

Linzer biol. Beitr.	31/1	249-275	30.7.1999
---------------------	------	---------	-----------

## **Etude phylogénétique des Panurginae de l'ancien monde (Hymenoptera, Andrenidae)**

S. PATINY

**A b s t r a c t :** old world Panurginae were deeply reviewed in the last monthes. Several new subgenera were described in *Camptopoeum*, *Melitturga*, *Melitturgula*, *Panurgus* and *Plesiopanurgus*, these new taxa are, in fact, the expression by systematic of the intrageneric morphologic heterogeneity. It is interesting now to define and understand the relationships which exist between these different groups. Very few previous studies exist on this subject; WARNCKE (1972) gave an interesting approach of this problematic but, using the specific level, he only studied few generic taxa, the major *Panurgus* related ones, the *Melitturga*'s ones being, poorly, about fully ignored. On the other hand, RUZ (1986) published a rather interesting study of the new world taxa but the use of the generic level and the conclusions of this work give only very few informations about relationships between the old world species groups. The present work propose a quite different approach based on all the known subgenera described by a large number of characters (including some of the WARNCKE's and RUZ ones). All the results, obtained by performing four different versions of a single data matrix into HENNIG 86, are deeply discussed in regard to the recent genera's morphology knowledge. Conclusions lead to propose different new tribes for old world fauna: *Camptopoeumini* tribe nov., *Panurginini* trib. nov. and *Paramelitturgini* tribe nov., and to redefine the *Melitturgini*, *Mermiglossini* and *Panurgini*.

### **Introduction**

L'étude phylogénétique des Apoidea n'est pas une préoccupation propre aux auteurs contemporains. Dès le début de ce siècle, certains entomologistes s'en sont souciés, la reconstruction de la phylogénie, par les fossiles et sur base des faunes actuelles, ayant été un souci pressant des zoologistes suite à la publication, par DARWIN, des théories de l'évolution. Pour les Apoidea, on peut considérer le travail de MICHENER (1944) comme la base des recherches modernes dans ce domaine. Il fut en effet le premier à faire reposer son analyse sur une étude approfondie et comparée de la morphologie des taxons concernés. MICHENER montre que les Apoidea doivent être subdivisés en deux grandes entités systématiques: les abeilles à langue courte (Andrenidae, Colletidae et Halictidae) et les abeilles à langue longue, plus apomorphes, (Melittidae, Megachilidae, Anthophoridae et Apidae - ceux-ci considérés comme les plus apomorphes du fait (entre autres) de la socialité généralisée à l'ensemble des taxons de la famille). Dans cette présentation dualiste de la systématique, les Melittidae se posent comme descendants directs d'un intermédiaire évolutif entre les deux groupes de familles.

Cette première hypothèse a été rediscutée par MICHENER (1974) et BROTHERS (1975). Ce dernier a montré, par l'élargissement de son étude à l'ensemble des Aculéates, qu'il existait des relations phylogénétiques étroites entre les Apoidea et les Sphecidae, ce qui a conduit à la création d'un large groupe que BROTHERS nomme Sphecoidea et qui est actuellement appelé Apoidea du fait de simples raisons de priorité. Ce "conflit" taxonomique crée un paradoxe systematico-taxonomique surprenant, les Sphecidae étant inclus taxonomiquement dans une sous-famille dont le nom désigne originellement un de leur groupe particulier.

ALEXANDER (1992), utilisant des méthodes d'analyse fort innovantes (au regard de celles mises en oeuvre par les auteurs précédents), a produit de nombreux arbres phylogénétiques mettant en évidence des relations analogues entre les sphécides et les abeilles. Ces résultats conduisent à valider l'idée de BROTHERS et à soutenir la proposition de l'existence d'un vaste groupe -auquel on attribue généralement le rang superfamilial- rassemblant les sphécides et les abeilles, ces dernières semblant constituer un groupe particulier des premières. Les résultats d'ALEXANDER valident aussi la phylogénie des Apoidea proposée par MICHENER.

