

ÉTUDE SUR LES AILES DES HYMÉNOPTÈRES

II. — L'AILE DE L'ABEILLE DOMESTIQUE

(*A. MELLIFICA* L.)

Zum Studium der Hymenopterenflügel

II. — *Der Flügel der Honigbiene (Apis mellifica L.)*

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

STUDY OF THE WINGS OF «HYMENOPTERA»

II. — THE WING OF THE DOMESTIC BEE

Description of a general plan of the anterior wing of a bee based on the arcs of tension of the membrane : the wing tentorium. The supporting structures of the membrane are shown.

RÉSUMÉ

Définition d'un schéma général de l'aile antérieure de l'abeille à partir des arcs de tension de la membrane : le Tentorium alaire. Mise en évidence des structures virtuelles de soutien de la membrane.

INTRODUCTION

Les nervures de l'aile de l'Abeille ont été observées jusqu'ici de façon trop peu approfondie pour qu'il ait été possible de montrer que leur ensemble constitue un réseau hautement organisé. L'existence d'une telle organisation est logique si l'on considère que l'ouvrière d'Abeille est appelée à transporter au cours de sa vie, et en plus de son propre poids, des quantités considérables de matériaux. Il serait au contraire anormal que l'évolution de cette particularité biologique n'ait pas eu de répercussion sur l'organe de relation qui lui correspond directement : l'aile.

Or, comme les autres insectes, l'Abeille n'est pas à notre échelle d'observation; il fallait donc trouver une méthode qui permette d'accéder à son espace propre et d'estimer le niveau de précision de ses structures. C'est cette méthode que nous allons définir maintenant.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. — *Matériel*

1. *Le matériel de projection nécessaire doit répondre impérativement à deux conditions préalables :*

a. fournir une image de la silhouette de la nervation et de la membrane alaire exempte de toute déformation;

b. permettre la lecture directe en millimètres et fractions de millimètres avec une erreur constante sur la dernière décimale.

Le type d'appareils industriels répondant à ces deux conditions appartient à la catégorie des *Projecteurs de profils*.

Le projecteur qui a été utilisé est du type Karl ZEISS Jena 320. Il assure un grossissement discontinu de 10, 20 et 50 en projection sur platine transparente ou en épiprojection. Le grossissement de 50 a seul été employé. Il est apparu suffisant pour assurer une image convenable d'ailes de la taille de celle d'une Abeille (8 mm environ). Indépendamment de la formule fournie par le constructeur pour l'estimation de l'erreur soit :

$$\pm \left(\frac{150}{B} + K + \frac{L}{2} \right) \mu$$

ou B = grossissement; L = longueur en millimètres; K = qualité des arêtes (ici K = 2 pour une épaisseur allant jusqu'à un millimètre); l'erreur réelle, estimée à partir des échantillons, compte tenu de leurs caractéristiques propres et notamment de la netteté des points de référence, n'excède pas un millimètre pour un grossissement de 50, soit, au maximum $1/50^e = \pm 0,02$ millimètre dans la réalité.

Les mesures ont été effectuées à l'aide d'une règle de verre graduée de 1 à 300 mm, à partir de la projection de l'ombre portée sur verre dépoli de la silhouette de l'aile. L'épiprojection n'a donné d'images satisfaisantes que pour l'étude des rainures et des couloirs membraneux.

Le matériel de dessin complémentaire correspond au nécessaire normalement utilisé pour le dessin industriel.

2. *Les échantillons.*

a. En ce qui concerne l'Abeille domestique, les croquis ont été relevés à partir de séries de trente ailes appartenant à des ouvrières originaires de la même ruche.

b. En ce qui concerne les genres autres que le genre *Apis*, et qui seront étudiés ultérieurement, les croquis ont été établis sur deux représentants ♂ et ♀ pour chacun des 60 genres principaux. A l'exception des genres *Pamphilius* et *Atta*, tous appartiennent au groupe des Mellifères (super-famille des Hyménoptères *Apoidea*) de la faune française.

Une énumération des différences relevées entre chacun des 60 genres étant apparue sans grand intérêt, seuls les cas particulièrement caractéristiques ont été conservés.

II. — Méthodes

1. Les préparations.

Les ailes, désarticulées à sec le plus près possible de leur base, sont montées également à sec, côte à côte sur une lame, par séries de 10. La préparation est ensuite recouverte par une seconde lame mince, jointée à la première, aux quatre coins, par une boule de pâte à modeler.

Il est nécessaire de veiller à ce que chaque série d'ailes subisse un aplatissement semblable car il a été remarqué qu'une pression insuffisante pouvait apporter, lors d'éventuelles mesures, des différences significatives entre les moyennes. En effet, l'aile et les nervures sont courbes et leur silhouette projetée peut paraître plus courte qu'elle ne l'est en réalité si la pression exercée sur la lame de recouvrement est insuffisante. Une pression excessive n'entraîne comme inconvénient qu'un amincissement extrême de la couche de pâte à modeler qui peut alors n'être plus suffisante pour assurer, surtout par température élevée, l'adhérence des lames et la solidité des préparations.

2. Les dessins.

Aucune indication particulière n'est à noter en ce qui concerne le relevé sur calque des silhouettes d'ailes obtenues sur verre dépoli, sinon que ces relevés ont été effectués avec infiniment de soin. Les analyses morphologiques ont été réalisées sur des « schémas moyens », c'est-à-dire, sur des schémas obtenus à partir de la superposition successive de plusieurs dizaines d'ailes originaires de la même colonie. Ces schémas donnent une information indispensable quant à l'aire de variation occupée par les nervures pour un échantillon donné.

3. La dénomination symbolique des éléments de la nervation.

La première partie de ce travail a été volontairement effectuée, à l'exclusion de toute préoccupation de systématique ou de recherches phylogénétiques, d'homologies entre les nervures. Le procédé neutre de description alphabétique qui a été utilisé peut, le cas échéant, être remplacé ou complété par une description chiffrée si le nombre des portions de nervures dépasse celui qui est généralement observable chez les Abeilles. La distribution des lettres au sein de la membrane est quelconque. En effet, toute tentative d'expression de la phylogénie par l'utilisation des lettres dans l'ordre alphabétique s'est révélée rapidement illusoire.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Sur croquis d'ailes, on relève avec soin le point central des lieux de convergence des nervures, l'on joint ces points par des droites tracées dans l'axe de chacune de ces nervures et l'on observe les figures géométriques que ce procédé fait apparaître (fig. 2).

