

LA NOMENCLATURE ALAIRE  
DE COMSTOCK-NEEDHAM DANS L'ÉTUDE  
DES BRACONIDES : DISTINCTION DES GENRES  
*PHANEROTOMA* ET *PHANEROTOMELLA*  
[HYM. BRACONIDAE, CHELONINAE]

PAR

Bernard SIGWALT

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, 24, rue Bayard, Paris 75008.  
et Laboratoire d'Entomologie. Muséum national d'Histoire naturelle.  
45, rue Buffon, Paris 75005

SUMMARY

The Comstock-Needham Nomenclature in the study of Braconids : discrimination between the genera *Phanerotoma* and *Phanerotomella* (Hym. Braconidae, Cheloniinae).

Taking into account the peculiar wing venation of *Phanerotoma* WESMAEL vs *Phanerotomella* SZEPLIGETI, the author concludes that the COMSTOCK-NEEDHAM system as applied to *Hymenoptera* by ROSS (1936), is better than the JURINEAN system for describing and understanding the wings of Braconids. In addition to taxonomic purposes, the COMSTOCK-NEEDHAM terminology will help further insights in the morphology and the phylogeny of this family.

MOTS-CLÉS : Terminologie, Nervation, COMSTOCK-NEEDHAM, JURINE,  
*Hymenoptera*, *Braconidae*, *Phanerotoma*, *Phanerotomella*.

L'étude des Hyménoptères se heurte encore actuellement à l'adoption d'une nomenclature alaire commune à l'ensemble de l'Ordre. Pour les Symphytes, les Apoïdes ou plus généralement les Aculéates, c'est la nomenclature de COMSTOCK-NEEDHAM qui prévaut le plus souvent, alors que celle de JURINE est la plus couramment utilisée chez les Térébrants, Ichneumonides et Braconides en particulier.

Les raisons de cette situation sont essentiellement historiques. Le choix entre les deux systèmes est resté longtemps influencé par les travaux de ROHWER & GAHAN (1916) qui avaient réussi à synthétiser les diverses

Manuscrit reçu le : 20-v-1977, accepté le 10 juin 1977.

25 AVR. 1978

O. R. S. T. O. M. M

Collection de Référence

926 P. Z. A.

terminologies utilisées à l'époque et toutes dérivées de celle de JURINE. Au même moment, les conceptions de COMSTOCK-NEEDHAM (1898), qui s'étaient rapidement imposées dans la plupart des autres Ordres, nécessitaient encore des recherches fondamentales complémentaires pour les Hyménoptères, chez qui la formation des nervures précède la trachéation (SÉGUY, 1959). Ces recherches n'ont trouvé leur conclusion générale qu'avec ROSS (1936). En ce qui concerne les Braconides, les travaux plus spécialisés de RIEGEL (1948), repris par EADY (1974), conduisent maintenant à une interprétation cohérente des différents types d'ailes rencontrés dans cette Famille. Mais, mises à part des études particulières, comme celle de GRIFFITHS (1964) sur les *Dacnusiinae*, ils n'ont finalement pas encore été utilisés dans les études récentes de Systématique générale ou de Phylogénie (TOBIAS, 1967; PAPP, 1974; VAN ACHTERBERG, 1976). On peut d'ailleurs remarquer que chez ces derniers auteurs la nervation joue un rôle très minime parmi les différentes structures prises en considération pour justifier les lignées proposées.

Une révision actuellement en cours du genre *Phanerotomella* SZEPLI-GÉTI nous a fait aborder ce problème de nomenclature alaire, dans la mesure où les différences avec le genre voisin *Phanerotoma* WESMAEL nécessitent une interprétation, et, en l'espèce, la nomenclature de JURINE se révèle inadaptée.

#### CARACTÈRES GÉNÉRAUX

##### DES NOMENCLATURES DE Jurine et Comstock-Needham

Sur un plan général, on peut dire que les deux systèmes sont de conceptions entièrement différentes, sinon opposées. La nomenclature de JURINE est éminemment pratique et répond aux besoins stricts des taxonomistes. Correspondant à un système topographique, elle transcrit d'un groupe à l'autre les similitudes de configuration issues du jeu complexe de fusions ou oblitérations de nervures qu'on rencontre dans l'Ordre. Elle ne cherche pas à traduire des homologues réelles de structures (ROHWER & GAHAN, op. cit.). Celles-ci, inversement, sont à la base du système de COMSTOCK-NEEDHAM. Par études de morphologie comparée, une nervation archétype est proposée, à partir de laquelle les différents types d'ailes peuvent être déduits. Cette conception dynamique est étroitement associée aux recherches de phylogénie.

