

## ÉTUDE SUR LES AILES DES HYMÉNOPTÈRES

### III. — L'AILE DES HYMÉNOPTÈRES MELLIFÈRES (S.F. *Apoidea*)

#### *Zum Studium der Hymenopterenflügel*

#### III. — *Der Flügel der Honigbienen (Überfamilie Apoidea)*

---

J. 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 ON THE WINGS OF HYMENOPTERA

#### III. — THE WING OF « HYMENOPTERA » MELLIFERA

The wing of *Hymenoptera mellifera* (S.F. *Apoidea*) comprises a real variable zone and a certain number of constant virtual structures. In terms of the median radio zone (« cubital ») it is possible to classify the wing morphology of each of the 60 French kinds studied into four categories :

1. 2 median radio cells (*Dasypoda*);
2. 3 median radio cells of primitive type (*Halictus*, *Xylocopa*);
3. 3 median radio cells of developed type (*Apis*);
4. Evanescent nervation (*Meliponula*).

It cannot be considered that these four categories are derived from each other, but it is possible to show that very often the surface of the first cells is equal to that of the second plus that of the third. It is not possible to precise whether this concerns the nervures during appearance or during obliteration. But many kinds, with the exception of the domestic bee, are tricellular only in appearance.

It is difficult to define a sense of wing development between structures too closely related due to the frequent appearance of series of structural phenomena of compensation. Thus the membrane has its own structural patterns independent and complementary to those of the nervations.

The virtual structures specific to each of the main wing types of Hymenoptera Mellifera other than that of the domestic bee are defined by figures 2, 3, 4 and 5.

The development of the wing nervation of *Mellifera* leads to the materialization of a regular geometric figure called here « parallelogram of support » and where it can be shown, can be considered as a constant virtual.

Lastly, the dividing up of wing membranes into equivalent and sometimes equal angular sectors constitutes the main characteristic the constance of which it has been possible to show in *Hymenoptera mellifera*.

## RÉSUMÉ

L'aile des Hyménoptères mellifères (S. F. *Apoidea*) comprend une zone réelle variable et un certain nombre de structures virtuelles constantes. En fonction de la zone radio médiane (« cubitale »), on peut classer la morphologie alaire propre à chacun des 60 genres français étudiés en quatre catégories :

1. 2 cellules radio médianes (*Dasyпода*);
2. 3 cellules radio médianes de type primitif (*Halictus*, *Xylocopa*);
3. 3 cellules radio médianes de type évolué (*Apis*);
4. Nervation évanescence (*Meliponula*).

On ne peut considérer que ces quatre catégories dérivent l'une de l'autre mais il est possible de montrer que, très souvent, la surface de la première cellule égale celle de la deuxième, plus celle de la troisième. Rien ne permet de préciser s'il s'agit là de nervures en cours d'apparition ou en cours d'effacement. Mais bien des genres, l'Abeille domestique exceptée, ne sont tricellulaires qu'en apparence.

Il est difficile de définir un sens de l'évolution de l'aile entre formes trop voisines en raison de l'apparition fréquente de séries de phénomènes structuraux de compensation. Ainsi la membrane a ses propres modalités structurales indépendantes et complémentaires de celles de la nervation.

Les structures virtuelles particulières à chacun des grands types alaires d'Hyménoptères mellifères autres que l'Abeille domestique sont définis par les figures 2, 3, 4 et 5.

L'évolution de la nervation de l'aile des Mellifères tend vers la matérialisation d'une figure géométrique régulière appelée ici « parallélogramme de sustentation » et qui peut être considérée là où elle peut être mise en évidence, comme une constante virtuelle.

Enfin le partage de la membrane alaire en secteurs angulaires équivalents et parfois même égaux constitue le principal caractère dont la constance ait pu être mise en évidence chez les Hyménoptères mellifères.

## INTRODUCTION

Le schéma général de l'aile de l'Abeille domestique (*A. mellifica* L.) tel que nous le concevons ayant été défini dans une récente publication, il convient de situer celui-ci par rapport aux formes voisines et parmi les autres Hyménoptères mellifères auxquels, d'ailleurs, l'Abeille domestique appartient. Il n'a pas été nécessaire pour cela d'explorer la totalité de la super famille des Hyménoptères *Apoidea* qui compte quelques 130 genres et 2 000 espèces, dont la moitié pour l'Europe. Seuls, 60 genres appartenant à la faune française et le genre africain *Meliponula* ont été examinés. Les quelques schémas qui les représentent (*Dasy-poda*, *Halictus*, *Colletes*, *Xylocopa*) sont très suffisants pour résumer l'essentiel

de ce qui a été observé. Il était nécessaire, dès un premier examen, de déterminer les éléments et les zones variables de l'aile et de rechercher d'éventuelles constantes.

L'étude préliminaire de la région « cubitale » porte précisément sur une zone de l'aile particulièrement variable. Nous verrons que, dans bien des cas, cette variabilité n'est qu'apparente. La généralisation de la notion de tentorium alaire et le parallélogramme de sustentation reflètent au contraire les constantes à l'intérieur de la super famille des Mellifères. Cette étude n'est toutefois pas encore suffisante pour permettre de comprendre l'Évolution de l'aile des Abeilles. Il sera nécessaire, ultérieurement, de sortir du cadre des Hyménoptères mellifères et même de celui des Hyménoptères pour déterminer les processus d'Évolution de ce type d'aile, en vue de situer, parmi les multiples solutions morphologiques, l'aile de l'Abeille domestique qui paraît être celle qui supporte les plus grandes contraintes.

En ce qui concerne les Mellifères fossiles, si quelques nervures inconnues apparaissent parfois, celles-ci semblent ne rien apporter de nouveau aux structures virtuelles dont les éléments mécaniques essentiels sont présents aussi bien chez les formes fossiles que chez les formes actuelles.

#### ÉTUDE DE LA RÉGION « CUBITALE » (1) DE L'AILE DES MELLIFÈRES

##### *Les types alaires chez les Hyménoptères mellifères*

À l'intérieur de la super famille des *Apoidea* de la faune française, on peut classer la morphologie alaire propre à chacun des genres en quatre catégories distinctes. Ces quatre catégories peuvent être définies ainsi :

1. Ailes comprenant seulement deux cellules radio médianes (catégorie A) (fig. 2).
2. Ailes comprenant trois cellules radio médianes de type primitif (catégorie B) (fig. 3).
3. Ailes comprenant trois cellules de type évolué (catégorie C) (fig. 1a et 9a et b).
4. Ailes à nervation évanescence (catégorie D) (fig. 6b).

Cette distinction est établie en fonction du nombre de cellules alaires comprises entre la nervure médiane et la nervure radiale, la cellule portant le n° 1 étant conjointe à la nervure basale. Selon les anciennes terminologies, il s'agissait donc pour les catégories A, B et C de lignées « bi- ou tri-cubitales ».

Les deux premières catégories sont représentées chacune dans la faune française par environ vingt genres. La troisième est particulière aux genres *Mégapis*, *Apis* et *Micrapis*. La dernière, aux Méliponides.

La constitution de l'axe distal à partir de la pénultième nervure radio médiane a été démontrée chez l'Abeille domestique. L'orientation de cette nervure varie beaucoup chez les autres genres, ce qui permet de penser qu'il s'agit d'une région de l'aile dont la structure est encore en cours de stabilisation ou de transforma-

(1) L'expression impropre « cubitale » est remplacée ici par « radio médiane ».

tion chez la plupart des espèces de Mellifères, ou bien que cette structure est viable sous des formes multiples équivalentes.

1.—*Valeur de l'angle formé par le prolongement du segment MK de la nervure basale et la pénultième nervure radio médiane (WN ou XS) (fig. 1a).*

Cette étude de la variation se situant au niveau intergénérique, on peut donc considérer qu'il s'agit là de méso-évolution. Chez l'ouvrière d'Abeille, l'angle formé par MK et XS fournit une valeur voisine de  $120^\circ$ . La convergence de XS au point ptérostigmal Pt, situé sur le bord d'attaque de l'aile, est assez exceptionnelle puisqu'elle n'est le privilège que de la tribu des *Apidini*. Chez la plupart des autres genres, le point de convergence des cordes de ces deux arcs est reporté hors de la surface alaire, en avant du complexe costo radial au niveau de la première moitié proximale de la cellule radiale.

Si l'on détermine des classes de  $10^\circ$  chacune et que l'on répartisse les valeurs relevées sur un représentant ♀ de chacun des genres, on obtient les résultats contenus dans le tableau 1.

Dans ce tableau, on remarque immédiatement qu'à l'exception de *Dasygoda* et *Dioxys* la presque totalité des genres qui composent la lignée A se répartissent entre des valeurs comprises entre  $10^\circ$  et  $30^\circ$ ; que le genre *Halictus*, pour lequel nous avons plusieurs espèces disponibles, occupe une position intermédiaire entre les catégories A et B avec une valeur angulaire variant de  $30^\circ$  à  $50^\circ$ . Enfin, que la lignée B se répartit surtout dans la classe  $40^\circ$  et présente un genre pour chacune des classes situées au delà de cette valeur. Au-dessus de la classe  $90^\circ$  le genre bicellulaire *Dufourea (vulgaris)* présente une valeur voisine de l'infini, les deux nervures étant parallèles. Enfin, le genre *Apis (Mégapis)* est presque complètement isolé avec une valeur de  $120^\circ$ .

