

Institut royal des Sciences
naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut
voor Natuurwetenschappen

BULLETIN

Tome XXXIII, n° 34
Bruxelles, juillet 1957.

MEDEDELINGEN

Deel XXXIII, n° 34
Brussel, juli 1957.

SUR LES ELEMENTS DU MESOPECTUS
DES HYMÉNOPTERES SPHECIDES,

par Jean LECLERCQ (Liège).

Il est évidemment souhaitable que la terminologie employée par le systématicien descripteur soit mise en accord avec les découvertes de la morphologie comparée. Ce n'est pas toujours facile. En ce qui concerne les structures du thorax des Hyménoptères, les homologies ont été difficiles à reconnaître, certaines sont encore l'objet de controverses, et il arrive que cinq noms différents aient été utilisés pour désigner la même structure. Il n'est pas question de critiquer ici les thèses opposées de R. E. SNODGRASS (1910) et de G. E. FERRIS (1940), la vérité se trouvant probablement entre les deux comme l'admet O. W. RICHARDS (1956). Je voudrais plus modestement attirer l'attention sur les éléments du mésoplectus des Hyménoptères Sphécides, peu considérés jusqu'ici dans les controverses des morphologistes, et déterminer la nomenclature qu'il conviendrait d'adopter pour s'entendre entre morphologistes et systématiciens sans que le mieux ne devienne l'ennemi du bien.

Les homologies certaines.

Il est certain que le mésosternum est toujours plus ou moins réduit chez les Hyménoptères (tendance à la cryptosternie) et que le mésosternum vrai des Aculéates n'est généralement représenté extérieurement que par une ligne médio-ventrale. Mais, comme le note O. W. RICHARDS (1956), il reste souvent malaisé de déterminer la limite exacte entre le mésosternum et les mésopleures. De toutes façons, il serait préférable de ne pas employer le terme « mésosternum » pour désigner les régions ventrales des mésopleures ou pseudosternum.

Il est bien établi que les divisions les plus marquantes observables aux mésopleures des Hyménoptères Apocrites sont étrangères à la division primitive des pleures d'Insectes en épisternum et épimère séparés par une suture pleurale. Déjà chez les Symphytes l'épimère tend à être refoulé vers le haut par le grand développement que prend

l'épisternum, ou son sclérite inférieur, le katépisternum (cf. G. L. ARORA, 1953, 1956). Tous les auteurs sont d'accord pour admettre que chez les Aculéates, l'épimère (et par conséquent la suture pleurale) devient un minuscule sclérite comprimé sous les processus de l'attache postérieure des ailes mésothoraciques. Cet épimère réduit et exclusivement dorsal intéresse rarement les descripteurs qui ne le voient pas et devraient abandonner l'usage du mot pour d'autres parties du méspectus.

Chez les Symphytes (cf. G. L. ARORA, 1953, 1956) et divers Chalcidides (cf. C. D. MICHENER, 1944, p. 174; O. W. RICHARDS 1956, pp. 101, 103), on a pu identifier le sclérite supérieur de l'épisternum (anépisternum appelé aussi sclérite postspiraculaire). Si cette identification est hautement probable, il semble que l'anépisternum ne puisse être retrouvé de façon indubitable chez les Aculéates, soit qu'il ait disparu ou ait été annexé aux processus subalaires de l'épisternum proprement dit.

Chez les Symphytes, on reconnaît généralement bien une fente pleurale (« pleural cleft », cf. C. D. MICHENER, 1944, p. 173) derrière le stigmate prothoracique. Cette fente pleurale disparaît de toute évidence chez les Hyménoptères Apocrites et il serait vain de la rechercher dans la morphologie externe d'un Aculéate. La même remarque vaut pour le trochantin dont G. L. ARORA (1953, 1956) et O. W. RICHARDS (1956) ont décelé les restes probables dans la région précoxale de certains Symphytes.

