

La nervulation de l'aile antérieure des Formicides

PAR

C. EMERY

Professeur à l'Université de Bologne.

Avec 4 figures dans le texte.

En 1807, JURINE fit paraître sa méthode pour classer les Hyménoptères et les Diptères, fondée sur les nervures des ailes. Partant d'une étude morphologique approfondie, dans les idées du temps, l'auteur de cet ouvrage (qui n'était pas seulement entomologiste) comparait les nervures des ailes de l'Insecte aux pièces osseuses du bras de l'Homme. Il retrouvait les nervures correspondant à l'humérus, au radius, au cubitus, etc.; il nommait cellules radiales les cellules comprises entre le bord antérieur de l'aile et le radius, cellules cubitales les aréoles comprises entre le cubitus et le radius et séparées par celui-ci des cellules radiales.

Je n'ai pas l'intention de poursuivre plus loin l'exposé des résultats de l'éminent naturaliste genevois. Il me suffira d'avoir rappelé au lecteur le rapport entre le radius et le cubitus et les cellules radiales et cubitales.

Depuis l'ouvrage classique de LATREILLE, la myrmécologie systématique a été bien longtemps négligée. NYLANDER fut le premier, après JURINE, à tenir compte de la nervulation des

ailes, dans la classification des Fourmis: il donne des figures des ailes et parle du nombre des cellules cubitales et de la cellule discoïdale distincte ou nulle dans les espèces, et groupes d'espèces.

La monographie des Formicides de l'Empire d'Autriche, publiée en 1855 par MAYR, peut être regardée à juste titre comme le fondement de la classification moderne des Formicides. Dans cet ouvrage (p. 295-298), l'auteur donne une description détaillée des ailes des Fourmis, dans laquelle il nomme chaque nervure et chaque cellule qui résulte de leur union réciproque. Les myrmécologistes subséquents, qui ont puisé dans les ouvrages du maître leurs éléments de la classification des Formicides, ont continué, pour la plupart, à suivre son schéma.

MAYR part de l'aile antérieure de *Formica*, qu'il prend pour type: quatre nervures partent de la base de l'aile; d'après MAYR, ce sont: costa marginalis; costa scapularis, qui s'unit avec la précédente au stigma; costa externo-media; costa interno-media. La c. externo-media se bifurque, et le rameau externe (antérieur), qui est appelé c. basalis, s'unit à la c. scapularis. Du milieu de la c. basalis, part la c. cubitalis qui se bifurque à son tour: son tronc ou son rameau externe s'unit, à sa base même, à la c. transversa qui part du stigma et se continue jusqu'au bord antérieur de l'aile; son rameau interne est libre. La cellule radiale est limitée, à l'extérieur, par le bord de l'aile et le stigma, jusqu'au point de départ de la c. transversa, et ailleurs par la c. transversa et le rameau externe de la c. cubitalis. La cellule cubitale fermée (il n'y en a qu'une chez *Formica*) est limitée, à l'extérieur par le stigma, à partir du point où il donne naissance à la c. transversa, et par la c. scapularis; ailleurs, par la c. basalis, le tronc de la c. cubitalis et la c. transversa.

Chez *Formica*, le point de rencontre de la c. transversa avec la c. cubitalis coïncide à peu près avec la bifurcation de cette nervure. Chez d'autres Fourmis (par exemple *Solenopsis*), la bifurcation a lieu plus près de la base de l'aile et la c. transversa se joint au rameau externe de la c. cubitalis, plus ou

moins loin de sa base. Chez d'autres encore, la *c. transversa* (par exemple *Pheidole*) se continue au delà du rameau externe et rejoint le rameau interne, limitant ainsi une deuxième cellule cubitale fermée. Enfin chez *Myrmica*, où l'on a une cellule cubitale incomplètement partagée, Mayr ramène l'aile à cette dernière disposition, seulement le rameau externe de la *c. cubitalis* est interrompu à sa base : par conséquent la cellule cubitale fermée est en partie limitée par la *c. transversa* qui s'étend entre les deux rameaux de la cubitalis.

