

Abdruck aus den **Mitteilungen der**
Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft
Band XV. Heft 13, 1933

Sur l'origine de la Nervure cubitale chez les
Formicides.

Par le Dr. *F. Santschi*

avec 15 figures.

On sait que la nomenclature des nervures alaires utilisée pour la classification des hyménoptères et d'autres ordres a été créée par Jurine en 1807 et que le savant genevois, suivant les idées de son temps, a été induit à employer une dénomination tirée d'une certaine analogie qu'il crût reconnaître entre la disposition de ces nervures et les os du bras humain. De là les nervures humérale, cubitale, radiale, brachiale etc. Il en résulte que cette comparaison arbitraire expose la nomenclature aux interprétations variées des naturalistes subséquents lesquels n'ont pas manqué d'y apporter des modifications diverses. C'est ainsi que Mayr supprime le radius tout en conservant la cellule radiale et que le cubitus a deux rameaux

terminaux. (fig. 15). Pour Bondroit 1918 le radius est confondu avec la subcosta, la première cellule cubitale devient une radiale, le cubitus a deux branches autrement interprétées. Wheeler (1910), Emery (1913, 1922) (fig. 14), Donisthorpe (1927) subissent encore l'influence des prédécesseurs en faisant partir le cubitus de la nervure basale ou discoïdale.

Il se conçoit que devant l'inconstance d'une nomenclature péchant par le fond, le débutant (j'en fus), soit embarrassé et cela m'a incité à rechercher si une méthode s'inspirant de la phylogénèse ne donnerait pas à la nomenclature alaire une base plus stable et plus compréhensible.

Il faut donc, pour y voir clair, partir de l'aile la plus simple et la plus primitive, celle des Isoptères dont l'aile antérieure n'est pas encore différenciée de la postérieure. En effet, on admet généralement que les ailes des insectes dérivent des branchies trachéennes comme on peut les voir actuellement chez les larves des Ephémères dont les deux premières paires se seraient adaptées d'abord à la natation puis plus tard au vol.

Cette organisation a pu conserver un caractère très primitif chez les termites et les blattes par le fait que cette dernière locomotion est fort réduite puisqu'elle ne joue que pour le vol nuptial tandis que chez les autres ordres l'aile est aussi utilisée pendant toute la vie de l'imago. Si donc on examine l'aile d'un termite on constate des nervures de valeur diverses que pour la clarté de cette étude nous nommerons comme suit: (fig. 1).

1° *Troncs*. De fortes nervures qui, partant de la base de l'aile se dirigent plus ou moins parallèlement vers l'autre bout de l'aile. Appelons troncs des nervures primaires.

2° *Branches*. Des troncs partent obliquement des nervures secondaires également assez parallèles entre elles et qui atteignent les bords terminaux et postérieurs de l'aile, ce sont les branches.

3° *Rameaux*. Parfois les branches semblent se bifurquer en envoyant un rameau tertiaire.

4° *Trabecules*. Enfin chez les Orthoptères et les Névrotères les rameaux se multiplient en s'abouchant entr'eux ou sur le trajet des nervures primaires et secondaires délimitant autant d'espaces clos ou cellules. Ainsi soudées ces nervures ont pour but de renforcer comme de petites poutres la charpente principale; nommons les donc trabecules (nervures transversales d'Emery).

Constatons en passant que l'aile des Isoptères rappelle la feuille des Monocotylédonées par les nervures longitudina-

les non anastomosées, (sauf de rares exceptions chez quelques genres évolués où s'ébauchent des trabécules), tandis que chez les Orthoptères, les Névroptères et les Hyménoptères le système trabéculaire multipliant les anastomoses peut se comparer à la nervulation des Dicotylédonnées.

De ces données et de l'examen du développement des nervures chez les insectes en général on peut tirer les règles importantes suivantes:

1° Une branche ne peut partir que d'un tronc jamais d'un rameau ni surtout d'un trabécule, cela malgré l'apparence contraire qui peut se présenter par exemple chez la ♀ d'*Apterostigma pilosum*. (fig. 10).

