

Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 3. Sous-familles des Vespinae et Polistinae (Hymenoptera, Aculeata)

par Jacques BITSCH

30 rue du lac d'Oô, F – 31500 Toulouse <colette.bitsch@orange.fr>

Résumé. – Dans le cadre d'un travail plus général sur la morphologie comparée des genitalia mâles des Hyménoptères Vespidae, le présent article fournit une description détaillée et une illustration des derniers segments du gastre et des structures phalliques de cinq espèces de Vespinae appartenant aux genres *Vespa*, *Dolichovespula* et *Vespula*, et de deux espèces de Polistinae du genre *Polistes*. Ces données, ainsi que celles trouvées dans la littérature, permettent de préciser les modifications des différentes structures dans les divers taxa. Une conclusion générale sur la morphologie comparée des genitalia mâles des Vespidae est donnée, faisant ressortir l'intérêt de données précises pour les études taxonomiques.

Abstract. – **Comparative morphology of the last gastral segments and of the male genitalia of Vespidae. 3. Subfamilies Vespinae and Polistinae (Hymenoptera, Aculeata).** The present paper, following two previous papers dealing with the comparative morphology of the male genitalia of two subfamilies (Eumeninae and Masarinae respectively), gives a detailed description and illustration of the last gastral segments and of the phallic structures of five species of Vespinae belonging to the genera *Vespa*, *Dolichovespula* and *Vespula*, and of two species of Polistinae of the genus *Polistes*. These data, compared with reports from the literature, are used to specify the evolutionary changes undergone by the different phallic structures in the different lineages. A general conclusion on the male genitalia of Vespidae is given, highlighting the possible use of detailed morphological characters in taxonomic and phylogenetic studies.

Keywords. – Vespidae, Vespinae, Polistinae, male genitalia, comparative morphology.

Le présent article concernant les Vespinae et les Polistinae constitue la troisième et dernière partie d'une étude consacrée à la morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. Les deux articles précédents avaient porté sur les Eumeninae et sur les Masarinae (BITSCH, 2012a, b). La classification retenue ici suit celle de CARPENTER (1982) qui a considéré la famille des Vespidae comme étant monophylétique, et subdivisée en six sous-familles, dont celles traitées ici.

Une étude détaillée de la morphologie de *Vespula pennsylvanica* (Saussure, 1857), donnée par DUNCAN (1939), inclut des observations sur le squelette et la musculature de l'abdomen des femelles et des mâles ; elle donne en particulier des figures précises pour les genitalia mâles de cette espèce, comparés à ceux de *Dolichovespula arenaria* (Fabricius, 1775) et de *Vespa crabro* (Linné, 1758). La revue générale de SNODGRASS (1941) consacrée aux genitalia mâles de presque tous les groupes d'Hyménoptères, contient une description et une interprétation de la structure des genitalia mâles de quelques Vespinae et Polistinae. Certaines publications de Systématique prennent aussi en compte, mais de façon souvent sommaire, la forme des constituants des genitalia externes de ces insectes. Enfin plusieurs études récentes, destinées à élucider la phylogénie des Vespidae ou de certains groupements (sous-familles, genres) au sein des Vespidae, font appel à des analyses cladistiques fondées sur des caractères morphologiques, en particulier sur des caractères tirés des structures génitales et sur leurs différents états selon les taxa. Ces publications sont mentionnées plus loin, lors de la discussion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cinq espèces de Vespinae et deux espèces de Polistinae ont été examinées dans le cadre du présent travail ; tous les exemplaires proviennent du sud de la France :

Vespa velutina Lepeletier, 1836

Dolichovespula media (Retzius, 1783)

Dolichovespula sylvestris (Scopoli, 1763)

Vespula rufa (Linné, 1758)

Vespula vulgaris (Linné, 1758)

Polistes biglumis (Linné, 1758)

Polistes semenowi Morawitz, 1889

Les observations et les dessins ont été réalisés d'après des montages en préparations microscopiques de l'ensemble des capsules phalliques, puis des différentes pièces après dissection. La terminologie morphologique employée ici est celle déjà utilisée dans les deux précédents articles sur les genitalia mâles des Vespidae (BITSCH, 2012a, b). Une correspondance avec les principaux termes utilisés par d'autres auteurs est donnée dans le tableau I.

Tableau I. – Terminologie comparée des genitalia mâles de différents Vespidae, selon les auteurs.

SNODGRASS (1941)	RICHARDS (1956)	GUIGLIA (1972)	IUGA (1972)	CARPENTER (1987, 1991)	présent article
Vespidae	<i>Vespula</i>	Vespini	<i>Vespa</i>	Vespidae	Vespinae, Polistinae
basal ring	basal ring	lobe basal du stipes	gonobase (coxite 8)		anneau basal
parameral plate	basiparamere (paramere)	stipes	pince externe	paramere	gonocoxite
paramere				paramere (para- meral process)	lobe distal du gonocoxite
parameral spine	parameral spine	squama	gonostyle	parameral spine	gonostyle
volsella	volsella		pince interne	volsella	volselle
volsellar plate	lamina volsellaris		basivolselle	lamina volsellaris	corps volsellaire
volsella ridge					carène volsellaire
digitus	digitus	volselle	digitus volsellaris	digitus	digitus
cuspis	cuspis		cuspis	cuspis	cuspis
aedeagus	aedeagus	pénis	phallus	aedeagus	aedeagus
penis valves	penis valves	sagittes	valves péniales		valves péniennes
					lobe ventral de la valve pénienne
basal apodeme			apodème basal		apodème basal
median arm					plaque basale

OBSERVATIONS

VESPINAE

Les derniers segments du gastre. – La description des segments 6 à 8 du gastre (segments VII à IX de l'abdomen) est donnée en prenant pour exemple le cas de *Vespa velutina* (fig. 1-4). Le tergite 6 du gastre est un sclérite transverse, environ deux fois plus large que long (fig. 1).

Son bord distal (postérieur) est presque rectiligne au milieu, arrondi sur les côtés. La surface de la moitié distale du tergite est munie de nombreuses soies de longueur moyenne, dirigées vers l'arrière, les soies du bord distal étant plus longues. Les angles antéro-latéraux du tergite forment des lobes assez courts et saillants. Le tergite 7 (fig. 3), qui porte la dernière paire de stigmates, est environ deux fois plus large que long, son bord distal arqué présente une légère échancrure médiane. La moitié environ de la surface distale du tergite est munie de soies de taille moyenne, insérées chacune au centre d'une petite impression cuticulaire, les soies marginales étant plus longues. Le tergite 8 est une petite plaque ovale, faiblement sclérifiée, mais renforcée sur ses bords.