2. — *Peut-on considérer que l'une de ces catégories dérive d'une autre ?*

Si l'on pose l'hypothèse, basée *a priori* sur l'aspect tricellulaire de l'aile de l'Abeille, que les catégories B et C sont plus évoluées que la catégorie A et dérivent de formes à deux cellules, cette hypothèse semble immédiatement infirmée par le type d'aile appartenant au genre *Colletes* (fig. 4). Ce genre est représenté par plusieurs espèces d'Abeilles solitaires et sauvages, considérées comme les plus primitives tant du point de vue des mœurs que de la morphologie. Pourtant celles-ci appartiennent à la catégorie présentant trois cellules radio médianes de type primitif, certes, mais convergeant avec la tribu des *Apidini*. En observant cette aile avec attention, on remarque cependant deux particularités.

1° L'allongement des cellules proximales de l'aile, située en deçà de PR permet d'observer une convergence évidente avec les ailes des Sphégiens et des Vespoïdes, laissant présumer soit une parenté non effacée par des impératifs biologiques de vol, moins exigeants que chez l'Abeille, soit une convergence inexpiquée.

2° La surface des deux premières cellules est très sensiblement égale à celle de la troisième. Si l'on supprime sur la figure 10 la nervure XS, on retrouve l'aspect d'une aile à deux cellules de dimensions égales (type *Dasygoda*). Le genre *Colletes*

TABLEAU 1  
 Valeur de l'angle formé par MK et WN ou XS  
 TABELLE 1  
 Größe des Winkels, der von MK und WN oder XS gebildet wird

10°	20°	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°	100° et au-delà
Hériades Halictoides Biareolina	Osmia Lithurgus Camptopoeum Rophites Biastes Panurginus Panurgus	Megachile Eucera Anthidium Stelis Coelioxys Macropis  Nomia Pasites Macrocera	         Halictus Andrena Melitta Meliturga Nomioides Systropha Sphaecodes Xylocopa Psithyrus	Dasypoda Dioxys         Colletes Nomada Bombus	         Ceratina Anthophora	         Crocisca	         Epeolus	         Mellecta	         Apis (120°)

n'est pas le seul à présenter cette particularité. Des mesures effectuées au planimètre entre  $rm1$  et  $rm2 + rm3$  montrent parfois une concordance remarquable. Les cas les plus caractéristiques ont été réunis dans le tableau 2.

TABLEAU 2

TABELLE 2

	Mâles 1 <sup>re</sup> cellule	2 + 3	Femelles 1 <sup>re</sup> cellule	2 + 3
	Männchen 1. Zelle	2 + 3	Weibchen 1. Zelle	2 + 3
<i>Halictus mucoreus</i> .....	0,012	0,014	0,016	0,014
<i>Melitta leporina</i> .....	0,025	0,022	0,030	0,028
<i>Colletes succinctus</i> .....	0,023	0,028	0,044	0,044
<i>Megachile centuncularis</i> .....	0,025	0,025	0,027	0,027
Précision $\pm$ 0,001				

Les valeurs contenues dans ce tableau ne représentent cependant pas la majorité des cas; il s'agit d'une tendance réelle et forte pouvant être totale. La variation de cette partie de l'aile peut suggérer que celle-ci n'est pas encore stabilisée. A quelques exceptions près, il est possible cependant d'avoir la certitude que bien des genres parmi les Mellifères ne sont tricellulaires qu'en apparence.

Dans le cas du genre *Halictus* (fig. 3), XS est une nervure soit en cours d'apparition, soit en cours d'effacement; rien ne permet malheureusement de trancher sur cette question et l'on est obligé de conclure pour le moment que les formes bi- et tricellulaires constituent deux lignées d'importance égale avec des formes intermédiaires et extrêmes, ainsi que des propositions morphologiques isolées (*Dufourea*, *Crocisca*, *Epeolus*, *Malecta*, etc.).

### 3. — L'apparition d'une quatrième cellule chez *Apis* (fig. 1b, c, d, e).

L'origine génétique de ce type d'anomalie alaire a été mise en doute par MICHAÏLOV (1928). Particulièrement chez les mâles d'*Apis m.*, MICHAÏLOV semble avoir prouvé que les anomalies décrites avec soin par ADOLPH (1880) étaient dues, pour une grande part, à une sous-alimentation des larves et que l'effet chez les mâles était plus sensible que chez les ouvrières. GOETZE (1964) pense que ces anomalies alaires sont dues à l'état de consanguinité des colonies. Nous avons remarqué de telles anomalies dans une colonie hybride d'Abeilles françaises noires, présentant 57 % d'Abeilles italiennes jaunes.

La pénultième nervure radio-médiane est souvent affectée d'anomalies bénignes (fig. 1b, c, d, e).

1<sup>er</sup> cas, la nervure XS n'aboutit pas au point S sur la médiane et reste évanescence (fig. 1e).

2<sup>e</sup> cas, la nervure XS aboutit ou non, mais les assises de la quatrième cellule sont visibles à la fois sur XS et sur OS (fig. 1c).

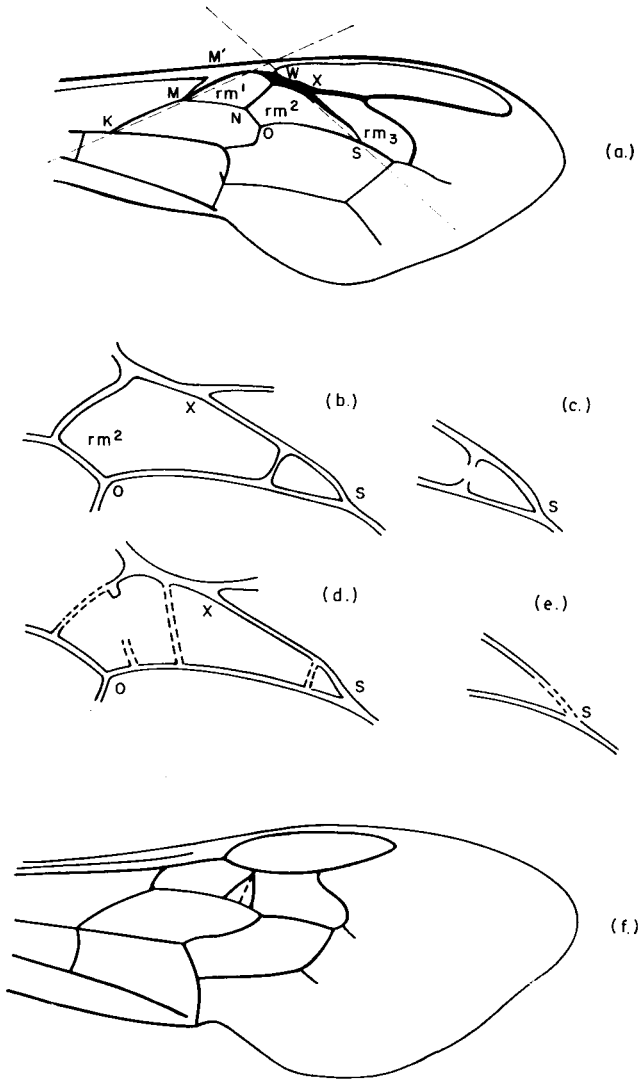


FIG. 1. — Différents aspects de la variation des cellules radio-médianes

ABB. 1. — Verschiedene Ansichten von Veränderungen der Radial-medialzelle (Cubitalzelle)

3<sup>e</sup> cas, la nervure XS aboutit au point S et la quatrième cellule est complètement fermée (fig. 1b).

D'autres cas ont été signalés chez la Reine (fig. 1d), notamment par R. BAHRMANN (1967).

Le premier cas s'est présenté 22 fois sur 10 000 Abeilles observées. Le nombre d'ouvrières, ainsi contrefaites, varie à l'intérieur de certaines colonies entre 3 et 6 %, mais il peut atteindre 10 %. Le troisième cas, sur 10 000 ailes examinées, s'est présenté une fois; il semble extrêmement rare chez l'Abeille française. Le

même phénomène a été observé chez un mâle d'*Eucera chrysopyga* (fig. 1f) mais de façon unilatérale; il s'agit alors d'une troisième cellule et non d'une quatrième comme chez l'Abeille. La position de la nervure occasionnelle rappelle celle des formes intermédiaires (*Halictus*) (fig. 3).

#### 4. — *Discussion.*

Bien qu'il y ait fort peu de chances pour que nous voyions apparaître un jour une lignée entière d'Abeilles domestiques présentant une aile à quatre cellules radio médianes, l'existence de cette anomalie permet cependant de reconnaître deux faits :

1° Cette nervure supplémentaire apparaît de façon spontanée à partir de bourgeons observables dans des cas plus fréquents. Il est certain que la nervure en cause prend naissance à partir de deux tronçons isolés qui convergent l'un vers l'autre dans une région de l'aile où la cellule intermédiaire est particulièrement allongée et en rapport avec la valeur exceptionnelle de l'angle de 120° entre M'MK et XS. Toutes les autres formes primitives ne présentent que trois cellules dans cette région. On peut y voir la véritable création d'une structure tendant à renforcer une zone affaiblie par l'allongement extrême de la deuxième cellule radio médiane chez les Abeilles.

2° Il existe donc deux tendances d'évolution dans cette région de l'aile: la première progressive, très faible, orientée vers une multiplication du nombre des cellules radio médianes aboutissant aux lignées tricellulaires, voire, dans des cas rarissimes, à une structure quadricellulaire, la seconde, régressive, plus forte, aboutissant aux lignées bicellulaires (*Dasypoda*) et à celles où les cellules ont à peu près complètement disparu (Méliponides), sans qu'il soit possible de préjuger avec certitude de la nature des facteurs susceptibles d'orienter les espèces vers l'une ou l'autre de ces deux tendances. On peut penser, cependant, que les formes tricellulaires sont en relation avec des impératifs de transport en vol plus ou moins importants et en rapport avec le développement plus ou moins intense de la faculté de récolter du pollen et du nectar, par exemple.