I. — Notion d'arcs de tension de la membrane (fig. 1).

Le mot *arc* est employé ici dans son sens anatomique. Chacun d'eux correspond à un pont sclérotisé réunissant en avant et en arrière l'extrémité d'autres ponts d'orientation différente. Ces arcs peuvent avoir la forme d'un demi-cercle (OP, HI); d'un arc véritable (TU, PQR); d'une accolade (W, Y, F) (fig. 2a), ou

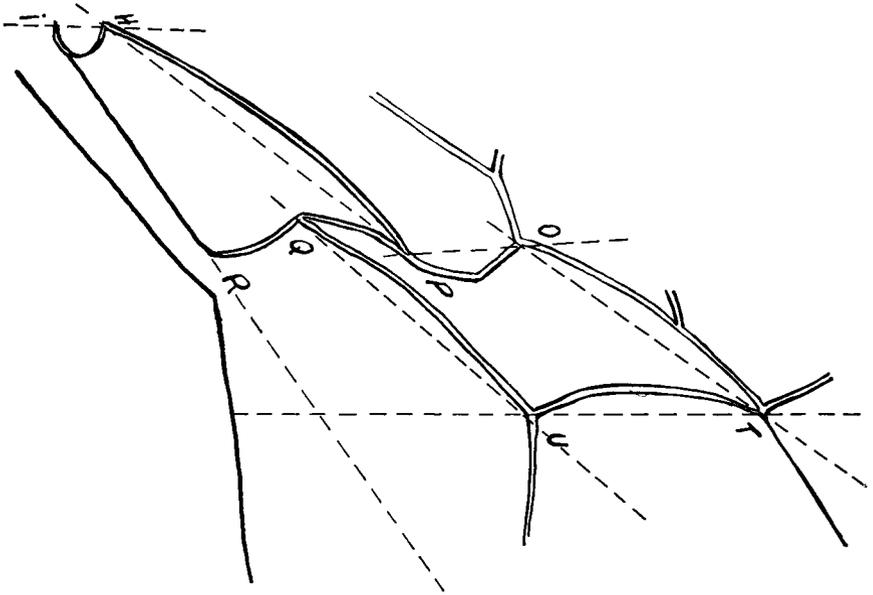


FIG. 1. -- Arcs et axes de tension de la membrane (*A. mellifica L.*)

ABB. 1. -- Spannungsbogen und- Achsen der Membran (*Apis mellifica L.*)

d'une partie d'accolade (YV). On distingue, selon les ondulations membraneuses, des arcs « hauts » (PQR, M'K, WXS) (fig. 1 et 2a) et des arcs « bas » (HI, OP), ainsi que des structures intermédiaires traversant des zones hautes et basses de la surface alaire (YV). Le mot arc décrit ici des structures réelles, exclusivement morphologiques; il sera employé chaque fois qu'il sera question de ces structures, il sera abandonné en systématique et en phylogénie au profit de l'expression usuelle équivalente « portion de nervure » ⁽¹⁾.

II. — Notion de corde des arcs de tension de la membrane (fig. 1, 2a et 3)

Si l'on joint par exemple les points M et K par une droite, ceci n'implique pas que l'on assimile alors l'arc MK à une droite, on considère simplement la direction dans laquelle s'effectue l'effet de tension de cet arc au sein de la membrane. Cette direction est représentée par la droite joignant les extrémités M et K de l'arc, appelée ici corde de cet arc, ainsi que par les prolongements de la droite MK au delà des points M et K. Lorsque plusieurs arcs sont alignés (par exemple MN, NO, ST, TV) on pourra dans certains cas être amené à considérer tout ou partie de cet ensemble, c'est-à-dire, soit la corde MV, soit successivement les cordes des arcs MO, MS, OS etc. Dans tous les cas, seules seront donc considérées les cordes des arcs de tension de la membrane et leurs prolongements.

Il résulte que chaque aile serait ainsi assimilée à un plan, alors qu'elle est en réalité composée d'une juxtaposition de surfaces gauches; la figure 1 montre schématiquement la complexité d'une partie de la surface membraneuse vue par sa partie supérieure. On remarque, en ce qui concerne notamment HI et PR

(1) Ou de l'expression « *Nerva* » qui sera définie par ailleurs.

d'une part, OP et TU d'autre part, la succession alternée de certaines nervures transversales. Cet aspect ne paraît donc pas être, comme l'avait signalé LAMEERE, une propriété du réseau longitudinal.

D'une façon générale, la nervation alaire ne sera donc analysée qu'après avoir été ramenée dans un plan, ses variations dans la troisième dimension étant exclues.

ORGANISATION DE LA NERVATION TRANSVERSALE, LE TENTORIUM ALAIRE TRANSVERSAL ET SES ANNEXES CHEZ L'ABEILLE

Le tentorium alaire transversal chez l'Abeille domestique (fig. 2a)

Si l'on trace les cordes des arcs MK, PR, WXS et leurs prolongements, on remarque que les trois axes ainsi obtenus convergent avec précision en un point P voisin de la césure et situé nettement sur le bord antérieur de l'aile, ou, du moins dans la région ptérostigmale, parfois légèrement en retrait du bord costal. A ces trois axes transversaux que nous nommerons : axe proximal (PtK), axe médian (PtR), axe apical (PtS), vient s'ajouter l'axe radial (WF), déterminé par la droite joignant les extrémités de la cellule radiale. Cet axe correspond à une structure de soutien longitudinale, mais il y a lieu de le considérer, bien qu'il converge rarement avec les trois autres, comme faisant partie du tentorium alaire car il représente, nous le verrons plus loin, une partie du longeron principal de l'aile constitué matériellement par le complexe costo-radial.

Le point remarquable de cette structure est la convergence extrêmement stable et précise des trois principaux axes au point ptérostigmal (Pt). On remarque également, et pour la première fois, que PR par exemple se présente sous la forme d'une nervure réelle sclérotisée mais aussi sous l'aspect d'une nervure théorique virtuelle (PtP) qui est néanmoins coordonnée avec les deux autres axes MK et WXS.

Sur cette structure fondamentale que nous appellerons, par analogie avec le tentorium céphalique, *tentorium alaire*, sont fixés plusieurs *systèmes secondaires* extérieurs à l'angle K Pt S. Ces systèmes se manifestent dans une zone où l'aile atteint à la fois sa plus grande longueur et sa plus grande largeur.

Le premier est formé par la dichotomisation au point W du complexe costal en deux branches WCF et WYF, ce qui permet de penser que les dimensions longueur et largeur de la cellule radiale peuvent être en corrélation avec la longueur et la largeur de l'aile elle-même.

Le second est formé par la dichotomisation au point Y du complexe radial en deux branches YF et YV.

Le troisième est formé par les arcs convergents TU et QU.