2° Ces diverses nervures ne peuvent se souder que dans les conditions suivantes. Un tronc peut se souder à un autre tronc, (exemple: La subcosta à la costa chez les Hyménoptères) ou à une branche ou un rameau provenant d'un autre tronc et circonscrivant ainsi une cellule qui peut avoir l'importance de la discoïdale chez les Lépidoptères. Puis les extrémités des rameaux ou des branches peuvent s'anastomoser entre elles (exemple, les cellules marginales des cigales). Enfin la soudure d'une nervure à une voisine peut se prolonger sur un certain trajet de façon à les confondre comme une unique nervure.

3° Troncs, branches, rameaux et trabécules peuvent manquer en tout ou en partie. Cette résorption des nervures paraît d'autant plus avancée que l'insecte, ou son ascendance, est plus petit, (les *Leptanilla* n'ont plus de nervures).

4° Par traction réciproque les nervures anastomosées subissent des déviations semblables à celles des mailles d'un filet irrégulièrement étiré. Des nervures, primitivement dirigées vers l'extrémité de l'aile, peuvent être retournées plus ou moins vers la base. Exemple, le premier secteur du cubitus chez la plupart des Hyménoptères.

5° Malgré leurs déformations et leurs résorptions plus ou moins étendues les troncs et les branches peuvent facilement être suivies tout le long de leurs trajets si l'on tient compte de la fixité de leurs points de départ et celle, presque aussi grande, de leurs points d'arrivée.

6° La dénomination des troncs se fait à partir du bord antérieur de l'aile. Celle des branches, des rameaux et des cellules à partir du côté de la base de l'aile.

Pour éviter des néologismes inutiles j'adapte, autant que possible, la nomenclature actuellement la plus employée; ainsi

les trabécules et les cellules sont nommées suivant le tronc ou la branche sur lesquels ils sont posés et numérotés en partant de la base de l'aile. On a ainsi une 1^{ère}, 2^{ème}, 3^{ème} cellule cubitale (par abréviation c', c'', c'''); 1^{ère}, 2^{ème}, 3^{ème} cellule médiane (la 2^{ème} médiane correspond à la discoïdale des auteurs). Puis un 1^{er}, 2^{ème}, 3^{ème} trabécule médian (par abréviation t'; t'', t''') etc.

L'expression „secteur” indique ici le trajet d'une nervure compris entre deux insertions, et au-delà de la dernière insertion.

Ces règles définies, voyons maintenant leurs applications à l'aile antérieure des Formicides et autres Hyménoptères. L'étude de l'aile postérieure, n'étant pas utilisée jusqu'ici à la diagnose des fourmis, sera aussi négligée dans cette note bien qu'elle mérite une étude qui me paraît intéressante si elle est basée sur ces mêmes principes. Considérons donc:

A. Quatre troncs, (cinq chez les tenthrèdes), qui sont 1^o le costal, 2^o le subcostal, 3^o le médian, 4^o le brachial, et, chez les tenthrèdes, l'anal.

1^o Le costal (TC), (synonymes-costa, costa marginalis de Mayr.) borde antérieurement l'aile et lui permet de fendre l'air.

2^o Le subcostal (TS), (subcosta, costa scapularis) parallèle au précédent auquel il s'unit, suivant les espèces, entre le milieu et le quart externe, par le moyen d'une expansion chitineuse, le pterostigma, qui manque rarement (fig. 9) et qu'il dépasse quelques fois chez les tenthréridines.

3^o Le médian (TM), (medius, costa externomedia de Mayr) débute vers le milieu de la base de l'aile et va se terminer vers le tiers postérieur du bord terminal de l'aile. Au cours de son trajet elle devie souvent fortement vers l'extrémité du tronc brachial avec lequel elle s'unit directement ou par un court trabécule chez les genres les plus primitifs (*Dorylines*, *Ponerines*, partie des *Murmicines*) ailleurs elle s'en sépare de plus en plus pour devenir presque rectiligne (certains *Forelius*, *Conomyrma*).