La régression importante de la nervation transversale chez les Méliponides est vraisemblablement contenue dans les limites actuelles par la nature des éléments nutritifs particuliers à ce groupe et qui exigent toujours, comme chez tous les Mellifères, l'exploration de vastes territoires et la visite de nombreuses fleurs. Une évolution régressive extrême de la nervation chez certains Mellifères aboutirait, forcément, soit à un changement de régime, soit à une disparition du groupe. En effet, si l'on suppose un retour au régime phytophage imposé par une forte évolution vers l'aptérisme, les Méliponides ne manqueraient pas alors d'entrer en compétition avec certains formicoïdes. Ceux-ci, déjà installés dans une niche écologique, de même que les Tenthredes, ne manqueraient pas d'entrer en compétition entraînant une disparition probable de ceux-là. Le principe de la récolte du pollen et du nectar semble donc formellement incompatible avec l'évanescence totale de la nervation alaire ou l'aptérisme et il est probable que, chez les Méliponides, une élimination partielle des colonies à nervation plus régressée limite constamment le phénomène d'évanescence de la nervation à son état actuel.



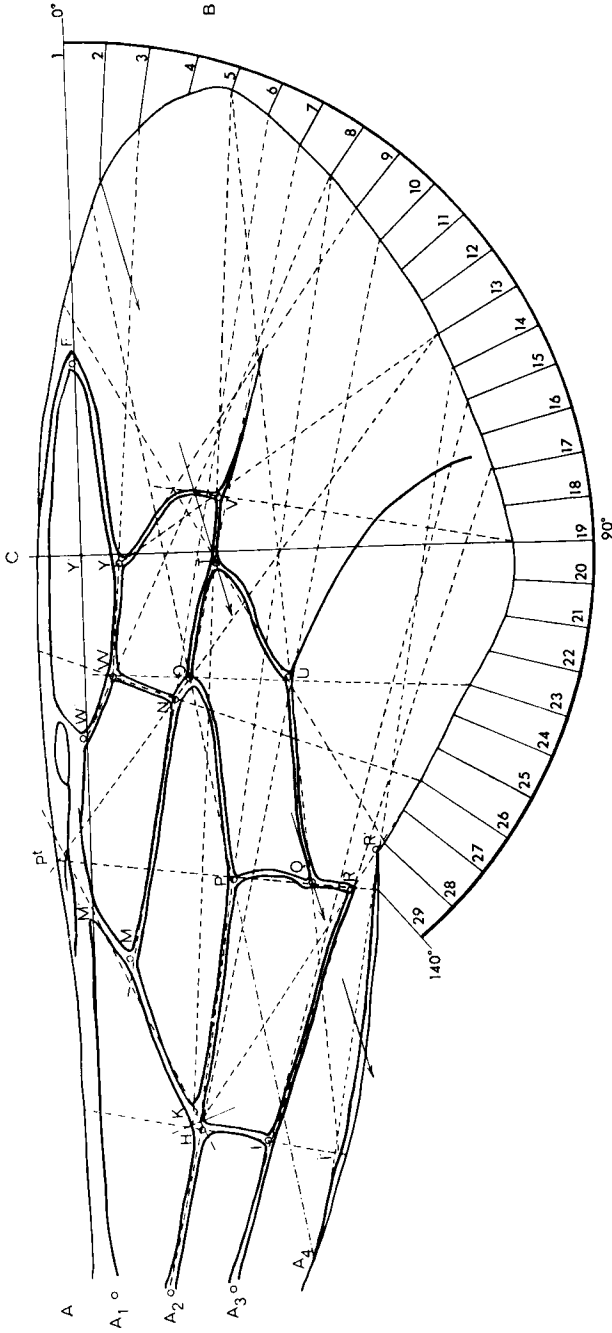


FIG. 2. — Aile de *Dasygaster plumipes* (♀)  
 ABB. 2. — Flügel von *Dasygaster plumipes* (♀)

**RECHERCHE DES STRUCTURES VIRTUELLES  
PARTICULIÈRES À CHACUN DES GRANDS TYPES ALAIRES  
CHEZ LES HYMÉNOPTÈRES AUTRES QUE L'ABEILLE DOMESTIQUE**

I. — *Définition des structures virtuelles particulières aux ailes  
appartenant à la catégorie « bicubitale »*

2 cellules radio médianes,  
représentée par le type alaire de *Dasygoda* (fig. 2).

a. Le tentorium alaire transversal est défini pour l'axe proximal, par M'K aligné avec le point H; pour l'axe médian, par PR; pour l'axe distal, par la minuscule nervure NO. Ces trois axes convergent au point Pt équivalent au point ptérostigmal chez l'Abeille domestique. L'axe de la cellule médiane (axe radial) est défini par W'F qui passe légèrement au-dessous de Pt.

b. Le tentorium alaire longitudinal est très nettement observable; son centre se situe en K', milieu de HK; l'angle M'K'R est égal à 60°. Le prolongement de MN converge avec la bissectrice de cet angle sur le bord apical de l'aile au-dessous de l'axe longitudinal réel de celle-ci.

c. Les points remarquables sur la marge alaire coïncident nettement avec :  
— les divisions de 5 en 5° du tentorium longitudinal;  
— le prolongement de certaines nervures longitudinales;  
— les divisions de 5 en 5° de l'éventail de centre Y'.

Point (5) : 20°, TV et QU; point (8) : 35°, WW', et KP; point (13) : 60°, YV et PtNO.

Entre ces points viennent s'intercaler les prolongements d'autres nervures en rapport avec le système de centre Y', tel qu'on peut l'observer sur la figure.

d. L'axe TQ de la cellule QPOTU converge avec le point n° 2 et passe exactement par le milieu de la gouttière de coaptation A<sub>4</sub>R'.

II. — *Définition des structures virtuelles particulières aux ailes  
appartenant à la catégorie tricubitale*

(3 cellules radio médianes de type primitif,  
représentée ici par les genres *Halictus*, *Colletes* et *Xylocopa*).

1. *Halictus* (*4-cinctus*), ♀ (fig. 3).

a. Le tentorium alaire transversal est défini par l'axe proximal MK, par l'axe médian PR; l'axe distal n'existe pas, tout au plus peut-on considérer qu'il est représenté ici par WW' dont la direction converge au point Pt avec les deux premiers axes. L'axe radial est défini par W'F.

b. Le tentorium alaire longitudinal est limité par les côtés de l'angle PtK'R dont la valeur est égale à 60°; la bissectrice de cet angle converge au point de plus grande largeur de l'aile avec l'axe WX.

c. De même que pour les ailes de catégorie A, on note certains points remarquables sur la marge apicale de l'aile où convergent les éléments de 5 en 5° du tentorium longitudinal, les secteurs angulaires rayonnants autour du centre Y' et le prolongement de certains axes :

Point (5) : 20°, WX; point (8) : 35°, WW'. QU; point (14) : 65°, NO; point (16) : 75°, YV et A<sub>3</sub>I; point (24) : 115°, TU.

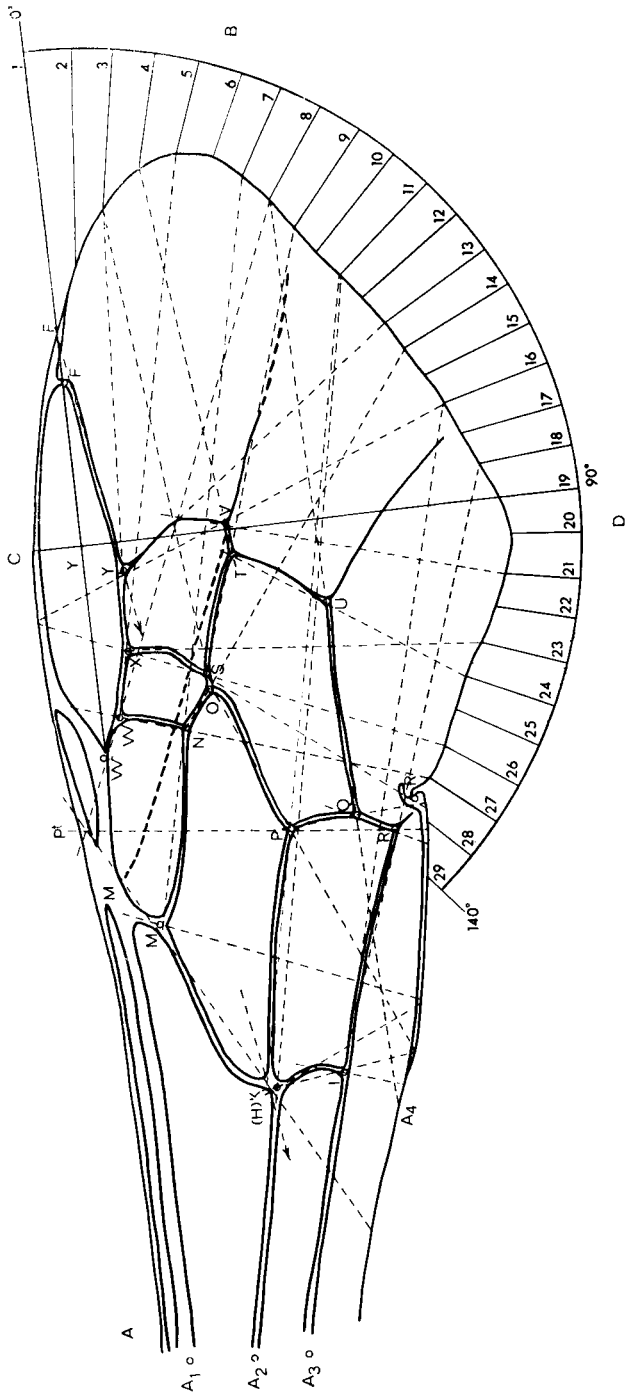


FIG. 3. - Aile d'*Halictus 4-cinctus* (♀)

ABB. 3. - Flügel von *Halictus quadricinctus* (♀)

d. L'axe TQ de la cellule QPOTU converge avec le point n° 2 et TQ passe comme dans le cas précédent, très sensiblement au milieu de  $A_4R'$ , nervure de coaptation.