Le sternite 6 (fig. 2) est une sclérite transverse dont le bord postérieur présente une forte échancrure médiane arrondie. La moitié distale du sternite 6 est munie d'ornementations circulaires de tailles variées, servant d'embases à des soies assez longues, rectilignes, dirigées vers l'arrière. La surface du sternite porte en plus, dans sa partie moyenne, une bande transverse de petites soies serrées. Le sternite composite 7+8 (fig. 4) apparaît comme une plaque à bords latéraux convergents vers l'apex ; le bord postérieur est largement échancré, l'échancrure étant limitée par des angles saillants. La moitié distale de la surface du sternite est munie de longues soies. Un double renforcement transverse, arqué, marque le bord antérieur du sternite 7+8 ; du milieu de l'arc postérieur (sternite 8) se détache le *spiculum gastrale* assez fort, un peu épaissi à son apex.

Les genitalia mâles

Vespa velutina (fig. 5). – L'*anneau basal* est bien développé et sclérifié ventralement et latéralement, mais réduit et entièrement membraneux sur la face dorsale. Il forme ainsi les trois quarts

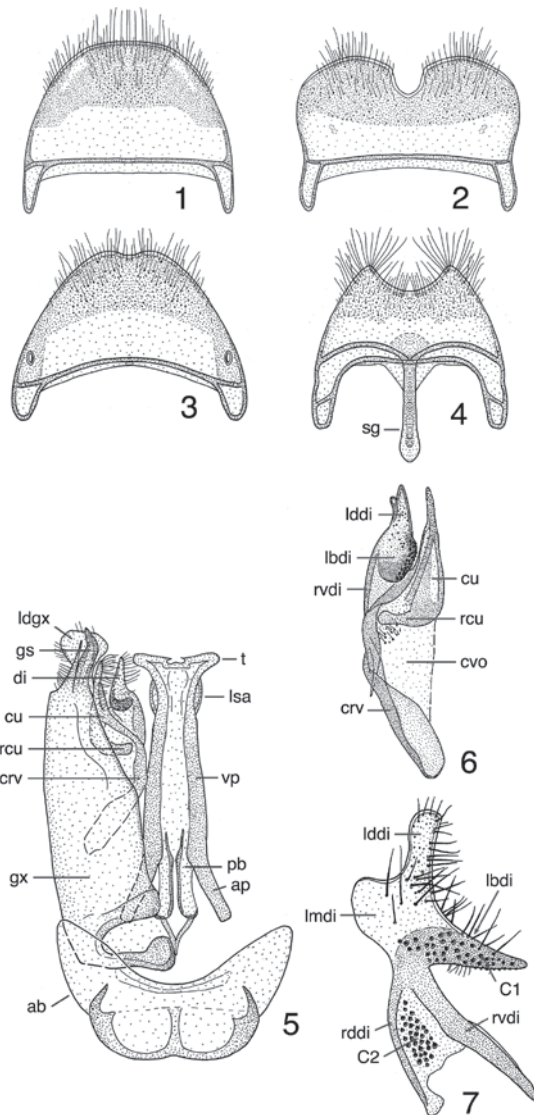


Fig. 1-7. – *Vespa velutina* Lepeletier. – 1, Tergite 6 du gastre. – 2, Sternite 6. – 3, Tergite 7. – 4, Sternite 7+8. – 5, Ensemble des genitalia mâles en vue ventrale, gonocoxite et volselle gauches supprimés. – 6, Volselle, vue ventrale. – 7, Volselle, vue latérale. (*ab*, anneau basal ; *ap*, apodème basal de l'aedeagus ; *C1*, *C2*, groupes de conules ; *crv*, crête volsellaire ; *cu*, cuspis ; *cvo*, corps volsellaire ; *di*, digitus ; *gs*, gonostyle ; *gx*, gonocoxite ; *lbdi*, lobe basal du digitus ; *lddi*, lobe distal du digitus ; *ldgx*, lobe distal (dorsal) du gonocoxite ; *lmdi*, lobe médial (ventral) du digitus ; *lsa*, lobe subapical de l'aedeagus ; *pb*, plaque basale de l'aedeagus ; *rcu*, racine de la cuspis ; *rddi*, racine dorsale du digitus ; *rvdi*, racine ventrale du digitus ; *sg*, *spiculum gastrale* ; *t*, tête de l'aedeagus ; *vp*, valve pénienne).

d'un anneau plus large que long, distinctement séparé des gonocoxites dont il recouvre la base. Le bord distal ventral de l'anneau est largement échancré. Les *gonocoxites* ["parameral plates" de SNODGRASS (1941)] sont grands, allongés, fortement sclérifiés, leur partie proximale large et épaissie. Le bord médio-ventral de chaque gonocoxite est d'abord subrectiligne, puis il forme une ligne oblique qui se rapproche progressivement de la partie distale du gonocoxite. A son extrémité rétrécie, le gonocoxite présente un court lobe distal (équivalent du "paramere" de SNODGRASS) qui est dilaté en une lame à bords arrondis. Le *gonostyle* ("parameral spine" de SNODGRASS) est longuement inséré dans la partie distale dorsale du gonocoxite correspondant ; sa partie libre est courte et arquée, dépassant à peine le lobe distal, et son extrémité est pointue.

La *volselle* est de structure complexe qui se présente de façon différente selon l'angle d'observation. Le *corps volsellaire* est allongé, sa surface faiblement sclérifiée munie de soies assez courtes ; il est entièrement soudé latéralement au bord médial du gonocoxite correspondant. Le bord médial du corps volsellaire est renforcé par une *crête volsellaire* fortement sclérifiée, coudée dans sa partie moyenne, formant à sa base un long bras oblique élargi à son extrémité (fig. 6). Le corps volsellaire se prolonge distalement par un lobe externe, la *cuspis*, qui a la forme d'un triangle allongé ; dans sa partie moyenne la *cuspis* présente un lobe médial sombre muni de conules (groupe C3, non visible sur la fig. 6) ; une puissante racine incurvée, de direction transverse, relie la base de la *cuspis* à la crête volsellaire. Le lobe interne, ou *digitus*, comporte un lobe distal qui, en vue ventrale, apparaît de forme conique (fig. 6) ; la partie moyenne du *digitus*, renflée, montre un fort épaississement, le lobe basal du *digitus* ; plus basalement encore, une forte racine ventrale du *digitus* vient s'appliquer contre la crête volsellaire. En vue latérale (fig. 7), on constate que la partie moyenne du *digitus* porte un court lobe médial arrondi et un grand lobe basal triangulaire, très sclérifié et très sombre, muni de nombreux conules (groupe C1). Le *digitus* possède deux racines, une grande racine ventrale et une racine dorsale plus étroite ; entre les deux, une aire triangulaire moins fortement sclérifiée porte un autre groupe de conules (groupe C2). *Digitus* et *cuspis* portent de longues soies, qui n'ont été que très incomplètement représentées sur les dessins.