Si l'on considère 22 mesures alaires effectuées, d'une part, sur une colonie homogène de 30 abeilles italiennes (*A. m. ligustica*, Spin) (tableau 1, col. 2 et 4), d'autre part, sur un groupe hétérogène composé de huit colonies appartenant à des sous espèces différentes (tableau 1, col. 3 et 5) et également représentées chacune par 30 abeilles (N = 240), si donc à partir des mensurations alaires suivantes : M'M, MK, KH, WN, WX, XS, TU, MN, NO, OS, ST, TV, KP, QU, IR, W'Y

W'F', L, 1, OP, PR, YV l'on calcule la matrice $p \times p$ des corrélations moyennes ⁽¹⁾ intra-groupes pour chacun des 22 caractères pris deux à deux (tableau 1), si enfin on considère les seuils de signification pour lesquels les coefficients de corrélation peuvent être admis comme différents de zéro, pour un nombre défini de degrés de liberté (DL) :

239 DL $r \neq 0$ pour Prob. 95 % \neq 0,20 Prob. 99 % \neq 0,25;
 29 DL $r \neq 0$ pour Prob. 95 % \neq 0,35 Prob. 99 % \neq 0,45.

TABLEAU 1

Le tableau 1 met alors en évidence :

Caractères (1) Bezeichnung	Longueur de l'aile (2) (3) Flügelänge		Largeur de l'aile (4) (5) Flügelbreite	
	WF	+ 0,64	+ 0,67	+ 0,52
YV	+ 0,30	+ 0,34	+ 0,52	+ 0,47
QU	+ 0,55	+ 0,61	+ 0,40	+ 0,34
TU	+ 0,34	+ 0,56	+ 0,52	+ 0,74

1° Que tous les coefficients de corrélation obtenus pour WF, YV, QU et TU en fonction des caractères longueur et largeur de l'aile sont positifs, c'est-à-dire que les éléments annexes du tentorium transversal croissent quand croissent la longueur et la largeur de l'aile;

2° Que certains arcs tels WF et QU sont plutôt en rapport avec la longueur de l'aile, et d'autres YV et TU plutôt en rapport avec la largeur de celle-ci;

3° Que les valeurs de coefficient de corrélation obtenues paraissent faibles. Toutefois, ce sont les plus élevées qui ont pu être relevées dans la matrice des corrélations moyennes (22 × 22) intragroupes;

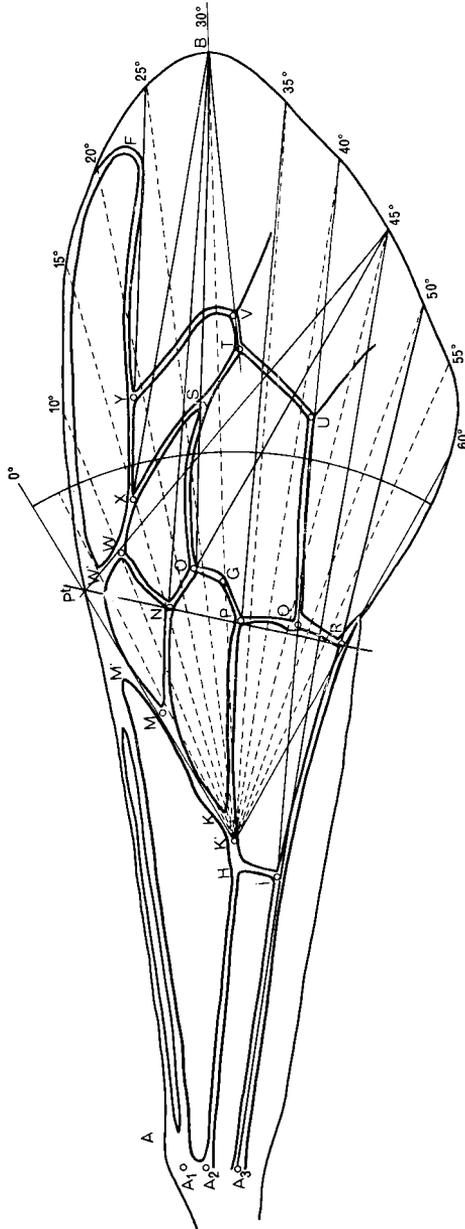
4° Que l'aspect mécanique fonctionnel ne peut être mis en doute puisqu'il persiste malgré l'hétérogénéité subsppécifique de l'un des échantillons. Les valeurs obtenues sont en effet du même ordre dans les deux groupes.

Il faut préciser, enfin, que la corrélation entre les caractères longueur et largeur de l'aile se situe au niveau de : 0,53 à 0,60.

Les corrélations obtenues avec les autres caractères sont trop peu élevées pour que l'on puisse prétendre d'une façon générale que les arcs transversaux sont en corrélation avec la largeur de l'aile et les arcs longitudinaux en corrélation avec la longueur. Cela semble toutefois possible, chez l'Abeille, pour les éléments annexes extérieurs au tentorium alaire transversal fondamental, tel qu'il a été défini.

(1) MOR et CHARTIER, p. 368, calcul de $\bar{Z}' = \arg. th. \bar{r}$

ORGANISATION DE LA NERVATION LONGITUDINALE (fig. 3)

FIG. 3. — Organisation des nervures longitudinales de l'aile (*Apis mellifica* ♀)ABB. 3. — Verlauf der Längsadern des Flügels (*Königin von Apis mellifica*)

I. — *Organisation de la nervation*

L'essentiel des remarques qui peuvent être faites sur le réseau longitudinal réside dans le parallélisme d'un certain nombre d'axes.

1. Axe de la nervure médiane MOS (qui ne doit pas être confondu avec l'axe médian Pt PR).

2. Axe cubital KP : cet arc est double; il est complété dans sa partie distale par QU que l'on peut considérer comme une translation de KP dans la partie où l'aile atteint sa plus grande longueur.

Notons au passage que les points IQU sont alignés.

3. Axe de coaptation I'R' (fig. 4).

Le parallélisme des axes W'F et M'Y entre eux et par rapport aux précédents est exceptionnel; dans bien des cas, W'F fait un angle plus ouvert avec M'Y, ce qui provoque d'ailleurs, comme c'est le cas chez l'Abeille ouvrière française (*A. m. mellifica* L.), le déplacement de la perpendiculaire YU et l'apparition d'une translation discoïdale négative; c'est-à-dire que le point U paraît être en deçà de l'axe Y'U.

II. — *Le tentorium alaire longitudinal chez l'Abeille domestique*

Définition du tentorium alaire longitudinal (fig. 3).

Sur croquis d'ailes, si par le milieu du segment HK on place le centre d'un rapporteur de façon à faire coïncider la division zéro de celui-ci avec le point ptérostigmal virtuel Pt obtenu en prolongeant l'axe PR jusque sur le complexe costo-radial, on remarque alors que :

1. L'angle Pt K' R est égal à 60°.

2. Le grand axe longitudinal KB qui passe par le centre de gravité G de l'aile est la bissectrice de cet angle.

3. Que les divisions de 5 en 5 degrés du rapporteur se répartissent en éventail sur le pourtour de l'aile au delà de l'axe PtR.