2. *Colletes (succinctus)*, ♀ (fig. 4).

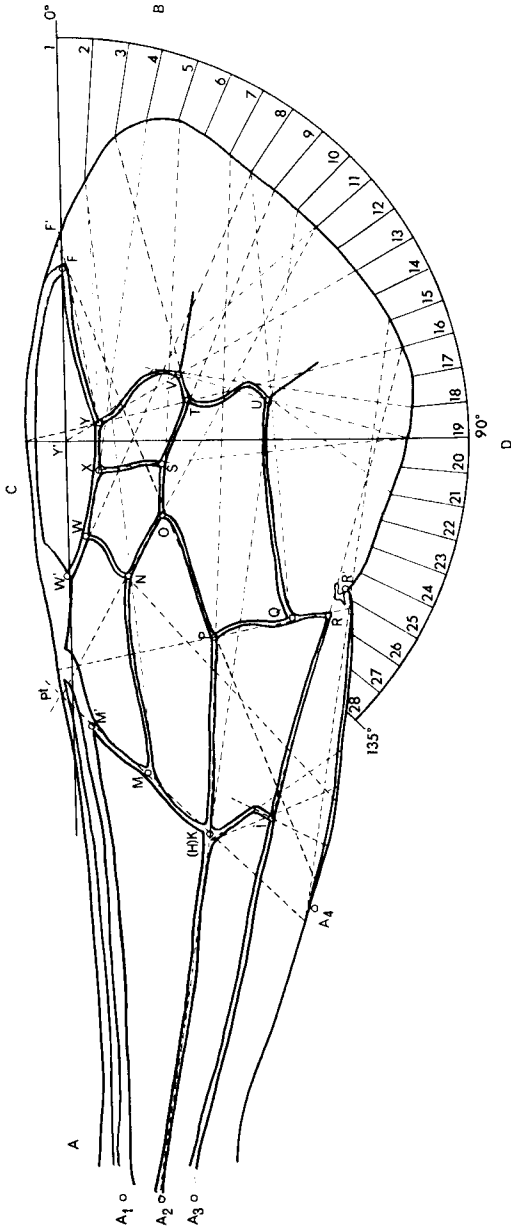


FIG. 4. — Aile de *Colletes succinctus* (♀)

ABB. 4. — Flügel von *Colletes succinctus* (♀)

Comparée au schéma alaire des Mellifères, l'aile de *Colletes* présente bien des particularités.

a. Le tentorium alaire peut être défini, pour l'axe proximal, par M'KI. On remarque le redressement de M'K et la courbure de KI qui présente une récurrence qui n'est que partielle. L'axe médian PQR converge mal en Pt avec le premier; l'axe distal est défini à la fois par NO et WX dont les prolongements convergent également en Pt.

b. Le tentorium alaire longitudinal est réparti comme dans le cas précédent en points distribués de 5 en 5° sur la marge apicale de l'aile.

c. L'axe TQ s'aligne, comme précédemment, avec le point n° 2 en suivant d'ailleurs la direction de TV. Il est cependant difficile de prétendre que, dans ce cas, TQ passe par le milieu de la nervure de coaptation A<sub>4</sub>R'. Toutefois, si l'on tient compte de la courbure de HI on remarque que l'axe obtenu à partir de la seule portion récurrente de HI définit un point I', de A<sub>4</sub>R' tel que I'R = I'Q' ≠ Q'R'. (Q' est le point de contact du prolongement de TQ avec A<sub>4</sub>R'). On peut donc voir dans la courbure de KI un phénomène de compensation permettant tout de même à TQ d'entrer dans le cas général des autres ailes; cette propriété de TQ étant probablement impérative.

On remarque, par ailleurs, que si QU était horizontal, comme c'est le cas chez l'Abeille, TU, à longueur développée égale, aurait un tracé rectiligne et non sinueux. Les différents axes obtenus à partir des éléments de TU multiplient (comme en KI) les axes de sustentation entre les points 16 et 21; les imperfections plus ou moins compensées sont multipliées dans l'aile de *Colletes*. Si l'on s'en rapporte à l'aile des Abeilles, on peut en effet considérer que les torsions de KI et de TU, chez *Colletes*, ne sont pas indispensables et que leur présence atteste davantage d'une structure imparfaite qui se cherche peut être encore, plutôt qu'un renforcement nécessaire du réseau de la membrane. La non convergence de PR avec Pt, la dualité de l'axe distal par NO et WX confirment cette conception. Il est un point important qui doit également être noté: ce type d'aile semble présenter en effet des convergences non négligeables avec l'aile des Vespides :

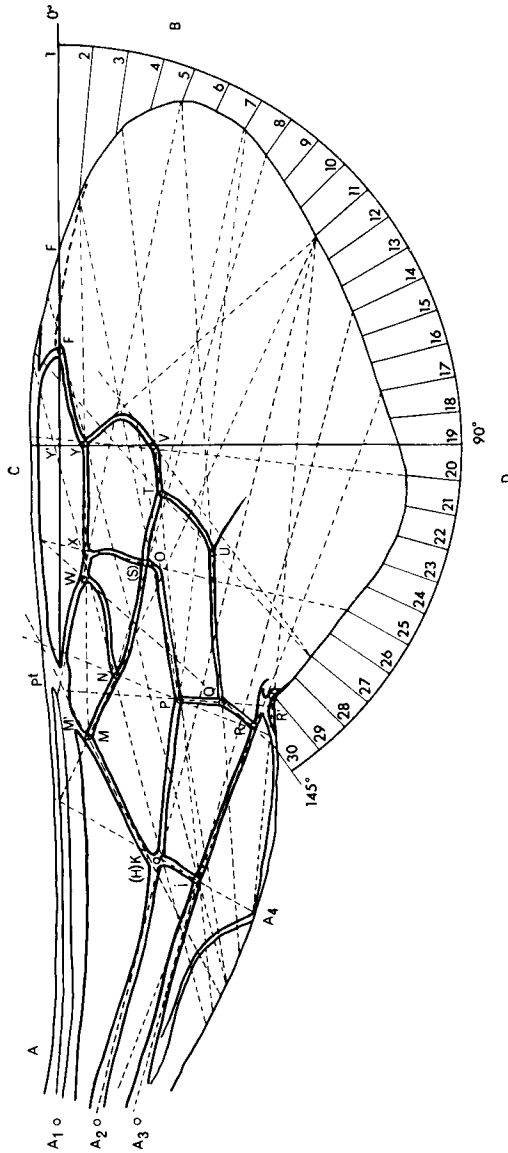
a. par un allongement des cellules M'W'WNM et MNOPK;

b. par l'introduction de la base de la cellule radiale dans la constitution de l'axe distal.

Par ailleurs, si l'on effectue une translation de la nervation et que l'on amène le point F en coïncidence avec le point 3, on trouve très visiblement la structure alaire de la Guêpe, y compris l'angulation de KI. Seule, la partie proximale de l'aile (en avant de M'K) et le lobe apical non nervuré sont de type mellifère. On peut considérer en conséquence que l'aile des *Colletes* constitue un cas intermédiaire imparfait entre les structures et les propriétés alaires des Vespoïdes et celles des Mellifères.

### 3. *Xylocopa valga*, ♀ (fig. 5).

Nous ne retiendrons de ce type d'aile, également très particulier, que certains aspects parmi les plus remarquables.

FIG. 5. — Aile de *Xylocopa valga*ABB. 5. — Flügel von *Xylocopa valga*

a. Le Xylocope qui compte parmi les Mellifères les plus rapides (4 m/sec.) présente une charge alaire très élevée (MAGNAN). Corrélativement, on remarque la très forte concentration de la nervation qui ne couvre que moins des deux tiers de la longueur de l'aile. Cette structure suggère qu'une forte charge alaire s'accommode mal avec l'élongation des cellules placées en deçà de l'axe médian. On peut considérer, toutefois, que le lobe membraneux apical, ici très important, est vrai-

semblablement renforcé par des multiples assises pileuses, fortement sclérotisées et régulièrement réparties dans cette région, ainsi que par de nombreuses ondulations (cf. § 3).

b. La trace sinueuse de la nervure vannale s'apparente nettement à celle de l'aile du *Pamphilus*.

c. La diagonale TQ ne passe pas par le milieu de  $A_4R'$ ; toutefois, une compensation est obtenue par la forte récurrence de QR dont le prolongement aboutit au point 30 ( $R''$ ) de telle sorte que l'on a, là encore :  $\frac{A_4R''}{2} = A_4Q'$ . Le phénomène de correction est donc de même nature que chez *Colletes*, mais il se manifeste à l'autre extrémité de la nervure de coaptation.

d. La cellule radiale ( $W'F$ ) est prolongée à partir de F par une aire fortement sclérotisée qui s'étend jusqu'au point 2 du schéma général, prolongeant ainsi l'action sustentatrice du longeron principal de l'aile dans la région du lobe apical exempt de nervation.

e. L'axe distal est constitué par  $WW'$ , PR ne converge pas en Pt. C'est PQ, seul, qui rétablit, assez imparfaitement d'ailleurs, la convergence des axes transversaux.

f. Le point 11, qui matérialise, de toute évidence, le point d'aboutissement de l'axe distal inexistant, est cependant renforcé par la convergence de quatre nervures,  $A_2K$ , MN,  $A_4R'$  et la partie supérieure de YV.

g. On remarque enfin une forte confusion d'axes dans la région antérieure au point  $A_4$ .

