

## ÉTUDES SUR LES AILES DES HYMÉNOPTÈRES

### VII. — SITUATION DE L'AILE DES ABEILLES DANS LE SCHÉMA GÉNÉRAL D'ÉVOLUTION DE L'AILE ANIMALE

#### *Studien über die Hymenopterenflügel*

#### *VII. — Standort des Bienenflügels im allgemeinen Entwicklungsschema des Tierflügels*

---

Jean LOUIS

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

---

#### SUMMARY

#### STUDIES ON THE WINGS OF HYMENOPTERA

#### VII. — ESSAY OF SYNTHESIS

#### SITUATION OF THE WINGS OF BEES INTO THE GENERAL SCHEMA OF EVOLUTION OF ANIMAL WING

The idea of the mechanistic principle of wing development puts the mechanical laws of flight in the various species in relation to their biological needs at the head of the selective restraints. Having in earlier publications exposed certain aspects of this evolution an attempt is made here to estimate the compatibility of this idea with the theory of the simplification of the archdictyon, and to situate the wing of the domestic bee in the general evolutionary plan of the animal wing.

## RÉSUMÉ

Le principe de la conception mécaniste de l'évolution de l'aile met au premier niveau des contraintes sélectives l'action des lois de la mécanique du vol sur les différentes espèces, en rapport avec leurs besoins biologiques. Après avoir mis en évidence, dans les précédentes publications, certains aspects de ce type d'évolution, l'on tente ici d'estimer la compatibilité de cette conception avec la théorie de la simplification de l'Archedictyon et de situer l'aile de l'Abeille domestique dans le schéma général d'évolution de l'aile animale.

## INTRODUCTION

La simplification de la nervation de l'aile est un phénomène relatif, généralisé à presque tous les ordres d'Insectes. Ce processus semble s'accommoder de toutes les biologies et il est commun à une multitude d'espèces, sans rapports évidents entre elles. Il est donc clair *a priori* que ce n'est pas parmi les particularités propres à chacune d'elles qu'il faut rechercher l'origine du phénomène, mais plutôt en ce qu'elles ont de commun.

Il est infiniment peu probable que les architegminas de MARTYNOV aient présenté à l'origine, comme l'a prétendu JEANNEL (1949, t. IX, p. 10), une nervation très simple. Cette conception tendrait à généraliser le principe inverse, à savoir que la nervation serait capable de procéder *massivement* de la membrane elle-même. Ceci reste inacceptable. Il semble cependant, dans certains cas, que l'on ne puisse nier l'apparition spontanée de nervures nouvelles.

Dans l'évolution de l'aile, les nervures ne sont pas seules en cause et certains problèmes peuvent être résolus en leur absence par l'apparition de structures plus légères et tout aussi efficaces. Lorsque les impératifs mécaniques de sustentation de la membrane induisent la présence d'un axe irréalisable à partir d'une nervure, la membrane émet alors un pli de compensation qui ne peut être confondu avec une nervure réelle. Il a été également prouvé d'autre part, que la quatrième nervure radio médiane supplémentaire, que l'on peut considérer comme le résultat d'une mutation extrêmement rare chez *Apis*, naît à partir de deux bourgeons situés sur la médiane et l'avant-dernière transverse radio médiane, dont la convergence constitue la nervure supplémentaire. Il est donc presque certain que l'évolution de l'aile tend d'une façon générale à transformer la réticulation archaïque en ptérogostias.

Mais l'origine du phénomène reste inconnue.

**A. — ÉTUDE DE LA COMPTABILITÉ DE LA CONCEPTION MÉCANISTE DE L'ÉVOLUTION DE L'AILE DES ABEILLES ET DES HYMÉNOPTÈRES AVEC LA THÉORIE DE LA SIMPLIFICATION DE L'ARCHEDICTYON DE TILLYARD ET DE MARTYNOV.**

La conception mécaniste de l'évolution de l'aile chez les Abeilles et les Hyménoptères, telle qu'elle ressort des publications antérieurement effectuées sur ce sujet, peut être résumée en quinze points :

La nervation de l'aile des Hyménoptères est composée, selon les genres, d'un nombre variable d'arcs anatomiques, dont les différents modes d'organisation tendent à créer, dans chaque cas, un système cohérent de soutien de la membrane.