Si l'on prolonge alors les axes correspondant à chacune des nervures jusque sur la marge alaire, on constate que ces axes convergent avec une précision d'un demi degré vers les points théoriques définis par la construction précédente. Points (1) axe XY — (2) WX, MN, OS, TV, — (3) KP — (4) ST, QU — (5) W'W, NO, A₃I — (6) IR —.

La figure démontre donc que la répartition des impulsions musculaires sur la membrane chez l'Abeille domestique s'effectue selon un éventail virtuel du centre K' divisé en secteurs angulaires rigoureusement égaux.

COHÉRENCE ENTRE LES ENSEMBLES LONGITUDINAUX ET TRANSVERSAUX
DE LA NERVATION DE L'AILE DE L'ABEILLE (fig. 4)

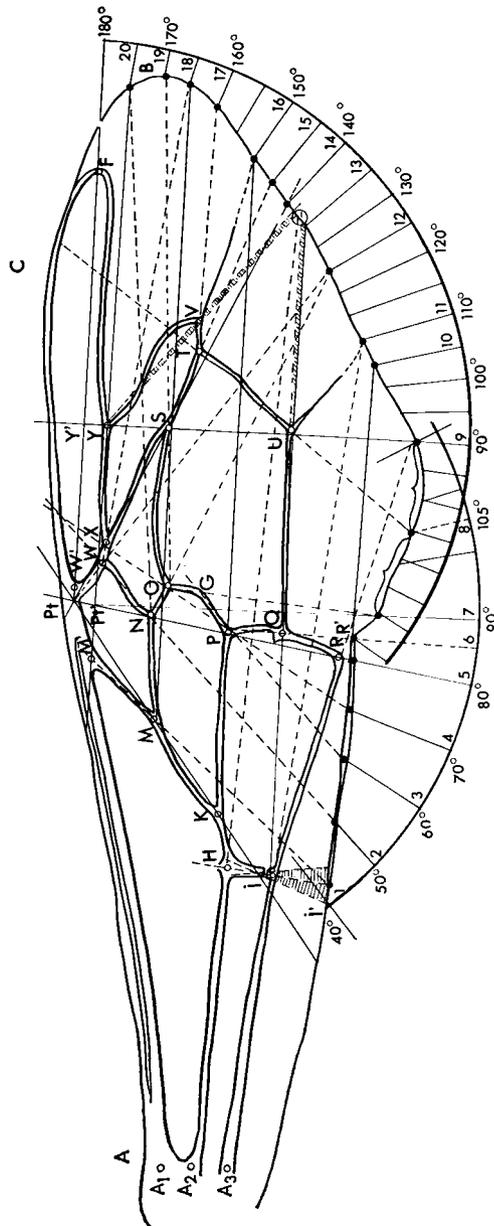


FIG. 4. — Cohérence entre les nervations transversales et longitudinales de l'aile
(*A. m. ligustica* ♂)

ABB. 4. — Zusammenhang zwischen Quer- und Längsadern des Flügels (*Apis mellifica ligustica*; Drohn)

Il est donc possible d'établir de façon certaine :

1. l'existence de deux schémas théoriques vers lesquels tend l'évolution de l'organisation des ptérogostias des systèmes transversaux et longitudinaux;

2. le fait que l'action de soutien des arcs s'étend virtuellement et de façon linéaire au-delà de leur présence réelle au sein de la membrane.

Si l'on généralise ces deux notions à tous les arcs présents dans l'aile de l'Abeille, il devient alors possible d'observer un certain nombre de relations précises entre les systèmes de soutien transversaux et longitudinaux. Si l'on prolonge tous les axes correspondant à chacun des éléments de la nervation jusque sur la marge alaire postérieure, on remarque en premier lieu que certains axes transversaux convergent sur le bord postérieur et apical de l'aile avec d'autres axes longitudinaux. Tel est le cas notamment de A_3I qui converge avec le prolongement de la nervure évanescence prenant naissance au point U (symbole de cette nervure U^∞) de même M'M et HI KP et V^∞

NO et PtW
 A_2H , QU et YV

MS et WX
 MN et M'Y

L'ensemble des observations a été reporté sur la figure 4 qui représente les structures virtuelles qui peuvent être mises en évidence sur l'aile antérieure droite d'un mâle d'*A. mellifica ligustica* Spin. appartenant à une population d'origine italienne. L'organisation de la nervation alaire chez le mâle est apparue dans bien des cas plus représentative que celle de la Reine et de l'Ouvrière. Ces points de convergence semblent correspondre à des zones de soutien assez bien réparties sur la marge postéro-apicale de l'aile.

D'autre part, les prolongements des autres axes : WN, OP, GP, PR, PQ, OG, TU, IR, I'R', XS ST, TV, OS atteignent également la marge postéro-apicale de l'aile en des points précis.

Il semble alors particulièrement remarquable que les points correspondant au prolongement d'un arc unique s'intercalent entre les points où les prolongements de la corde de deux axes convergent. Si l'on met en coïncidence le point ptéro-stigmal Pt avec le centre d'un rapporteur et que l'on tente d'estimer la meilleure coïncidence du prolongement de toutes les nervures avec les divisions de ce rapporteur ramenées au bord de l'aile, on constate que le tracé de la marge postérieure proximale de l'aile, c'est-à-dire entre I' et R', est conçu de façon telle que les prolongements M'M, WN, PG, OP et PR sont distribués régulièrement de 10 en 10° le long de la nervure de coaptation I'R'. Si l'on admet que l'effet de tension des arcs s'étend jusque sur le bord de la membrane, *la coaptation ne serait donc plus seulement le fait, comme on le croyait jusqu'alors, des seuls crochets alaires*. Nous serions en réalité en présence de deux phénomènes corrélés; l'un serait constitué par les crochets alaires et la nervure de coaptation correspondante et l'autre, par une sorte d'adaptation interne ou l'on pourrait presque concevoir *une sorte de coaptation des nervures entre elles*, orientée vers une meilleure transmission des forces. Ainsi on peut considérer que toutes les nervures récurrentes situées en-deçà de l'axe médian (PtR) contribueraient à répartir régulièrement sur la nervure de coaptation les forces d'entraînement émises par le longeron principal de l'aile, constitué par le complexe costal A Pt C.

Cette répartition de 10 en 10° s'arrête sensiblement au niveau du point d'inflexion du tracé de la membrane en R'.

Si l'on procède de la même façon, mais en plaçant le centre du rapporteur en Y' point de convergence de l'axe radial avec la perpendiculaire abaissée du point Y sur cet axe, on remarque alors qu'au-delà de R' le pas de progression varie et que la distribution des points remarquables sur le bord de l'aile s'effectue, non plus de 10 en 10°, mais de 5 en 5°, ou par multiples de 5, soit :

- 5 zones de 15° entre les points n° 7-8, 8-9, 9-10, 11-12, 12-14;
- 1 zone de 10° entre les points n° 16-17;
- 8 zones de 5° entre les points n° 6-7, 10-11, 14-15, 15-16, 17-18, 18-19, 19-20, 21-22.