Les éléments originaux mais généralisés du méspectus des Hyménoptères Aculéates.

Le méspectus des Hyménoptères Aculéates comporte généralement les éléments suivants dont la localisation peut être trouvée en examinant les figures 1-4: fosse subalaire, scrobe mésépisternal, sillon épicnémial, suture précoxale et signum subpleural. Non seulement, ces éléments font rarement défaut mais, quand ils ne sont pas apparents, il faut généralement incriminer ou bien la tendance du groupe considéré à présenter une sculpture grossière qui voile la structure fondamentale (*Cercerinae*, *Oxybelinae*), ou bien sa tendance à lisser les téguments et à unifier les surfaces (*Bembicinae*). Dans certains cas, des structures non apparentes se révèlent quand on épile l'insecte (*Apidae*) ou quand on écarte un sclérite encombrant (par exemple le lobe postérieur du pronotum chez les *Pompilidae*).

Les éléments cités sont tellement répandus qu'on a tout lieu de les tenir pour relativement primitifs. On les retrouve aussi chez des Térébrants, notamment chez des Braconides (cf. P. MARÉCHAL, 1938, Pl. II, fig. 6), et il serait intéressant d'en chercher l'origine en étudiant comparativement les Symphytes et les Térébrants. En attendant, je ne puis proposer d'homologie pour la fosse subalaire (qui n'a certainement aucun rapport avec la fente pleurale), ni pour le scrobe mésépisternal. Les autres éléments seront considérés plus loin.

Les modifications secondaires du méspectus des Sphécides.

Les figures 1-4 montrent en outre différentes structures plus rares que les précitées et qu'on peut observer au mésoplectus de divers Sphécides (et chez d'autres Aculéates).

Un sillon supérieur peut diviser l'épicnémium en aire subalaire et épicnémium proprement dit. Une suture scrobale peut diviser plus ou moins complètement le reste du mésépisternum en aire hypoépimérale et épisternum proprement dit, cette suture passe toujours par le scrobe (1). Une carène prépectale peut diviser l'épicnémium en prépectus et épicnémium proprement dit. La région qui précède l'insertion de la hanche mésothoracique peut être surchargée d'une carène (carène précoxale) ou d'un tubercule, ou encore variablement différenciée en reliefs qui cachent la suture précoxale. Enfin, la partie inférieure de l'épisternum proprement dit peut présenter un sillon ou une carène (sternalulus) ou même deux (sternalulus et hypersternalulus), à moins qu'elle ne soit divisée par une carène joignant la carène prépectale à la carène précoxale. Evidemment, aucune espèce ne présente toutes ces éventualités à la fois. Il ne me paraît pas possible de mettre ces structures en relation avec les particularités du thorax d'insectes plus primitifs.

Que reste-t-il de la suture précoxale ?

C. D. MICHENER (1944, p. 173) a supposé que chez certains Symphytes, la suture précoxale primitive étend son trajet vers l'avant de l'épisternum puis dorsalement, de sorte qu'elle réunit par une ligne courbe la fente pleurale et le discrimin. Au cours de l'évolution des Symphytes, cette suture précoxale se serait scindée en trois segments : une suture préépisternale (antérieure et verticale), une suture subpleurale (inférieure est subhorizontale) et la suture précoxale proprement dite. Ces trois segments se retrouveraient chez divers Aculéates, la suture préépisternale étant ce qui est appelé sillon épicnémial dans les figures 1-3, la relique de la suture subpleurale étant le signum subpleural.

O. W. RICHARDS (1956) accepte les grandes lignes de l'interprétation de C. D. MICHENER mais incline à penser que la partie antérieure de la suture précoxale devient chez les Aculéates non pas le sillon épicnémial mais bien la carène prépectale (cf. sa fig. 6, prxs). O. W. RICHARDS tient le sillon épicnémial pour une néoformation et l'appelle « anterior oblique suture ».