En somme, dans le schéma de MAYR, il n'y a pas de radius, mais une cellule radiale : c'est sans doute une contradiction ; quoi qu'il en soit, je n'aurais pas cessé de me servir de cette conception concrète, adoptée à tort ou à raison par presque tous les myrmécologistes actuels, excepté M. le prof. WHEELER, si elle n'avait pas l'inconvénient d'être inconciliable avec les schémas tirés de l'étude d'autres Hyménoptères, notamment des *Sessiliventres*, qui sont précisément ceux qui ont servi de point de départ à JURINE, qui ont une nervulation plus compliquée, et en même temps plus indifférente, dans le sens évolutionniste moderne¹.

L'aile des Insectes les plus primitifs, en d'autres termes les moins différenciés, présente de nombreuses nervures longitudinales, réunies par des nervures transversales ; par la diffé-

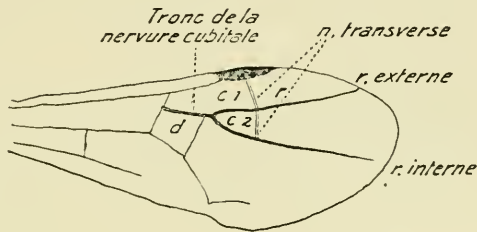


FIG. 1. — Schéma de MAYR. Cas de l'aile à 2 cubitales fermées (*Pheidole*) : la nervure cubitale et ses deux rameaux ont été dessinés d'un trait plus gros ; la nervure transversale d'un trait double : *r.* cellule radiale ; *c1*, *c2* cellules cubitales ; *d* cellule discoïdale.

¹ Il ne faut pas oublier que la date (1855) de la publication du schéma de MAYR exclut toute influence du darwinisme ou de l'évolutionnisme. MAYR appartenait, en ce temps là, à l'école viennoise d'entomologie, pour ainsi dire analytique, qui avait pour chef REDTENBACHER.

renciation, les nervures, aussi bien les longitudinales que les transversales, se sont peu à peu réduites à un petit nombre, dans les ailes des insectes supérieurs.

Chez les Formicides, on trouve des ailes relativement indifférentes, surtout parmi les Ponérines et dans le genre *Eciton*, parmi les Dorylines. L'aile antérieure de *Eciton coecum* mâle, que je figure ici, comme diagramme de l'aile la plus indifférente, fait voir clairement, que les nervures sont les unes longitudinales (les plus longues), les autres transversales. Les nervures longitudinales (costa, subcosta, médius, brachius, radius et cubitus) ont été dessinées d'un trait plus gros ; les transversales d'un trait plus fin (discoïdalis (ou basalis),

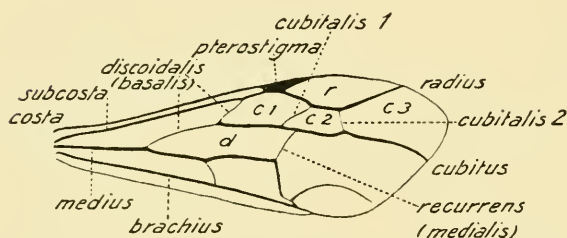


FIG. 2. — Aile d'*Eciton coecum* ♂ ; les nervures longitudinales ont été dessinées d'un trait plus gros ; les transversales d'un trait plus fin ; r, c, d, comme dans fig. 1.

recurrens (ou médialis, 1^a et 2^a cubitalis). Il me suffira d'indiquer sommairement la nomenclature que j'ai suivie, qui s'accorde d'ailleurs à peu

près avec celle adoptée par M. WHEELER et avec celle de la plupart des hyménoptéristes.

