

ÉTUDES SUR LES AILES DES HYMÉNOPTÈRES

V. — LES PROCESSUS TOPOLOGIQUES DE TRANSFORMATION DE L'AILE.
SITUATION DE L'AILE DE L'ABEILLE DOMESTIQUE (*A. MELLIFICA* L.)
PARMI LES HYMÉNOPTÈRES

Zum Studium der Hymenopterenflügel

V. — *Die topologischen Abläufe der Flügelveränderungen.
Die Stellung des Flügels von Apis mellifica L.
unter den Hymenopterenflügeln*

J. LOUIS

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

SUMMARY

STUDY OF THE WINGS OF HYMENOPTERA

V. — THE TOPOLOGICAL PROCESSES OF THE WING TRANSFORMATION.
POSITION OF THE DOMESTIC HONEY BEE (*APIS MELLIFICA* L.)
AMONG HYMENOPTERA.

The authors who studied in past the origin of the wings of Hymenoptera considered that from the point of view of phylogeny, the *Megaloptera* (*Sialis*, *Raphidia*) are the closest. Starting from the wing of *Sialis*, the evolution topology study of the wing of *Hymenoptera* shows how domestic honey bee inserts progressively in the general scheme of *Hymenoptera* wing.

RÉSUMÉ

Les auteurs qui se sont préoccupés dans le passé de l'origine de l'aile chez les Hyménoptères ont considéré que, du point de vue de la Phylogénie, ce sont les Mégaloptères (*Sialis*, *Raphidia*) qui leur sont le plus fortement apparentés. A partir de *Sialis*, l'étude de la topologie évolutive de l'aile montre comment celle de l'abeille domestique vient s'insérer progressivement dans le schéma général de l'aile des Hyménoptères.

INTRODUCTION

Nous avons établi, lors de précédents travaux, que les multiples aspects que l'on peut observer dans la distribution des nervures ne sont que les diverses solutions d'un même problème. Par ailleurs, nous avons pu montrer comment, au-delà de cette apparente variation, il est possible de faire apparaître des constantes au-delà de l'organisation apparemment quelconque des modes de soutien de la membrane. Nous savons également par quels moyens et dans quelles limites, la mécanique alaire semble s'accommoder de l'inévitable variation individuelle, mais nous ignorons encore les véritables éléments qui permettent de différencier une aile primitive d'une autre prétendue évoluée. Or, dans l'étude de l'Évolution de l'aile ne disposant d'aucun point de repère fixe, toute observation ne peut être que relative.

Avant de proposer une réponse, il y a lieu d'envisager plusieurs problèmes et, en premier lieu, en accord avec les origines présumées des Hyménoptères, il convient de définir ce que peut être le type alaire primitif; pour cela nous prendrons un nombre limité de points de repères choisis parmi les types alaires les plus caractéristiques. C'est seulement après avoir proposé un schéma général d'évolution de l'aile des Hyménoptères que nous tenterons de situer celle de l'Abeille domestique dans l'ensemble qu'ils constituent.

L'accord ayant pu être réalisé entre les spécialistes pour reconnaître que les homologies entre la nervation alaire des Hyménoptères et celle des Mégaloptères sont les plus évidentes; cette conception étant par ailleurs bien confirmée par nos observations, afin de permettre ici une comparaison approfondie de ces deux types de structures, le schéma alaire de *Pamphilus* considéré comme schéma type d'Hyménoptère primitif sera comparé à la silhouette de l'aile de *Sialis*.

A. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'AILE DE *PAMPHILIUS* — *SIALIS* (fig. 1)I. — *Aspect général de l'aile*

Si l'on compare ces deux types d'ailes à grossissement égal ($\times 50$), on remarque, immédiatement, qu'à taille sensiblement égale pour le corps, la voilure de *Sialis* est beaucoup plus importante que celle de *Pamphilus*. Si l'on admet que les formes les plus évoluées compensent une réduction de la surface alaire par une augmentation de puissance de la musculature, on peut penser que celle des *Sialis* est relativement plus faible que celle des *Pamphilus*, au moins pour le système antérieur, car, de plus, l'aile postérieure est beaucoup moins développée chez celui-ci que chez celui-là. Du point de vue morphologique il y a lieu de considérer en ce qui concerne l'aile antérieure que :