### III. — Définition des structures virtuelles particulières aux ailes appartenant à la catégorie : type évanescent (représentée ici par *Meliponula boccardi*).

La figure 6b représente l'aile d'une ouvrière de *Meliponula boccardi* (Hym. *Trigona*) d'origine africaine. La taille est plus petite, l'aire de butinage plus limitée que celle de l'Abeille, la nervation est évanescente, simplifiée, l'aile est vraisemblablement moins performante que celle de l'Abeille domestique. On retrouve cependant très fortement sclérotisés certains éléments de base des quatre axes définis ci-dessus. L'axe proximal peut être défini de même façon par l'orientation de la nervure MK, l'axe médian par PR, l'axe distal n'a pu se réaliser à partir de XS qui a complètement disparu. On peut néanmoins pressentir encore son tracé par une droite passant à mi distance entre  $W'Y$  et MNO, par une nygmata sur NW et la reprise de la nervure O' après son interruption en O. La convergence des trois axes KM, MO et PR est moins précise, mais corrélativement, le ptérostigma est plus développé et n'est pas constitué par une aire ponctuelle comme chez l'Abeille.

### LE TENTORIUM ALAIRE. GÉNÉRALISATION

Dans le cas de *Meliponula*, on remarque que la nervure médiane MNO ne remplit plus le rôle de soutien longitudinal précédemment observé, mais qu'elle tend au contraire à faire avec MK un angle (KMO) beaucoup plus fermé qui place

en réalité MNO en position intermédiaire entre une nervure horizontale et une nervure transversale. Il est incontestable que la disparition de XS a provoqué l'apparition d'une *structure réelle de compensation* plus ou moins parfaite et que l'angle KMO correspond à l'angle KPtS de la figure précédente. La structure de compensation, tenant son origine de la nervation seule, aurait été parfaitement obtenue si le point M avait pu effectuer une migration totale et se confondre avec le point M'. La nervure médiane aurait pu, dans ce cas, remplir totalement le rôle d'une transverse, et particulièrement celui de XS.

**SUR LA CONSTANCE D'UNE FIGURE GÉOMÉTRIQUE VIRTUELLE  
DANS LA NERVATION DE L'AILE ANTÉRIEURE DES HYMÉNOPTÈRES  
MELLIFÈRES : LE PARALLÉLOGRAMME DE SUSTENTATION**

La structure quadriaxiale observée dans ce cas est donc imparfaite. Nous verrons ultérieurement qu'il ne s'agit là que d'une apparence; il y a lieu, surtout, de noter que *l'axe distal ne s'est pas réalisé à partir des mêmes éléments de nervation que chez l'Abeille*. La convergence, dans les résultats obtenus, semble prouver l'importance du rôle mécanique du tentorium alaire chez certains insectes sociaux, puisque cette structure cherche à se matérialiser malgré certaines impossibilités, dues, notamment ici, à la non présence de XS.

Les phénomènes de correction mis en évidence laissent présumer qu'il existe, au delà de la variation apparente, certaines constantes vers lesquelles tendent les multiples aspects que peut prendre la nervation.

I. — *Le parallélogramme de sustentation*

Si, sur une aile d'ouvrière d'Abeille on trace les axes MK et PR, l'on s'aperçoit rapidement que PtS est égal à KR' et PTK à R'S (fig. 9b). Les diagonales du parallélogramme obtenu, soit PtR' et KS, se rencontrent en un point voisin de G, centre de gravité réel de l'aile et l'on peut présumer que le point de rencontre de ces diagonales définit le centre de gravité théorique. On remarque que celui-ci se situe dans l'axe d'une forte dépression sous-alaire, générale, au moins, à tous les genres de Mellifères, située en PQR et que l'on peut également présumer être le centre de poussée principal et réel de l'ensemble aile antérieure aile postérieure. A l'intérieur de ce parallélogramme s'inscrit l'essentiel des éléments de la nervation et notamment les axes proximal, médian et distal. Il a été établi antérieurement que les nervures QUT et YV ne constituaient qu'une extension de cet ensemble fondamental. Entraînée par les nervures costales, cubitales et vannales, l'aire délimitée par les côtés de cette figure semble constituer la partie réellement active de l'aile; c'est pourquoi la dénomination analogique de parallélogramme de sustentation est proposée pour la définir.

En se plaçant du point de vue de l'évolution de la morphologie alaire, il devenait alors intéressant de rechercher la présence éventuelle de cette structure chez les espèces de Mellifères ayant conservé, par ailleurs, des caractères notoirement plus primitifs que ceux de l'Abeille.

Les figures 6 à 9 représentent les différentes modalités de construction de ce parallélogramme dans les quatre cas définissant les quatre grandes catégories d'ailes envisagées au début de ce chapitre.



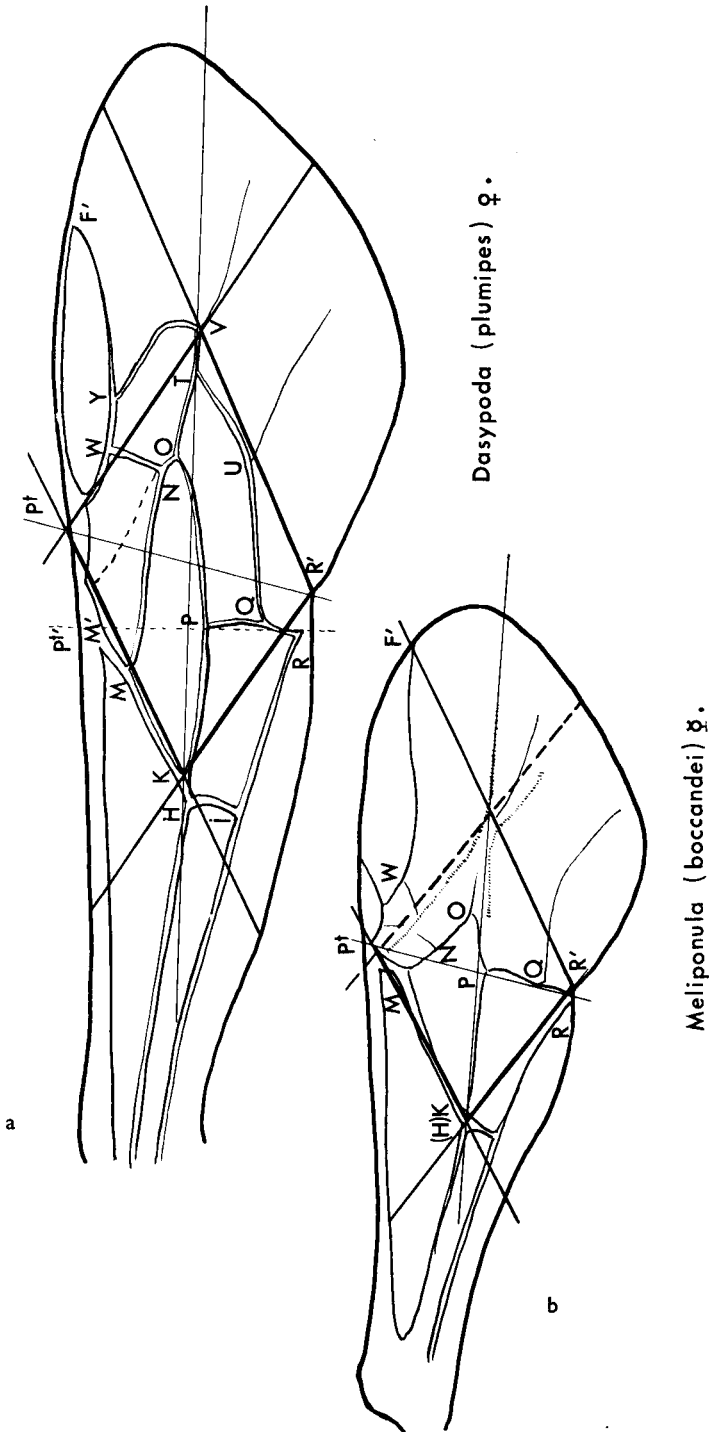


FIG. 6. — Parralléogramme de sustentation  
 Type alaire comprenant deux cellules radio-médianes (a) et type alaire évanescent (b)

ABB. 6. — Stützparallelogramm  
 Flügeltypus mit 2 Radial-medialzellen (a); und (b) Reduktions vpus