On note enfin que les deux éventails de centres Pt et Y' se recouvrent et, notamment, que le point de convergence des axes obtenus à partir de QU et YV (entre 135° et 140°) appartient au premier système de centre Pt; c'est d'ailleurs la raison pour laquelle il ne coïncide pas sur la figure avec la distribution relative au second système de centre Y'.

Tout se passe donc comme si la surface alaire était découpée virtuellement en secteurs de sustentation sensiblement équivalents autour des points Pt et Y', c'est-à-dire autour du ptérostigma et autour d'une sorte de poststigma virtuel.

Par ailleurs, la position de l'arc récurrent TU est restée longtemps difficilement explicable, mais on peut remarquer que le point 8, sur lequel aboutit le prolongement de la corde de l'arc correspondant à une nervure, se situe *au milieu* d'une zone totalement dépourvue de nervures réelles mais aussi d'axes virtuels. On voit que le point d'aboutissement de TU sur la marge postérieure de l'aile se situe à 15° du point (7), prolongement de OG, et également à 15° du point (9), point d'aboutissement du prolongement de IR.

Le rôle de soutien de TU, tant par sa partie réelle que par sa partie virtuelle, et même son influence dans la coaptation de la partie postéro distale de l'aile dans une région où celle-ci précisément recouvre l'aile postérieure nous paraît dès lors indiscutable, ainsi que le rôle des autres axes construits selon le même procédé.

ÉTUDE CRITIQUE DE LA MÉTHODE ET DES RÉSULTATS OBSERVÉS

Avant de tenter d'étendre l'application de la méthode de construction des axes à d'autres types de morphologie alaire, il apparaît indispensable de préciser les conditions de reproductibilité de ce type d'analyse. Deux catégories de facteurs sont apparues comme étant susceptibles d'avoir une action prépondérante sur la précision des constructions et sur la nature des conclusions qui s'ensuivent.

- 1° Les facteurs dus à la méthode elle-même.
- 2° Les facteurs propres au matériel biologique.

I. — *Les facteurs dus à la méthode*

Ceux-ci sont surtout relatifs à l'influence du grossissement utilisé pour obtenir les silhouettes d'ailes. Il est évident que si celles-ci ne subissent aucune déformation optique, la convergence relative des nervures entre elles reste théoriquement la même, quel que soit le grossissement utilisé. Mais, par contre, celui-ci a une influence importante sur la précision de la construction des axes et, par voie de conséquence, sur leur convergence avec les points de référence obtenus à l'aide des rapporteurs. En effet, si les points M et K, par exemple, ne peuvent être relevés avec précision, la convergence des axes n'est plus observable; c'est alors l'ensemble du dessin qui est affecté et la précision des structures virtuelles *paraît* extrêmement aléatoire, alors qu'en réalité, *un seul* des axes fondamentaux a été mal tracé.

Lors d'un des premiers essais effectués avec un objectif assurant un grossissement de 10, l'axe PtR s'est trouvé situé avec une erreur de 2° par rapport à la position du point réel R. Il s'ensuivit alors que l'axe horizontal (axe radial) passait bien au-delà des extrémités de la cellule radiale. Le prolongement de MN était soumis à une incertitude inacceptable de 5°. Enfin, l'épaisseur relative des nervures étant difficilement estimable, il était à peu près impossible de situer la direction de leurs prolongements avec précision; notamment, la position de TU ne pouvait être interprétée.

Les grossissements allant de 20 à 50 paraissent être satisfaisants pour les types d'ailes mesurant environ 1 cm de longueur ou plus.

II. — *Les facteurs propres au matériel biologique*

Les facteurs propres au matériel biologique sont relatifs surtout aux fluctuations observables entre les sexes, les castes, ainsi qu'entre les individus.

1. — *Aspects des fluctuations de la nervation entre ouvrières, reines et mâles* (fig. 5).

La figure 5 a été obtenue en ramenant les trois types d'ailes aux mêmes dimensions, de telle sorte que les différences observables soient des différences de formes et non de taille. Dans ce cas, la superposition de la nervation donne de meilleurs résultats que la superposition de la membrane. On s'appuie alors sur la nervure basale MK dont l'angle avec A Pt semble varier faiblement. Cette figure montre assez bien les variations de la nervation en corrélation avec la longueur et la largeur de l'aile. La taille de l'aile de la Reine se situe sensiblement entre celle des ouvrières et celle des mâles qui est la plus longue mais aussi la plus large. Le tracé du bord postéro-apical de la membrane (en RD) est assez différent. Corrélativement à l'augmentation de la longueur de l'aile, on remarque l'allongement de W'F, de OS, de TV et de QU chez le mâle, et un redressement de XS chez la Reine. On peut donc présumer qu'il s'ensuit de notables différences dans la position relative de certains axes qui peuvent alors être particulièrement descriptifs de chacune des castes.