En pratique, cette différence d'utilisation entre les deux systèmes s'efface dès qu'on aborde l'étude particulière d'un groupe plus restreint. En effet, à l'intérieur de ce groupe les nervures de même dénomination dans un système donné sont normalement homologues entre elles. Les caractères de nervation qui sont utilisés dans la séparation des sous-familles ou des genres reçoivent, indépendamment de la nomenclature choisie, une importance systématique ou une valeur hiérarchique. Dans le système COMSTOCK-NEEDHAM, cette hiérarchie peut être directement interprétée suivant des processus d'évolution. Le système de JURINE devient par contre ambigu à cet égard. Chez les Braconides, par exemple, la réduction pro-

gressive de la nervation est bien interprétée comme le résultat d'une évolution. Le mécanisme n'en est pas explicité, mais on en décrit l'aboutissement et les filiations correspondantes deviennent implicites.

Cette ambiguïté du système de JURINE est renforcée fondamentalement par le choix arbitraire des qualifications de « longitudinale » ou « transverse » données à chaque nervure. C'est là un langage de morphologiste et si des modifications sont à décrire dans la disposition d'une nervure, on leur donnera un poids différent suivant que celle-ci sera incluse dans l'une ou l'autre catégorie.

De même, on verra plus loin à propos de la terminologie appliquée à l'aile inférieure que ROHWER & GAHAN (op. cit.), en se défendant certes de tout essai de morphologie comparée, ont malgré tout été conduits à une interprétation pour pallier les différences de configurations apparaissant entre les deux ailes. Il est remarquable dans ce cas que, mises à part les questions de vocabulaire, ils soient arrivés à des correspondances qui seront les homologies de ROSS (op. cit.) dans le système de COMSTOCK-NEEDHAM.

#### Application des deux systèmes de nomenclature chez *Phanerotoma*

Les deux systèmes de nomenclature seront illustrés sur deux espèces de *Phanerotoma* WESMAEL : *P. uniformis* BRUES (fig. 1) pour celui de JURINE, suivant la terminologie actuelle, dérivée de ROHWER & GAHAN (op. cit.), et *P. saussurei* KOHL (fig. 2) pour celui de COMSTOCK-NEEDHAM suivant les travaux de ROSS (op. cit.) et la terminologie de EADY (op. cit.).

##### *Aile antérieure*

Au niveau de l'aile antérieure, la divergence majeure apparaît dans la description du champ antérodiscal.

Celui-ci comporte en effet dans le système de JURINE deux nervures longitudinales séparées. La nervure Radiale *R* prend son origine sur le stigma et la nervure Cubitale *Cu* part ici du parastigma (elle peut s'attacher sur la Basale *B* dans d'autres groupes). Ces deux nervures sont reliées par deux transverses :  ${}_1I-Cu$  et  ${}_2I-Cu$ .

D'après ROSS, l'interprétation est différente. Les deux nervures longitudinales sont constituées par le Secteur Radial *SR* et la Médiane *M*, mais celles-ci fusionnent sur une partie de leur trajet. Le *SR* est relié ensuite au stigma par une transverse *r* et à la Médiane par une autre transverse *r-m*. Autrement dit, la première abscisse libre du *SR* correspond à la première transverse  ${}_1I-Cu$  de JURINE, et la transverse *r* correspond à la première abscisse de la nervure Radiale de JURINE.

Sur le plan de l'interprétation, et éventuellement dans des recherches sur l'évolution, les deux systèmes n'auraient pas ainsi la même logique. Selon l'un ou l'autre, les modifications possibles de cette configuration intéresseront soit des nervures longitudinales, soit des transverses. Ce problème va se poser directement avec l'étude de *Phanerotomella*.