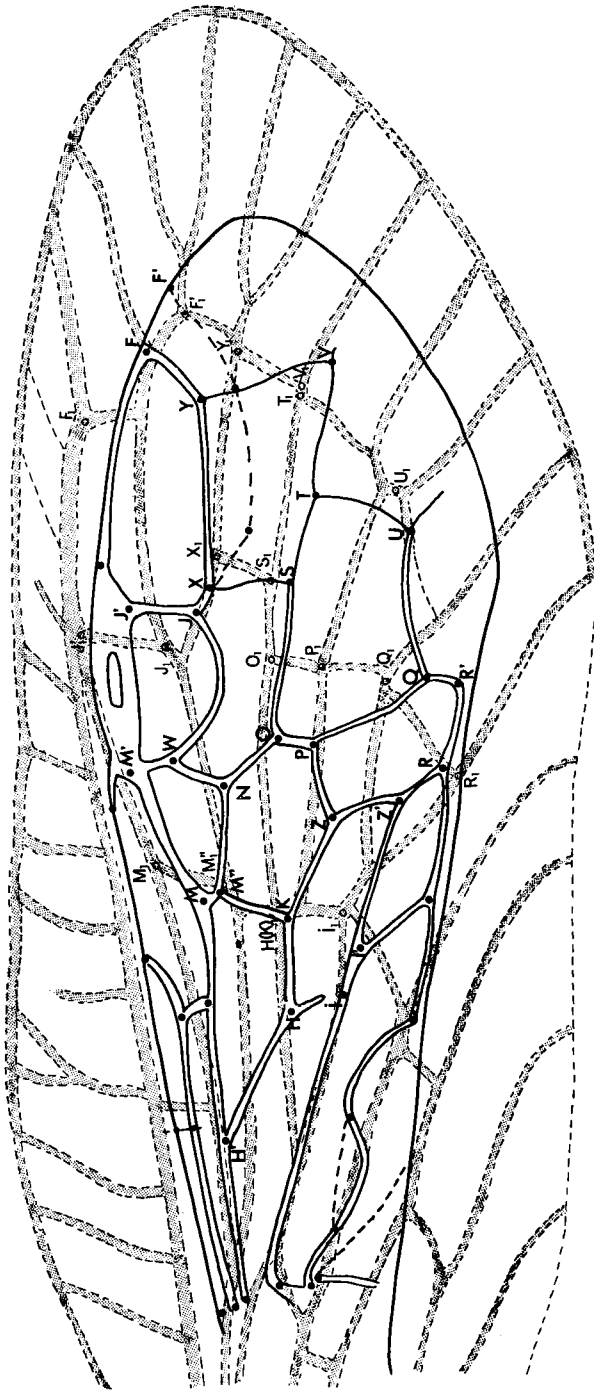


FIG. 1. — Évolution de la nervation de l'aile antérieure de *Sialis* (Megaloptera) à *Pamphilus* (Hyménoptère primitif).
 ABB. 1. — Entwicklung des Geüders im Vorderflügel zwischen *Sialis* und *Pamphilus* (primitiver Hautflügler).

1° *Pamphilius* semble avoir perdu toute la couronne périphérique de l'aile pour ne conserver que la partie centrale.

2° Inversement, l'augmentation *relative* de la surface alaire est obtenue chez *Sialis* par extension et tension de la membrane entre 28 nervures rayonnantes prenant appui sur les longerons périphériques de l'aire centrale, notamment dans les parties antérieures et apicales de l'aile. Si l'on s'en rapporte à l'aile d'*Osmylus* (*fulvicephalus* Scop.), ces 27 nervures seraient des restes de la réticulation très différenciée des formes très primitives. Avec l'aile de *Sialis* nous serions donc probablement en présence d'un premier stade d'organisation d'une structure de type hyménoptère limitée exclusivement à l'aire centrale de l'aile. L'aile de *Raphidia notata* F., bien que présentant une plus grande différenciation des nervures périphériques, est du même type, de même celle d'*Osmylus* qui est encore plus primitive. L'aile de *Panorpa communis* L. est à l'extrême limite de la comparaison possible, étant donné la disparition relativement poussée du système transversal.