De l'aile antérieure primitive à deux cellules cubitales fermées¹, on peut suivre l'évolution vers l'aile simplifiée du type *Formica*, à une seule cellule cubitale fermée, mais pourvue de cellule discoïdale ; enfin au type *Camponotus*, où, par la suppression de la récurrente, la cellule discoïdale disparaît.

La simplification de l'aile a lieu, dans ce cas, par la suppression d'une partie des nervures transverses, tandis que les ner-

¹ Les ailes antérieures à plus que deux cellules cubitales fermées, qui ont été décrites chez les Formicides (ex. *Harpegnathus*, et tout récemment, *Glyphopone* For.) devront, selon mon opinion, être regardées comme anomalies par redoublement de nervures.

vures longitudinales persistent toutes, même dans l'aile de *Camponotus*¹. Le cubitus vient se souder au radius, par la réduction à zéro des nervures transverses cubitales, ou de la seule de ces nervures qui est restée, lorsque, dans la phylogénèse des *Camponotinae*, leur aile a passé du stade à deux cellules cubitales au stade à une seule cubitale. Mais nous ne savons pas par quel procédé la réduction a eu lieu. En effet, on peut imaginer différents moyens, pour ramener l'aile primitive à l'aile du type *Formica* ou *Camponotus*.

Les *Iridomyrmex* australiens femelles ont deux cellules cubitales, tandis que les mâles en général n'en ont qu'une. Il est facile de reconnaître comment se fait le changement de la nervulation : parmi les mâles, il y a des exemplaires anormaux, chez lesquels il reste des vestiges plus ou moins apparents de la deuxième cellule cubitale. Il résulte de l'examen de ces ailes anormales, qu'une portion du cubitus s'atro-

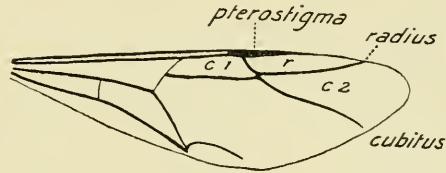


FIG. 3. — Aile de *Camponotus gigas* ♂ ; pour l'explication, voir la légende de la fig. 2.

phie, en sorte que la deuxième cubitale reste ouverte, et que la cellule cubitale unique dans l'aile des mâles, qui est homologue à la première cubitale de la femelle, est limitée en arrière, en partie par la première nervure (transverse) cubitale.

Les *Iridomyrmex* arrivent donc au type *Formica* par ce procédé très simple : leur cubitus est en partie un faux cubitus, c'est-à-dire la première nervure cubitale, la première cellule cubitale fermée correspondant réellement à la première cubitale de l'aile primitive.

* Je penche pour expliquer de cette manière la nervulation de l'aile des *Dolichoderinae* (ex. *Tapinoma*) qui revêtent le type *Formica* ou *Camponotus*. Mais en est-il de même pour les

¹ Voir à l'alinéa suivant ce que je dis de l'aile des *Iridomyrmex* mâles : l'atrophie d'une portion du cubitus, qui est une nervure longitudinale, fait exception à cette règle générale.

Camponotinae? Je le croyais autrefois (1877); aujourd'hui j'en doute fortement.

Dans le genre *Myrmica* la première nervure cubitale part du coude du radius, pour séparer la première et la deuxième cellule cubitale, mais elle n'atteint pas le cubitus, de sorte que les deux cellules sont incomplètement séparées. Dans le genre *Pogonomyrmex*, on trouve tous les passages, depuis l'aile à deux cellules cubitales tout à fait séparées, jusqu'à la fusion complète des deux cellules. La première cellule cubitale fermée de certains *Pogonomyrmex* correspond donc à la somme des deux cubitales de l'aile primitive.

Les sexes ailés des *Ponerinae*, qui ont une seule cellule cubitale fermée, me paraissent se comporter comme *Pogonomyrmex*.