Les deux auteurs me paraissent avoir tort de vouloir découvrir à tout prix, une partie de la suture précoxale primitive dans la région antérieure

(1) O. W. RICHARDS (1956, fig. 4,5) nomme « posterior oblique suture » un élément du mésothorax des Pompilides et des Chrysidae qui aboutit au scrobe et ne me paraît pas être différent de la suture scrobale des Sphécides. Je suppose qu'il a été amené à nommer « p. o. s. » la suture scrobale des Pompilides parce qu'il croyait avoir identifié déjà une suture scrobale perpendiculaire chez *Chrysis* (sa fig. 4). Le cas des Chrysidae est difficile en raison de l'extrême diversité des structures mésoplectales de leurs espèces; d'autres *Chrysis* que celui figuré par O. W. RICHARDS présentent une suture sublongitudinale ou un peu oblique, aboutissant bien au scrobe. On trouve des cas semblables chez divers Pompilides, cette famille restant singularisée entre toutes par la forte obliquité du mésoplectus et les grandes dimensions de l'aire hypoépimérale.

du mésépisternum. Il est déjà très malaisé d'identifier chez nombre de Symphytes la suture préépisternale figurée schématiquement par C. D. MICHENER (1944, p. 173) pour un *Cephus* et un Tenthredinide. L'examen comparatif de quelques Aculéates, prenons à titre d'exemple un *Podagritus* (fig. 2, 3), un *Dolichurus*, un *Gorytes*, un *Pompilus*, une *Vespula*, une *Monobia*, une *Apoica* et une *Chrysis*, montre que la structure antérieure de la mésopleure est très variablement modifiée en corrélation avec l'importance relative du pronotum et du mésoplectus, avec la tendance de celui-ci à s'incliner plus ou moins fort antéro-ventralement, de s'aplanir ou de se bomber. On peut se demander s'il est raisonnable d'attendre que l'une ou l'autre trace de suture précoxale persiste indubitable dans des territoires aussi modifiables.

O. W. RICHARDS (1956) n'a pas pris en considération le signum subpleural des Sphécides et des Apides mais il l'a reconnu et étiqueté « précoxal

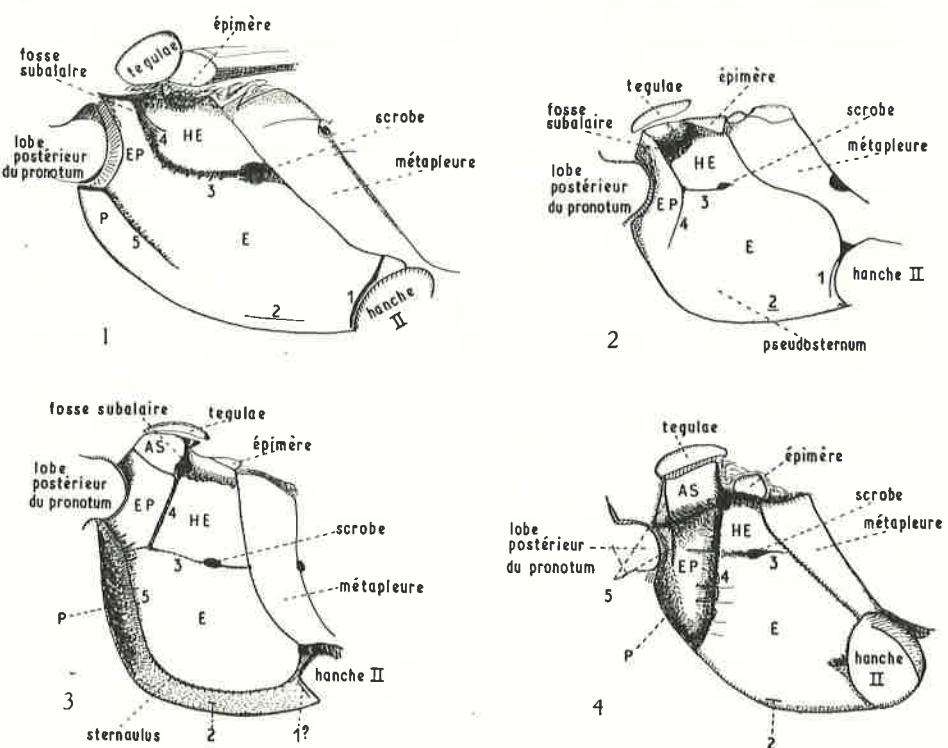


Fig. 1 - 4. — Mésoplectus de quatre Hyménoptères Sphécides :