Toujours sur l'aile antérieure, et dans le champ postérodistal, une deuxième différence importante est à noter au niveau de la Médiane de JURINE. Sa dernière abscisse se prolonge vers le champ distal par la nervure

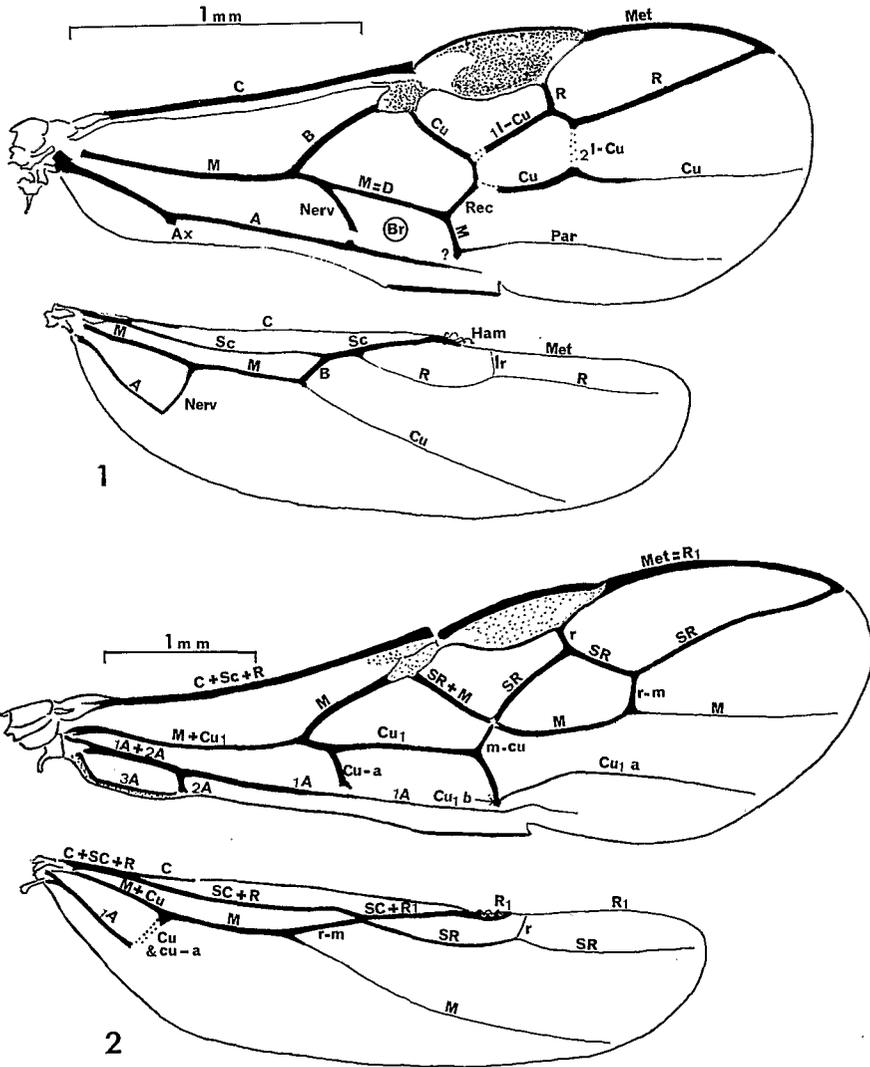


FIG. 1. Nomenclature alaire de JURINE. *Phanerotoma uniformis* BRUES.

Aile antérieure. A : anale; Ax : axillaire; B : basale; Br : cellule brachiale; C : costale; Cu : cubitale; D : discoidale; M : médiane; Met : métacarpe; 1 & 2 I-Cu : intercubitales; Nerv : nervulus; Par : parallèle; R : radiale; Rec : récurrente; ? : transverse non nommée.

Aile postérieure. A : anelle; B : baselle; C : costelle; Cu : cubitelle; Ham : hamules; Ir : interradielle; M : medielle; Met : metacarpelle; Nerv. : nervellus; R : radielle; Sc : sous-costelle.

FIG. 2. Nomenclature alaire de COMSTOCK-NEEDHAM. *Phanerotoma saussurei* KOHL.

Aile antérieure et postérieure 1, 2 & 3 A : anales; Cu<sub>1</sub> : cubitale avec deux branches Cu<sub>1a</sub> et Cu<sub>1b</sub>; Cu-a : transverse cubito-anale; M : médiane; m-cu : transverse médio-cubitale; Met : metacarpe; R<sub>1</sub> : radiale; r : transverse inter-radiales; r-m : transverse radio-médiane; Sc : sous-costale; SR : secteur radial.