Si l'on joint par des droites les points de convergence des nervures, il est possible de montrer que chaque type d'aile possède une infrastructure virtuelle, où les cordes de chacun des arcs de tension de la membrane sont géométriquement coordonnées entre elles de façon très précise.

L'analyse des infrastructures que ce procédé fait apparaître autorise un certain nombre de conclusions et permet, en envisageant le problème du point de vue de la mécanique alaire, de préciser les différents aspects de ce type très particulier d'évolution.

1° Le plus petit élément de nervure paraît exercer une action de soutien qui s'étend virtuellement, et de façon linéaire, jusque sur la marge alaire. L'effet de tension de chacun des arcs semble donc s'étendre, à l'intérieur de la membrane, bien au-delà de leur présence réelle.

2° Chez l'Abeille domestique, il est remarquable de constater que le système de nervures transversales forme un ensemble de quatre grands axes dont trois convergent toujours, avec une très grande précision, dans la région du ptérostigma.

3° La comparaison de cette structure fondamentale avec celle que révèle l'aile de certains Méliponides conduit à penser qu'un même schéma théorique domine l'organisation de la nervation alaire chez tous les Hyménoptères Mellifères et que d'impérieuses nécessités mécaniques semblent imposer parfois sa réalisation à partir d'éléments différents de la nervation.

4° Les arcs longitudinaux et transversaux sont organisés de façon à partager virtuellement la surface alaire en secteurs de sustentation très sensiblement équivalents.

5° L'épaisseur relative de chaque nervure peut alors être considérée comme un élément compensateur de la variation individuelle.

6° Les forces d'entraînement du longeron principal de l'aile, constitué par le complexe costo radial sont transmises à l'aile postérieure par un processus complexe de coaptation des nervures entre elles, venant compléter l'effet des crochets alaires.

7° Réciproquement, la répartition des points de convergence des nervures est telle que les forces d'inertie des ailes antérieures et postérieures sont réparties de façon régulière sur le longeron principal de l'aile.

8° Il semble maintenant évident que l'aile de l'Abeille a répondu avec une très grande précision à la pression sélective de facteurs d'origine mécanique.

9° L'extension de cette méthode à l'étude des structures alaires des principaux genres d'Hyménoptères Mellifères, met en évidence certaines constantes virtuelles, très généralisées, et, particulièrement, permet de définir les caractéristiques du parallélogramme de sustentation.

10° Le rapport des diagonales de ce parallélogramme semble exprimer une caractéristique aérodynamique de l'aile : le coefficient d'allongement. Celui-ci peut être mis en rapport avec les mœurs particulières à chacun des grands groupes d'Hyménoptères.

11° Ce sont toujours des caractéristiques de comportement qui semblent transparaitre dans la morphologie alaire et entrer constamment en interaction avec les différents types d'évolution qui ont été définis.

12° La présence d'une aile postérieure et l'existence conjuguée d'une fréquence de vibrations relativement élevée (supérieure à 85 battements par seconde) semblent favoriser un accroissement possible de la charge post-thoracique et permettre notamment le développement des facultés de transport en vol.

13° L'étude de l'aile d'Hyménoptères primitifs permet de confirmer les structures mises en évidence chez l'Abeille domestique et de montrer que la répartition régulière des forces d'entraînement sur l'ensemble de la surface alaire peut être obtenue par des moyens très différents qui toutefois restent mécaniquement équivalents.

14° Bien que les structures alaires semblent parfois avoir évolué dans des sens opposés, les effets mécaniques obtenus peuvent être encore suffisants pour répondre aux impératifs biologiques de certaines espèces chez lesquelles se sont révélés des phénomènes de compensation.

15° Ces phénomènes qui revêtent de multiples aspects peuvent être obtenus notamment par l'apparition de plis tendant à alléger la nervation alaire, par une réduction de la charge post-thoracique, ainsi que par une réduction de la taille de l'Insecte.

L'évolution de l'aile chez les Hyménoptères montre une relative continuité qui a pu être mise très nettement en évidence. La simplification de la nervation semble toujours être étroitement liée à la présence de phénomènes de compensation. On peut tenter de ramener cette simplification à cinq états principaux qui correspondent aux cinq questions auxquelles nous allons tenter de répondre.

Quand la simplification de la nervation se manifeste-t-elle...

1° avec le maximum d'intensité ?