4^o Le tronc brachial (TB), (brachius, costa internomedia ou anal. de Wheeler), le plus postérieur, le plus court et le plus faible se termine en général vers le tiers externe du bord postérieure de l'aile où se trouve ordinairement une petite échancrure. C'est sur ce tronc que s'accrochent les crochets de l'aile postérieure pour fonctionner simultanément et c'est probablement pour le renforcer que le médian fait la déviation ci-dessus indiquée.

B. Deux branches: la cubitale et la radiale.

1° La cubitale (BC) (cubitus) part du subcostal plus ou moins en avant du ptérostigma et va se terminer aux envrions du tiers antérieur du bord terminal de l'aile. Chez *Dorylus*, le cubitus se dirige directement de son origine vers son point terminal parce que dans ce cas, le premier trabécule médian ne s'insère pas sur son parcours tandis que chez les autres formicides ce trabécule s'insère sur le cubitus à une certaine distance de son origine, l'attirant à lui et le coulant parfois très en arrière avec tendance à placer dans son axe la première partie du cubitus dévié. C'est ainsi que cette première portion du cubitus a presque toujours été confondue avec le premier trabécule médian sous le nom de nervure basale ou discoïdale, et que c'est plus ou moins du milieu du parcours de cette dernière que l'on faisait partir, à tort, le cubitus.

2° La radiale (BR), (radius) part du ptérostigma pour aboutir vers l'extrémité du bord antérieur de l'aile. Peu après son origine elle s'incurve vers le cubitus auquel elle s'unit, soit indirectement, par l'intermédiaire d'un trabécule, ce qui donne le type *Solenopsis* d'Emery, soit directement, sur un parcours plus ou moins long (type *Formica* du même auteur). Suivant que le radius atteint ou non le bord de l'aile on dit que la dernière cellule qu'il circonscrit est fermée ou ouverte.

C. Les trabécules qui apparaissent si nombreux chez les Neuroptères et les Orthoptères se réduisent considérablement en nombre chez les Hyménoptères, 6 ou 7 chez les fourmis, tout en prenant individuellement un plus grand développement.

1° Les trabécules du radial allant jusqu'à trois chez certains hyménoptères manquent presque toujours chez les Fourmis (un petit chez *Crematogaster senegalensis*).

2° Le cubitus émet un ou deux trabécules limitant 1 ou 2 cellules cubitales. Le premier de ces trabécules a ordinairement une direction sublongitudinale plus ou moins parallèle au grand axe de l'aile, par exemple *Dolichoderus mariae* d'après Wheeler, *Pachycondyla harpax* ♂. Le 2^{ème} trabécule clôt la 2^{ème} cubitale (sous radiale de Bondroit), est plutôt transversal et se dirige aussi vers le coude du radius ou un peu plus loin. Il arrive que le premier trabécule ne se développe qu'en partie, il y a alors une ébauche de 2 cellules cubitales (*Myrmica*). Il peut disparaître entièrement et ne laisser qu'une seule cellule qui, ainsi que le montre Emery, a la valeur phylogénétique de deux cellules. Enfin il se peut aussi que ce

soit le 2^{ème} trabécule qui disparaisse comme le montre l'aile de *Forelius maccooki*, ou la 2^{ème} cellule cubitale ouverte s'allonge assez près du coude cubital, dans ce cas la cellule cubitale est bien phylogénétiquement unique.

3^o Du médian partent deux ou trois trabécules. Le 1^{er} médian manque rarement et correspond à la partie inférieure de la nervure basale des auteurs, il atteint le coude du cubitus et limite la 1^{ère} cellule médiane.

Le 2^{ème} trabécule médian (récurrente) manque plus souvent, il délimite la 2^{ème} cellule médiane (1^{ère} discoïdale des auteurs, cubitale de Bondroit).