1. — *Ampulex compressa* FABRICIUS (Ampulicinae). — 2. — *Podium goryganum* LEPELETIER de St. FARGEAU (Sphecinae). — 3. — *Gorytes (Gorytes) laticinctus* LEPELETIER de St. FARGEAU (Nyssoninae). — 4. — *Podagritus (Podagritus) riveti* (STRAND) (Crabroninae).

Légende. — AS aire subalaire; HE aire hypoépimérale; EP épicnémium; P prépectus; E reste de l'épisternum (y compris une grande partie du pseudosternum). — 1 suture précoxale (généralement surchargée de sculptures en relief); 2 signum subpleural; 3 suture scrobale; 4 sillon épicnémial; 5 carène prépectale.

suture » chez un Chryside (sa fig. 4, p. 101). Il me paraît certain que ce signum subpleural est bien comme l'a proposé C. D. MICHENER, un reste de la suture précoxale. En effet, cette structure se présente toujours comme une suture glabre et étroite, à peine ou non surélevée, d'aspect identique à une autre suture mésothoracique primitive, distincte chez la plupart des Aculéates : la ligne parapsidale (cf. C. D. MICHENER, 1944, p. 305, fig. 20, 22). Pour qu'une structure de la région antérieure du mésépisternum puisse être considérée comme un reste de la suture précoxale (ou prépisternale), il faudrait donc qu'elle suggère un rapport avec le signum subpleural par son aspect ou par son orientation. Or aucune structure ne me paraît suggérer ce rapport :

a) le sillon épiconémial (suture prépisternale de C. D. MICHENER) se présente non comme une suture mais bien comme un enfoncement allongé, souvent foveolé; rien de semblable ne me paraît exister chez les Symphytes (2). Ce sillon épiconémial est fortement incurvé vers le scrobe mésépisternal (3) ou bien vers la région antéro-ventrale de l'épisternum (4) ou encore, bifurqué en s'orientant vers les deux à la fois (5). Dans tous les cas, il est tangent ou parallèle à toute direction possible du signum subpleural, on imaginera difficilement qu'il en fut le prolongement.

b) On trouve des carènes prépectales de plusieurs types chez les Sphécides : il semble que la carène prépectale des Crabroniens n'est que l'analogue de la carène prépectale des *Nyssoninae*, laquelle est probablement sans parenté avec la carène prépectale des *Ampulicinae*. L'examen comparatif de séries d'espèces représentatives des différentes sous-familles porte à croire que la différenciation d'un prépectus en avant de l'épicnémium a été acquise polyphylétiquement (6). Imaginer que la

(2) Il ne faut pas confondre le sillon épiconémial avec la suture qui divise antéro-dorsalement l'épisternum chez les Symphytes (séparation de l'anepisternum, cf. G. L. ARORA, 1953, 1956). Le sillon épiconémial des Braconides et des Aculéates réalise toujours une séparation plus postérieure, souvent même antéro-ventrale.

(3) Chez *Anthophora*, *Xylocopa*, *Andrena*, *Bombus*, cf. C. D. MICHENER, 1944, ses fig. 22, 148, 151; chez *Sphecius*, *Stizus*, *Bembix*, cf. J. DE BEAUMONT, 1954, p. 287 (qui appelle ce sillon « suture épisternale »), chez la plupart des *Vespinae* et des *Ampulicinae* où ce sillon est toutefois souvent effacé (il est bien individualisé chez *Ampulex compressa* F., fig. 1).