2° avec le minimum d'intensité ?

3° partiellement ?

4° de façon excessive par rapport aux besoins de l'espèce ?

5° dans quels groupes ?

*Premier cas*

La simplification de la nervation se manifeste avec le maximum d'intensité chez les espèces de très petite taille. L'aile est alors souvent réduite au minimum soit un longeron principal, parfois un petit radius se terminant par un point d'application légèrement renforcé. Il arrive également que l'aile se transforme en une structure plumeuse. Certains Chalcidiens géants (19 millimètres) tel *Leucopsis gigas* L. font exception mais leur nombre est faible et l'on ne peut les considérer comme représentant le type le plus fréquent. On peut considérer également comme exception quelques Trichogrammes (*Tr. cacoe-ciae*) chez lesquels une certaine pillosité alaire s'est organisée, de toute évidence, en une nervation rayonnante.

En règle générale, on peut penser cependant qu'il existe une relation certaine entre la disparition plus ou moins complète de la nervation et une réduction relative de la taille.

Dans le cas des petites espèces, on est obligé de constater que la rigidité de la membrane alaire seule suffit à assurer le vol. Pourtant, la viscosité relative du milieu ambiant est plus forte pour les espèces de petite taille que pour les grandes. Il paraît probable que la diminution maximum de l'inertie de l'aile soit au moins en rapport sinon nécessaire à l'augmentation de sa vitesse, car c'est aussi parmi les plus petits insectes que l'on rencontre les fréquences de battements les plus élevées.

Si pour illustrer cette situation l'on s'en rapporte quelque peu aux oiseaux et aux poissons, on peut dire que plus la viscosité du milieu est grande, moins les organes propulseurs présentent de grandes surfaces. On peut penser qu'il se produit un phénomène analogue en ce qui concerne les très petits insectes.

C'est presque une évidence alors que de constater que la nervation atteint son maximum de réduction quand l'aile atteint son minimum de taille.

*Deuxième cas*

La simplification de la nervation ne se manifeste pas ou d'une façon très peu apparente. On rencontre ce cas chez les Insectes généralement considérés pour d'autres caractères comme très primitifs, c'est-à-dire surtout chez les Nevroptéroïdes et les Orthoptéroïdes. A l'inverse, et dans le temps, c'est dans ces deux groupes que l'on trouve les espèces de plus grande taille, dotés d'une immense voilure.

L'on est donc tenté de considérer que ce deuxième cas n'est que la réciproque de la proposition précédente. Notons que nous sommes souvent en présence de volateurs peu performants, dotés d'une voilure encombrante rigide et probablement pesante, et que pour au moins l'un de ces deux groupes le saut semble compenser cette médiocrité.

Pourtant certains systèmes peuvent assurer un vol performant tel celui de l'*Anax parthenope*. La compensation se manifeste alors par le doublement du système alaire antérieur par rapport au système postérieur et par un allègement des téguments et des structures notamment celles des pattes et de l'abdomen.

On peut penser que cette absence de réduction est imputable au fait que l'évolution de la musculature alaire est restée très limitée et incapable d'imposer à l'aile une pression sélective par multiplication de la fréquence des ruptures précoces. L'évolution de la membrane n'a pu ainsi s'orienter vers une diminution de surface. Au contraire, si l'on considère que le système musculaire a atteint son maximum possible de développement pour certaines lignées primitives, on conçoit alors qu'il ne restait plus guère de solution pour améliorer encore les facultés de vol qu'une stabilisation ou une augmentation de surface alaire, susceptible d'entraîner une forte tendance à la conservation d'une nervation encore relativement proche de l'archédiclyon. Inversement à la proposition précédente, la nervation semble donc atteindre son minimum de réduction lorsque l'aile atteint, chez les Insectes, son maximum de taille.

### *Troisième cas*

La simplification de la nervation ne se manifeste que de façon partielle. C'est le cas général. On peut observer chez la plupart des espèces tous les stades de régression. En fait, le processus de simplification de la nervation est une forme modérée d'évolution vers l'aptérisme. Celui-ci intervient lorsque l'évolution de la membrane ou des muscles s'effectue dans le même sens. Étant donné qu'il est à peu près impossible de s'appuyer sur des repères stables, le mieux est de tenter de raisonner sur des cas possibles.