L'*aedeagus* est subtronqué à son extrémité apicale ; celle-ci (tête de l'*aedeagus*) est munie d'une paire d'expansions latérales arrondies et d'une paire de lobes subapicaux à bord latéral convexe (fig. 5). La cuticule du bord apical de l'*aedeagus* est épaissie et percée de nombreux canalicules longitudinaux qui s'ouvrent à l'extérieur par de petits pores. Dans leur partie moyenne, les valves pénienues s'épaissent, formant de chaque côté un lobe ventral peu développé, visible seulement en vue latérale. Les apodèmes basaux sont courts, faiblement incurvés et divergents. La plaque basale médiane, située entre les apodèmes, présente une paire d'épaississements longitudinaux qui rejoignent un petit sclérite en Y, lui-même attaché au bord médio-dorsal des gonocoxites droit et gauche.

Dolichovespula media (fig. 8-11). – *Anneau basal* large, distinct des gonocoxites, sclérifié ventralement et sur les côtés, entièrement membraneux sur la face dorsale, son bord proximal ventral en forme de grande échancrure triangulaire. *Gonocoxites* grands, allongés. Face ventrale de chaque gonocoxite large à la base, formant un grand lobe faiblement échancré médialement, puis la face ventrale du gonocoxite se rétrécit vers l'apex. Le lobe distal du gonocoxite est saillant, beaucoup plus court que le *gonostyle*. Celui-ci a une partie libre assez allongée, arquée, pointue à l'extrémité et munie de longues soies (non figurées).

Corps volsellaire étroit, longuement soudé au bord médio-ventral du gonocoxite. Le bord médial du corps volsellaire est renforcé en une longue et étroite *crête* sclérifiée. Distalement le corps volsellaire se prolonge par la *cuspis*, dont l'extrémité allongée est nettement plus courte que le gonocoxite. Le bord interne de la *cuspis* est muni d'une série dense de soies spiniformes ; à sa base, la *cuspis* présente une racine arquée, transverse (fig. 9). La partie

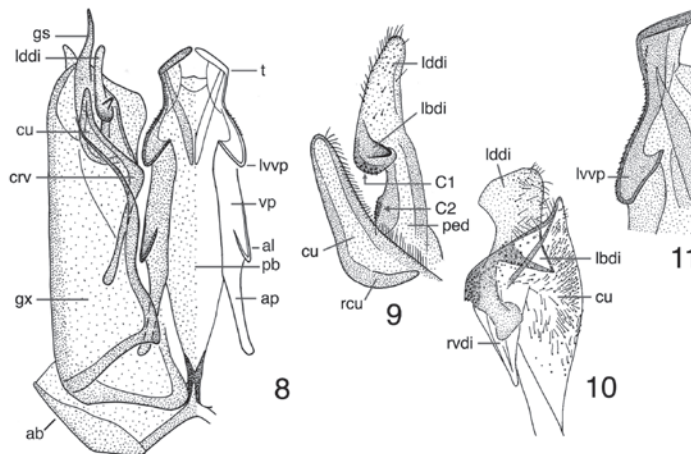


Fig. 8-11. – *Dolichovespula media* (Retzius). – 8, Genitalia mâles vue ventrale, gonocoxite et volselle gauches supprimés. – 9, Partie distale de la volselle, vue ventrale. – 10, Volselle, vue latérale. – 11, Partie apicale de l'aedeagus, moitié droite, vue ventrale. (Abréviations comme sur les fig. 1-7. De plus : *al*, apophyse latérale de l'apodème basal de la valve pénienne ; *lvvp*, lobe ventral de la valve pénienne ; *ped*, pédicelle du digitus).

distale du *digitus* est de forme allongée en vue ventrale, mais, en vue latérale, elle apparaît comme une lame aplatie formant un lobe basal pointu, très sclérifié, qui porte des conules brun foncé (fig. 10). Un autre groupe de conules se trouve un peu plus basalement sur le bord latéral du pédoncule qui unit la partie moyenne du digitus à la partie proximale ou racine ventrale.

Partie distale de l'aedeagus large et courte, subtronquée à l'apex, avec une grande invagination médiane (fig. 8, 11). Cette partie distale se renfle vers la base en une paire de lobes ventraux arrondis, saillants. De chaque côté de la partie distale, le bord latéral concave de l'aedeagus présente une rangée de minuscules denticules. Les *valves péniennes*, assez larges, se prolongent basalement, chacune munie d'un épaississement qui correspond probablement à l'*apophyse latérale* de l'apodème basal présent chez d'autres espèces. Les *apodèmes basaux* de l'aedeagus sont assez courts et faiblement incurvés. Entre eux, la plaque basale se rétrécit progressivement à son extrémité et se soude à la partie basale dorsale des gonocoxites droit et gauche.

Dolichovespula sylvestris (fig. 12-16). – *Anneau basal* large, ses marges proximale et latérales renforcées, ainsi qu'une ligne longitudinale médiane. Son bord distal ventral est légèrement concave. Face dorsale entièrement membraneuse. *Gonocoxites* allongés, très sclérifiés. Le bord médio-ventral de chaque gonocoxite forme un lobe à marge faiblement concave, puis il dessine une ligne oblique en direction de la région apicale de la capsule phallique. L'extrémité du gonocoxite se dilate en un petit lobe distal qui enveloppe une partie du *gonostyle*. Celui-ci assez court, très sclérifié, la partie distale libre terminée par une pointe effilée.

Corps volsellaire étroit, allongé, soudé au bord médio-ventral du gonocoxite ; il est renforcé sur son bord médial par une longue *crête volsellaire* formant une lame aplatie à son extrémité (fig. 12). La *cuspis* montre un lobe distal allongé, étroit ; la partie moyenne de la cuspis présente un lobe médial muni de conules (groupe C3), mais ce lobe est généralement caché sous le digitus ; enfin la cuspis est pourvue d'une racine courbe. En vue ventrale, le *digitus* porte un lobe distal allongé, digitiforme, un peu plus long que la cuspis. En vue latérale (fig. 14), le lobe distal du digitus apparaît comme une lame aplatie ; il forme un lobe basal triangulaire pointu et porte un renforcement cuticulaire muni de conules brun sombre (groupe C1) ; d'autres conules (groupe C2) se placent un peu plus basalement. La partie proximale du digitus forme une grande racine ventrale triangulaire, qui rejoint la crête volsellaire.