(4) Chez des *Sphecinae*, cf. F. F. KOHL, 1890, Taf. X; chez *Trypoxyylon*, cf. O. W. RICHARDS, 1934, p. 183 (qui l'appelle « prepectal furrow »); chez des Crabroniens, cf. J. LECLERCQ, 1954, fig. 6-12; chez *Sericophorus*, cf. T. RAYMENT, 1955, p. 91; etc., c'est-à-dire chez les formes dont la suture scrobale est effacée.

(5) C'est le même qu'en (3) mais ici, la suture scrobale reste aussi nette que le sillon épiconémial. On observe ce cas chez *Mellinus* (cf. J. DE BEAUMONT, 1954) et sur ma fig. 2 (*Podium*); c'est aussi le cas chez les Vespides du genre *Apoica*. Chez elles, le signum subpleural est en outre remarquablement long et distinct et paraît atteindre le maximum possible d'extension pour une suture précoxale d'Akuléate. Noter que dans ce cas, le signum subpleural reste encore tout à fait indépendant du complexe sillon épiconémial + suture scrobale.

(6) Je crois même que la formation d'une carène prépectale est apparue polyphylétiquement au sein de la sous-famille des Crabroninae. Deux sous-genre d'*Encopognathus* (sur 5), les *Rhopalum*, un *Lindenius* au moins, et certaines formes non encore classées de Crabroniens australiens proches de *Pseudoturneria* n'en ont pas, tandis que des genres, sous-genres ou espèces proches des précitées en ont une. Je ne puis même exclure l'hypothèse d'une acquisition polyphylétique d'une carène prépectale chez les *Podagratus* du sous-genre *Echuca*.

carène prépectale est une structure primitive des Sphécides qui s'est perdue polyphylétiquement au cours de l'évolution, conduirait à des corollaires absurdes : il faudrait par exemple tenir le mésothorax des *Anacrabro* (J. LECLERCQ, 1954, p. 50) et des *Oxybelus* pour plus primitif que celui des Pemphrédoniens, ce qui serait nier l'évidence.

Il est vrai que la carène prépectale semble parfois s'incurver vers la hanche mésothoracique, tel est le cas chez les Crabroniens du sous-genre *Clytochrysus* qui ont ainsi abusé O. W. RICHARDS (1956, sa fig. 6). Mais ici encore, l'éventuel trajet pseudosternal de la carène reste toujours indépendant et parallèle au signum subpleural. De plus, l'aspect de la carène prépectale semble exclure l'hypothèse d'une suture; il s'agit toujours d'un relief qui vient renforcer la division de l'épicnémium en deux plans. On suit facilement les étapes de l'acquisition et du renforcement de cette carène en comparant les *Rhopalum* (à épicnémium non différencié), les *Podagritus* subg. *Echuca* (à épicnémium différencié en deux plans sans carène chez la plupart des espèces australiennes avec un empâtement chez d'autres espèces australiennes, avec une carène plus ou moins complète chez certaines espèces néotropicales : cf. fig. 4) et chez les *Podagritus* subg. *Podagritus* (où la carène devient complète et les deux plans de l'épicnémium presque perpendiculaires). Une évolution comparable peut s'observer dans les sous-genres d'*Encopognathus*. Une autre a été mise en évidence chez les *Nyssoniae* par J. DE BEAUMONT (1954, pp. 284-287) qui interprète cette évolution en accord avec la thèse défendue ici.