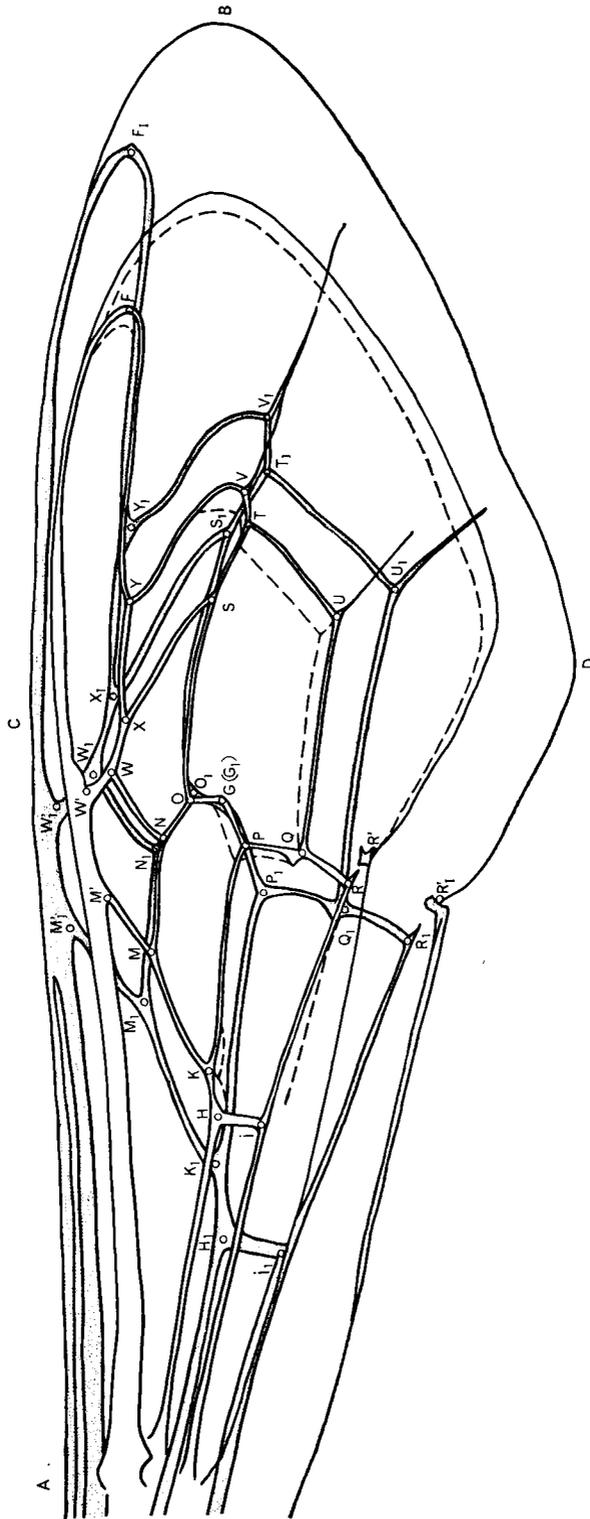


FIG. 5. — Variation de la nervation entre castes
 ABB. 5. — Variation des Geäders innerhalb der Kasten

2. — Étude de l'influence de la variation individuelle sur le tracé des axes (fig. 6).

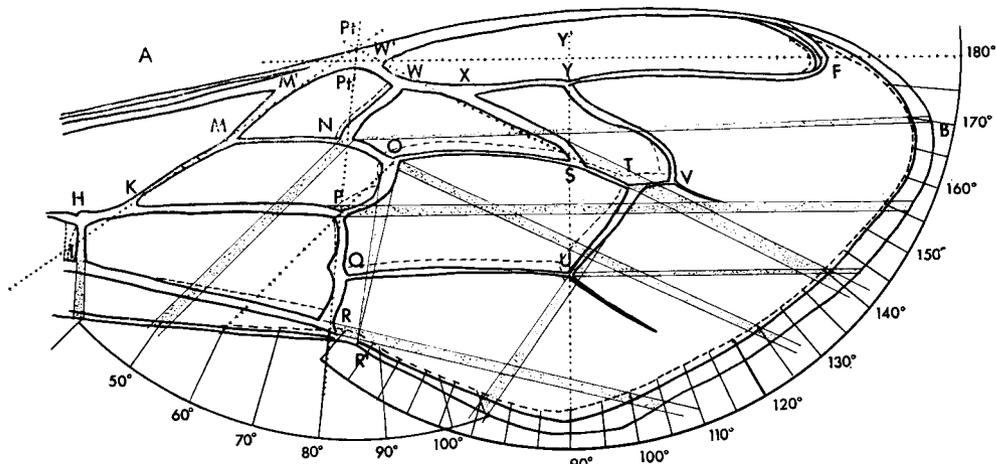


FIG. 6. — Variation individuelle (*A. m. mellifica* ♂)

ABB. 6. — Individuelle Variation (*Apis mellifica*; Königin)

La figure 6 est un « schéma moyen » obtenu par la superposition au projecteur de profil de la silhouette de 30 ailes appartenant à des ouvrières d'abeilles françaises (*A. m. mellifica* L), originaires de la même ruche. La silhouette de la nervation correspond donc, pour chacun des arcs, à la surface couverte par 30 nervures superposées. L'aile de plus petite taille est représentée en traits pointillés, l'aile de la plus grande taille et la position moyenne en traits pleins.

Il y a lieu de noter, tout d'abord, trois types principaux de variation individuelle.

a. Certaines ailes présentent une nervation « courte » et une membrane « longue », c'est-à-dire que, dans ce cas extrême, nous aurions pour une aile le tracé extérieur pour la membrane et le tracé en traits pointillés pour la nervation.

b. Réciproquement, il existe d'autres ailes qui présentent une membrane courte et une nervation longue. Ce sont généralement là des cas extrêmes. Dans le cas de la figure 6, l'aile de grande taille présentait un assez grand développement de la membrane et une nervation de type moyen.

c. La troisième catégorie correspond au cas général de type moyen. La surface couverte par chacune des nervures représente donc la *variation moyenne* (estimée sur 29 ailes, celle à nervation courte étant exclue). La surface couverte par les membranes de tailles différentes représente l'*amplitude extrême* de la variation de la surface membraneuse estimée sur 30 ailes).

En ce qui concerne la précision de la convergence du prolongement des axes avec les points remarquables déterminés à l'aide des rapporteurs, on note que :

a. D'une façon générale, la précision varie avec chaque nervure entre 1° et 2° maximum.

b. L'épaisseur de chaque nervure peut être considérée comme valeur compensatrice de la variation individuelle.

c. L'aire de variation relative de chaque nervure reste en rapport avec son épaisseur relative; aux nervures plus fortes, correspond une surface de variation plus large (WN, PR, XS).

d. Deux points au sein de la nervation apparaissent comme étant plus variables sur les autres; ce sont les points O et T. On voit que l'aire de variation pour les arcs OP et TU est plus large en O et en T qu'en P et en U. Sans que l'on puisse expliquer les raisons qui peuvent être à l'origine de ce phénomène, il a été possible de déterminer biométriquement que la variation des points O et T est due à une grande instabilité dans la longueur des arcs NO et ST et non aux arcs OS et TV. Les rapports OS/NO et ST/TV correspondent à deux caractères taxinomiques utilisés depuis longtemps en discrimination infraspécifique des abeilles domestiques. Il est logique de considérer que cette discrimination est obtenue précisément à cause de l'introduction de NO et de ST dans les deux rapports qui sont respectivement l'index précubital et l'index cubital (GOETZE, 1964).

e. La figure 6 montre enfin que, selon le rapport entre le développement plus ou moins grand de la nervation et celui de la membrane, dans les cas extrêmes, certains points peuvent varier de 5°. C'est le cas du prolongement IR par exemple qui converge au point 100° du second système dans le cas moyen et au point 105° dans le cas exceptionnel de l'aile de grande membrane.

Les variations individuelles, de même que les variations infraspécifiques ou entre castes, n'ont volontairement été abordées que de façon sommaire. Celles-ci n'ont fait l'objet que d'estimations sur croquis car il y a lieu de considérer qu'à ces niveaux de comparaisons, ce sont les méthodes biométriques et statistiques seules qui doivent remplacer les méthodes d'investigation employées ici et qui, dans tous les cas, ne peuvent donner qu'une idée descriptive *non quantifiable* de la nature et surtout de l'intensité des types de variations considérés. Les figures 5 et 6 donnent donc une idée aussi exacte que possible de la reproductibilité de la méthode mais ne préjugent en rien de sa valeur en matière de discrimination spécifique ou infraspécifique qui, à notre sens, doit être abordée d'un point de vue exclusivement numérique.