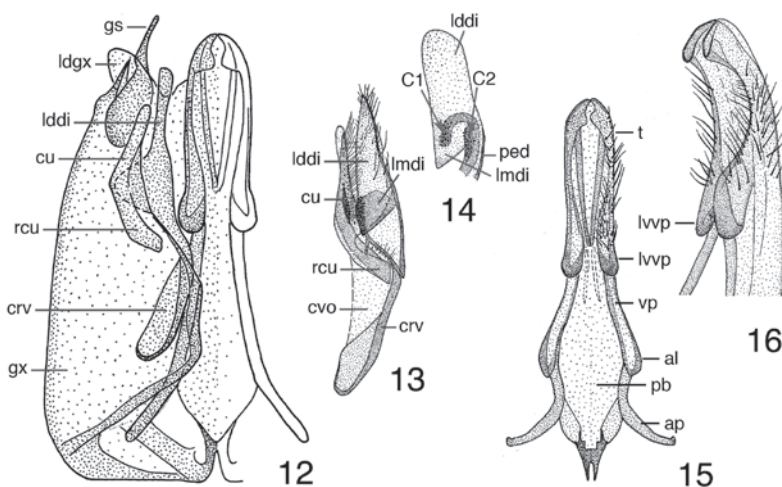


Fig. 12-16. – *Dolichovespula sylvestris* (Scopoli). – 12, Genitalia mâles, vue ventrale, sans l'anneau basal, gonocoxite et volselle gauches supprimés. – 13, Volselle, vue ventrale. – 14, Lobe distal du digitus, vue latérale. – 15, Aedeagus, vue ventrale. – 16, Détail de la partie apicale de l'aedeagus, vue latéro-ventrale. (Abréviations : cf. figures précédentes).

Aedeagus allongé, dépassant un peu l'extrémité des gonocoxites. La partie distale de l'aedeagus (fig. 15) est faite des deux *valves péniennes* parallèles, munies de longues soies, séparées l'une de l'autre par une aire médiane faiblement sclérifiée (fig. 16). A sa partie proximale, chaque valve pénienne est pourvue d'un *lobe ventral* saillant, très sclérifié, arrondi sur les bords. Les apodèmes basaux des valves péniennes sont longs, coudés, dirigés obliquement vers la base de la capsule phallique ; ils présentent un léger renflement (apophyse latérale) dans leur région moyenne. Entre les apodèmes se trouve une large plaque basale, qui se rétrécit rapidement à son extrémité et se soude aux bords médio-dorsaux des gonocoxites droit et gauche.

Vespula rufa (fig. 17-18). – *Anneau basal* large ventralement, sclérifié sur ses bords et le long d'une ligne médio-ventrale, le bord ventral distal pourvu d'une grande échancrure médiane arrondie. La face dorsale de l'anneau basal est très réduite et membraneuse. Les *gonocoxites* sont grands et allongés ; le bord médio-ventral de chaque gonocoxite forme une ligne oblique un peu onduleuse qui part d'une petite apophyse basale pour se rapprocher progressivement du lobe distal, celui-ci peu développé, arrondi. Le *gonostyle* est en forme d'épine saillante, très sclérifiée, dépassant un peu du lobe distal du gonocoxite.

Corps volsellaire bien développé et pourvu sur son bord médial d'une puissante *crête volsellaire* coudée à sa base (fig. 18). *Cuspis* en continuité avec le corps volsellaire, terminée par un lobe distal triangulaire, faiblement sclérifié, un peu plus court que le lobe distal du gonocoxite ; la cuspis possède un lobe médial saillant, difficile à voir, et une forte racine ventrale. Le *digitus* se reconnaît à son lobe distal allongé, faiblement sclérifié, à peu près de la longueur du lobe distal de la cuspis. La partie moyenne du digitus forme un grand lobe basal triangulaire, fortement sclérifié et muni de conules peu distincts. Le digitus présente aussi deux racines, une grande racine ventrale et une dorsale réduite (celle-ci non visible sur la figure).

L'*aedeagus* dépasse en longueur l'extrémité des gonocoxites avec les gonostyles. La partie distale de l'aedeagus forme une tête large, subrectangulaire, à bord apical faiblement convexe, chaque côté étant accompagné d'une baguette sclérifiée arquée (fig. 17). Les valves

péniennes sont largement séparées l'une de l'autre par une aire médiane faiblement sclérifiée. Chaque valve se prolonge par un apodème basal allongé, presque rectiligne, de direction oblique. La plaque basale large, échancrée à son extrémité, est prolongée par une baguette médiane qui se soude à la base dorsale des gonocoxites.

Vespula vulgaris (fig. 19-20). – *Anneau basal* environ deux fois plus large que long, bien sclérifié ventralement et latéralement, son bord distal ventral présentant une petite échancrure médiane arrondie. *Gonocoxites* grands, fortement sclérifiés, larges à la base, leur bord médio-ventral étant faiblement échancré dans la partie basale, puis dirigé en oblique vers la région apicale. Lobe distal du gonocoxite petit, tronqué à l'apex ; la partie subapicale du gonocoxite présente en outre, sur la face dorsale, un petit processus digitiforme, dirigé médialement et un peu obliquement. *Gonostyle* allongé, digitiforme, arrondi à l'apex, couvert de soies de taille moyenne à longue.

Le *corps volsellaire*, soudé latéralement au gonocoxite correspondant, comporte, du côté médial, un sclérite allongé, brun sombre ; il s'agit probablement de la *crête volsellaire* (fig. 20) élargie. Cette crête porte de nombreux tubercules brun sombre qui donnent à son bord médial, vu de profil, un aspect denticulé. La *cuspis* est une large plaque triangulaire, pointue à l'apex ; elle porte quelques gros tubercules semblables à ceux de la crête volsellaire. Le *digitus*, très développé, prolonge la crête volsellaire. Sa partie distale a la forme d'un lobe allongé, à côtés parallèles, arrondi à l'apex et densément muni de longues soies. Cette partie distale du *digitus* dépasse l'extrémité du gonocoxite et du gonostyle. La partie moyenne du *digitus* forme un lobe médial presque rectangulaire, saillant sur le côté ; ce lobe présente une aire ovale très sombre munie d'une vingtaine de conules. D'autres conules sont également présents un peu plus basalement, sur une zone de transition entre *digitus* et crête volsellaire.

L'*aedeagus* allongé dépasse un peu l'extrémité des lobes distaux du *digitus*. La partie apicale de l'*aedeagus* est caractéristique : elle forme un disque résultant de l'union des têtes aplaties des deux valves péniennes (fig. 19). A la base du disque se place une paire de fortes dents obliques. Le reste de la partie distale de l'*aedeagus* est constitué des deux valves péniennes subparallèles ; elles présentent chacune un épaissement basal qui correspond