L'aile à une cubitale de *Pogonomyrmex* correspond au second cas de MAYR, où la nervure transverse de cet auteur s'unit au rameau externe de la nervure cubitale, plus ou moins loin de la bifurcation de cette nervure (type *Solenopsis*). Je trouve dans un assez grand nombre d'exemplaires de *Myrmicinae*, à ailes de ce type, des nervures anormales dans la cellule cubitale; je suppose qu'il faut interpréter ces nervures comme des vestiges de première nervure (transverse) cubitale.

Or, l'aile du type *Solenopsis* peut se transformer en type *Formica*. J'en trouve des séries tout à fait graduelles, entre autres dans les genres *Monomorium* et *Crematogaster*.

Le genre *Stenammas* (dans l'acception restreinte) dérive sans doute d'une forme à deux cellules cubitales, comme *Pheidole*. Les formes américaines ont subi une évolution particulière, qui sera décrite plus tard; les formes européennes ont l'aile du type *Formica*.

J'ai dans ma collection deux anomalies alaires de *Stenammas westwoodi*, qui me portent à expliquer de deux manières différentes comment l'aile a pu arriver au type *Formica*. Une femelle a des deux côtés une nervure qui partage incomplètement la cellule cubitale, comme chez *Myrmica*. Un mâle présente à droite une deuxième cellule cubitale petite et détachée de la

radiale. Si le cas de la femelle reproduit vraiment les conditions de transition de l'aile à deux cubitales à l'aile normale de *S. westwoodi*, on aurait une répétition de ce qui se voit chez *Myrmica*. Si, au contraire, on tient compte de l'aile anormale du mâle, comme répétition atavique, il y aurait lieu de supposer une réduction graduelle de la deuxième cellule cubitale, qui finit par disparaître tout à fait.

Nous aurions donc trois façons d'expliquer la réduction de l'aile primitive à deux cellules cubitales fermées du type *Formica* :

1. Le procédé direct, suivi par les mâles australiens d'*Iridomyrmex* : ouverture postérieure de la deuxième cellule cubitale, par la disparition d'une partie du cubitus.

2. Le procédé *Pogonomyrmex* et *Myrmica* : détachement de la première nervure cubitale du cubitus et atrophie de cette nervure, qui conduisent indirectement au type *Formica*, en passant par le type *Solenopsis*.

3. Enfin le procédé du mâle anormal de *Stenamma westwoodi* : rudimentation de la deuxième cellule cubitale.

Une autre voie conduit sans doute à supprimer dans l'aile une cellule cubitale : c'est l'abolition de la deuxième nervure (transverse) cubitale. Je suppose que c'est le chemin qu'ont suivi les *Stenamma* américains, les espèces d'*Aphaenogaster* compris jusque tout dernièrement sous le nom d'*Ischnomyrmex*¹, certains *Dorymyrmex* et les *Bothriomyrmex* ; probablement les *Basiceros* (*Ceratobasis*) et *Rhopalotrix*, parmi les *Dacetini*. Je ne crois pas que cette condition de l'aile ait jamais conduit au type *Formica*.

Le *Dorymyrmex planidens* Mayr femelle² a l'aile avec deux cellules cubitales fermées et pas de discoïdale ; le mâle a la base du cubitus et la première nervure cubitale atrophiée et réduite à des plis de l'aile. *D. tener* Mayr femelle (du moins l'exemplaire

¹ *Deromyrma* For. Rev. Zool. Africaine, vol. 2, p. 350, 1913.

² Dans le *Genera Insect.*, *Dolichoderinae*, j'ai décrit l'aile de *D. planidens*, mais j'ai eu le tort d'attribuer cette aile à tout le genre et aussi au g. *Forelius*. Celui-ci a la nervulation comme *D. pyramicus*.

de ma collection) est pourvu de cellule discoïdale ; le mâle est à peu près dans les mêmes conditions que le mâle de l'espèce précédente. Chez *D. pyramicus* Rog. femelle, au contraire, la deuxième nervure cubitale a tout à fait disparu ; le mâle n'a pas de cubitus, ni de nervures cubitales ; il se trouve, par rapport à la femelle, dans les mêmes conditions que le genre vivant *Strumigenys* relativement au genre de l'ambre *Hypopomyrmex*. On voit, par ces exemples, que la réduction de la nervulation a commencé par les nervures transversales qui séparent les cellules cubitales, et petit à petit a gagné le cubitus.

