zur Morphologie der Hymenopteren flügel. *Ebenda* 46, (2) 43-132.
- AMANS P., 1883. Essai sur le vol des Insectes. *Rev. Sc. Nat.*, Montpellier, 1 et 3 (1884).
- AMANS P., 1885. Comparaison des organes du vol dans la série animale. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 19, 9-223.
- AMANS P., 1901. Géométrie descriptive et comparée des ailes rigides. *C.R. Ass. fr., Avanc. Sc.*, 666-677.
- AUBER J., 1962 a. L'attache des myofilaments secondaires au niveau de la strie Z dans les muscles des Diptères. *C.R. Acad. Sci.*, 254, 3 425-3 426.
- AUBER J., 1962 b. Mode d'accroissement des myofibrilles au cours de la nymphose de *Calliphora erythrocephala* (Dipt.) *C.R. Acad. Sci.*, 254, 4 074-4 075.
- AUBER J., 1963. Ultrastructure de la fonction myo-épidermique chez les Diptères. *J. Micr. Fr.*, 2, 325-336.

- AUBER J., 1965. Sur le mécanisme de formation des filaments primaires au cours de l'accroissement des myofibrilles chez *Calliphora erythrocephala*. (Dipt.) *C.R. Acad. Sci.*, 260, 668-670.
- BEKKER E.G., 1952 b. Problem of the origin of the insect wing. Part I, Forerunners of the insect wing. *Vestnik Moskovsk Universitet* 9, 59-68.
- BRUES C.T., 1921. Correlation of taxonomic affinities with food habits in Hymenopteren (with special ref. to parasitism). *Amer. Naturalist*, 55, 134-164.
- CARPENTER F.M., 1930. The lower Permian Insects of Kansas. Part 3. The Protohymenoptera, *Psyche*, 37 (4), 343-374.
- COMSTOCK J.H., 1918. *The wings of Insects*. Ithaca. N. Y. Comstock Publish. Co, 1-430, 10 pl., 427 figs.
- COMSTOCK J.H., NEEDHAM J.G., 1898-99. The wings of Insects. *Amer. Naturalist.*, 32 : 42-81, 231-335, 413-561, 768-903; *Amer. Naturalist.*, 33 : 117-573-845.
- D'ARCY THOMPSON, W., 1966. *On Growth and Form*. Ed. abrég., Bonner J.T. Ed. Cambridge Univ. Press, 1-345.
- GALTON, QUETELET, BERTILLON, cités par MALECOT.
- GOLDSCHMIDT., 1948. The structure of Podoptera, a homoeotic mutant of *D. melanogaster*. *J. Morphol.*, Philadel., 77, 71-103.
- GRASSE P.P., 1949 à 1955. *Traité de Zoologie*, Masson, Paris.
1. 1950, t. XV, MAYAUD, N., : 4-76; OEMICHEN, E. : 108-130 et 131-170.
 2. 1955, t. XVII, fasc. II, GRASSE P.P. : 1729-1853.
 3. 1949, t. IX, JEANNEL, R. : 3-110; CHOPARD, L. : 355-407, et 745-770; JEANNEL R. : 771-1077.
 4. 1951, t. X, fasc. I, BERLAND L., GRASSE P.P. : 5-172; DESPAX R., : 126-174; BOURGOGNE J., 175-450; SEGUY E. : 451-745; BERLAND L., et BERNARD F. : 771-959.
 5. 1951, t. X, fasc. II, BERLAND L., BERNARD F. : 960-1258.
- HOCKING B., 1957. Aspects of Insect flight. *Sci. Month.*, 85, 237-44.
- LAMEERE A., 1935. *Précis de Zoologie*, t. IV et V. Doin, Paris.
- LANHAM U.N., 1951. Review of the wing venation... and speculations on the phylogeny of the Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 44, 614-628.
- LOUIS J., LEFEBVRE J., 1968. « Étude quantitative de la divergence dans l'évolution morphologique de certaines entités infraspécifiques d'abeilles domestiques. » *C.R. Acad. Sci.*, 266 : 1 131-1 133.
- MAC GILLIVRAY, 1906. « A study of the wings of *Tenthredinoidea*, a superfamily of *Hymenoptera*. » *Proc. U.S. Nat. Hist. Mus.*, 29 : 569-654.