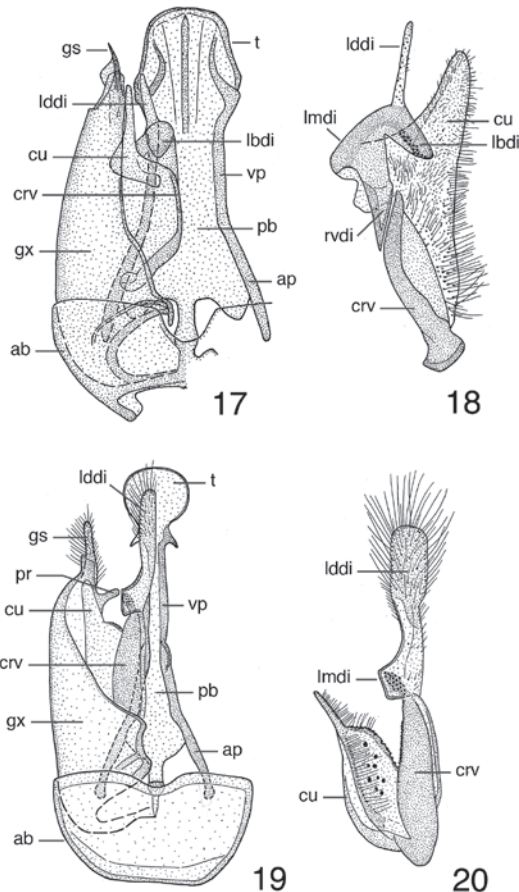


Fig. 17-20. – 17-18, *Vespula rufa* (Linné) : 17, genitalia mâles, vue ventrale, gonocoxite et volselle gauches supprimés ; 18, volselle, vue ventrale. – 19-20, *Vespula vulgaris* (Linné) : 19, genitalia mâles, vue ventrale, gonocoxite et volselle gauches supprimés ; 20, volselle, vue latérale (Abréviations : cf. figures précédentes).

probablement au lobe ventral de la valve pénienne. Les apodèmes basaux, légèrement arqués, divergent vers la partie proximale de la capsule phallique. Entre eux, une large plaque basale présente à son extrémité un brusque rétrécissement, puis vient se souder aux bords proximaux dorsaux des gonocoxites droit et gauche.

POLISTINAE

Les genitalia mâles des deux espèces examinées ici, *Polistes biglumis* et *P. semenowi*, sont représentés sur les figures 21 à 29 ; ils sont très semblables entre eux, de sorte qu'une description commune paraît suffisante.

Le tergite 7 du gastre est de forme triangulaire, à bord postérieur saillant, arrondi (fig. 21). Tergite 9 en forme de petite plaque allongée (fig. 22). Le sternite 7+8 est une large plaque à bord postérieur subtronqué, muni de longues soies claires, légèrement épaissies, dirigées vers l'arrière (fig. 23). *Spiculum gastrale* assez fort et pointu, dépassant nettement le niveau des apophyses antéro-latérales du sternite 7.

Anneau basal grand, transverse, bien développé ventralement et latéralement, réduit et membraneux sur sa face dorsale (fig. 24, 27). Il est clairement séparé des gonocoxites dont il recouvre largement la partie basale. *Gonocoxites* allongés, sclérifiés (fig. 24). Le bord médio-ventral de chaque gonocoxite présente une large échancrure dans sa partie proximale, puis, après une légère saillie médiane, il se dirige obliquement vers la région distale. Le gonocoxite se prolonge sans interruption par un lobe distal dorsal à bord arrondi à l'apex. Le *gonostyle* est long, droit, progressivement effilé jusqu'à l'apex pointu ; il porte, dans sa partie moyenne, plusieurs rangées de longues soies incurvées à leur extrémité.

Corps volsellaire peu développé, soudé au bord médio-ventral du gonocoxite correspondant ; *crête volsellaire* arquée, relativement courte (fig. 25). La *cuspis* forme un petit lobe saillant, rétréci à l'apex ; elle est élargie dans sa partie moyenne et présente à sa base une racine arquée bien sclérifiée. *Digitus* plus long, son lobe distal subcylindrique, un peu renflé à l'apex ; à sa base, un épaississement fortement sclérifié, muni de nombreux conules sombres, forme le lobe basal du digitus (fig. 25, 28). Une grande racine ventrale rejoint l'extrémité de la crête volsellaire.

Partie distale de l'*aedeagus* assez longue et étroite, un peu renflée à l'apex (fig. 24, 26). Les deux valves péniennes, légèrement divergentes vers la base, portent chacune une longue série de denticules acérés dont la pointe est dirigée du côté basal. Je n'ai pas noté de différence saillante entre les garnitures de denticules dans les deux espèces de *Polistes* examinées (fig. 26, 29). A la base de la série de denticules, sur chaque valve pénienne, se trouve un lobe ventral, plus ou moins saillant sur le côté. Les apodèmes basaux sont allongés, assez étroits, divergents vers la partie proximale de la capsule phallique. Entre eux, la plaque basale, moins fortement sclérifiée et arrondie à son extrémité, s'attache au bord médio-dorsal des gonocoxites droit et gauche.

DISCUSSION

Les observations rapportées ci-dessus concernant cinq espèces de Vespinae et deux espèces de Polistinae peuvent être rapprochées de celles publiées par divers auteurs pour mieux connaître la variabilité des caractères structuraux affectant les genitalia mâles de ces deux sous-familles de Vespidae. Le mémoire de DUNCAN (1939) fournit une illustration précise des genitalia mâles de trois espèces de Vespinae : *Vespula pennsylvanica*, *Dolichovespula arenaria* et *Vespa crabro*. Les descriptions de Duncan correspondent assez bien aux observations présentées ici, mais elles emploient une terminologie ancienne et surtout ne donnent pas une interprétation correcte des volselles. L'ouvrage de SNODGRASS (1941), étendu à un grand nombre de familles d'Hyménoptères, traite en particulier de la morphologie des genitalia mâles de trois espèces de

Vespinæ : *Polistes canadensis annularis* (Linné) [*Polistes annularis* (Linné, 1763)], *Vespula maculata* (Linné) [*Dolichovespula maculata* (Linné, 1763)] et *Vespa crabro*. Mes observations sur plusieurs espèces de ces genres fournissent des détails complémentaires sur certaines structures, et utilisent une nomenclature un peu différente de celle de Snodgrass, du fait d'une interprétation des pièces génitales comme étant des dérivés appendiculaires des segments abdominaux VIII et IX (la question a été discutée dans la première partie du présent travail, consacrée aux