Depuis longtemps, les relations phylogénétiques inter- et intragénériques des abeilles à langue longue ont retenu l'attention de différents auteurs. Les Bombinae, par exemple, ont fait l'objet de nombreuses publications. Des hypothèses phylogénétiques existent depuis les travaux de KRÜGER (1917, 1920) jusqu'à ceux de ITO (1985), SAKAGAMI et ITO (1981) et WILLIAMS (1994). D'autres groupes d'Apoidea à langue longue ont fait l'objet de recherches analogues, c'est le cas, parmi les Apidae, des Apinae (ALEXANDER 1991), des Euglossinae et des Meliponinae (MICHENER 1990) et, parmi les Anthophoridae, de différents groupes dont les *Anthophorini* (BROOKS 1988) et les Nomadinae (ALEXANDER 1990, EARDLEY et BROTHERS 1997, MICHENER 1990, ROIG-ALSINA 1991, ROIG-ALSINA et MICHENER 1993).

Comme leurs homologues plus apomorphes, les abeilles à "langue courte" ont aussi été étudiées par divers auteurs. ALEXANDER et MICHENER (1995) en proposent une phylogénie fort intéressante, basée, classiquement, sur l'analyse de nombreuses structures de la morphologie externe. Un des intérêts majeur de ce travail réside toutefois dans l'incorporation à l'ensemble des descripteurs de caractères inhérents à des structures internes jusque là méconnues ou négligées. Les résultats confirment, au moins partiellement, les positions défendues par MICHENER (1944) et conduisent à attribuer, aux Halictidae et aux Oxaeinae, une position équivalente à celle qu'ils occupaient dans la première hypothèse de MICHENER.

Dans le cas particulier des Andrenidae, l'étude d'ALEXANDER et MICHENER (1995) a eu trois impacts majeurs sur la systématique. Elle permet de conclure que les Andrenidae ne constituent une famille monophylétique que si on y inclut les Oxaeidae comme une sous-famille; la famille se composant ainsi de trois taxons: Andreninae, Panurginae et

---

<sup>1</sup> L'emploi des guillemets se justifie par l'existence de nombreuses exceptions à cette définition. En effet, de nombreux taxons montrent un fort développement des pièces buccales et parfois de fortes convergences, dans l'architecture de ces pièces, avec les autres groupes dits à "longue langue".

Oxaeinae. Ceci est une confirmation de l'hypothèse émise par MICHENER (1944). De plus, Ce travail met en évidence le caractère paraphylétique des Andreninae dans leur composition générique actuelle - incluant les *Ancylandrena* COCKERELL et *Megandrena* COCKERELL - et le monophylétisme apparent des Panurginae.

La phylogénie des Panurginae néarctiques et néotropicaux a été particulièrement bien étudiée par de nombreux auteurs dont DANFORTH (1995), ROZEN (1958) et RUZ (1986, 1991). Il est cependant regrettable que ces études se limitent généralement à une approche des espèces du nouveau monde<sup>1</sup>, comme les *Calliopsini* (RUZ 1991) ou les *Perditini* SMITH (DANFORTH 1995). Seules, deux études sont en partie consacrées à l'analyse des relations existant entre les taxons de Panurginae de l'ancien monde. Celle de WARNCKE (1972) concerne de nombreuses espèces mais exclut plusieurs genres (*Avpanurgus* WARNCKE, *Flavomeliturgula* WARNCKE, *Meliturgula* FRIESE, *Mermiglossa* FRIESE, *Plesiopanurgus* CAMERON et *Simpanurgus* WARNCKE). A l'opposé, le travail de RUZ propose un approfondissement de la phylogénie de l'ensemble des taxons des rangs supraspécifiques mais seuls les sous-genres de quelques taxons américains sont considérés et la diversité intragénérique des groupes paléarctiques et paléotropicaux est totalement ignorée.