INFRASTRUCTURES VIRTUELLES

RELATIVES A LA DISTRIBUTION DES LIEUX DE CONVERGENCE DES NERVURES AU SEIN DE LA MEMBRANE (fig. 7)

Il a été démontré précédemment que la surface alaire était découpée virtuellement en secteurs de sustentation sensiblement équivalents et rayonnants autour de deux points précis, le ptérostigma (Pt) et Y' équivalent à une sorte de poststigma virtuel. Dans la présente étude, la notion de direction des cordes des arcs de tension de la membrane est abandonnée. Seule, la position relative des lieux de convergence des nervures et les structures théoriques, susceptibles de les relier entre eux, sont considérées.

La figure 7 a été établie également d'après un schéma moyen. Pour des commodités de représentation, le tracé des nervures n'a été esquissé qu'en fond de croquis.

Si l'on trace l'axe radial WF et ses prolongements ainsi que les trois axes

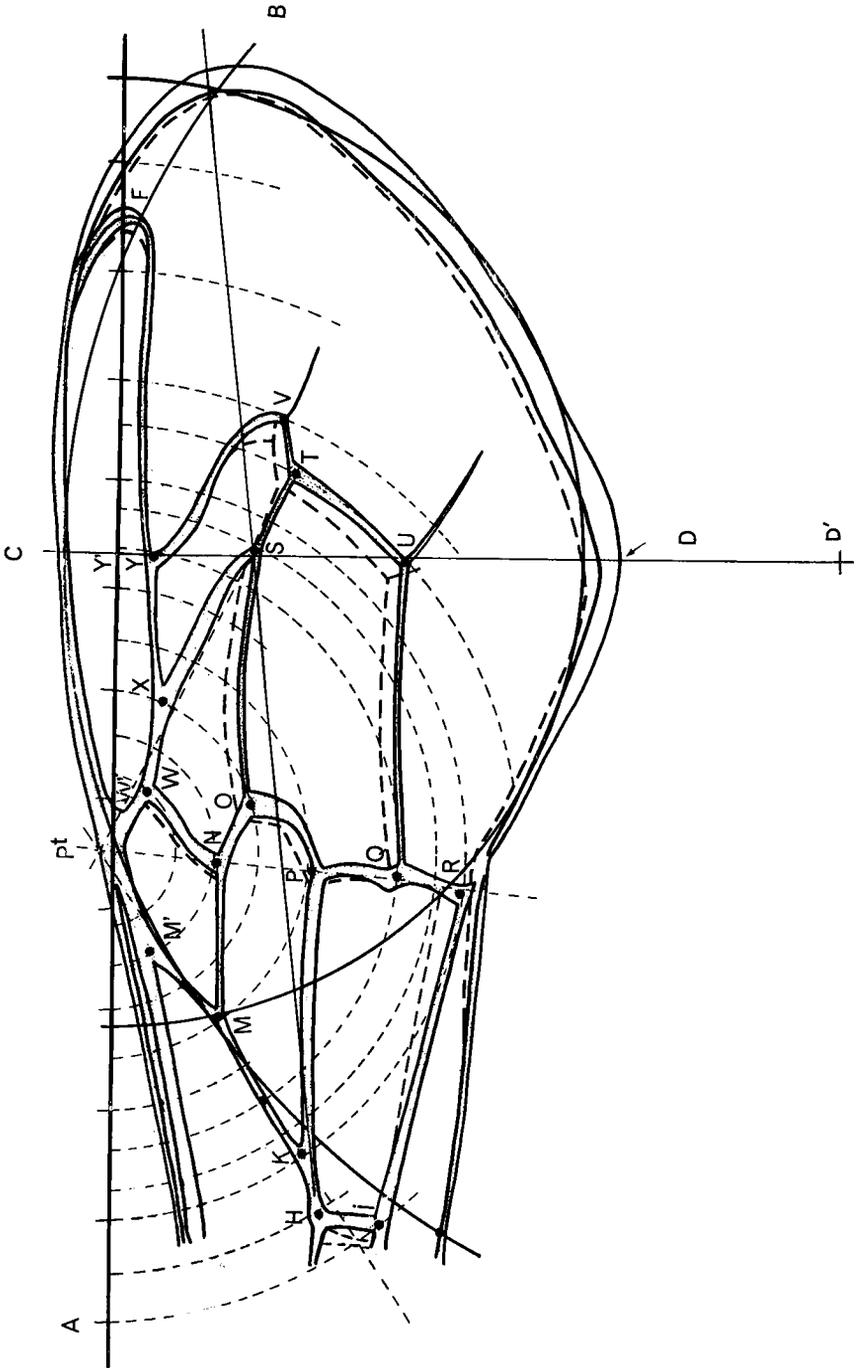


FIG. 7. — Étude sur les points de convergence des nervures
 ABB. 7. — Studium der Aderschnittpunkte

transversaux fondamentaux PtK, PtR, PtS et si, à partir du point ptérostigmal, on trace six demi-circonférences concentriques ayant respectivement pour rayon PtV, PtK, PtQ, PtW, on observe que sur ces six circonférences viennent s'aligner :

sur la première circonférence, les points extrêmes de la zone réticulée H et V;

sur la seconde les points K, R', U, T et que la nervure TU épouse très sensiblement la forme d'un arc de cette circonférence;

sur la troisième le milieu exact de MK et les points Q et S;

sur la quatrième les points M et P;

sur la cinquième les points M', N;

sur la sixième le point de convergence de WN avec l'axe PtS et à la rigueur le milieu PtM'.

Si, par le point Y on abaisse sur W'F la perpendiculaire à cet axe en Y' et que l'on trace, en prenant pour centre un point situé dans la région de D' obtenu en reportant sur D'C à partir du point D une distance $DD' \neq DU$, une circonférence de rayon tel que $Y'D \neq KV$, on remarque que celle-ci exprime le tracé théorique de l'ensemble formé par la nervure basale en continuité avec le bord costoradial de l'aile (soit PtK et PtCF).

Si, par le point Y' on trace une circonférence de rayon Y'D, on observe que celle-ci définit nettement le tracé du bord postéro-apical de l'aile et qu'elle coupe la circonférence de centre D' en un point du grand axe longitudinal de l'aile très voisin de B, point apical extrême de la membrane.

Si, à partir du point central Pt, on numérote les circonférences concentriques de 1 à 12, on remarque qu'à l'exception de la première circonférence passant par le point W', la distance, qui sépare six d'entre elles, peut être mesurée dans une même unité de valeur x .

Ce sont les circonférences n^{os} 3, 5, 8, 10, 11 et 12. D'autres circonférences n^{os} 2, 4, 9 et le point F sont dans le rapport $\frac{x}{2}$. Enfin, les circonférences n^{cs} 6 et 7 qui passent par les points Q et S sont dans le rapport $\frac{x}{3}$.