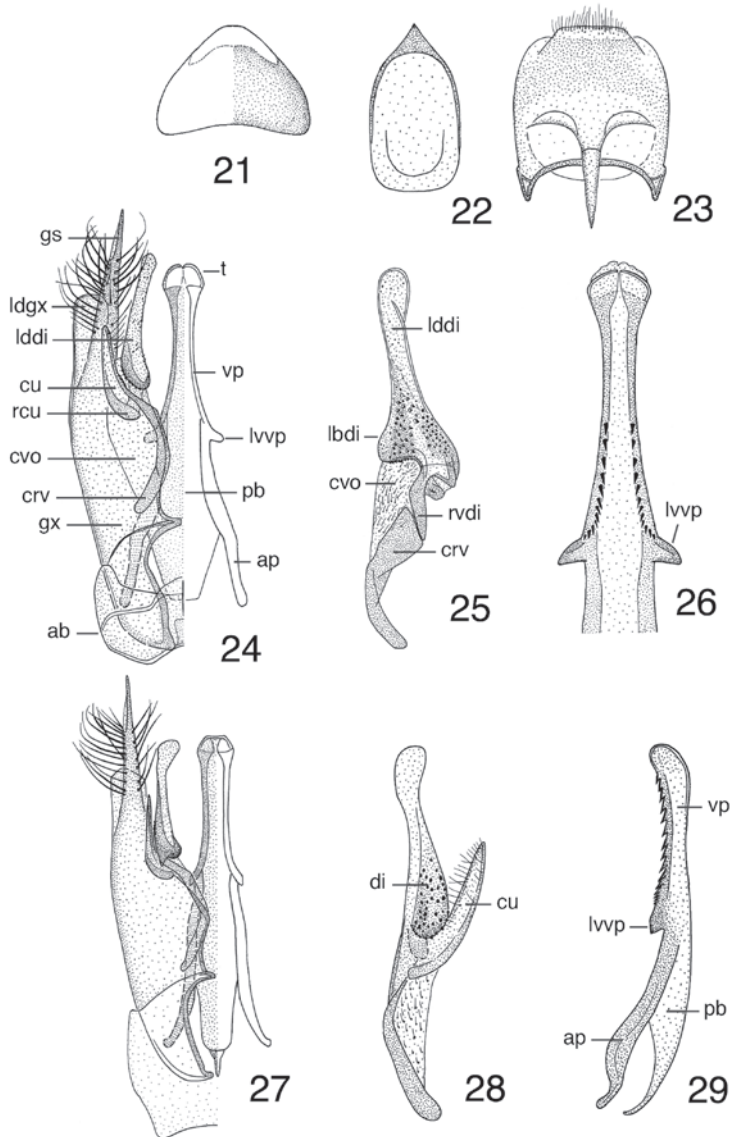


Fig. 21-29. – 21-23, *Polistes semenowi* Morawitz : 21, tergite 7 du gastre ; 22, tergite 9 ; 23, sternite 7+8. – 24-26, *Polistes biglumis* (Linné) : 24, genitalia mâles, vue ventrale, gonocoxite et volselle gauches supprimées ; 25, volselle, vue ventrale (cuspid non visible) ; 26, détail de la partie apicale de l'aedeagus, vue ventrale. – 27-29, *Polistes semenowi* Morawitz : 27, genitalia mâles, vue ventrale, gonocoxite et volselle gauches supprimées ; 28, volselle, vue ventrale ; 29, aedeagus, vue latérale (Abréviations : cf. figures précédentes).

Eumeninae). Une concordance entre les termes utilisés dans le présent travail et ceux employés par SNODGRASS (1941) et différents autres auteurs est donnée dans le tableau I.

La plupart des publications postérieures à celle de SNODGRASS (1941), concernant les genitalia mâles des Vespidae, ont été faites en langue anglaise et ont naturellement adopté la terminologie de l'auteur américain ; c'est le cas par exemple de l'ouvrage de RICHARDS (1956, 1962) et de l'article de EL-DEEB *et al.* (1965) qui présente une étude sommaire des genitalia mâles de *Vespa orientalis* var. *aegyptiaca* Fab. (en vérité le nom *aegyptiaca* doit être attribué à E. André, 1884, et non à Fabricius). Le travail de IUGA (1972) porte notamment sur l'anatomie des derniers segments abdominaux de *Vespa crabro* et fournit des informations sur la musculature qui plaident en faveur d'une origine appendiculaire des genitalia mâles. L'ouvrage de GUIGLIA (1972) consacré à la faune d'Europe des guêpes sociales (Vespini et Polistini groupés dans la famille des Vespidae *s. str.*) utilise certains caractères tirés des genitalia mâles pour la discrimination des espèces. Malheureusement le dessin d'ensemble des genitalia mâles des *Vespula rufa* (Linné, 1758) (fig. IV *in* GUIGLIA) est incomplet et utilise une terminologie ancienne. Par contre, la figure XXX (GUIGLIA, 1972 : 82), représentant les capsules phalliques de douze espèces européennes de Vespini, s'avère très utile pour aider le systématicien dans ses déterminations. L'étude de CHARNLEY (1973) comporte la représentation, sous trois faces, des capsules phalliques de nombreuses espèces des différentes sous-familles de Vespidae ; elle permet ainsi de comparer aisément les diverses structures, et attire plus spécialement l'attention sur les "*parameral spines*" (gonostyles) (voir plus loin). Diverses autres publications, dues à des systématiciens, fournissent ici et là des dessins des appareils copulateurs mâles ; c'est le cas par exemple de la clé de détermination des espèces allemandes des Vespidae fournies par WOLF (1986) et de celle fournie récemment par MAUSS & TREIBER (2004).

Les analyses détaillées de CARPENTER (1982, 1987, 1991), de CARPENTER & PERERA (2006) et de PICKETT & CARPENTER (2010) sur la phylogénie des Vespinae ont utilisé plusieurs caractères tirés de la structure des genitalia mâles et de leurs différents états possibles. L'article d'ARCHER (1994) sur la phylogénie de 23 espèces du genre *Vespa* Linné, 1758, utilise la forme de l'aedeagus comme l'un des caractères morphologiques retenus dans son analyse. En ce qui concerne plus spécialement les Polistinae, on peut citer, outre les travaux généraux de SNODGRASS (1941) et de CHARNLEY (1973), les articles plus récents de CARPENTER (1996, 1997) et de PICKETT & WENZEL (2004) sur la phylogénie du genre *Polistes* Latreille, 1802, de CARPENTER & MATEUS (2004) sur le genre *Nectarinella* Bequaert, 1938, et sur cinq genres voisins, de ANDENA *et al.* (2007) sur le genre *Pseudopolybia* Saussure, 1863, de PICKETT & WENZEL (2007) sur le genre *Apoica* Lepelletier, 1836, enfin de SILVEIRA (2008) sur le genre *Mischocyttarus* Saussure, 1853. Toutes ces études phylogénétiques prennent en compte des caractères tirés de la structure des genitalia mâles.

Ces études, jointes aux observations rapportées ici, permettent de résumer comme suit les principales modifications présentées par les différentes structures qui constituent la capsule phallique des Vespinae et des Polistinae¹.

Anneau basal. – Dans le groupe considéré, c'est une structure transversale, généralement plus large que longue, bien développée ventralement et sur les côtés, mais réduite dorsalement à une aire membraneuse. Il entoure ventralement et latéralement la base des gonocoxites. Sa taille et sa forme varient selon les taxa ; il a tendance à être plus réduit chez les Vespinae, étant parfois étroitement appliqué contre les gonocoxites.

¹ Une étude récente de BUCK *et al.* (2012), publiée après la rédaction du présent article, utilise les caractéristiques morphologiques des genitalia mâles, ainsi que certains paramètres morphométriques, pour délimiter plusieurs espèces au sein d'un complexe du genre *Polistes* (*Fuscopolistes*) de la région paléarctique est.