Cette déficience de la connaissance phylogénétique des Panurginae de l'ancien monde découle probablement, en partie, de l'absence de révision globale de ces taxons. Les travaux généraux les plus récents sont ceux de WARNCKE (1972, 1985, 1987). Les principales modifications systématiques sont apportées par le travail de 1972, les publications de 1985 et 1987 étant principalement consacrées à la description d'espèces nouvelles et de quelques taxons de rang supérieur (*Flavomeliturgula*), s'insérant dans le cadre systématique préalablement défini. Ces travaux conduisent tous à considérer que la sous-famille est subdivisée en deux groupes de genres distincts, d'une part les *Melitturga* LATREILLE 1809 et les genres phylogénétiquement proches (*Meliturgula* et *Flavomeliturgula*)<sup>2</sup>, et d'autre part les *Panurgus* s.l., rassemblant, en un large taxon polyphylétique (PATINY 1998c,d), l'ensemble des genres précédemment décrits.

Ce système conduit, comme cela a été montré à l'occasion de plusieurs articles précédents (PATINY 1999a, b) à une définition sibylline du genre *Panurgus*, uniquement caractérisé par la réduction de la nervation alaire à deux cellules cubitales et négligeant la majorité des autres structures morphologiques (voire toutes). Celles-ci ne constituent jamais des homoplasies communes à l'ensemble des genres regroupés dans les *Panurgus* s.l. mais concourent à la description de larges groupes d'espèces distincts, exprimant eux-même une variabilité intrinsèque certaine. La réduction de la nervation alaire étant un caractère commun à toutes les espèces de la sous-famille -à l'exception des genres apparentés aux *Melitturga* et quelques genres du nouveau monde-, la comparaison systématique des

<sup>1</sup> La phylogénie des Andreninae a été partiellement étudiée par LABERGE (1964-1989) et TADAUCHI (1982 1985). Comme dans le cas des Panurginae, les espèces ouest-paléarctiques semblent avoir peu retenu l'attention des auteurs.

<sup>2</sup> En 1972, WARNCKE attribuait les *Poecilomelitta* aux *Panurgus* s.l. Cette position a été abandonnée dans ses articles de 1985 et 1987. En 1987, le genre *Meliturgula* est décrit par WARNCKE comme regroupant les sous-genres *Meliturgula* et *Flavomeliturgula*.

espèces des faunes néarctiques, néotropicales, paléarctiques et paléotropicales conduit naturellement à un paradoxe d'interprétation des rangs taxonomiques qui n'est solutionnable que par la révision et la modification drastique de l'interprétation des niveaux hiérarchiques auxquels sont attribués les taxons supraspécifiques de l'une ou l'autre des entités fauniques. Etant donné la forte diversité de nombreux genres du nouveau monde, exprimée par la subdivision des taxons en de très nombreux sous-genres (on peut prendre comme exemple, les *Calliopsis* SMITH 1853 et les *Perdita* SMITH 1853), l'adoption et la généralisation de la conception de WARNCKE à la faune du nouveau monde conduirait à un système rendant impossible toute traduction, dans la systématique, d'une part importante de la biodiversité entomologique. Il paraît donc plus pertinent de suivre l'option défendue dans plusieurs articles récents et de préconiser la restitution des sous-genres paléarctiques à leur rang générique original (PATINY 1998, 1999 a, b).

La révision récente des Panurginae paléarctiques (PATINY 1998a,b,c) conduit à suggérer de profondes modifications de la systématique des espèces regroupées, par WARNCKE, dans le genre *Panurgus*. Celui-ci a été divisé en 8 genres, parmi lesquels, certains (*Camptopoeum* SPINOLA 1843, *Panurgus* s.str. et *Plesiopanurgus* CAMERON 1907) ont été scindés en plusieurs sous-genres par la description de taxons nouveaux. Les genres *Melitturga* et *Meliturgula*, considérés comme fort homogènes par l'ensemble des auteurs précédents, ont également révélé une variabilité intrinsèque certaine, entraînant la description de plusieurs sous-genres. Ils ont chacun été divisés en trois taxons et le genre *Flavomelitturgula* a été transféré du rang subgénérique au rang générique. Ces révisions assurent l'homogénéité méthodologique du traitement systématique des faunes du nouveau et de l'ancien monde (adoptant des définitions équivalentes des rangs systématiques supraspécifiques) et favorisent, de la sorte, l'étude conjointe des taxons concernés.