On peut considérer que chaque espèce apporte, selon ses aptitudes internes, sa propre solution, pour résoudre un même problème. Mais les problèmes sont multiples, l'in vraisemblable différenciation de la nervation alaire semble exprimer très bien cette situation.

Il y a lieu également de ne pas omettre qu'il n'y a pas que la nervation qui est en cause mais que des structures de la membrane viennent également superposer leur effet sustentateur de la surface alaire et leur propre évolution.

Le phénomène de simplification semble affecter en priorité les nervures transverses. Toutefois, le système transversal peut subsister d'une façon plus ou moins organisée surtout chez les espèces nidificantes et transporteuses.

On peut considérer également que du point de vue du système alaire toutes les espèces sont transporteuses d'elles-mêmes et il est évident que la morphologie d'une éphémère imposera par exemple une évolution alaire différente de celle d'un coléoptère.

Dans chaque cas particulier, les espèces semblent pouvoir s'accommoder de certaines régressions ou de certaines absences par des moyens totalement imprévisibles.

A l'intérieur des grands groupes, et notamment entre les formicoïdes et les Apides, la différence de nervation semble être du domaine du plus grand ou du moindre emploi de l'aile au cours de la vie. Entre les Apides et les Vespides, il semble que ce soit plutôt le comportement de récolte.

Cette troisième catégorie nous amène, dans une multitude de cas particuliers, et ce n'est certainement pas là que se trouve la solution du problème qui se pose sur un plan beaucoup plus général.

#### *Quatrième cas*

La simplification de la nervation semble parfois se manifester de façon excessive par rapport aux besoins biologiques de certaines espèces (Méliponides).

Il est à peu près certain et en tous cas vraisemblable que certaines dérives génétiques internes soient en contradiction avec les mœurs acquises de certaines espèces ; celles-ci, de ce fait, contrairement à d'autres espèces largement pourvues, se trouveront en permanence proches de la limite inférieure tolérable de leurs possibilités de survie.

Dans ce cas, la persistance des facultés de vol dépend exclusivement de l'aptitude de ces espèces à engendrer des phénomènes de compensation.

Dans le cas précis où la source d'énergie alimentaire est dispersée sur un vaste territoire (butinage) la perte de la fonction de vol est inconcevable.

#### *Cinquième cas*

La simplification de la nervation se manifeste aussi bien chez les espèces à ailes membraneuses dotées d'une forte musculature que chez les Rhopalocères à ailes rigides animées d'une très faible fréquence de battements.

Or, selon toute apparence, ces deux cas extrêmes n'ont que peu de choses en commun.

Les propositions qui suivent portent respectivement sur les avantages mécaniques qui s'ensuivent et le processus sélectif qui peut être à l'origine du phénomène.

*Première proposition.* L'énergie musculaire nécessaire pour vaincre l'inertie d'une aile rigide lourdement nervurée, soit par le nombre, soit par la taille des nervures est supérieure à celle qui est nécessaire pour mouvoir une aile souple et légère dont la nervation serait remplacée en partie par des ondulations de la membrane. La disparition des nervures peut donc être assimilée à une *récupération d'énergie musculaire* au profit de l'augmentation de la *mobi-*

*lité* de l'aile, susceptible alors, par l'augmentation du rythme des battements, d'accroître le débit d'air déplacé par unité de temps. Ce phénomène pourrait se manifester à partir de la musculature et de la surface alaire immédiatement disponible pour chaque espèce.

Le remplacement de la réticulation primitive par les ptérogostias apparaît alors comme un *phénomène évolutif toujours favorable* pour une puissance musculaire et une surface alaire fixée, même dans le cas où celles-ci resteraient relativement faibles (Rhaplocères).

Le développement relatif de la musculature et de la surface alaire étant susceptible, théoriquement, de varier séparément entre l'absence totale et le développement hyperthélique, il est nécessaire au préalable que la synchronisation de leur développement se situe déjà dans une gamme fonctionnelle. La simplification de l'archédiclyon ne constituant guère qu'un aspect des améliorations possibles des facultés de vol.