- MALECOT G., 1966. *Probabilités et hérédité*. Presses Universitaires de France, Paris.
- MARTYNOV A., 1923. « Sur l'origine de la nervation et sur la forme de l'aile des Insectes » *Trav. 1^{er} Congr. Russe de Zool. Anat. et Hist. de Petrograd*, 89.
- MARTYNOV A., 1924 a. « Sur les organes facettiques aux ailes des Insectes » *C.R. Acad. Sci., Russe*, 9 janvier 1924 : 71-73.
- MARTYNOV A., 1924 b. « L'évolution de deux formes d'ailes différentes chez les Insectes » *Rev. Zool. Russe*, 4 : 155-185.
- MARTYNOV A., 1930. « New Permian Insect from Tikhie Gory, Kazan Province, I. *Palaeoptera*. » *Trav. Mus. Geol. Ac. U.S.S.R.*, 6 : 69-86.
- PRINGLE J.W.S. 1938 a. Proprioception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. *J. Exper. Biol.*, 15 : 101-113 et 114-131.
- PRINGLE J.W.S., 1938 b. Proprioception in insects. III. The function of the hair sensilla at the joints. *J. Exper. Biol.*, 15, 467-473.
- PRINGLE J.W.S., 1940. The reflex mechanism of the insect leg. *J. Exper. Biol.*, 17 : 8-17.
- PRINGLE J.W.S., 1948. The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera. *Phil. Trans. B.* 233 : 347-384.

- PRINGLE J.W.S., 1949. The excitation and contraction of the flight muscle of insects. *J. Physiol.*, 108 : 226-232.
- PRINGLE J.W.S., 1957. *Myogenic rhythms*. in Recent Advances in Invertebrate Physiology (Ed. Sheer, B.T.) Univ. Oregon Publ., 99-115.
- PRINGLE J.W.S., 1957. *Insect flight*. Cambridge University Press, N° 9 : 1-132.
- PRINGLE J.W.S., 1964-65. *Locomotion : Flight*, in « Physiology of Insecta » Vol. 2, 284-329. Academic Press of New York (M. Rockstein Ed.).
- RODENDORF B.B., 1959. Problems of palaeozoological systematics. *Paleontol. zb., U.S.S.R.*, 3, 15-26.
- RODENDORF B.B., 1961. Description of the first winged insect from the Devonian deposits of Timna (*Insecta, Pterygota*) *Entomol. Obzr. U.S.S.R.*, 40 : 485-9.
- ROCKSTEIN M., voir PRINGLE, 1964-1965.
- ROSS H.H., 1936. The ancestry of wing venation of Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 29 : 99-111.
- SHAROV A.G., 1966. *Basic arthropodan Stock*, vol. 30, International series of Monographs in pure and applied Biology. Pergamon Press.
- SEGUY E., 1959. Introduction à l'étude morphologique de l'aile des Insectes. *Mem. Mus. Hist. Nat. Nouv. Ser. A. Zool. XXI* : 1-248.
- SNODGRASS R.E., 1935. *Principles of Insect Morphology*, N.Y.
- SNODGRASS R.E., 1956. *Anatomy of the honeybee*. Comstock Publ. Ass. Cornell Univ. Press, Ithaca, N.Y. : 1-334.
- TILLYARD R.J., 1924 a. Some remarks on the evolution of Bees. 2. *Fruit grower and apiarist*, Auckland, 17 nov. 2 pp.
- TILLYARD R.J., 1924 b. Kansas Permian Insects. part. 3, The new order *Protohymenoptera*. *Amer. J. Sci.*, 5th ser. 8, 44 : 111-122.
- TILLYARD R.J., 1924 c. Kansas Permian Insects. Part 14. The order *Neuroptera* *Amer. J. Sci.*, 5th ser. 23, 133 : 1-30.
- TILLYARD R.J., 1926. *Insects of Australia and New Zealand*, Sydney, Angus and Robertson : 560 pp.
- WEIS-FOGH T., et al., 1948 à 1964 : 57 publications.
- WEIS-FOGH T., 1964 a. Biology and physics of locust flight. VIII. Lift and metabolic rate of flying locust. *J. Exper. Biol.*, 41 : 257-271.
- WEIS-FOGH T., 1964 b. Control of basic movement in flying insects. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, 18 Cambridge University Press.
-