On remarque également que la distribution théorique des points marginaux mis en évidence chez *Pamphilius*, lors d'une précédente publication, semble confirmée chez *Sialis* par le rayonnement des 27 nervures périphériques dont les points d'aboutissements sont répartis de façon moins régulière certes, mais certaine, sur le pourtour de la marge alaire. Par conséquent, la répartition régulière des impulsions musculaires sur la surface alaire serait obtenue pour la forme primitive (*Sialis*) par les nervures périphériques réelles, et pour la forme *Pamphilius*, par une organisation virtuelle plus poussée de la nervation de l'aire centrale. D'une part, l'équivalence dans le résultat mécanique obtenu, d'autre part, la similitude des moyens anatomiques mis en œuvre semblent constituer un premier argument en faveur de la parenté des deux formes considérées.

II. — Relevé des homologues phylogénétiques probables (fig. 1)

Les notations littérales font apparaître les homologues par un simple examen de la figure. Il est cependant nécessaire de préciser certains aspects particuliers. Sur cette figure on voudra bien noter qu'à la nervure XS chez *Pamphilius* correspond la notation X_1S_1 chez *Sialis*. Il en est ainsi pour toutes les nervures présumées comme étant phylogénétiquement homologues.

1. *Le système longitudinal* à l'exception des nervures vannales, en sur-nombre chez *Sialis*, est constitué très nettement par les mêmes axes (radial, médian, cubital et vannal) dans les deux cas.

a) *L'axe radial* est défini chez *Pamphilius* par la droite joignant les points extrêmes de la cellule radiale comme chez tous les Hyménoptères. Chez *Sialis* la cellule radiale est double ($J'_1, J_1 F_1$ et $J_1 X_1 Y_1 F'_1$). Chez les Hyménoptères

on ne retrouve guère cette dualité que chez les Xyleides, considérés comme les plus primitifs des Hyménoptères tenthredoïdes. Notons qu'il y a lieu de ne pas confondre les cellules radiales ainsi définies avec la bipartition de l'une d'elle par J'J qui est une transverse dont la persistance est fréquente chez les Tenthredes. Le trait interrompu représente la position de la seconde cellule radiale (chez les Xyleides par exemple). La présence de J'J d'une part, et la persistance de XS et YV d'autre part, permet de croire qu'il peut y avoir fusion de $J_1 X_1 F'_1$ avec $J_1 F$.

b) L'axe de la Médiane ainsi que l'avait admis Comstock prend son origine sur la radiale (M + R) chez *Sialis*, alors que chez *Pamphilius* cette origine se situe sur la nervure cubitale (M + Cu). C'est là un cas très général chez les Hyménoptères. Toutefois, en dehors de cet Ordre, et de l'origine de l'aile jusqu'à l'axe proximal, il y a lieu de considérer que les modalités de fusion des troncs longitudinaux, ainsi que la position des points H et K sont aléatoires. Au delà du point K, à l'exception de l'absence de NO chez *Sialis*, les homologies particulières aux segments de la nervure médiane sont évidentes.

c) L'axe « cubital ». Celui-ci prend naissance sur la nervure radiale chez *Pamphilius* (H') et sur la nervure médiane (H) chez *Sialis*. La nervure $K_1 P_1$ présente chez la plupart des Hyménoptères primitifs (ici en KZP chez *Pamphilius* est absente chez les espèces évoluées. Toutefois, même chez *Apis*, un tronçon très court est encore visible en P. La nervure $P_1 U_1$ est absente chez les Hyménoptères.

d) L'axe vannal. A partir de la première nervure vannale, les modifications sont toujours très importantes et d'aspects très variables chez la plupart des insectes Ptérygotes.

2. Le système transversal

a) L'axe proximal est défini :

— chez *Sialis* par $M_1 M'_1 H$, ce dernier étant confondu avec le point K, (H)K, en I_1 prend naissance une nervure récurrente équivalente à la nervure non récurrente prenant naissance en l' chez *Pamphilius* ;

— chez *Pamphilius* par M M' KHI, HI étant en partie évanescent.

b) L'axe médian est constitué par :

— chez *Sialis*, $O_1 P_1 Q_1 R_1$;

— chez *Pamphilius*, WN, NO, OP, PQR' (parallèle à ZZ'R).