Gonocoxites ("*parameral plates*" de SNODGRASS). – Ils forment une paire de sclérites puissants, larges à la base et rétrécis vers l'apex. Le trajet de leurs bords médiaux (ou internes), du côté ventral et du côté dorsal, varie sensiblement selon les taxa. Chaque gonocoxite se prolonge sans interruption par un lobe distal ("*paramere*") dont la taille, assez réduite chez les Vespinae et Polistinae, et la forme sont un peu variables. Parfois, par exemple chez *Vespula vulgaris* et *V. germanica* (Fabricius, 1793), le bord médio-dorsal du gonocoxite porte, dans sa partie subapicale, un processus digitiforme ("*paramere process*") dirigé médialement (cf. GUIGLIA, 1972). L'étude de SILVEIRA (2008), dans son analyse du genre *Mischocyttarus*, a retenu en particulier la présence ou l'absence de longues soies sur le lobe distal du gonocoxite.

Gonostyles ("*parameral spines*"). – La taille et la forme du gonostyle porté à la partie apico-dorsale de chaque gonocoxite, fournissent d'intéressantes caractéristiques au plan taxonomique et phylogénétique. Le gonostyle des Vespinae est court, pointu, souvent arqué. Celui des Polistinae, au moins dans le genre *Polistes*, est plus long et rectiligne, progressivement rétréci vers l'apex ; sa partie moyenne, préapicale, porte un groupe de longues soies incurvées à l'apex. CHARNLEY (1973) a calculé, chez de nombreuses espèces des différentes sous-familles de Vespidae, un "*parameral spine index*" (PSI) qui exprime le rapport entre la longueur de la partie libre du gonostyle et la longueur des gonocoxite + gonostyle, multiplié par 100. Ce rapport est très bas chez les Vespinae : il varie de 0 à 10 selon les espèces (absence de gonostyle chez plusieurs espèces de *Provespa* Ashmead, 1903, et chez *Vespa crabro*). Il est un peu plus élevé chez les Polistinae, où il varie entre 8 et 21 selon les genres, et aussi selon les espèces à l'intérieur d'un même genre. CARPENTER (1982) a tenu compte simplement de la longueur des "*parameral spines*" et de leur forme (droite chez tous les Vespidae, sauf chez les Euparagiinae où leur extrémité est en crochet). Une forte dilatation de la partie basale du gonostyle caractérise les genitalia mâles des Stenogastrinae (CARPENTER, 1988). La forme et la chétotaxie des gonostyles sont également pris en compte par PICKETT & WENZEL (2007) et par SILVEIRA (2008) dans leurs analyses phylogénétiques de deux genres de Polistinae.

Volselles. – Les volselles doivent être examinées sous différents angles pour comprendre leur structure compliquée. La carène volsellaire, qui renforce le bord médial du corps volsellaire, est en général arquée ou coudée, étroite ou élargie à sa base. Le lobe externe, la *cuspis*, de forme triangulaire plus ou moins allongée, est en partie cachée par le lobe interne ou digitus. La *cuspis* comporte une partie moyenne pourvue d'un lobe médial saillant muni de conules sombres, mais ce petit lobe est souvent difficile à observer ; à sa base, la racine de la *cuspis* a une direction transversale. Le *digitus* possède une partie distale plus ou moins allongée, arrondie ou rétrécie à l'extrémité ; proximale il porte un lobe basal très sclérifié, souvent fortement saillant et muni de nombreux conules foncés. La base du *digitus* se prolonge par une grande racine ventrale triangulaire qui s'articule sur la partie distale de la crête volsellaire ; il existe aussi une racine dorsale du *digitus*, mais elle est généralement courte et mal visible. La taille, la forme et la chétotaxie du *digitus* varient selon les taxa. C'est pourquoi ces caractères ont été utilisés dans les analyses cladistiques citées plus haut.

Aedeagus. – Occupant la partie médio-dorsale de la capsule phallique, l'aedeagus est d'observation aisée et montre des caractéristiques spécifiques intéressantes. Sa partie distale, allant des lobes ventraux à l'apex, est plus ou moins allongée, étroite ou plus large. La partie apicale (tête de l'aedeagus) présente d'importantes modifications selon les espèces ; elle est souvent renflée, de forme arrondie, parfois munie d'expansions latérales. Elle est pourvue d'un orifice médian (débouché du canal éjaculateur), qui peut être dilaté pour former une chambre subapicale. Les bords latéraux ventraux de l'aedeagus sont renforcés, constituant les valves pénienues, parallèles entre elles ou faiblement divergentes ; ces structures peuvent

être munies de soies, courtes ou longues, ou, chez certaines espèces, d'une série de dents récurrentes ou de minuscules denticules. Les lobes ventraux ["*medial lobes*" de CARPENTER (1987) et CARPENTER & PERERA (2006) ; "*ventral processes*" de SILVEIRA (2008)] se présentent comme une paire de renforcements situés à la base des valves péniennes ; ces lobes peuvent être arrondis, plus ou moins saillants du côté ventral, ou parfois anguleux.

Les valves péniennes se prolongent par les apodèmes basaux de l'aedeagus, qui divergent plus ou moins fortement l'un de l'autre. La longueur de ces apodèmes, leur diamètre, leur courbure, varient selon les espèces. Chaque apodème basal peut présenter, non loin de son extrémité proximale, un renforcement, l'apophyse latérale de l'apodème basal. Entre les apodèmes basaux droit et gauche se place la plaque basale, en continuité avec la bande faiblement sclérifiée qui réunit distalement les deux valves péniennes. La plaque ventrale des Vespinae et Polistinae est assez large, plus ou moins brusquement rétrécie vers l'apex et se rattache aux bords médio-dorsaux des gonocoxites.

CONCLUSION GÉNÉRALE SUR LES GENITALIA MÂLES DES VESPIDAE

L'étude comparée des genitalia mâles des Vespidae, présentée ici sous forme de trois articles, a concerné successivement les Eumeninae, les Masarinae et l'ensemble des Vespinae et Polistinae ; elle porte sur un total de 29 genres et 98 espèces. Cette étude a laissé de côté deux des autres sous-familles, non représentées en Europe, celle des Euparagiinae et celle des Stenogastrinae, telles qu'elles figurent dans la classification de la famille monophylétique des Vespidae selon CARPENTER (1982).

Mes observations, réalisées essentiellement à l'aide de préparations microscopiques, ont permis de décrire en détail les différentes structures qui composent les derniers segments du gastre et surtout les genitalia mâles des Vespidae. La terminologie utilisée ici résulte d'une étude générale de la morphologie comparée des genitalia mâles des Insectes et admet une origine appendiculaire de leurs différents constituants (BITSCH, 1979).