Le 3^{ème} trabécule manque souvent chez les fourmis mais est fréquent chez les autres hyménoptères, il clôt la 3^{ème} cellule médiane (2^{ème} discoïdale).

4^o Le trabécule brachial (transverso-médian, nervulus), très fréquent, clôt la 1^{ère} cellule brachiale (submédiane), le 2^{ème} trabécule est plus rare chez les fourmis que chez les autres hyménoptères, c'est celui vers lequel s'infléchit le médian et clôt la 2^{ème} cellule brachiale (brachiale des auteurs). La cellule délimitée entre le tronc brachial et le bord postérieur de l'aile est la cellule anale des auteurs, elle est le plus souvent ouverte chez les Fourmis.

Applications et critiques.

Il me paraît que la méthode que je propose facilitera beaucoup mieux les études des jeunes entomologistes. Elle a l'avantage d'être basée sur des données naturelles et permet de mieux comprendre certaines dispositions anormales que la nomenclature usuelle rendait peu claire. En faisant partir normalement le cubitus de la subcosta, on rétablit son homologie avec l'aile primitive dont les branches partent des troncs.

Voyons maintenant quelques cas intéressants de l'aile de Fourmis et de certains autres Hyménoptères.

Une des plus curieuse modification de la nervulation chez les fourmis est bien celle du *Leptomyrme* ♂. Emery qui l'étudiant d'abord dans son catalogue des *Dolichoderinae* (1911 p. 16, Pl. 1, fig. 13.) montre un ptérostigma rudimentaire, l'absence de cubitale fermée, une longue cellule radiale et la cubitale réduite à sa portion distale qui part de la radiale. En réalité l'explication est autre; c'est la cubitale qui, partant normalement du subcostal, va, après avoir été coudé par le premier trabécule médian, se souder et se confondre sur un assez

long trajet avec le radius qu'il abandonne pour se diriger vers son point habituel de terminaison tandis que le radius continue de son côté vers le sien. Ici l'atrophie du ptérostigma semble avoir privé le radius de son origine naturelle qui se trouve de ce fait en partie absorbé par le cubitus. (fig. 11).

Dans son travail de 1913 p. 584 Emery reprend l'étude de l'aile du *Leptomyrmex* ♂. Par l'interprétation qu'il donne au cubitus, cet auteur est amené à une déduction surprenante. Pour lui, le premier trabécule médian est supprimé et est considéré comme une fusion du cubitus et de la récurrente (2^{ème} médiane) et il en conclut que la lère cellule médiane est également la lère cubitale et a discoïdale. Or il suffit, pour comprendre la nervulation du ♂ de *Leptomyrmex*, de se rapporter à la fig. 11 de la même planche (1911) où Emery donne l'aile du *Dorymyrmex tener* ♂, autre Dolichoderine, chez lequel on voit en pointillé le commencement d'une résorption du cubitus après son coude et du premier trabécule cubital. Cela effacé, il suffit de réduire le volume du ptérostigma et d'en rapprocher l'émergence du cubitus pour obtenir une figure qui se calque sur celle du *Leptomyrmex*.

Voici un autre cas, où une branche perd son point d'origine normal par la proximité d'une autre nervure. Il s'agit ici du cubitus de la ♀ d'*Aptérostigma pilosum*. L'aile du ♂ (fig. 9) a un cubitus nettement développé dès sa base, faisant le coude par sa suture au 1^{er} trabécule médian et qui, après avoir envoyé un unique trabécule cubital au radius, va se terminer au point normal de cette nervure. Chez la ♀, (fig. 10), l'origine normale du cubitus manque, où est à peine indiquée par un rudiment de nervure. Là, tandis que la subcosta est débile, le medius, au contraire, est très robuste ainsi que son premier trabécule. Celui-ci vient alors s'aboucher directement au cubitus, tout près de la subcosta et se continue en une ligne unique avec le premier trabécule du cubitus. Il semble que dans ce cas, la prépondérance du médian sur la subcosta a fait absorber à son profit la première portion du cubitus. Ce cas ne parle donc pas contre la théorie de l'origine subcostale du cubitus comme on pourrait d'abord le croire.