On remarque chez *Sialis* l'absence de WN, NO et ZZ'R. La suppression chez *Pamphilius* de ZZ'R ou sa fusion hypothétique avec PQR ramènerait cette partie de la nervation de l'aile de *Pamphilius* au type *Sialis* ou au type hyménoptère en général. Le point Q' est attesté par l'évanescence de la nervure prenant naissance en U_1 , son hypothétique déplacement en Q_1 rétablirait le

type hyménoptère. Dans ce cas l'arc $Q_1 R_1$ apparaît déjà plus récurrent chez *Sialis*.

c) *L'axe distal* n'existe pratiquement pas dans l'une et l'autre forme. Cependant nous avons pu remarquer antérieurement que JX converge assez bien en Pt avec M'M et WN chez *Pamphilius*.

Les autres nervures transverses n'appartenant pas à l'un de ces trois axes et pouvant être présumées homologues sont :

$J'J - J'_1J_1, - XS - X_1S_1, - YV - Y_1V_1, - (V_1 \text{ étant presque confondu avec } T_1)$ et enfin TU et T_1U_1 .

Les homologies phylogénétiques, tant du système transversal que du système longitudinal, sont donc aisément reconnaissables et l'on peut donc penser effectivement que la ressemblance entre les types alaires considérés et la forme primitive des Hyménoptères relève davantage de la parenté phylogénétique que de la convergence.

III. --- *Relevé des homologies mécaniques apparentes*

En ce qui concerne la nervure basale qui définit généralement sur une partie de son trajet l'axe proximal, on remarque que M'M est d'origine radiale chez *Pamphilius* alors que c'est la transverse $M_1M'_1$ qui de toute évidence remplit ce rôle chez *Sialis*, en partie avec J'_1M_1 . Chez les formes plus évoluées de type *Apis*, par exemple, il est le plus souvent impossible de savoir si M'M procède de la radiale, de la transverse, voir d'un tronc médio cubital comme le suggère la nomenclature anglo-saxonne qui exprime cette incertitude par l'expression *secteur de la radiale* pour la première partie supérieure de la nervure basale. Cette notion équivaut à l'idée d'une nervure transverse d'origine indéterminée, probablement radiale (mais peut-être aussi $M_1M'_1$), présente chez tous les Hyménoptères et semblant procéder de la radiale chez les formes primitives.

L'axe médian constitué par OPQR est dans son origine anatomique beaucoup plus constant bien que sa convergence avec les autres axes transversaux (proximal et distal) ne soit pas toujours effective; quant à l'axe distal il peut tirer son origine aussi bien de la radiale en la partie proximale de la cellule correspondante (JX chez *Pamphilius*), en partie de la médiane, d'une transverse (XS chez *Apis*) ou même dans un cas assez généralisé chez les Trigones d'un pli de la membrane elle-même (Colletes, Vespides).

En ce qui concerne les modalités d'évolution mécaniques et phylogénétiques, il devient évident désormais que les deux conceptions s'opposent, car l'obtention des arcs et des axes fondamentaux surtout en ce qui concerne les axes transversaux ne sont pas obtenus de façon stable à partir des mêmes éléments de la nervation.

B. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'AILE, *PAMPHILIUS*, *APIS* (fig. 2)

La comparaison entre les types morphologiques extrêmes chez les Hyménoptères devient, après l'étude des homologies entre *Pamphilius* et *Sialis*