Dans le genre *Leptomyrmex*, la nervulation de l'aile antérieure subit une singulière métamorphose : le ptérostigma est très étroit, presque nul ; la cellule radiale est longue et très étroite ; du milieu du radius part une nervure courbe, parfois interrompue, que je regarde comme la portion distale du cubitus, et près de sa base une nervure droite, qui rejoint le médius. J'interprète cette dernière nervure comme un résidu du cubitus qui s'est fusionné avec la nervure récurrente ; par conséquent, la cellule qui est comprise entre cette nervure, la subcosta et le médius et qui s'étend jusqu'à la base de l'aile, comprend en soi la première cellule cubitale, la discoïdale et la médiane. Il n'existe par conséquent pas de nervure discoïdale (ou basale). Comme preuve à ce que j'avance, dans l'aile du mâle de *Leptomyrmla*, Fourmi fossile de l'ambre de Sicile, que j'ai figurée dans mon mémoire de 1891, il y a un rudiment de nervure discoïdale, partant de la subcosta ; du reste, dans cette Fourmi la nervulation est à peu près identique à *Leptomyrmex*. La réduction de la nervure discoïdale ne se trouve dans aucun genre de Fourmi, excepté chez *Leptomyrmex*, et chez son parent fossile *Leptomyrmla*.

La cellule radiale fermée est la règle, dans les ailes primitives, et aussi en général dans l'aile des Fourmis. Cette cellule est comprise entre le radius et une nervure plus ou moins accusée, qui longe le bord antérieur de l'aile, à partir du ptérostigma. Souvent cette nervure se détache du bord de l'aile et se prolonge un peu au delà de l'extrémité de la cellule radiale ;

quand ce prolongement est marqué, la cellule radiale a une sorte d'appendice qui rappelle la cellule radiale appendiculée de certains *Tenthredinidae*.

Il en est de la cellule radiale ouverte ou fermée et même appendiculée, comme de la plupart des caractères morphologiques et biologiques. Remarquablement constants, dans certains cas, ils laissent en défaut, dans d'autres, les classificateurs qui se confient aveuglément à ces caractères. En général, la cellule radiale ouverte ou fermée est constante dans les genres, mais il y a des exceptions. Ainsi *Crematogaster*, où l'on trouve des espèces appartenant au même groupe, ayant les unes la cellule radiale fermée et appendiculée (*C. senegalensis* Rog.) et d'autres (*C. scutellaris* Ol.) la cellule radiale ouverte. Du reste ce genre est remarquable par l'inconstance des caractères de sa nervulation, qui varie selon les espèces.

Pendant, je crois que l'on pourrait formuler la règle phylogénétique suivante : étant admis que la cellule radiale fermée représente une condition primitive et la cellule radiale ouverte une condition dérivée ; étant admis, en outre, que les faits de la dérivation évolutive ne sont pas réversibles ; affirmer qu'un genre à radiale fermée ne peut être dérivé d'un ancêtre à radiale ouverte. La réciproque, au contraire, est vraie dans beaucoup de cas ; elle est même, je pense, la règle constante, si on remonte assez loin dans la phylogénie¹.