Chez *Aptérostigma steigeri* et *A. urichi* ♂, le ptérostigma est plus distinct que chez *pilosum* et le cubitus a une disposition intermédiaire entre celle du ♂ et de la ♀ de cette dernière espèce. (fig. 10. B).

Il est à remarquer, puisque nous étudions les *Attini* que dans cette tribu le brachial est très court et ne dépasse pas ou à peine son premier trabécule par lequel il se soude au médian.

Chez les *Strumigenys* on assiste à une importante disparition du cubitus.

Chez *S. pergandei* ♀ d'après la fig. de Wheeler 1910 on voit cette branche s'anastomoser avec le premier trabécule médian comme une nervure unique sans trace de prolongation mais avec un léger angle obtus qui permet de reconnaître un restant de coudure du cubitus. La fig. 8 explique cette modification.

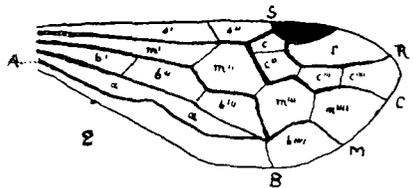
Emery (1913) a attiré l'attention sur la valeur relative des 1^{ère} et 2^{ème} cellules cubitales chez certaines fourmis, je suis d'accord sur ce point avec l'éminent myrmécologue; l'explication des fig. 2 et 4 montre un cas de resorption du 1^{er} t. c. chez *Cimbex femorata*.

On sait que de tous les Hyménoptères, les Tanthrédinides présentent le type le plus primitif de la nervulation, type qui rappelle celui des Nevroptères par le grand nombre de trabécules. Or la valeur de la théorie ici proposée se trouve sanctionnée par l'étude de ces insectes. D'abord il semble qu'il y a contraction entre l'idée de baser la classification sur l'aile sans trabécule des Isoptères et elle partant de la riche nervulation des Tenthredinides mais je considère ces derniers comme ayant déjà subi une évolution avancée, c'est à dire que le stade primitif des nervures sans trabécule se trouve chez eux depuis longtemps dépassé. On constate en outre que la rétrogradation de la nervulation chez les Hyménoptères se fait généralement d'abord par les trabécules puis les branches et enfin les troncs donc en sens inverse de leur apparition phylogénétique.

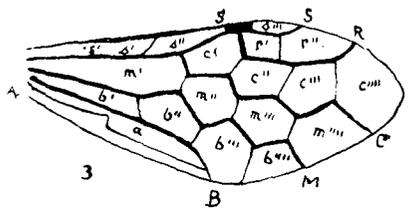
Chez les *Lophyrus pini*, *Lyda compestris* on voit le subcostal s'éloigner de la costa laissant un espace trabéculé de deux cellules. Chez *Lyda* la subcostale dépasse même le ptérostigma pour s'incurver plus loin à la costa, limitant ainsi une troisième cellule subcostale (fig. 3) qu'il ne faut pas confondre avec les deux cellules radiales sousjacentes. Chez *Cimbex femorata* (fig. 4), la subcosta est si rapprochée de la costa qu'elle en est contiguë; cependant on peut facilement suivre ces deux troncs même au de-là du ptérostigma. Ainsi cette dernière expansion chitineuse me paraît être le reliquat d'une ancienne coudure renforcée du subcostal au costal. L'aile des *Lophyrus* et des *Cimbex* démontre que le premier trabécule médian va directement s'insérer à la subcostale loin du cubital qui part aussi directement du subcostal (fig. 2, 4). Dans un stade plus avancé que l'on peut voir chez *Dorylus*, la naissance du cubitus se rapproche de celle du premier trabécule médian (ou vice versa) de façon à fusionner leur point d'insér-