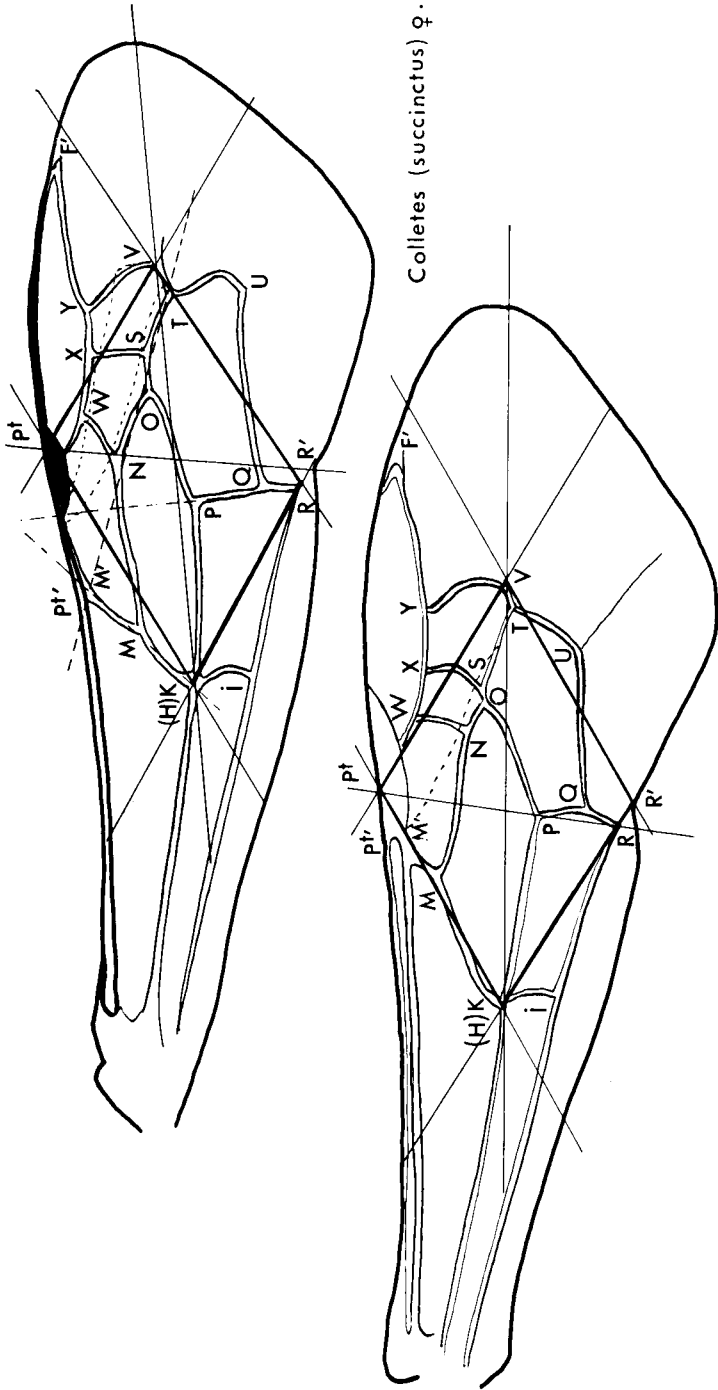


FIG. 7. — Parallélogramme de sustentation  
 Type alaire: trois cellules radio-médianes de type primitif

ABB. 7. — Stützparallelogramm  
 Flügeltypus: 3 primitive Radial-medialzellen

Halictus (4-cinctus) ♀

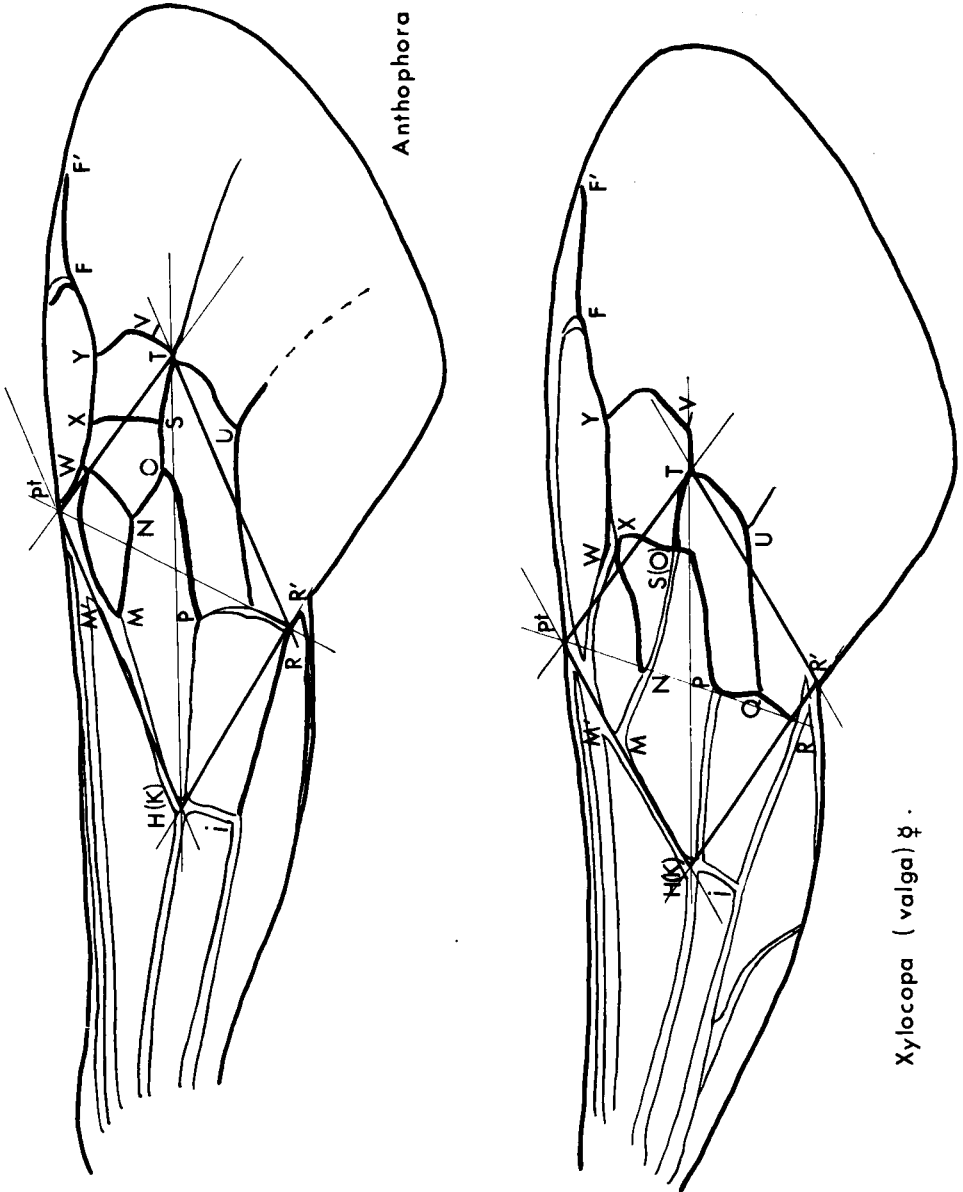


FIG. 8. — Parallélogramme de sustentation  
 Type alaire: trois cellules radio-médianes de type primitif (suite)

ABB. 8. — Stützparallelogramm  
 Flügeltypus: 3 primitive Radial-medialzellen (Fortsetzung)