Parallèle *Par.* et vers la nervure Anale *A* par une petite transverse dont le nom n'est d'ailleurs pas codifié, sa présence sur une aile de Braconide se traduisant généralement dans des descriptions par « fermeture de la cellule Brachiale *Br* ». Selon COMSTOCK-NEEDHAM, l'ensemble correspond à une seule nervure longitudinale, la nervure Cubitale  $Cu_1$  comportant deux branches :  $Cu_{1a}$  et  $Cu_{1b}$ .

Sur le plan de l'évolution, une fois encore, la présence ou l'absence d'une transverse n'a pas la même signification que la dichotomie d'une nervure longitudinale.

L'ouverturé ou la fermeture de la cellule Brachiale peut d'ailleurs être d'une grande importance taxonomique (GRIFFITHS, op. cit.). Son ouverture est par exemple caractéristique chez les *Euphorinae* (TOBIAS, 1965 et 1966). On verra que chez *Phanerotomella* la cellule est « ouverte », alors qu'elle est « fermée » dans la très grande majorité des *Phanerotoma*.

#### *Aile postérieure*

Au niveau de l'aile postérieure, le système de JURINE adapte la terminologie appliquée à l'aile antérieure. ROHWER & GAHAN (op. cit.) utilisent le diminutif *-ella* : Radiella, Cubitella..., pour éviter des homologies formelles entre les deux nervations, mais admettent cependant que celles-ci sont possibles. En outre, à défaut d'une correspondance topographique évidente entre les deux ailes, le nom des nervures est déterminé par leur qualité de longitudinale ou de transverse et par leur ordre.

L'application de ce mode de correspondance conduit à un résultat intéressant au niveau antéro-distal. Le Secteur Radial de ROSS et la Radiella de JURINE ont cette fois le même trajet prenant son origine sur la Subcostella avant que celle-ci atteigne le bord de l'aile et s'épaississe à l'insertion des hamules. Mais cela implique dans le système de JURINE que la Radiella soit reliée à la Metacarpella par une transverse : l'Interradiella, sans correspondance sur l'aile antérieure. L'interprétation de ROSS reste par contre cohérente avec celle de l'aile antérieure où la transverse *r* a son homologue, le *SR* prenant dans les deux cas son origine sur le tronc Radial avant le stigma.

#### La nervation de *Phanerotomella*. Comparaison avec *Phanerotoma*

Le genre *Phanerotomella* a été créé par SZEPLIGETI en 1900 pour décrire deux espèces originaires de Bornéo. Par rapport à *Phanerotoma*, les caractères distinctifs du nouveau genre reposaient d'une part sur la forme des pattes postérieures, d'autre part sur la nervation : « Radialader mit zwei Abschnitten... ». Cette réduction de trois à deux du nombre d'abscisses de la Radiale était accompagnée par la description de la 2<sup>e</sup> cellule cubitale de chaque espèce : « sitzend » pour *P. longipes* et « oben gestielt » pour *P. sculpturata*. Ces deux dispositions sont illustrées par les ailes de *P. gigantea* GRANGER (fig. 3) et *P. kerteszi* SZEPLIGETI (fig. 4).

Mais, les espèces décrites depuis lors montrent, lorsque des séries sont disponibles, que ces dispositions sont en fait assez variables d'un individu