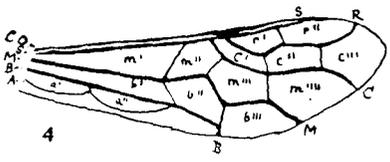
1



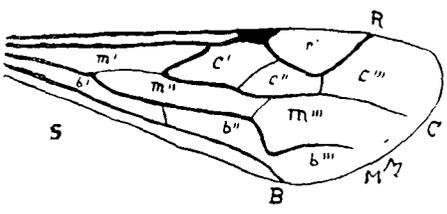
2



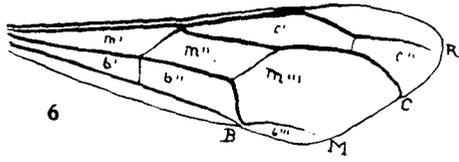
3



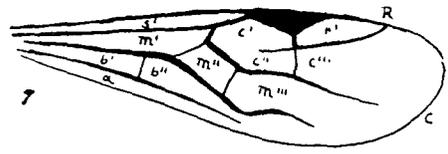
4



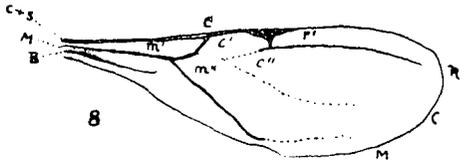
5



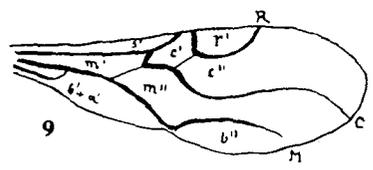
6



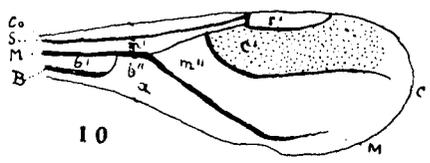
7



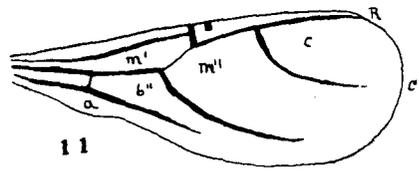
8



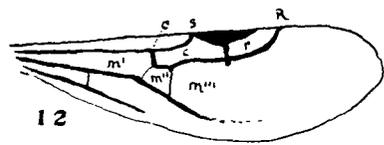
9



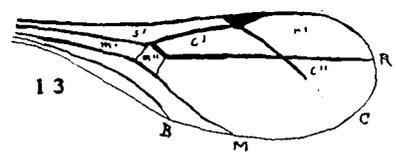
10



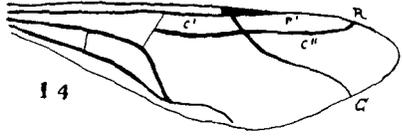
11



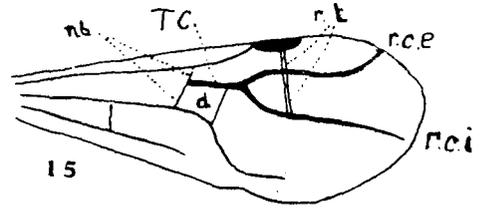
12



13



14



15

tion à la subcosta. (Fig. 6). Le même fait se retrouve chez *Myrmoteras*, autre Formicide primitif. (Fig. 13).

Enfin le rameau du médian vient s'insérer sur le trajet du cubitus de façon si nette qu'il provoque par attraction la courbure si fréquente et caractéristique des deux premiers secteurs de cette branche:

Explication des figures.

Les traits correspondants aux troncs et branches sont plus épais que ceux de trabécules.