Par ailleurs, on peut considérer que les circonférences ayant leur centre en D' et Y' expriment le tracé théorique du lobe apical de l'aile.

La mise en évidence des infrastructures virtuelles qui président à la distribution des lieux de convergence des nervures au sein de la membrane est soumise aux conditions suivantes :

L'application de telles constructions sur une aile unique aboutit généralement à l'observation d'une partie seulement des alignements géométriques définis ci-dessus. Ainsi, dans le cas d'une translation discoïdale positive (U au-delà de CD), (GOETZE, LOUIS, 1963), TU ne se situe plus exactement sur la circonférence n^o 9, mais reste parallèle à celle-ci dans la couronne comprise entre les points R et V. Ceci est dû, dans la plupart des cas, à un déplacement de Y vers le point 9 ou à un allongement corrélatif de ST ou de QU. Dans le cas d'une aile plus large, la circonférence de rayon Y'D peut avoir son centre reporté en C. L'axe PR, lorsqu'il se trouve aligné avec le point N peut entraîner une translation légère du point Pt vers l'apex de l'aile; c'est alors que XS et ST se trouvent alignés sur le même axe. Dans tous les cas, afin de ne pas altérer la nature réelle des observations en ne mettant en évidence que des variations occasionnelles, il est utile de revenir à

un grossissement inférieur à 50. La précision de ce type de structure semblant n'être que de l'ordre de 1/10 de millimètre.

On peut toutefois considérer :

1. que le tracé du contour de la membrane est en liaison étroite avec la nervation, puisqu'il peut être reconstitué à partir des éléments de celle-ci;

2. que l'aile est entraînée par un longeron réel constitué par le complexe costo-radial mais qu'il existe également un longeron virtuel qui peut être déterminé par le prolongement en deçà du point W' de l'axe radial W'F;

3. si l'on admet la notion précédemment établie au paragraphe « Cohérence entre les ensembles longitudinaux et transversaux de la nervation de l'aile de l'Abeille » qui tendait à prouver que les forces d'entraînement du longeron principal de l'aile étaient réparties régulièrement au sein de la membrane, *cette étude montre que la réciproque est également vraie, car la répartition des points de convergence des nervures tend à prouver que les forces d'inertie des ailes antérieures et postérieures sont également réparties de façon régulière sur le longeron principal de l'aile.*

CONCLUSIONS

De ce qui a été établi on peut conclure :

1. que la nervation de l'aile des Abeilles domestiques est distribuée de façon cohérente au sein de la membrane;

2. que cette distribution est susceptible d'être schématisée, puis interprétée par des méthodes très étroitement apparentées à la géométrie plane;

3. que certaines portions de nervures ont un parcours réel sclérotisé et un parcours virtuel coordonné avec l'ensemble de la nervation;

4. qu'un même schéma théorique domine la distribution des nervures transversales de l'aile des Abeilles;

5. que la surface alaire est partagée virtuellement en secteurs de sustentation sensiblement équivalents;

6. que toutes les nervures récurrentes ont un rôle précis dans le processus de coaptation qui n'est plus le fait, comme on le croyait jusqu'alors, des seuls crochets alaires;

7. que le principe de sustentation virtuelle de la membrane peut être généralisé au plus petit élément de nervure ainsi qu'à leurs lieux de convergence;

8. que la méthode utilisée paraît pouvoir être étendue efficacement à l'étude de l'évolution de la morphologie alaire chez les autres Hyménoptères;

9. que l'Abeille domestique a répondu avec une précision exceptionnelle à la pression sélective de facteurs d'origine vraisemblablement mécanique en ce qui concerne la structure et l'infrastructure virtuelle de son aile antérieure.

*Reçu pour publication en janvier 1970.
Eingegangen im Januar 1970.*

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Nachzeichnungen projizierter Flügel (Profil-Projektionsapparat) markiert man sorgfältig die Aderschnittpunkte, verbindet sie durch Geraden und betrachtet die auf diese Weise gewonnenen geometrischen Figuren.

Jeder Aderabschnitt bildet einen anatomischen Bogen, dessen Spannungseffekt sich im Innern der Membran weit stärker verbreitet, als es ihm tatsächlich entspricht (virtuelle Strukturen).

Der aufgezeigte Aderverlauf bildet in seiner Gesamtheit das Flügel-Tentorium. Die Analyse der verschiedenen Geäder-Elemente, die dieses Tentorium bilden, erlaubt die nachstehenden Schlussfolgerungen :

1. Bei der Honigbiene ist das Flügelgeäder zusammenhängend in der Membran verteilt.
2. Diese Verteilung lässt sich schematisieren und durch planimetrische Methoden deuten.
3. Gewisse Aderabschnitte besitzen sowohl echte, sklerotisierte Strecken als auch virtuelle, mit dem Gesamadersystem koordinierte.
4. Für die Verteilung der Queradern im Bienenflügel gilt das gleiche theoretische Schema.
5. Die Flügelfläche lässt sich in deutlich äquivalente Stützzellen einteilen.
6. Alle rücklaufenden Nerven spielen eine ganz bestimmte Rolle im Bindevorgang der Flügel, der nicht, wie bisher angenommen, allein Aufgabe der Flügelhäkchen ist.
7. Das Prinzip der virtuellen Stützung der Membran gilt ganz allgemein auch für das kleinste Aderstück und die Aderschnittpunkte.
8. Es erscheint möglich, die angewandte Methode erfolgreich auf das Evolutionsstudium der Flügelmorphologie anderer Insekten zu übertragen.
9. In Bezug auf Struktur und virtuelle Infrastruktur ihres Vorderflügels hat die Honigbiene mit aussergewöhnlicher Präzision dem Selektionsdruck von Faktoren entsprochen, die vermutlich mechanischen Ursprungs sind.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Travaux de l'auteur relatifs au même sujet

- LOUIS J., 1963. Étude de la translation discoïdale de l'aile de l'Abeille. *Ann. Abeille*, 6, 4, 303-320.
- LOUIS J., 1965a. Remarques sur l'organisation de la nervation transversale de l'aile de l'Abeille domestique. *C. R. Acad. Sci.*, 261, 2387-2389.
- LOUIS J., 1965b. Étude de la cohérence entre les nervations longitudinales et transversales de l'aile antérieure de l'Abeille domestique. *C. R. Acad. Sci.*, 261, 5623-5625.

Travaux cités

- GOETZE G. K. L., 1964a. *Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese*. Monogr. zur Angew. Entom. Paul Parey ed. Hamburg und Berlin, n° 19, Teil 1, *Systematik, Zeugung und Vererbung*. 116 p.
- GOETZE G. K. L., 1964b. *Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese*. Monogr. zur Angew. Entom. Paul Parey ed. Hamburg und Berlin, n° 20, Teil 2, *Beurteilung und zuchterische Auslese von Bienenvölkern*, 91 p.