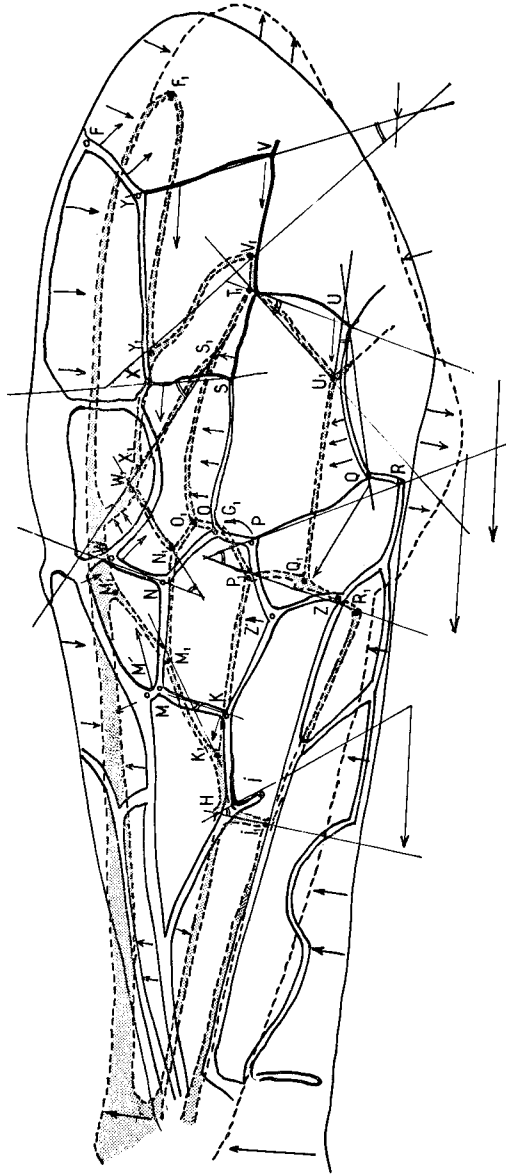


FIG. 2. — Évolution de la nervation entre un Hyménoptère très primitif (*Pamphilius* ♀) et un Hyménoptère très évolué (*Apis* ♀).

ABB. 2. — Entwicklung des Geäders zwischen einem primitiven Hautflügler (*Pamphilius* ♀) und einem hochentwickelten (*Apis* ♀)

beaucoup plus aisée. Chez le type primitif des Hyménoptères, toutes les nervures sont déjà présentes et l'évolution topologique de l'aile se limite alors à la simple observation des distorsions dans la forme des cellules.

L'examen de la figure n° 2 montre que l'essentiel de l'évolution de l'aile d'*Apis mellifica* porte sur les nervures transverses et réside dans l'acquisition d'une forte récurrence pour certaines d'entre elles.

HI fait un angle d'environ 40° avec HI_1 . La même valeur angulaire peut être relevée entre PQR et $P_1Q_1R_1$ (40°). De même YV fait avec Y_1V_1 un angle de 26° et T_1U_1 avec TU un angle de 28° . La récurrence de WN par rapport à W_1N_1 est également plus forte chez *Apis*, les deux axes faisant un angle voisin de 40° dans certains cas. L'axe X_1S_1 a complètement changé d'orientation chez *Apis* et forme avec XS un angle de 50° .

L'examen de l'aile d'*Urocerus gigas* permet de penser que PQR et $P_1Q_1R_1$ sont bien homologues et que c'est ZZ' (ainsi que HI dans ce cas) qui a disparu. La récurrence de $P_1Q_1R_1$ chez *Apis* amène le point R en coïncidence avec R_1 .

L'évolution générale de la nervation ne relève, par ailleurs, que de distorsions dans la forme des cellules.

C. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'AILE, COLLETES, APIS (fig. 3)

Sur la figure 3 on remarque en ce qui concerne TU et HI, que la récurrence partielle est obtenue par torsion des nervures chez *Colletes*. Le grand allongement de la première cellule W'MNW chez ce dernier, ainsi que celui de MKPON suggère que les deux tendances évolutives se sont manifestées à l'intérieur de ce schéma alaire, l'un de type Vespoïde et l'autre de type Apoïde. On peut y voir également, comme le pensait déjà LANHAM (1951) une convergence qui peut être justifiée par le fait que certains mellifères dériveraient de formes prédatrices. L'aile des *Colletes*, déjà en partie fixée et retardée dans son évolution vers le type Apoïde par un changement de régime protéinique relativement récent, témoignerait encore par son imperfection de cette éventuelle modification.

Nous tenterons ultérieurement de mettre en évidence les raisons pour lesquelles il serait plus aisé pour un Apoïde de devenir prédateur que pour un Vespoïde de récolter uniquement du pollen et du nectar.

Par ailleurs, la figure 3 exprime suffisamment clairement les différences existant entre les deux genres opposés d'Hyménoptères Mellifères (*Apis* et *Colletes*) pour ne pas justifier d'autres commentaires.

D. — CONCLUSIONS

On voit donc que, comme pour la plupart des autres organes, l'évolution de l'aile des Hyménoptères est une sorte de variation presque infinie sur un thème

unique. Chez les Hyménoptères primitifs la répartition de 5 en 5° des axes des nervures sur la marge apicale de l'aile est déjà très précise. Le caractère