Le cas des *Ampulicinae* mériterait d'être analysé avec attention. Chez ces Sphécides que je tiens pour primitifs, on observe habituellement un sillon ou une carène, ou bien un sillon flanqué d'une carène, dans le territoire où d'autres Sphécides présenteraient soit un sillon épicnémial, soit une carène prépectale. Il ne peut s'agir d'un sillon épicnémial car celui-ci existe indépendamment et circonscrit une aire hypoépimérale facile à reconnaître quand les structures ne sont pas lissées (c'est le cas chez *Ampulex compressa*). Chez certaines espèces (*Ampulex conigera* et *honesta*, *Dolichurus*), on peut supposer qu'il s'agit d'une carène prépectale comparable à celle des autres Sphécides. Mais chez d'autres *Ampulex* (*compressa*, *dives*, *luluana*, *surinamensis*), il s'agit plus d'un sillon que d'une carène, et l'orientation est telle qu'on ne peut exclure définitivement l'hypothèse d'un raccord théorique avec le signum subpleural. O. W. RICHARDS pourrait bien avoir raison dans ce cas, mais c'est le seul qui me paraisse pouvoir s'accorder avec son interprétation, et encore faut-il exprimer de sérieuses réserves.

Conclusions.

1. — Chez les Hyménoptères Apocrites et singulièrement chez les Aculéates, l'épimère et l'anépisternum mésothoraciques ont été refoulés aux angles supérieurs de la mésopleure et sont réduits au point qu'il est généralement difficile de les retrouver. Tout ce passe comme si ces sclérites avaient été récupérés pour renforcer les processus d'appui de la base des

ailes mésothoraciques. Comme d'autre part les Hyménoptères ont aussi réduit ou invaginé leur mésosternum (*cryptosternie*), la plus grande partie du mésoplectus visible extérieurement est en réalité un épisternum. Si on accepte les grandes lignes de l'interprétation de R. E. SNODGRASS (1910) et G. L. ARORA (1953, 1956), cet épisternum est un katépisternum; si on adopte les vues de C. D. MICHENER (1944), c'est un épisternum divisé primitivement en préépisternum et épisternum proprement dit par une suture précoxale.

2. — Ainsi agrandi, le katépisternum ou épisternum + préépisternum n'est pas resté indivisé. La division la plus primitive pourrait passer pour un phénomène de compensation de la *cryptosternie*: un pseudosternum (aire subpleurale) a été délimité par une suture dont il ne reste que deux traces certaines et permanentes chez les Aculéates: le signum subpleural et la suture précoxale. Il reste difficile de prouver que la suture précoxale primitive eut chez les Symphytes un prolongement vertical antérieur comme le propose C. D. MICHENER (1944) et il ne paraît pas raisonnable de chercher un reste de ce prolongement hypothétique sur l'épisternum des Aculéates.

3. — Chez certains Térébrants et les Aculéates, le mésépisternum s'est aussi différencié dans sa région supérieure: deux enfoncements ont apparu (fosse subalaire et scrobe) et ont été réunis par un sillon courbe délimitant une aire hypoépimérale. Celle-ci vient en quelque sorte compenser le refoulement de l'épimère. La suture qui délimite l'aire hypoépimérale peut être interprétée de deux façons: ou bien elle résulte de la réunion de deux sillons indépendants (l'un vertical descendant de la fosse subalaire, l'autre horizontal partant du scrobe), ou bien ses deux abscisses ont tendu à se séparer et à évoluer indépendamment (le sillon vertical tendant à s'allonger, s'élargir et se fovéoler en sillon épicnémial; le sillon horizontal ou suture scrobale tendant au contraire à s'effacer). Quoi qu'il en soit, la prolongation du sillon vertical en sillon épicnémial a introduit une troisième division du mésépisternum: l'épicnémium (7). Enfin, les thorax les plus évolués d'Aculéates présentent en plus trois divisions complémentaires:

a) la différenciation d'un prépectus et sa délimitation par une carène prépectale,

b) la différenciation d'une aire subalaire qui a annexé, ou du moins remplace l'anépisternum (ou sclérite postspiraculaire),