La grande variabilité des structures génitales mâles, dans les différents taxa examinés, porte essentiellement sur la taille relative, la forme, l'ornementation et la chétotaxie de plusieurs des structures constituantes, notamment la partie apicale des gonocoxites ("*parameres*" de Snodgrass), les gonostyles ("*parameral spines*"), les lobes apicaux des volselles ou encore les parties distales de l'aedeagus.

Ces modifications structurales doivent représenter un outil précieux pour le systématicien qui cherche à discriminer les taxa au niveau des genres et des espèces. Il est plus difficile de reconnaître des caractéristiques communes à des groupements d'un niveau supérieur au groupe genre. Il ne paraît pas possible non plus d'utiliser les données de la morphologie comparée pour suggérer des lignes évolutives pour chacun des caractères, faute de pouvoir ordonner les différents états d'un caractère, à partir d'un état plésiomorphe vers un ou plusieurs états apomorphes. Il est évident que les modifications structurales d'un organe, même complexe comme c'est le cas de la capsule phallique des Vespidae, ne peuvent à elles seules apporter des informations suffisantes pour comprendre l'évolution d'un groupe taxonomique donné. Mais les caractères précis tirés d'une étude morphologique détaillée des genitalia mâles devraient pouvoir être utilisés, en combinaison avec d'autres caractères, dans de nouvelles analyses cladistiques cherchant à établir les relations phylogénétiques entre les différents taxa au sein des Vespidae.

REMERCIEMENTS. – Je remercie vivement le Dr Leopoldo Castro (Teruel, Espagne) et Bruno Gereys (Oraison, Alpes-de-Haute-Provence) qui ont bien voulu me fournir des exemplaires déterminés en vue de leur dissection, puis qui ont accepté de lire le manuscrit initial de cet article et de me faire d'utiles suggestions à son sujet. Mes remerciements s'adressent aussi à Claire Villemant (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) et à ses collaborateurs qui m'ont fourni des mâles de *Vespa velutina*.

AUTEURS CITÉS

- ANDENA S. R., NOLL F. B., CARPENTER J. M. & ZUCCHI R., 2007. – Phylogenetic analysis of the Neotropical *Pseudopolybia* de Saussure, 1863, with description of the male genitalia of *Pseudopolybia vespiceps* (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). *American Museum Novitates*, **3586** : 1-11.
- ARCHER M. E., 1994. – A phylogenetic study of the species of the genus *Vespa* (Hymenoptera: Vespinae). *Entomologica Scandinavica*, **24** (4) [1993] : 469-478.
- BITSCH J., 1979. – Morphologie abdominale des Insectes. In: Grassé P.-P. (éd.), *Traité de Zoologie*, **8** (2) : 291-578.
- 2012a. – Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 1. Sous-famille des Eumeninae (Hymenoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **117** (2) : 199-218.
- 2012b. – Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 2. Sous-famille des Masarinae (Hymenoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **117** (4) : 503-514.
- BUCK M., COBB T. P., STAHLHUT J. K. & HANNER R. H., 2012. – Unravelling cryptic species diversity in eastern Nearctic paper wasps, *Polistes (Fuscopolistes)*, using male genitalia, morphometrics and DNA barcoding, with descriptions of two new species (Hymenoptera: Vespidae). *Zootaxa*, **3502** : 1-48.
- CARPENTER J. M., 1982. – The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, **7** : 11-38.
- 1987. – Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). *Systematic Entomology*, **12** : 413-431.
- 1988. – The phylogenetic system of the Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the New York Entomological Society*, **96** (2) : 140-175.
- 1991. – Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae (p. 7-32). In : Ross K.G. & Matthews R.W. (éds), *The Social Biology of Wasps*. Ithaca, BY : Cornell University Press.
- 1996. – Phylogeny and biogeography of *Polistes* (p. 18-57). In : Turilazzi S. & West-Eberhard M. J. (éds), *Natural History and Evolution of Paper-wasps*. New York : Oxford University Press, xiv + 400 p.
- 1997. – Phylogenetic relationships among European *Polistes* and the evolution of social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **173** : 135-161.
- CARPENTER J. M. & MATEUS S., 2004. – Males of *Nectarinella* Bequaert (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **48** (3) : 297-302.
- CARPENTER J. M. & PERERA E. P., 2006. – Phylogenetic relationships among yellowjackets and the evolution of social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae). *American Museum Novitates*, **3507** : 1-19.
- CHARNLEY H. W., 1973. – The values of the propodeal orifice and the phallic capsule in vespidae taxonomy (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, **26** : 1-79.
- DUNCAN C. D., 1939. – A contribution to the biology of North American vespine wasps. *Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences*, **8** (1) : 1-272.
- EL-DEEB A. A., HAMMAD S. M. & NOUR EL-DIN I. T., 1965. – Comparative study of the external morphology of the queen, worker and drone of *Vespa orientalis* var. *aegyptiaca* Fab. *Alexandria Journal of Agricultural Research*, **13** (1) : 233-271.
- GUIGLIA D., 1972. – Les Guêpes sociales (Hymenoptera Vespidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, **6** : 1-181. Masson, Paris.
- IUGA V. G., 1972. – Etude comparative de l'apex abdominal des Hyménoptères Aculéates Scoliidae, Sphecidae, Vespidae. *Travaux du Musée d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, **12** : 273-306.
- MAUSS V. & TREIBER R., 2004. – Bestimmungsschlüssel für die Feltenwespen (Hymenoptera : Masarinae, Polistinae, Vespinae) der Bundesrepublik Deutschland. 3. überarbeitete Auflage (p. 1-53). In : Mauss V., Treiber R. & Schmid-Egger C. (éds), *Bestimmungsschlüssel für die Faltenwespen (Hymenoptera : Masarinae, Polistinae, Vespinae) der Bundesrepublik Deutschland/Bestimmungsschlüssel für die deutschen Arten der solitären Faltenwespen (Hymenoptera : Eumeninae)*. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung (Hamburg), 107 p.
- PICKETT K. M. & CARPENTER J. M., 2010. – Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **68** (1) : 3-33.

- PICKETT K. M. & WENZEL J. W., 2004. – Phylogenetic analysis of the New World *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae : Polistinae) using morphology and molecules. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **77** (4) : 742-760.
- 2007. – Revision and cladistic analysis of the nocturnal social wasp genus, *Apoica* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). *American Museum Novitates*, **3562** : 1-30.
- RICHARDS O. W., 1956. – Hymenoptera, introduction and keys to families. *Handbooks for the identification of British Insects*, **6** (1) : 1-94.
- 1962. – *A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea)*. British Museum (Natural History), vii + 294 p.
- SILVEIRA O. T., 2008. – Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **52** (4) : 510-549.
- SNODGRASS R. E., 1941. – The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **99** (14) : 1-86 + 33 pl.
- WOLF H., 1986. – Illustrierter Bestimmungsschlüssel deutscher Papierwespen (Hymenoptera: Vespoidea: Vespidae). *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins e.V.*, **11** (1) : 1-14.
-