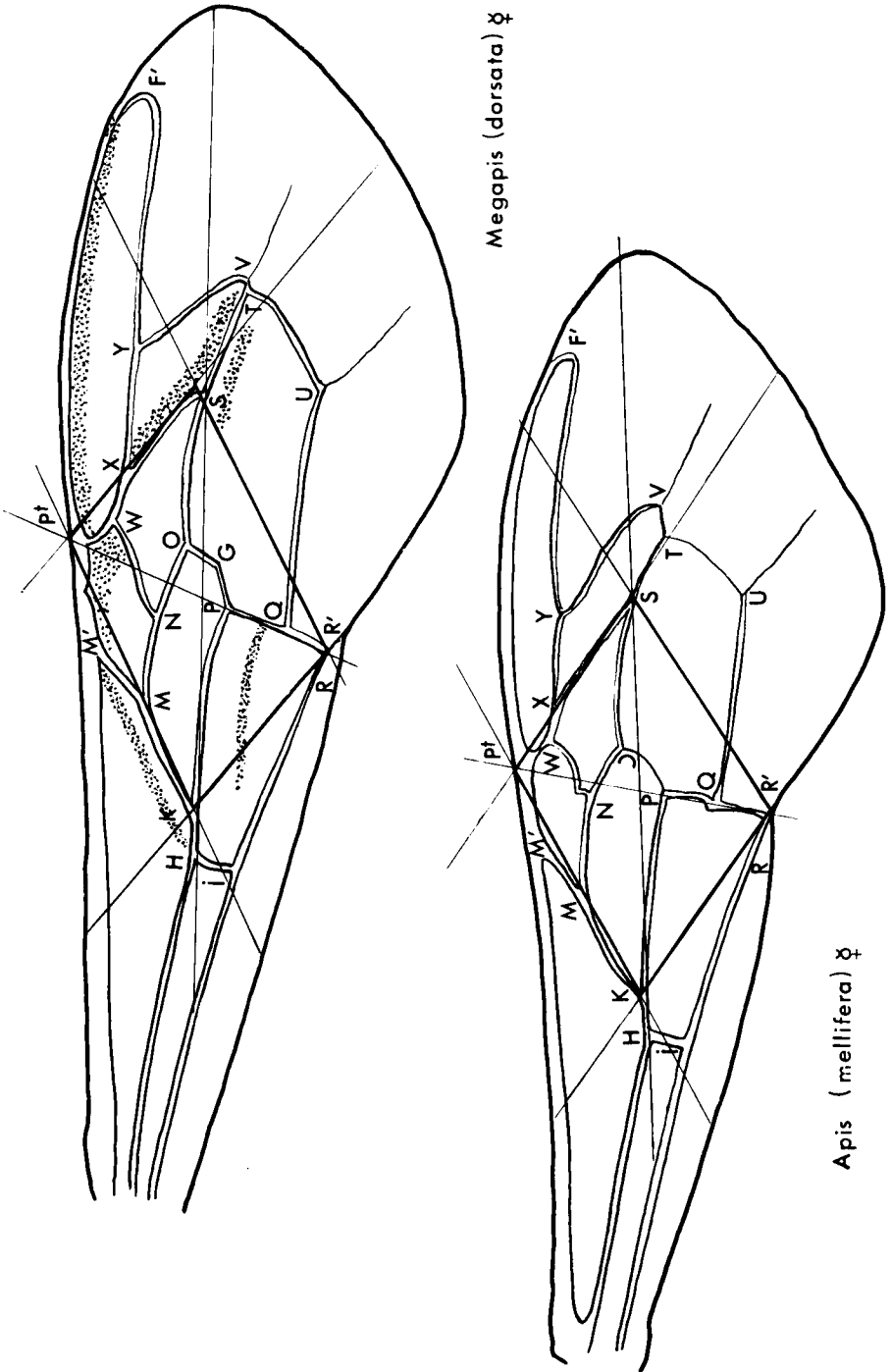


FIG. 9. — Parallélogramme de sustentation  
 Type alaire: trois cellules radio-médianes de type évolué  
 ABB. 9. — Stützparallelogramm  
 Flügeltypus: 3 ausgeprägte Radial-medialzellen

II. — *Modalités de recherche  
et de construction du parallélogramme de sustentation  
chez les grands types alaires d'Hyménoptères mellifères*

1. *Construction des éléments constants.*

Le parallélogramme de sustentation s'inscrit généralement entre le ptéro-stigma, le point de convergence de la nervure basale M'K avec la nervure cubitale (H ou K), le point d'inflexion de la courbe de l'aile (R') et l'extrémité V de la nervure médiane.

Lors de la recherche de la position des sommets de cette figure, il est apparu que ce sont les trois points postérieurs qui offrent les références les plus constantes; même dans les cas difficiles (comme pour le genre *Melitta*, non figuré), on retrouve aisément, par une construction simple, la position symétrique du point Pt, et ce n'est qu'ensuite qu'apparaît la convergence en Pt d'un ou plusieurs axes transversaux, selon l'état d'organisation plus ou moins élaboré de la nervation.

2. *Recherche des éléments variables.*

A travers les différents genres étudiés, la position des sommets du parallélogramme de sustentation subit les variations suivantes :

a. Le sommet de l'angle HPtV peut subir une translation entre M' et la partie proximale de la cellule radiale.

b. Le sommet de l'angle PtHR se situe en H ou en K (ou en (H)K) lorsque ces deux points sont confondus.

c. Le sommet de l'angle HR'T varie de R en R'.

d. Le sommet de l'angle PtVR peut se situer en S, mais se place plus généralement en V.

3. *Étude des différentes modalités de matérialisation de l'axe distal.*

Certains types de nervation présentent des distorsions (fig. 4) qui attestent des fluctuations primitives dans la recherche d'une structure simple, cohérente et équilibrée. Au cours de l'évolution, certains axes, et particulièrement l'axe distal, n'ont pu se réaliser en raison de la non présence d'une nervure capable de remplir le rôle de XS (fig. 9a et b). Il est particulièrement remarquable de constater que la structure de compensation procède alors directement de la membrane elle-même car celle-ci émet *un pli* dans la région critique. Cette structure, plus proche d'un sillon que d'une plicature complète, est déjà observable chez certains Méliponides fossiles et semble déjà très généralisée chez les formes plus primitives que les genres *Apis* et *Megapis*; elle est représentée en pointillé sur les figures 6 et 7. Ce sillon, généralement unique, est double chez *Colletes* (fig. 7), confirmant par là, le rôle insuffisant de WX et NO déjà démontré au paragraphe précédent (II). Un tel sillon existe également chez *Halictus* (fig. 7) où la nervation est très ténue si on la compare à celle de l'Abeille. Il en est de même chez *Dasypoda* et *Meliponula* (fig. 6a et b). Chez *Meliponula* le phénomène d'évanescence a entraîné la disparition des nervures; dans cette région, le pli est donc plus important. Chez *Megapis dorsata* (fig. 9) qui semble disposer d'une transverse XS trop

courte, le processus de compensation, constitué également par un sillon (qui s'étend de W à V), semble, de toute évidence, complété, dans ce cas, par un dépôt de pigment mélanique en PtK, PtS et PtF' qui indique un processus de sclérotisation de la membrane sur les axes proximal, distal et radial, confirmant ainsi la réalité de notre conception, particulièrement en ce qui concerne les différentes modalités de matérialisation de la moitié antérieure du parallélogramme de sustentation.

Les grandes différences qui peuvent être notées dans les dimensions des nervures HK, ST et TV, entre les genres, semblent liées aux propriétés de cette figure et constituer autant d'éléments destinés à compenser la variation inter et intragénérique, et à préserver dans tous les cas la régularité de cet ensemble, il en est de même pour le ptérostigma et pour R'R.

Enfin, nous verrons ultérieurement que ce même parallélogramme peut également être retrouvé chez les Vespides (*Dolichovespula*).

Au hasard des genres, les quatre côtés du parallélogramme de sustentation se sont donc trouvés matérialisés de façon plus ou moins parfaite et selon des modalités morphologiques différentes. Il est visible que chez *Dasypoda* (fig. 6a) la nervure TUQ tend à se rapprocher, ici plus que dans les autres ailes, du tracé virtuel VR'. Enfin, le report chez les Apides du sommet V en S semble en liaison avec une diminution de l'allongement du parallélogramme et de la nervation.

### III. — *Effet mécanique des sillons de compensation et généralisation aux effets de torsion de la membrane entre les cellules*

Seules, les variations morphologiques intervenant dans le plan de l'aile ont été considérées jusqu'ici. Or, l'aile de l'Abeille est un organe destiné à prendre appui sur les masses d'air par sa surface inférieure. Il s'ensuit que sa morphologie est plutôt comparable à une demi-coquille qu'à un voile souple tendu sur la réticulation. Le gonflement brutal d'une région de ce voile provoquerait inmanquablement l'éclatement de la membrane à l'intérieur des grandes cellules.

Les sillons constituent, sous la membrane, une alternance de points d'appui renforcés et de centre de poussée qui répartissent apparemment les filets d'air en couloirs semi cylindriques ouverts, de plus en plus nombreux et de diamètre de plus en plus réduit, au fur et à mesure que l'on s'approche du lobe apical de l'aile. Cet aspect est particulièrement observable chez *Xylocopa* où le lobe apical est régulièrement ondulé dans l'axe longitudinal.

Une manipulation simple permet de comprendre aisément le mécanisme de ces ondulations. Une feuille de papier rectangulaire, animée sur l'un de ses petits côtés de mouvements alternatifs de bas en haut, amorti par son élasticité et sur le côté opposé les impulsions qui lui sont imprimées. On peut penser que les différences d'élasticité entre la membrane et les nervures longitudinales provoqueraient la rupture de celles-ci dans le cas où l'aile serait ainsi constituée d'une surface flottante. Par ailleurs, le rendement mécanique de poussée serait très bas. Si l'on plie en deux cette feuille de papier, on remarque que la plicature provoque un raidissement de la feuille qui, devenue rigide, ne répond plus de la même façon. Il en est de même si, au lieu de la plier, on rapproche seulement deux des coins du petit côté de manière à former un demi-cône. Cette manipulation simple permet cependant de comprendre un certain nombre de faits et de les mettre en liai-

son avec le rétrécissement de la largeur de l'aile à sa base. Parmi ces faits, on conçoit notamment :

1° Qu'une nervure puisse être remplacée ou renforcée par un sillon ou un pli afin d'assurer, dans les mêmes conditions qu'une nervure, la rigidité de la surface portante, sans en augmenter le poids.

2° Que la simplification de la nervation chez les Abeilles puisse être compensée par les profondes dépressions de la membrane.

La justification de ces ondulations et notamment des CuA et Cup de VIGNON paraît ainsi plus facile. On peut voir là, en effet, l'explication de l'alternance des nervures hautes et basses, dans les conséquences des modalités de réalisation des surfaces gauches intracellulaires plus rigides, et dont l'action mécanique vient se superposer et renforcer l'action sustentatrice de la nervation.

Cette structure fixe semble n'avoir que peu de points communs avec l'alternance des nervures chez les Orthoptères par exemple et qui, dans bien des cas, paraissent être beaucoup plus en rapport avec le pliage de l'aile en éventail. L'acquisition de ces structures membraneuses complexes chez les Mellifères, paraît avoir été laborieuse et l'inaptitude relative des formes primitives du type *Pamphilus* à les acquérir peut être à l'origine du maintien d'une nervation plus importante.

Il paraît donc possible de voir dans les plis et les sillons de l'aile un complément au rôle de sustentation de la nervation.