*Deuxième proposition.* Si un système musculaire devenu légèrement surpuissant est susceptible, par son évolution propre, d'imprimer un rythme de battements de plus en plus élevé sur une aile de grande surface finement réticulée, les chances de rupture de l'un des éléments du réseau sont statistiquement multipliées du fait de la *faiblesse relative de chacun d'eux* d'une part, *de leur nombre élevé* d'autre part. La conception mécaniste de l'évolution de la nervation alaire chez les Insectes ne semble donc pas en contradiction avec les théories de TILLYARD et de MARTYNOV. Le caractère très généralisé du phénomène suggère que la recherche de son origine peut être effectuée parmi certains facteurs particuliers à la mécanique du vol et notamment un processus de récupération d'énergie musculaire lié au phénomène de résistance des matériaux alaires.

## B. — SITUATION DE L'AILE DES HYMÉNOPTÈRES ET DE CELLE DE L'ABEILLE EN PARTICULIER DANS LE SCHÉMA GÉNÉRAL DE L'AILE ANIMALE.

### I. — *Convergence entre la structure alaire des Chiroptères et la structure du nervularium chez l'Abeille domestique*

La figure 1 (a et b) met nettement en évidence les analogies mécaniques susceptibles d'être relevées entre les principaux axes transversaux chez *Myotis myotis* et les Abeilles.

1° Le propatagium qui s'étend entre l'humérus, le radius, la base du premier doigt et le deuxième doigt est analogue aux ensembles costaux, sub-costaux et de la nervure costale antérieure à la cellule radiale.

2° L'endopatagium qui s'étend entre l'humérus, le corps et le membre postérieur est analogue à la région de l'aile située entre le corps et l'axe proximal.

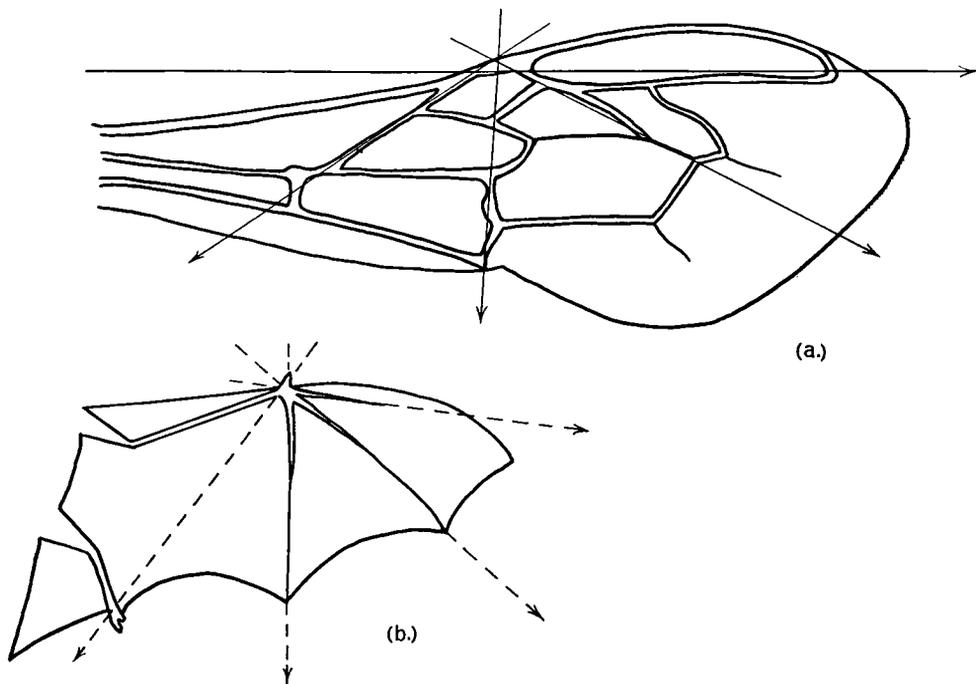


FIG. 1.  
ABB. 1.

3° Le mésopatagium limité sous le radius par le 5<sup>e</sup> doigt est analogue à la zone comprise entre l'axe proximal et l'axe médian.

4° Le chiropatagium qui comprend la zone apicale de l'aile, limitée par les deuxième et cinquième doigts comprend en réalité trois régions :

— La région limitée par les quatrième et cinquième doigts et qui est analogue à la zone comprise entre l'axe médian et l'axe distal.

— La région limitée par les troisième et quatrième doigts et qui est analogue à la zone comprise entre l'axe distal et l'axe radial.