Abréviation: Co. = tronc costal, costa. — S. = tronc subcostal, subcosta. — M. = tronc médian, médius. — B. = tronc brachial, brachius. — A. = tronc anal, analis. — C. = branche cubitale, cubitus. — R. = branche radiale, radius. — Cellules, s', s'', s''', = premier, deuxième et troisième cellule subcostale. m', m'', m''', m'''' = cellule médiane (la deuxième médiane = la discoïdale. — b', b'', b''', b'''' = cellules brachiales. — a', a'', a''', a'''' = cellules anales. — c', c'', c''', c'''' = cellules cubitales. — r', r'' = cellules radiales, les trabécules situés à droite des cellules portent le même nom qu'elles (T.C. tronc du cubitus, d. cellule discoïdale, n. b. nervure basale ou nervure discoïdale; n. t. nervure récurrente ou transverse; r. c. e. rameau cubitale externe; r. c. i. rameau cubital interne d'après Mayr).

- Fig. 1. Aile sans trabécule de termite. *Eutermes (Crenotermes) albotarsis* Sjöst.
- „ 2. *Lophyrus pini*. L'insertion du cubitus sur la subcosta se fait loin de l'insertion du 1^{er} trabécule médian.
- „ 3. *Lyda campestris*, une 3^{ème} cellule subcostale se voit au delà du ptérostigma au dessus des 2 cellules radiales.
- „ 4. *Cimbex femorata*. La subcosta est contiguë à la costa et dessine une cellule subcostale très étroite au delà du ptérostigma. La 1^{ère} cellule cubitale très allongée représente en réalité 2 cellules fusionnées visibles chez *Lophyrus* et *Sirex gigas*.
- „ 5. *Eciton smithi* ♂ d'après Wheeler (mais ici le dessin fait partir la branche cubitale du tronc subcostal, le premier secteur du cubital est considéré comme faisant partie du 1^{er} trabécule médian (nervure basale) par Wheeler.
- „ 6. *Dorylus fulvus* ♂, on voit le cubitus et le 1^{er} trabécule médian s'insérer au même point sur le subcostal.

- „ 7. *Myrmica*. Les cellules cubitales 1ère et 2ème incomplètement séparées.
- „ 8. *Strumigenys loriae* ♀. Seul le premier secteur du cubitus est conservé mais un vestige de son tracé est indiqué par une plus fine ligne (en pointillé sur la figure) et qui manque tout à fait chez *S. pergandei* selon Wheeler (1912 p. 25 D.). Il reste également un vestige du trabécule cubital.
- „ 9. *Apterostigma pilosum* ♂. Emery, le cubital s'insère normalement sur la subcosta.
- „ 10. *A. pimosum* ♀. Le cubitus a perdu son point d'attache sur la subcosta et part de la jonction du 2ème trabécule médian au 1er trabécule cubital. (En pointillé la tache brune de l'aile).
- „ 11. *Leptomyrmex* ♂; (Emery). Le radius a perdu son point d'attache au ptérostigma atrophié.
- „ 12. *Lepthorax exilis* ♀. Le cubitus dépasse à peine le coude du radius.
- „ 13. *Myrmoteras donisthorpei* ♀. (Emery). Le cubitus part du même point que l'insertion du 1er trabécule médian sur le subcostal.
- „ 14. *Camponotus gigas* ♂ d'après Emery qui fait partir le le cubitus du milieu de la nervure basale.
- „ 15. *Pheidole* sp. ♀ d'après Mayr. Le cubitus part de la nervure basale et se bifurque en deux rameaux. Le radius est supprimé, son 1ère secteur se confond avec le 2ème trabécule cubital sous le nom de nervure transverse ou récurrente.

Bibliographie.

- Bondroit J. 1918. Fourmis de France et de Belgique. — Ann. Soc. Ent. Francs.
- Donisthorpe E. K. 1927. British Ants.
- Emery E. 1912. Genera Insectorum. *Dolichoderinae*.
- Emery E. 1913. La nérvulation des ailes antérieures des Formicides. Rev. Suisse Zool. XV p. 577—587.
- Jurine L. 1807. Nouvelle méthode de classer les Hyménoptères et les Diptères. Paris.
- Mayr G. 1855. Formica Austriaca etc. Verh. Zool. Bot. Ver. V p. 273—478.
- Wheeler W. M. 1910. Ants. New-York.