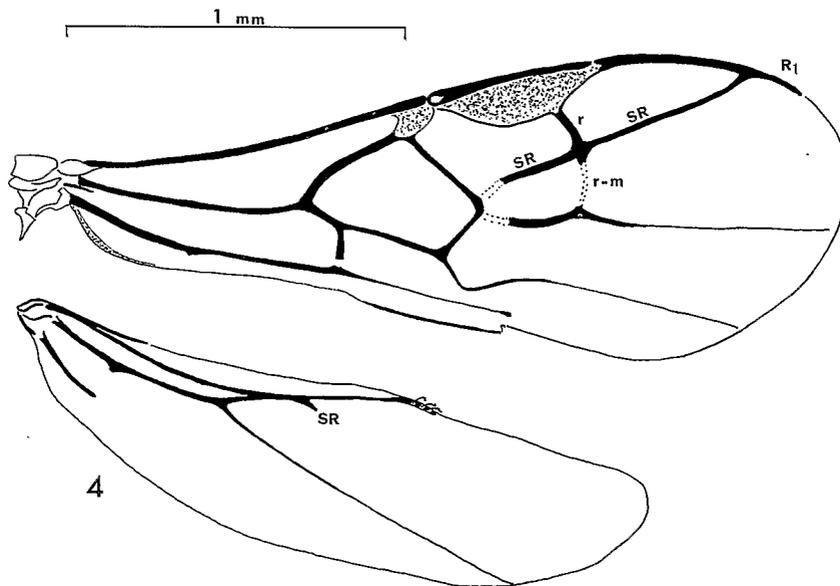
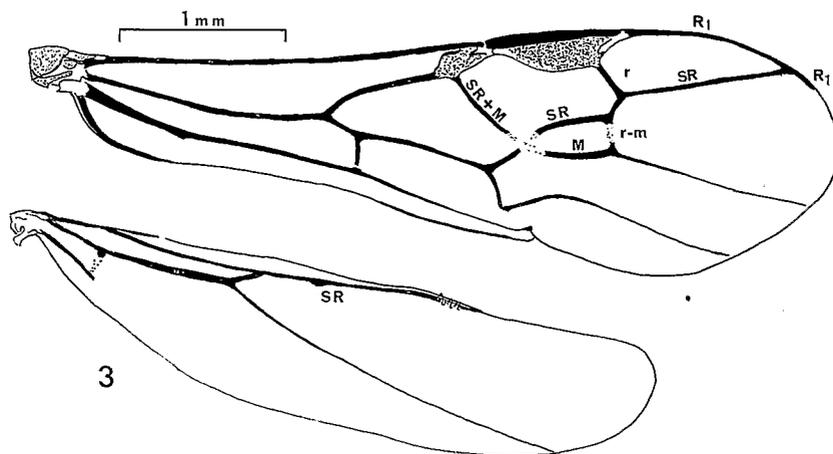


FIG. 3, Deuxième cellule cubitale pétiolée. *Phanerotomella gigantea* GRANGER. Nomenclature des nervures dans le système de COMSTOCK-NEEDHAM.

FIG. 4, Deuxième cellule cubitale sessile. *Phanerotomella kerteszi* SZEPLIGETI. Nomenclature des nervures dans le système de COMSTOCK-NEEDHAM.

à l'autre sinon même entre les deux ailes d'un spécimen particulier. La cellule cubitale est souvent plus ou moins longuement pétiolée et la position interstitielle de  $1I-Cu$  avec  $R_1$  peut même être atteinte (SNOFLAK, 1950, description de *P. flavipes*). Une disposition interstitielle caractéristique de l'espèce peut elle-même être plutôt un état d'équilibre et l'amorce d'une abscisse intermédiaire sur la nervure Radiale est quelquefois visible, de sorte que GRANGER (1949) a pu décrire *P. spinosa* de Madagascar chez