(7) C'est l'aire préépisternale de C. D. MICHENER (1944); je l'ai appelée « prépectus » dans mes travaux antérieurs sur les Crabroniens. Il semble préférable de réservier le mot prépectus à la différenciation secondaire et antérieure de l'épicnémium. Je suppose qu'on n'emploiera plus le mot prépectus pour les Symphytes, les thèses de C. D. MICHENER (1944) et celles de G. L. ARORA (1953, 1956) faisant croire qu'il n'y a pas de prépectus chez les Hyménoptères primitifs et qu'on peut faire l'économie du mot pour ce qui les concerne. On pourrait l'éviter quand il s'agit du sclérite des Chalcidides résultant de l'élargissement de l'anépisternum. Certains voudraient qu'on le réserve pour un sclérite différencié à partir du mésosternum. La logique de pareilles restrictions obligerait à employer des mots différents pour les ailes des insectes et les ailes des oiseaux, et même des mots différents pour les prépectus acquis polyphylétiquement par plusieurs lignées d'Aculéates.

c) la séparation de l'épisternum par une ligne à la limite des plans vertical et pseudosternal, cette ligne pouvant être un sillon ou sternaulus, ou une carène précoxale prolongeant secondairement soit la carène prépectale, soit un processus précoxal en relief.

RÉSUMÉ.

Je propose de classer comme suit, de la plus primitive aux plus évoluées, les différentes structures observables sur le mésoplectus des Sphécides :

- a) signum subpleural et suture précoxale (monophylétiques);
- b) sillon épiconémial et suture scrobale (probablement monophylétiques);
- c) sillon séparant l'aire subalaire (peut-être polyphylétique);
- d) carènes prépectales (polyphylétiques);
- e) sternaulus, carènes précoxales, tubercles précoxaux, hypersternauli, (toutes ces structures étant certainement polyphylétiques).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- ARORA, G. L.
 1953. *The external morphology of Diprion pini (L.) (Symphyta-Hymenoptera)*. (Research Bull. East Panjab Univ., Zool., n° 25).
 1956. *The relationship of the Symphyta (Hymenoptera) to other orders of Insects on the basis of adult external morphology*. (Ibidem, n° 90).
- DE BEAUMONT, J.
 1954. *Remarques sur la systématique des Nyssoninae paléarctiques (Hym. Sphecid.)*. (Rev. Suisse Zool., LXI, p. 283).
- FERRIS, G. E.
 1940. *The myth of the thoracic sternites of insects*. (Micro-entomology, V, p. 87).
- KOHL, F. F.
 1890. *Die Hymenopterengruppe der Sphecinen. I. Monographie der natürlichen Gattung Sphecodes Linné (sens. lat.)*. (Ann. k. k. Naturhist. Hofmus. Wien, V, pp. 77 et 317).
- LECLERCQ, J.
 1954. *Monographie systématique, phylogénétique et zoogéographique des Hyménoptères Crabroniens*. (Liège, les Presses de « Lejeunia »).
- MARECHAL, P.
 1938. *Sur trois Coelinius de la collection THOMSON (Hymén., Braconidae, Dacnusinae)*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique, LXXVIII, p. 201).
- MICHENER, C. D.
 1944. *Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the Bees (Hymenoptera)*. (Bull. American Mus. Nat. Hist., LXXXII, p. 155).
- RAYMENT, T.
 1955. *Taxonomy, morphology and biology of Sericophorine Wasps*. (Mem. N. Mus., Melbourne, n° 19).
- RICHARDS, O. W.
 1934. *The american species of the genus Trypoxyylon (Hymenopt., Sphecoidea)*. (Trans. R. Ent. Soc. London, LXXXII, p. 173).
 1956. *An interpretation of the ventral region of the hymenopterous thorax*. (Proc. R. Ent. Soc. London (A), XXXI, p. 99).
- SNODGRASS, R. E.
 1910. *The thorax of the Hymenoptera*. (Proc. U. S. N. Mus., XXXIX, p. 37).

UNIVERSITÉ DE LIÈGE, LABORATOIRE DE BIOCHIMIE
ET INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.