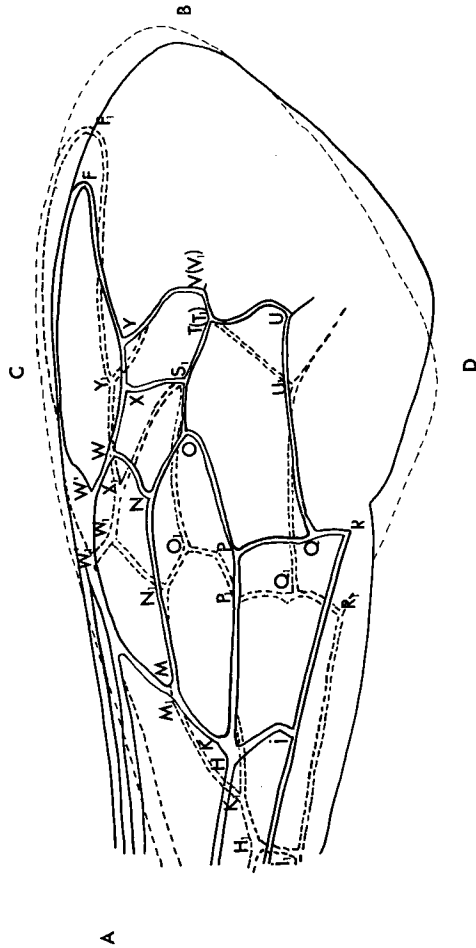


FIG. 3. — Évolution de la nervation entre un Mellifère primitif (*colletes* ♀) et un Mellifère évolué (*Apis* ♀).

ABB. 3. — Entwicklung des Geäders zwischen einer primitiven Mellifere (*Colletes* ♀) und einer hochentwickelten (*Apis* ♀).

d'instabilité dans la stabilité de la morphologie alaire des Hyménoptères semble pouvoir être exploité à des fins taxométriques pour les espèces où les individus ne sont pas soumis à des variations de taille trop importantes, comme c'est le cas chez *Andrena morio* (LOUIS et LEFEBVRE, 1968). Cette

particularité peut permettre l'infraspéciation au moins jusqu'à la sous-espèce par le calcul des coefficients de ressemblance (D_2 de MAHALANOBIS-RAO, 1952).

Il est apparu, en effet, que les vestiges des formes fossiles se limitent souvent à l'empreinte d'une aile dans les sédiments, et que l'estimation numérique de la ressemblance de ces empreintes avec les formes actuelles ne constitue qu'une extension des méthodes déjà appliquées en Paléontologie et en Anthropologie (DEFRIESSE-GUSSENHOVEN, 1955 ; RAO, 1952). Il est démontré que la silhouette de la nervation de l'aile d'un individu donné ne présente en aucun cas, au niveau du 5 centième de millimètre la même valeur de mesures pour chacun des segments des nervures que celle qui peut être relevée sur un individu voisin. De là, la possibilité assez exceptionnelle de quantifier la ressemblance entre divers groupements de plus en plus éloignés. Il n'est pas exclu que l'aile des Hyménoptères constitue pour l'avenir un élément biométrique d'une valeur discriminante comparable à celle présentée par l'étude des génitalia en systématique traditionnelle.

Il est évident, toutefois, qu'en ce qui concerne les problèmes d'hybridation, l'aile et les génitalia ne peuvent être situés sur un même plan.

Cependant, particulièrement en ce qui concerne les espèces sociales, l'utilisation des caractères alaires à des fins biométriques nécessite des mesures précises en très grand nombre. Par ailleurs, on peut penser que l'homogénéité des impératifs mécaniques d'évolution a un effet de stabilisation pour les formes très proches dont les besoins sont semblables. La différenciation de l'aile n'est donc peut-être pas aussi libre de se manifester que l'on pourrait le croire, surtout à l'intérieur des espèces, voire même entre espèces très voisines. Néanmoins les ailes de *Sialis*, *Pamphilus*, *Colletes* et *Apis* attestent d'une remarquable continuité, d'une part dans l'élimination progressive de certains éléments phylogénétiques, d'autre part dans le maintien des structures mécaniques fondamentales.

Reçu pour publication en mars 1971.

Eingegangen im März 1971.

ZUSAMMENFASSUNG

In den vorangegangenen Veröffentlichungen wurde dargelegt, dass die mannigfachen Erscheinungsformen der Aderverteilung nur die Lösungen eines und desselben Problems sind, nämlich des Nachweises von Konstanten. Das hier angeschnittene Thema lässt sich folgendermassen umschreiben : Was unterscheidet in der Reihe der Hymenopterenflügel einen primitiven von einem angeblich höher entwickelten ?