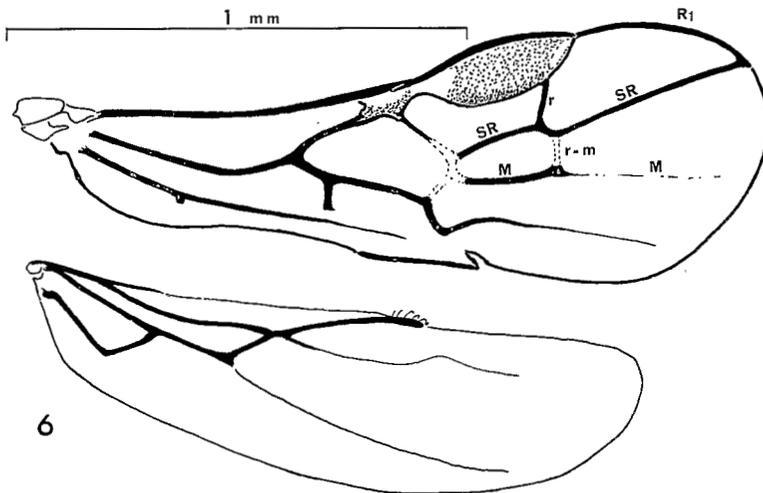
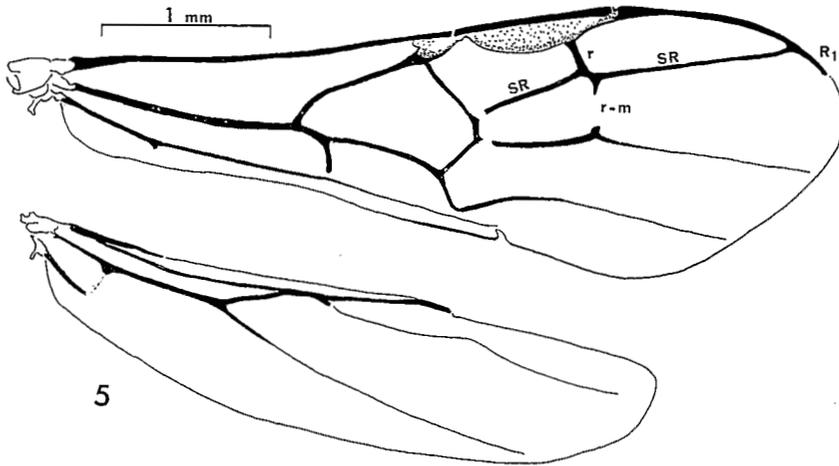


FIG. 5, *Phanerotomella spinosa* GRANGER. Nomenclature des nervures dans le système de COMSTOCK-NEEDHAM.

FIG. 6, *Phanerotoma pygmaea* SZEPLIGETI. Nomenclature des nervures dans le système de COMSTOCK-NEEDHAM.

qui la Radiale comporte nettement trois abscisses, la seconde, bien que réduite, restant toujours distincte. L'examen de nouveaux exemplaires de cette espèce montre que cette disposition peut être accusée chez certains individus (fig. 5). et sur ce détail de nervation *P. spinosa* GRANGER n'est pratiquement pas distinct de *Phanerotoma uniformis* (fig. 1).

La diagnose de SZEPLIGETI est dès lors à compléter, mais au-delà du problème taxonomique, se pose celui de l'interprétation qu'on peut donner à ces différentes dispositions apparaissant dans un même genre.

Les nervations de *Phanerotoma* et *Phanerotomella* diffèrent en outre sur deux autres points.

Sur l'aile antérieure, la cellule Brachiale est ouverte chez *Phanerotomella* et généralement fermée chez *Phanerotoma* (fig. 3-4).

Ce caractère n'est pas toujours facile à voir et n'est pas souvent évoqué dans les descriptions, ni clairement figuré. Parmi les 12 espèces de *Phanerotoma* en provenance d'Afrique au Sud du Sahara ou de Madagascar et les 7 espèces paléarctiques qui ont pu être examinées, seul *P. pygmaea* SZEPLIGETI (fig. 6) présente une cellule ouverte, et parmi les autres espèces connues du Catalogue de SHENEFELT (1973), une telle cellule ouverte ne se retrouve nettement d'après les illustrations correspondantes que chez *P. bennetti* MUESEBECK et *P. nigripelta* MUESEBECK, tous deux de Trinidad.

Sur l'aile postérieure enfin, ainsi que l'a noté DE SAEGER (1948), la cellule radiale est normalement divisée par une Inter-radiale chez *Phanerotoma*, celle-ci ne se trouvant pas chez *Phanerotomella*. Cette différenciation du champ radial est toutefois plus ou moins prononcée chez *Phanerotoma* et l'effacement du Secteur Radial s'accompagne de celui de la transverse *r* comme chez *P. pygmaea* qui rejoint également *Phanerotomella* pour ce caractère.

#### DISCUSSION

Deux conclusions peuvent se dégager de ce qui précède.

Au plan particulier, la nervation ne procure pas de caractère absolu dans la différenciation des deux genres *Phanerotoma* et *Phanerotomella*. Chez chacun d'eux on trouve des espèces qui seraient rattachables au genre voisin d'après les seuls caractères alaires. Les deux genres sont cependant nettement différents. Ainsi que l'a déjà souligné DE SAEGER (op. cit.), *Phanerotomella* se distingue par sa forme générale plus svelte, accusée par des pattes postérieures allongées. La conformation de la tête est plus massive, avec des temps larges, des yeux oblongs, un clypeus étroit. Le nombre d'articles antennaires est élevé et variable de 30 à 60, alors qu'il est relativement fixé à 23 chez *Phanerotoma*.