Le ptérostigma est composé chez *Myotis* par les sept éléments du carpe. L'axe proximal est virtuel, sa présence toutefois peut être reconnue par la courbure de la membrane entre le cinquième doigt et le membre postérieur. On peut considérer que sa matérialisation aurait nécessité un sixième doigt plus ou moins directement relié au pied. En séparant l'endopatagium du mésopatagium les spécialistes des Chiroptères ont implicitement reconnu son existence. Le système longitudinal chez les Chiroptères semble constitué par un réseau irrégulier de muscles peauciers et notamment par les faisceaux axillaires 1 et 2 qui couvrent la région où précisément l'équivalent de l'axe proximal est inexistant, et où l'on peut remarquer en outre de multiples faisceaux de plus en plus verticaux au fur et à mesure que l'on se rapproche du corps.

II. — *Convergences entre le système alaire des oiseaux et le rémigium de l'Abeille (Fig. 2, c et d)*

1° Les rémiges secondaires situées entre le corps de l'oiseau et le carpe, sous le radius et le cubitus sont mécaniquement analogues aux secteurs de 10° compris entre HI et PR.

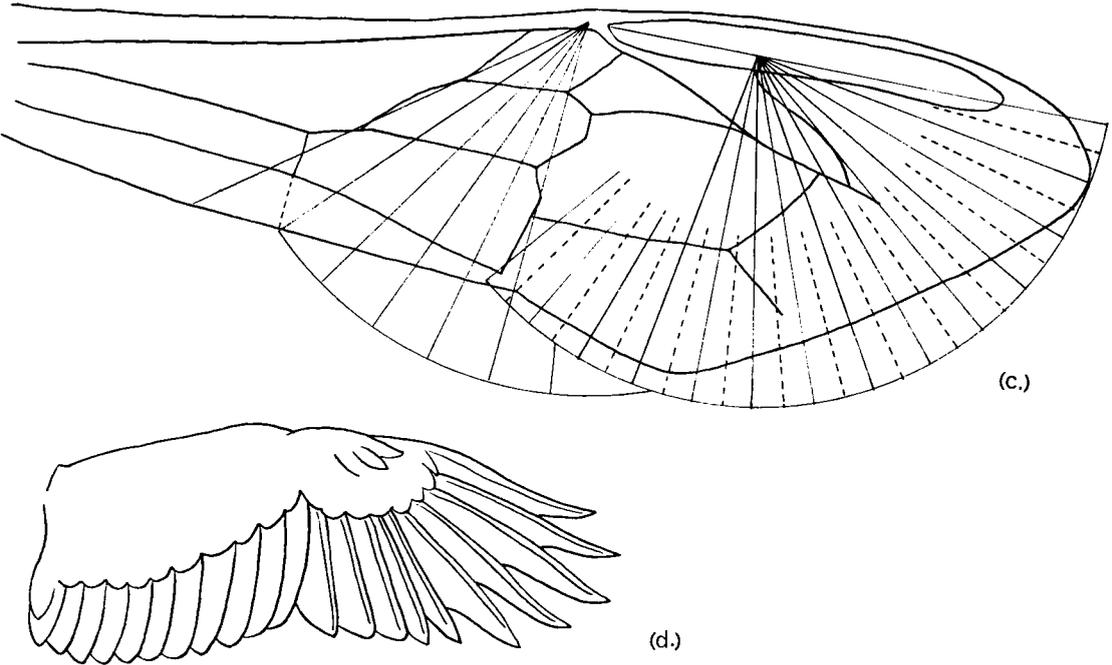


FIG. 2.  
ABB. 2.

2° Les rémiges primaires fixées sur les métacarpiens et les doigts semblent également analogues aux secteurs de 5° compris entre PR et l'axe radial. Comme chez les Mammifères, le ptérostigma est constitué par le carpe. Toutefois, seul, l'axe médian peut être reconnu. Il se situerait alors à la limite des rémiges primaires et secondaires. Enfin, la répartition virtuelle des points de convergence des nervures dans l'aile des Abeilles rappelle à la rigueur l'ordonnement des tectrices.

III. — *Le parallélogramme de sustentation*

L'examen de l'aile des Vespides comparée à celle des Mellifères permet

de penser que le rapport entre les diagonales du parallélogramme de sustentation exprime une caractéristique aérodynamique de l'aile : son coefficient d'allongement.