Die dem Text beigefügten Abbildungen genügen, um die Entwicklung des Flügels bei den Hymenopterenflügel und darüber hinaus zu verfolgen.

Auf Abbildung 1 bemerkt man, dass bei weitgehend gleicher Körpergrösse die Flügelanlage bei *Sialis* viel grösser ist als bei *Pamphilus*. Man kann daher annehmen, dass bei letzterem die Motorik weiter entwickelt ist. Bei *Pamphilus* scheint der äussere, aus 28 strahlen-

förmig angeordneten Adern bestehende Kranz von *Sialis* verloren gegangen zu sein, und nur die zentrale Flügelfläche, in der bei eingehender Untersuchung die Übereinstimmungen deutlich werden, scheint erhalten zu sein. Durch einfache Überprüfung der Abbildungen lassen sich anhand der Bezeichnungen (Buchstaben) die wahrscheinlichen phylogenetischen Übereinstimmungen erkennen (XS bei *Pamphilus* entspricht $X_1 S_1$ bei *Sialis*). Die schwierigen Punkte werden besprochen.

Die Untersuchung der auffallenden mechanischen Übereinstimmungen bestätigt, dass diese den Modalitäten phylogenetischer Entwicklung entgegenstehen; denn die fundamentalen Bogen und Achsen, vor allem die Querachsen, werden nicht auf gleichbleibende Weise, von denselben Aderelementen ausgehend, erworben.

Abbildung 2 stellt zwei extreme Typen von Hymenopterenflügeln dar. Schon in diesem Stadium beschränkt sich das Studium der topologischen Entwicklung des Flügels auf die einfache Untersuchung der Zellenverformung.

Die Haupterwerbungen der am höchsten entwickelten Form betreffen die Queradern und beruhen auf einem sehr deutlichen Wiederauftreten einiger von ihnen.

Abbildung 3 rechtfertigt keine anderen Auslegungen.

Die Entwicklung des Hymenopterenflügels ist nahezu die unendliche Abwandlung eines und desselben Themas. Die Gleichartigkeit der mechanischen Erfordernisse der Entwicklung wirkt sich zweifellos stabilisierend auf verwandte Formen mit ähnlichen Aufgaben aus. Dies würde in der Entwicklung der Arten den Gebrauch der Flügel begrenzen. Die Differenzierung zeigt sich vielleicht überhaupt nicht so offen, wie man glauben könnte. Nichtsdestoweniger bestätigen die Flügel von *Sialis*, *Pamphilus*, *Colletes* und *Apis* — über eine offensichtliche Unbeständigkeit der Strukturen hinaus — eine bemerkenswerte Kontinuität in der fortschreitenden Eliminierung phylogenetischer Elemente sowie in der Aufrechterhaltung fundamentaler mechanischer Strukturen, die grösstenteils schon im Flügelschema sehr primitiver Arten vorhanden sind.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Travaux de l'auteur relatifs au même sujet

- 1970 a. Études sur les ailes des Hyménoptères. I. Théories générales. *Apidologie*, (2).
 1970 b. Études sur les ailes des Hyménoptères. II. L'Abeille domestique. *Apidologie* (3).
 1970 c. Études sur les ailes des Hyménoptères. III. L'aile des Hyménoptères Mellifères. *Apidologie*, (4).
 1971. Études sur les ailes des Hyménoptères. IV. L'aile chez les Hyménoptères autres que l'Abeille domestique et les Mellifères. *Apidologie*, (1).

2. Travaux cités

- COMSTOCK J. H., 1918. *The wings of Insects*, Ithaca, N. Y. Comstock Publish. Co., 1-430, 10 Pl., 427 fig.
 DEFRIESSE-GUSSENHOVEN E., 1955. Mesure de divergence entre un sujet déterminé et sa population multivariée normale. *Bull. Inst. Roy. Sc. Belg.*, XXXI (56), 15 p.
 LANHAM V. N., 1951. Review of the wing venation... and speculation on the phylogeny of the Hymenoptera. *Ann. Ent. 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, 1131-1133.
 MAHALANOBIS P. C., 1936. On the generalized distance in statistics. *Proc. Nat. Inst. Sc.*, (India), 12, 49.
 RAO, C. R., 1952. *Advanced Statistical Method on Biometric Research*. J. Wiley and Sons Inc. Ed. N. Y. et Londres, 390 p.