S'il convient donc de conserver les deux genres, leurs nervations doivent dès lors être considérées sous un angle évolutif et plus général que celui de la fourniture de critères dichotomiques définitifs. Outre les caractères précédemment évoqués, valables dans la très grande majorité des cas, et sur le sens desquels on reviendra ci-dessous, des différences complémentaires apparaissent. Chez *Phanerotomella* l'aile est en général plus allongée. Le Métacarpe se prolonge nettement au-delà de l'aboutissement de la nervure Radiale, *sensu* JURINE, et la nervure Cubitale, avec la même terminologie, s'insère à la base du parastigma, alors que chez *Phanerotoma* elle s'insère en son milieu. Le Stigma est généralement allongé chez *Phanerotomella* et globuleux chez *Phanerotoma*, ce qui dans l'ensemble donne à cette dernière aile une forme plus trapue, comme si sa robustesse était basée sur un axe allant du repli d'accrochage des hamules au Stigma, alors que chez *Phanerotomella* cet axe s'incurve vers l'extrémité de l'aile.

Le maintien des deux genres conduit ainsi à l'interprétation de leur nervation, et il en découle une conclusion d'ordre plus général.

Une telle interprétation nécessite d'abord un outil descriptif bien adapté. Sans reprendre tous les arguments de EADY (op. cit.) en faveur de la nomenclature de COMSTOCK-NEEDHAM, cette étude montre les avantages de ce système par rapport à celui de JURINE.

La migration progressive de la *seconde*, transverso-cubitale le long du Radius et son insertion sur la *première* chez certains *Phanerotomella* pose d'abord un problème de vocabulaire, généralement évité dans ce cas par la description d'une deuxième cellule cubitale « pédonculée ». Le point est mineur, mais montre déjà que les auteurs sont gênés par l'insertion d'une transverse sur une autre.

Cette migration est par contre facilement décrite avec le système de COMSTOCK-NEEDHAM, la transverse *r-m* se déplaçant le long d'une seule et même nervure longitudinale : le Secteur Radial. Si le cas est rare, il n'est d'ailleurs pas exclusif du groupe étudié. Cette migration s'observe également par exemple chez les *Aridelus* MARSHALL (*Euphorinae*). La position interstitiale avec *r* est presque atteinte chez *A. funerator* DE SAEGER et elle l'est effectivement dans le genre voisin *Arideloides* PAPP, décrit récemment. Dans le cas de nervations présentant une aréole : *Microdus* NEES (*Agathidinae*) ou encore *Protomicroplitis* ASHMEAD et *Hypomicrogaster* ASHMEAD, sensu NIXON, 1965, (*Microgasterinae*), les dispositions proximale, interstitiale ou distale de *r-m* par rapport à *r* apparaissent suivant les espèces. Cette migration de l'insertion de *r-m* présente ainsi un certain caractère de généralité qu'il convient de souligner.

En corollaire, la liaison Stigma-Secteur Radial par la transverse *r* selon ROSS, d'une part garde la cohérence terminologique entre les deux ailes, d'autre part correspond bien aux modifications observées dans l'architecture de l'aile. L'orientation de *r* vers la base de l'aile chez *Phanerotoma pygmaea* rappelle la configuration alaire de nombreux *Microgasterinae*.

Au niveau de la nervure Cubitale de COMSTOCK-NEEDHAM enfin, on a déjà vu que, même pour le taxonomiste, cette nomenclature avait l'avantage d'identifier une nervure importante.

En résumé, il apparaît sur l'exemple particulier des *Phanerotoma* et *Phanerotomella* que, tant pour sa description que pour sa compréhension morphologique, la nervation des Braconides est mieux interprétée dans le cadre de la nomenclature de COMSTOCK-NEEDHAM que dans celle de JURINE. Les comparaisons avec des genres appartenant à des sous-familles différentes se trouvent facilitées.