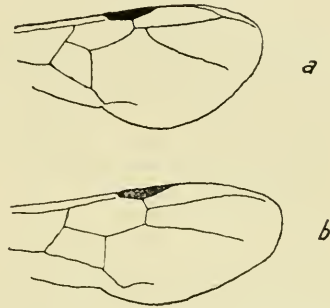


FIG. 4. — a) Extrémité de l'aile de *Crematogaster senegalensis* : la cellule radiale est fermée et appendiculée ; le cubitus est soudé en partie avec le radius et la nervure cubitale (transverse cubitale) est nulle (type *Formica*).

b) Extrémité de l'aile de *C. scutellaris* : la cellule radiale est ouverte et le cubitus n'est pas soudé au radius de sorte que la nervure cubitale est distincte (type *Solenopsis*).

¹ Dans le genre multiforme et très ancien, *Monomorium*, la cellule radiale est ouverte sans exception. M. FOREL a décrit récemment les ouvrières de *Tranopelta*, dont on ne connaissait auparavant que les sexes ailés ; elles sont à peine

Cette même règle de la non réversibilité a pour conséquence qu'un groupe qui a deux cellules cubitales fermées ne peut descendre d'un ancêtre qui n'en a qu'une seule, ni qu'une forme quelconque qui a une cellule discoïdale, d'une forme qui en est dépourvue; qu'en général, une aile compliquée ne saurait être dérivée d'une aile simplifiée; une aile du type *Solenopsis* d'une aile du type *Formica*, celle-ci étant plus fortement différenciée. L'inverse, au contraire, est parfaitement admissible.

Comme résultat final de ce qui vient d'être dit, je conclus que la morphologie de la nervulation des ailes offre au classificateur des ressources précieuses; mais il faut pour cela analyser et discuter avec un esprit critique les caractères que l'on en tire, et ne pas se contenter de formules composées de chiffres et même de paroles arides. Ainsi que dans beaucoup de choses, la lettre tue.

reconnaissables des ouvrières de certains *Monomorium* à antennes de 11 articles. Les ouvrières de *Diplomorium* et *Bondroitia* font transition insensible de *Monomorium* à *Solenopsis*; le mâle de *Bondroitia* ne peut pas être distingué génériquement du mâle des *Solenopsis* de grande taille (*S. geminata* F.). Or les femelles et mâles de tous les genres qui viennent d'être nommés ont la cellule radiale ouverte. Je suis donc amené à en faire une série phylétique allant de *Monomorium* à *Solenopsis*.

Mais, dans une série de genres qui a été regardée, évidemment à tort, comme étroitement parente de *Tranopelta* et de *Solenopsis*, la cellule radiale est constamment fermée; elle ne saurait donc descendre de *Monomorium*. J'entends parler des genres *Pheidologeton*, *Oligomyrmex*, *Erebomyrmex*, *Carebara*, qui constituent un groupe parallèle, tendant comme *Solenopsis*, à la lestobiose.

En conséquence de tout cela, je regarde la tribu des *Solenopsidini*, comprenant *Monomorium* et une foule d'autres genres, comme distincte de la tribu des *Pheidologetini*.

BIBLIOGRAPHIE

-
- JURINE, L. *Nouvelle méthode de classer les Hyménoptères et les Diptères*. Paris, 1807.
- NYLANDER, W. *Adnotationes in Monographiam Formicarum borealium europae*, Acta Soc. Sc. Fennicae; vol. 2, p. 875-943, tab. 18, 1846.
- MAYR, G. *Formicina Austriaca*, etc., Verh. Zool.-bot. Ver., vol. 5, p. 273-478, 1855.
- EMERY, C. *Saggio di un ordinamento naturale dei Mirmicidei ecc.*, Bull. Soc. Ent. Ital.; vol. 9. p. 67-84, tav., 1877.
- ID. *Le Formiche dell'Ambra siciliana nel Museo mineralogico dell'Università di Bologna*, Mem. Acc. Sc. Bologna (5), vol. 1, p. 141-165, 3 tav., 1891.
- ID. In: WYTSMAN, *Genera Insectorum*, fasc. 137; *Hymenoptera, Formicidae, subf. Dolichoderinae*; 1912.
- WHEELER, W. M. *Ants*, N. York, 1910.
-