La présente étude propose une approche classique de la phylogénie des taxons paléarctiques précédemment revus, basée sur l'interprétation de la morphologie. Les relations entre les sous-genres sont analysées sur base du traitement d'une matrice de caractères et de trois matrices dérivées. Plusieurs taxons néarctiques sont incorporés à l'ensemble des sous-genres traités afin d'illustrer les relations pouvant exister entre les faunes de l'ancien et du nouveau monde.

**Tableau 1:** systématique actuelle des taxons de Panurginae de l'ancien monde d'après PATINY (1998a,b,c)

GENRE- <i>Panurgus</i> PANZER 1806	GENRE- <i>Melitturga</i> LATREILLE 1809
SOUS-GENRE- <i>Panurgus</i>	SOUS-GENRE- <i>Melitturga</i>
SOUS-GENRE- <i>Euryvalvus</i> PATINY 1999	SOUS-GENRE- <i>Australomelitturga</i> PATINY 1999
SOUS-GENRE- <i>Pachycephalopanurgus</i> PATINY 1999	SOUS-GENRE- <i>Petrusianna</i> PATINY 1998
SOUS-GENRE- <i>Stenostylus</i> PATINY 1999	GENRE- <i>Melitturga</i> FRIESE 1903
GENRE- <i>Avpanurgus</i> (WARNCKE 1972)	SOUS-GENRE- <i>Melitturga</i>
GENRE- <i>Camptopoeum</i> SPINOLA 1843	SOUS-GENRE- <i>Poecilomelitta</i> FRIESE 1913
SOUS-GENRE- <i>Camptopoeum</i>	SOUS-GENRE- <i>Popovia</i> PATINY 1999
SOUS-GENRE- <i>Epimethea</i> (MORAWITZ 1876)	GENRE- <i>Flavomelitturga</i> (WARNCKE 1985)
GENRE- <i>Clavipanurgus</i> (WARNCKE 1972)	
GENRE- <i>Flavipanurgus</i> (WARNCKE 1972)	
GENRE- <i>Mermiglossa</i> FRIESE 1913	
GENRE- <i>Panurginus</i> NYLANDER 1848	
GENRE- <i>Plesiopanurgus</i> CAMERON 1907	
SOUS-GENRE- <i>Plesiopanurgus</i>	
SOUS-GENRE- <i>Zizopanurgus</i> PATINY 1999	
GENRE- <i>Simpanurgus</i> (WARNCKE 1972)	

### Matériel et méthodes

L'espèce type de chaque sous-genre a été revue ainsi que la majorité des autres espèces regroupées dans ces taxons. Seuls les types de quelques groupes sont restés inaccessibles à l'auteur; Dans tous ces cas, des spécimens déterminés par le descripteur ou par un (voire plusieurs) autres spécialistes ont été choisis comme substituts valables.

Seul le premier arbre (figure 1) est issu de la matrice prise dans son intégrité (tableau 2). Les autres figures résultent du traitement de versions expurgées d'une ou plusieurs catégories de caractères, éliminant successivement les descripteurs (19 caractères) adaptés du travail de RUZ (1986) (annexe 1) (figure 2), les caractères relatifs à l'architecture des pièces buccales (9 caractères dont 1 adapté de RUZ) des femelles (figure 3) ou ces deux groupes de descripteurs à la fois (figure 4).

La matrice de données utilisée (tableau 2) donne une description de la morphologie des espèces par 62 caractères. Ces descripteurs définissent les mêmes structures que celles prises en compte par l'étude de RUZ (1986). Cet auteur utilise 130 caractères principalement codés de façon binaire, créant ainsi un vaste tableau décrivant la morphologie des espèces par une série de présences et d'absences de caractères. Les études morphologiques qui ont précédé la présente approche ont permis, dans de nombreux cas, de définir des logiques de transitions entre ces caractères amenant à l'utilisation de codes multistades et permettant une réduction de la matrice. Plusieurs des caractères de RUZ ont été adoptés presque tels quels excepté leur adaptation à la série des OTU's étudiés.