La comparaison directe entre les deux genres montre enfin que *Phanerotomella* possède en général plus de caractères plésiomorphes que *Phanerotoma* : forme de la tête, nombre élevé d'articles antennaires, taille en général plus grande, sculpture plus nette. En ce qui concerne les nervations, l'état actuel des recherches ne permet pas par contre d'assigner à chacun des caractères étudiés et à leur état de telles valeurs différentielles, plésio-

ou apomorphiques, dans la phylogénie du groupe. Une fois encore de telles interprétations ne paraissent possibles qu'avec l'adoption du système de COMSTOCK-NEEDHAM, permettant ainsi de nouveaux progrès dans le domaine général de la systématique évolutive.

## BIBLIOGRAPHIE

- ACHTERBERG, C. VAN, 1976. — A preliminary key to the subfamilies of the *Braconidae* [*Hymenoptera*]. — *Tijdschr. Ent.*, 119 (3) : 33-78.
- COMSTOCK, J. H. & NEEDHAM, D. G., 1898. — The wings of Insects IX. — The venation of the wings of *Hymenoptera*. — *Amer. Nat.*, 32 : 413-424.
- DE SAEGER, H., 1948. — *Cardiochilinae* et *Sigalphinae* [*Hymenoptera Apocrita*] Fam. *Braconidae*. — Exploration du Parc National ALBERT. Mission G. F. DE WITTE (1933-1935), 53 : 1-272. — *Inst. Parcs nationaux Congo belge*. Bruxelles.
- EADY, R. D., 1974. — The present state of nomenclature of wing venation in the *Braconidae* [*Hymenoptera*]; its origins and comparison with related groups. — *J. Ent.* (B) 43 (1) : 63-72.
- GRANGER, C., 1949. — *Braconides* de Madagascar. — *Mem. Inst. Scient. Madagascar*, A (II) : 1-428.
- GRIFFITHS, G. C. D., 1964. — The *Alysiinae* (*Hym. Braconidae*) parasites of the *Agromyzidae* (*Diptera*). I. — General questions of taxonomy, biology and evolution. — *Beitr. Entomol.* 14 (7/8) : 823-914.
- NIXON, G. E. J., 1965. — A reclassification of the tribe *Microgasterini* [*Hymenoptera : Braconidae*]. — *Bull. British Mus.* (N. H.), Suppl. 2 : 1-284.
- FAPP, J., 1974. — A study on the systematics of *Braconidae* [*Hymenoptera*]. — *Fol. Entomol. Hung.*, XXVII (2) : 109-133.
- RIEGEL, G. T., 1948. — The wings of *Braconidae* [*Hymenoptera*]. — *Ann. Entom. Soc., Am.*, XLI (4) : 439-449.
- ROHWER, S. A. & GAHAN, A. B., 1916. — Homology of the Hymenopterous wing. — *Proc. entom. Soc. Wash.*, XVIII (1) : 20-76.
- ROSS, H. H., 1936. — The ancestry and wing venation of the *Hymenoptera*. — *Ann. Entom. Soc. Am.*, XXIX (1) : 99-111.
- SÉGUY, E., 1959. — Introduction à l'étude morphologique de l'aile des Insectes. — *Mém. Mus. nat. Hist. nat. N. S.*, (A) XXI : 1-248.
- SHENEFELT, R. D., 1973. — *Hymenopterorum Catalogus* (nova editio) 10 : *Braconidae* (6), *Cheloninae*, *Phanerotoma* WESMAEL : 909-929 Uitgeverig Dr W. JUNK B. V., 's Gravenhage.
- TOBIAS, V. I., 1965. — Generic groupings and evolution of parasitic Hymenoptera of the subfamily *Euphorinae* (*Braconidae*). Part I. — *Ent. Rev.*, 1965 (4) : 494-507 (Trad. de *Entom. Obozr. Acad. Sci. USSR*, 44 : 841-865). — 1966. — Part. II. — *Ent. Rev.*, 1966 (3) : 348-358 (*Entom. Obozr. Acad. Sci. USSR*, 45 : 612-633). — 1967. — A review of the classification, phylogeny and evolution of the family *Braconidae* [*Hymenoptera*]. — *Ent. Rev.*, 1967 (3) : 387-399 (*Entom. Obozr. Acad. Sci. USSR*, 46 (3) : 645-669).