On remarque enfin, que chez l'Abeille, les *thyridies* sont toujours situées au plus profond des sillons et qu'elles sont dans tous les cas situées sur des nervures transverses. S'agit-il de points souples évitant certaines ruptures? ou d'effacements de nervures destinés à éviter la butée des filets d'air contre les transverses lors de leur propulsion? C'est peu probable. Plus simplement, il semble qu'il s'agit d'articulations permettant un meilleur usage des distorsions en vol de la surface de sustentation. Cependant, sur ce point, rien ne permet malheureusement encore de définir leur rôle exact.

#### ÉTUDE SUR LA CONSTANCE DU SCHEMA DE RÉPARTITION DES FORCES D'ENTRAÎNEMENT DU LONGERON PRINCIPAL DE L'AILE SUR TOUTE LA SURFACE DE SUSTENTATION

L'examen des figures 6 à 9 montre que le parallélogramme de sustentation peut être considéré comme une constante de l'aile, ainsi que la répartition régulière en secteurs de 5 en 5° des axes des nervures sur la marge apicale (fig. 2 à 5).

L'aile de *Pamphilus* montrera que cette répartition était déjà effective sur l'aile primitive des Hyménoptères, alors que le parallélogramme de sustentation était encore loin d'être réalisé et figurait au sein de l'aile à l'état d'ébauche. L'examen de types alaires encore plus primitifs (*Sialis*) que celui de *Pamphilus* permet de penser que le partage de la membrane alaire en secteurs angulaires équivalents ou égaux est une acquisition de première importance chez les Insectes. Chez les Vespides, il est possible de retrouver cette structure fortement modifiée toutefois par le rapport de la nervation dans la région apicale de l'aile. Le tableau 3 résume les séries de nombres obtenues pour chacun des types alaires envisagés. Il s'agit là d'une véritable clef dichotomique numérique. Les chiffres qui figurent dans

TABEAU 3  
 Comparaison des points d'aboutissement des axes des nerures sur la marge alaire chez certains genres d'Hyménoptères

TABELLE 3  
 Vergleich der Endpunkte der Aderachsen auf dem Flügelrand bei verschiedenen Hymenopterenarten

Caractères	WW'	WX	WY XY	MN	NO	OT OS	ST	TV	A <sub>H</sub>	KP	QU	A <sub>J</sub>	IR	A <sub>R</sub> ' I <sub>R</sub> '	PR	XS	YV	TU
Genres	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.
Dasypoda	8		3	6	13	7		5	10	8	5	15	17	14	29		13	28
Halictus	8	5	3	7	14	3	9	4	11	11	8	16	18	15	28	26	16	24
Colletes	8	4	2	2	11	5	9	3	10	7	8	16	16	15	25	19	13	18
Xylocopa	5	5	2	11	7		7	3	11	7	5	14	17	11	30	25	19	27
Apis	12	4	2	2	12	4	8	5	10	7	10	15	19	16	27	9	10	22
Pamphilus (non figuré)	22	5	2	4	17	6	8	7	18	8	9	16	18	16	22	19	10	18



les colonnes mettent en évidence les types de variation; leur multiplication par la valeur constante de 5° exprime la position relative des points entre eux et leur position réelle par rapport à l'axe radial, toujours situé en référence à la cote 0°. Les combinaisons numériques obtenues sont susceptibles de résumer de façon satisfaisante le schéma général de chaque type d'aile et de permettre, éventuellement, certains calculs de ressemblance. Il faut considérer, toutefois, que la méthode biométrique appliquée par LOUIS et LEFEBVRE (1968) est de loin beaucoup plus satisfaisante, bien que nécessitant un travail de mesure beaucoup plus important. Il ne s'est pas révélé possible de mettre en évidence d'autres constantes. Il serait prudent, toutefois, de considérer qu'il ne s'agit là que d'un début dans l'étude de l'évolution de la morphologie comparée de l'aile des Hyménoptères et des Insectes en général.

### CONCLUSIONS

Des différents éléments mis en évidence, on peut conclure que :

1° La morphologie alaire des Hyménoptères mellifères peut être répartie au moins en quatre catégories principales. Certaines espèces constituent des stades intermédiaires entre ces catégories, d'autres occupent des positions extrêmes.

2° Il est difficile de définir nettement le sens de l'évolution de l'aile en raison de l'apparition fréquente de séries de phénomènes structuraux de compensation. Ces processus sont de toute évidence orientés vers l'acquisition d'effets équivalents à partir de structures morphologiques originellement différentes.

3° L'examen d'un mutant rare d'Abeille domestique permet de confirmer que de tout petits éléments de la nervation peuvent prendre naissance spontanément au sein de la membrane, mais il ne s'agit jamais de grandes nervures.

4° La membrane a ses propres modalités structurales indépendantes et souvent complémentaires de celles de la nervation.

5° L'évolution de l'aile des Hyménoptères tend vers la matérialisation d'une figure géométrique régulière, appelée parallélogramme de sustentation, qui peut être considérée, là où elle peut être mise en évidence, comme constante virtuelle.

6° Le partage de la membrane alaire en secteurs angulaires équivalents et parfois même égaux constitue le principal caractère dont la constance ait pu être mise en évidence chez les Hyménoptères mellifères.

*Reçu pour publication en août 1970.  
Eingegangen im August 1970.*

### ZUSAMMENFASSUNG

Bei den Honigbienen (Überfamilie *Apoidea*) besteht der Flügel aus einer realen, veränderlichen Zone und einer gewissen Anzahl virtueller, konstanter Strukturen. Auf Grund der Radial-medialzelle (Cubitalzelle) lassen sich in der Morphologie des Flügels bei allen 60 untersuchten französischen Arten vier Kategorien unterscheiden :

1. Zwei Radial-medialzellen (*Dasypoda*);

2. Drei primitive Radial-medialzellen (*Halictus*, *Xylocopa*);
3. Drei ausgeprägte Radial-medialzellen (*Apis*);
4. Reduzierte Aderung (*Meliponula*).

Es ist nicht anzunehmen, dass diese vier Kategorien aus einander hervorgegangen sind, aber es lässt sich zeigen, dass die Fläche der ersten Zelle sehr oft ebenso gross ist wie der zweiten und dritten zusammen. Mit Bestimmtheit lässt sich nicht angeben, ob sich dabei die Aderung im Stadium des Auftretens oder der Reduktion befindet. Viele Arten — ausgenommen *Apis mellifica* L. — haben nur scheinbar drei Zellen.

Bei den überaus ähnlichen Formen ist es wegen des häufigen Auftretens von Serien kompensierender Strukturen schwierig, den Verlauf der Flügelentwicklung zu bestimmen. So hat die Membran ihre eigenen, von denen des Geäders unabhängigen und ergänzenden strukturellen Modalitäten.

Die jedem der Hauptflügeltypen der Honigbienen — ausser *Apis mellifica* — eigenen virtuellen Strukturen sind in Abbildung 2, 3, 4 und 5 dargestellt.

Die Entwicklung des Flügelgeäders der Honigbienen tendiert zu einer regelmässigen, geometrischen Figur, die hier Stützparallelogramm genannt wird, und die dort, wo sie auftritt, als virtuelle Konstante angesehen werden kann.

Schliesslich stellt die Teilung der Flügelmembran in gleichartige und manchmal sogar gleiche eckige Sektoren das Hauptmerkmal dar, dessen Konstanz bei den Honigbienen festgestellt werden konnte.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

### 1° Travaux de l'auteur relatifs au même sujet

1. 1963. Étude de la translation du point discoïdal de l'aile de l'Abeille (*A. mellifica* L.). Ann. Abeille, 6 (4) : 303-320.
2. 1965 a. Remarques sur l'organisation de la nervation transversale de l'aile de l'Abeille domestique (*A. mellifica* L.). C. R. Acad. Sci., Paris, 261, 2387-2389.
3. 1965 b. Étude de la cohérence entre les nervations longitudinale et transversale de l'aile antérieure de l'Abeille domestique (*A. mellifica* L.). C. R. Acad. Sci., Paris, 261, 5623-5625.
4. 1966. Sur la constance d'une figure géométrique virtuelle dans la nervation de l'aile antérieure des Hyménoptères mellifères (S. Fam. Apoidea). C. R. Acad. Sci., Paris, 263, 1391-1394.
5. 1968 a. Étude quantitative de la divergence dans l'évolution morphologique de certaines entités infraspécifiques d'abeilles domestiques (*A. mellifica* L.). C. R. Acad. Sci., 266, 1131-1133.
6. 1968 b. Essai de discrimination de lignées consanguines d'Abeilles domestiques (*A. mellifica* L.) obtenues par insémination artificielle. C. R. Acad. Sci., Paris, 267, 526-528.
7. 1970 a. Études sur les ailes des Hyménoptères : théories générales. Apidologie n° 2 (en cours d'impression).
8. 1970 b. Études sur les ailes des Hyménoptères : l'Abeille domestique. Apidologie n° 3 (en cours d'impression).

### 2° Travaux cités

- ADOLPH E., 1880 a. Nov. acta d. Ksl. Leop. Carol. Deutschen Akad. d. Naturforsch. Bd. XLI, pars 11 Nr 5 : 295-328.
- ADOLPH E., 1880 b. Ebenda, Bd. XLVI : Nr 2 : 43-132.
- BAHRMANN R., 1967. Ann. Abeille, 10 (1) : 53-61.
- GOETZE G. K. L., 1964 a. Monog. zur Angew. Ent. Paul Paren ed. Hamburg Berlin n° 19, Teil 1 : 116 p.
- 1964 b. Ebenda, n° 20, teil 2 : 91 p.
- MAGNAN A., 1934. Le vol des Insectes, Paris.
- MICHAÏLOV A. S., 1931. Arck Bienenkunde, 12 : 315-329.