On remarque alors que ce paramètre doit être déterminé, au moins chez les Hyménoptères, non à partir de la membrane, contrairement aux méthodes appliquées antérieurement, mais à partir de la nervation, l'aire propulsive de l'aile des Hyménoptères étant de toute évidence située à l'intérieur de la surface nervurée.

### CONCLUSIONS

Il est donc désormais possible de considérer, par la similitude des résultats mécaniques obtenus à partir de ces différentes structures, que l'aile des Hyménoptères, et particulièrement celle de l'Abeille, entre parfaitement malgré ses particularités, dans le cas général de l'aile animale.

*Reçu pour publication en mars 1971.*

*Eingegangen im März 1971.*

### ZUSAMMENFASSUNG

Das Geäder des Hymenopterenflügels ist, nach Gattungen verschieden, aus einer variablen Zahl von anatomischen Bogen zusammengesetzt, deren verschiedene Anlage darauf abzielt, in jedem Falle ein zusammenhängendes Stützsystem der Membran zu schaffen.

Wenn man die Aderschnittpunkte durch Gerade verbindet, lässt sich nachweisen, dass jeder Flügeltypus eine virtuelle Infrastruktur besitzt, in der die Sehnen jedes Spannungsbogens untereinander in der Membran in einer sehr präzisen Art geometrisch koordiniert sind.

Die Anlage dieser Infrastrukturen, die in der vorliegenden Arbeit dargestellt wird, lässt eine Reihe von Schlussfolgerungen zu und, wenn man das Problem vom Gesichtspunkt des Flugmechanismus aus angeht, erlaubt sie, die verschiedenen Aspekte dieses ganz besonderen Entwicklungstyps genau zu bestimmen.

1. Das kleinste Aderelement scheint eine Stützaktion auszuüben, die sich virtuell linear bis zum Flügelrand ausdehnt. Der Spannungseffekt jedes Bogens scheint daher im Innern der Membran weit über deren tatsächliche Ausdehnung hinauszugehen.

2. Bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) lässt sich bemerkenswerter Weise feststellen, dass das System der Queradern ein aus vier grossen Achsen gebildetes Ganze ist, von denen drei stets mit ausserordentlicher Genauigkeit in der Gegend des Pterostigmas zusammenlaufen.

3. Der Vergleich dieser Grundstruktur mit den bei gewissen Meliponiden auftretenden Strukturen lässt daran denken, dass das gleiche theoretische Schema die Aderanlage im Flügel aller honigtragenden Hautflügler bestimmt, und dass manchmal zwingende mechanische Gründe ihre Verwirklichung, ausgehend von verschiedenen Aderelementen, vorzuschreiben scheinen.

4. Längs- und Querbogen sind dergestalt angelegt, dass sie die Flügeloberfläche virtuell in deutlich gleichwertige Stützzellen einteilen.

5. Die relative Dicke der Adern kann daher als ausgleichendes Element der individuellen Verschiedenheit angesehen werden.

6. Die Zugkraft der Hauptachse des Flügels, die vom costo-radialen Komplex gebildet wird, wird durch einen komplizierten Bindevorgang der Adern unter sich auf den Hinterflügel übertragen. Vervollkommenet wird dieser Vorgang noch durch die Wirkung der Flügelhäkchen.

7. Umgekehrt sind die Aderschnittpunkte derart verteilt, dass das Beharrungsvermögen der Vorder- und Hinterflügel sich gleichmässig auf die Hauptachse des Flügels verlagert.

8. Es scheint nunmehr klar zu sein, dass der Flügel der Honigbiene mit grosser Präzision auf den Selektionszwang ursprünglich mechanischer Faktoren reagiert hat.

9. Die Ausweitung dieser Methode auf das Studium der Flügelstrukturen der Hauptgattungen von Melliferen weist deutlich auf gewisse allgemeine, virtuelle Flügelkonstanten hin und erlaubt im besonderen die Erläuterung der Eigentümlichkeiten des Stützparallelogramms.

10. Das Verhältnis der Diagonalen in diesem Parallelogramm scheint eine aerodynamische Eigentümlichkeit des Flügels zu sein : der Ausdehnungskoeffizient. Dieser steht vielleicht in Beziehung zu den besonderen Gewohnheiten, die jeder der grossen Gruppen von Hymenopteren eigen sind.