Deux logiciels ont été utilisés pour le traitement du jeu de données (tableau 2). HENNIG86 (FARRIS 1988) est utilisé pour le calcul de séries d'arbres également parcimonieux par l'utilisation des commandes "mhennig\*" et "bb\*". Les diagrammes présentés sont, en fait,

les consensus des arbres obtenus, calculés par la méthode nelsen proposée par HENNIG86. CLADOS (NIXON 1993) est employé pour apporter des modifications légères à ces résultats bruts. Les commandes "rotate" et "move" permettent de modifier l'arbre de départ pour le rendre plus aisément lisible. Dans certains cas, les arbres présentés montrent des indices sensiblement différents de ceux des diagrammes les plus parcimonieux proposés par HENNIG86. Toutefois, ces indices ne sont jamais plus faibles (ou dans le cas de la longueur, plus élevés) que ceux des consensus originaux, tout au plus, sont ils égaux (figures 1-4).

Tableau 2: matrice de caractères utilisée pour la construction des cladogrammes 1-4

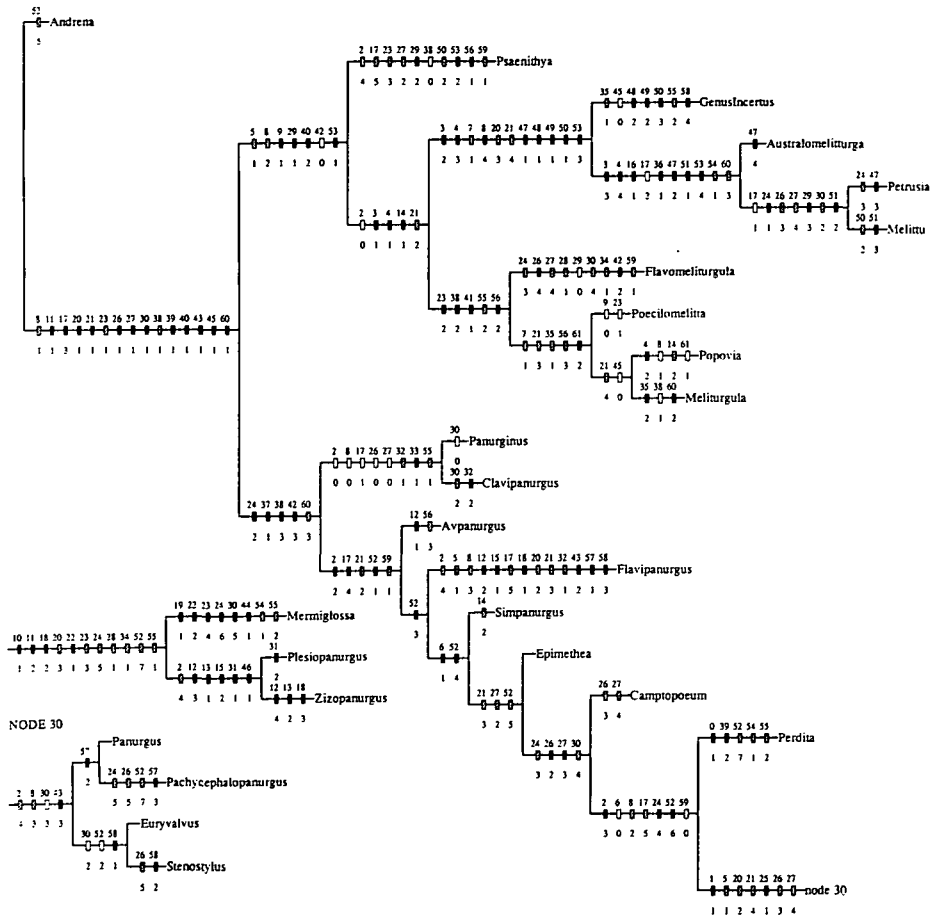
Taxons	caractères						
	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	0123456789	01
<i>Andrena</i>	0010000000	0000000000	0000000000	0000000000	0010000000	0050000000	00
<i>Panurginus</i>	0000000000	0100000100	1101200000	0011000131	1031010000	0000010000	30
<i>Clavipanurgus</i>	0000000000	0100000100	1101200000	2021000131	1031010000	0000010000	30
<i>Avpanurgus</i>	0020000010	0110000400	??77707777	?07000013	1037010000	0010773000	30
<i>Simpanurgus</i>	0020001010	0100200400	??77707777	?07000013	1037010000	0040770000	30
<i>Flavipanurgus</i>	0040010030	0120010510	2301201100	1010000131	1032010000	0030000131	30
<i>Epimethea</i>	0020001010	0100000400	1301201200	1000000131	1031010000	0050000001	30
<i>Campopoeum</i>	0020001010	0100000400	1301303400	4000000131	1031010000	0050000001	30
<i>Perdita</i>	1030000020	0100000500	1301402300	4000000132	1031010000	0070120000	30
<i>Euryvalvus</i>	0140010030	0100000500	2401413400	2000000131	1033010000	0020000010	30
<i>Stenostylus</i>	0140010030	0100000500	2401415400	2000000131	1033010000	0020000020	30
<i>Panurgus</i>	0140010030	0100000500	2401413400	3000000131	1033010000	0060000200	30