11. Immer sind es Verhaltenseigentümlichkeiten, die in der Flügelmorphologie zu Tage zu treten scheinen, und die ständig in Wechselbeziehung zu den verschiedenen definierten Entwicklungstypen treten.

12. Das Vorhandensein eines Hinterflügels und einer verhältnismässig hohen Schwingungsfrequenz (mehr als 85 Schläge je Sekunde) scheinen eine mögliche Vergrösserung der post-thorakalen Belastung und vor allem die Entwicklung der Transportfähigkeiten während des Fluges zu begünstigen.

13. Das Studium des Flügels der primitiven Hymenopteren bestätigt die für die Honigbiene dargelegten Strukturen und liefert den Beweis dafür, dass die regelmässige Verteilung der Zugkräfte auf die ganze Flügeloberfläche durch sehr verschiedene, jedoch mechanisch gleichwertige Mittel erreicht werden kann.

14. Obwohl die Flügelstrukturen sich manchmal in entgegengesetztem Sinne entwickelt zu haben scheinen, können die erreichten mechanischen Wirkungen noch genügen, um den biologischen Erfordernissen gewisser Arten zu entsprechen, bei denen Kompensationerscheinungen aufgetreten sind.

15. Diese in mancherlei Gestalt auftretenden Phänomene können vor allem durch Falten erreicht werden, deren Aufgabe es ist, das Flügelgeäder durch eine Verringerung der post-thorakalen Belastung sowie durch eine Abnahme der Körpergrösse des Insekts zu entlasten.

16. Ein Versuch, die Nomenklatur des Flügels zu vereinheitlichen, wurde durch vergleichende Untersuchungen der schon früher von verschiedenen Fachleuten veröffentlichten phylogenetischen Vostellungen durchgeführt. Diese Arbeit wurde an anderer Stelle veröffentlicht (LOUIS, 1970).

17. Die Theorien von TILLYARD und von MARTINOV bezüglich der Vereinfachung beim *Archaeoictyon* scheinen nicht im Gegensatz zu den mechanischen Vorstellungen von der Flügelentwicklung zu stehen.

18. Es scheint tatsächlich, dass es sich beim Aderschwind um die Anpassung an eine stets günstige Entwicklungsart und die Annäherung an eine gewisse Art der Wiedererlangung der Muskelkraft handelt, die mehr oder weniger mit dem Widerstand der verschiedenen Flügelgewebe gegen die Schwingungen zusammenhängt.

19. Augenfällige Übereinstimmungen zwischen den Flügelstrukturen der Honigbiene (*Apis mellifica*) und denen der Vögel und Säugetiere zeigen, dass der Hymenopterenflügel

— und besonders der der Honigbiene — trotz seiner Besonderheiten den allgemeinen, dem Flügel der Tiere auferlegten Selektionsgesetzen entspricht.

20. Schliesslich und endlich kann man unter Berücksichtigung dessen, dass gewisse Vorstellungen (Einfluss des Flügels auf die allgemeine Morphologie, mutmassliche Gründe für die Vereinfachung des Archaedictyon usw...) offenbleiben müssen, ja, selbst wieder in Frage gestellt werden können, wenn eventuell neue Entwicklungszwänge des Flügels zu Tage träten, nicht mehr annehmen, dass der Hymenopterenflügel weiterhin einen besonderen Fall unter den holometabolen Oligoneopteren darstellt.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

#### Travaux cités :

JEANNEL R. et GRASSÉ P.P., 1949. *Traité de Zoologie*, Masson Éd. Paris, IX, 3-110.

MARTINOV A.B., 1938. *Étude sur l'histoire géologique et la phylogénie des ordres des Insectes Ptérygotes*. Trav. Inst. Paléont. Ac. Ss. URSS. Vol. 7 — fasc. 4.

TILLYARD R. J., 1930. *The evolution of the class Insecta*. Proc. Roy. Soc. Tasmania.

TILLYARD R. J., 1931. *The evolution of the class Insecta*.<sup>3</sup>Ass. Adv. Sc. Vol. 20.

#### Travaux de l'auteur relatifs au même sujet :

1963-1971. 14 publications dont 7, à partir de 1970, dans la revue *Apidologie*.

1971. *La nomenclature de l'aile des Hyménoptères*. Essai de normalisation (en cours de publication).