<i>Pachycephalopanurgu</i>	0140010030	0100000500	2401515400	3000000131	1033010000	0070000300	30
<i>Plesiopanurgus</i>	0140010020	1231020520	3413513410	4200100131	1031011000	0070010000	30
<i>Zizopanurgus</i>	0140010020	1242020530	3413513410	4100100131	1031011000	0070010000	30
<i>Mermiglossa</i>	0130010020	1200000521	3424613410	5000100131	1031110000	0070120000	30
<i>Flavomelitturgula</i>	0001110021	0100100300	1202304410	4000100021	2121010000	0001022001	1?
<i>Poecilomelitta</i>	0001110120	0100100300	1301001101	1000010021	2101010000	0001023000	12
<i>Popovia</i>	0001210111	??00200300	?4????7777	?070070021	2?0?070000	0001023000	11
<i>Melitturgula</i>	0001110121	0100100300	1402001101	1000020011	2101000000	0001023000	22
<i>GenusIncertus</i>	0002310141	0100100300	3401001101	1000010011	2001000122	3003020040	10
<i>Psaenithya</i>	0040010021	0100000500	1103001202	1000000001	2001010000	2002001001	10
<i>Australomelitturga</i>	0003410141	0100101200	3401001101	1000001011	2001010411	1104100000	30
<i>Petrusianna</i>	0003410141	0100101100	3401303403	2000001011	2001010311	1204100000	30
<i>Melitturga</i>	0003410141	0100101100	3401103403	2000001011	2001010211	2304100000	30

## Résultats

02/16/99 : File ssgme106.htm

TREE 0 of 1 'file from nelsen 1 tree' : BASAL NODE

**L=288 CI=53 RI=76**



**Fig. 1:** consensus, calculé par la méthode de nelsen, des cinq arbres les plus parcimonieux obtenus à partir du jeu de données original (tableau 2) par l'emploi des commandes mhnig\* et bb\* de HENNIG86. Longueur 288 ci 53 ri 76; longueur des arbres originaux 288 ci 53 ri 76. Pour l'ensemble des figures, les blocs noirs sur les branches représentent des autapomorphies, les gris sombre des homoplasies, les blancs mouchetés des réversions homoplasiques et les blancs des réversions strictes. Les chiffres situés au dessus des blocs donnent la position relative du caractère dans la matrice de départ et ceux situés au dessous des blocs, le stade d'expression du caractère chez le taxon concerné.

02/16/99 : File ssgmelb6.hen  
 TREE 0 of 1 'file from nelsen 1 tree' : BASAL NODE  
 L=214 CI=57 RI=79

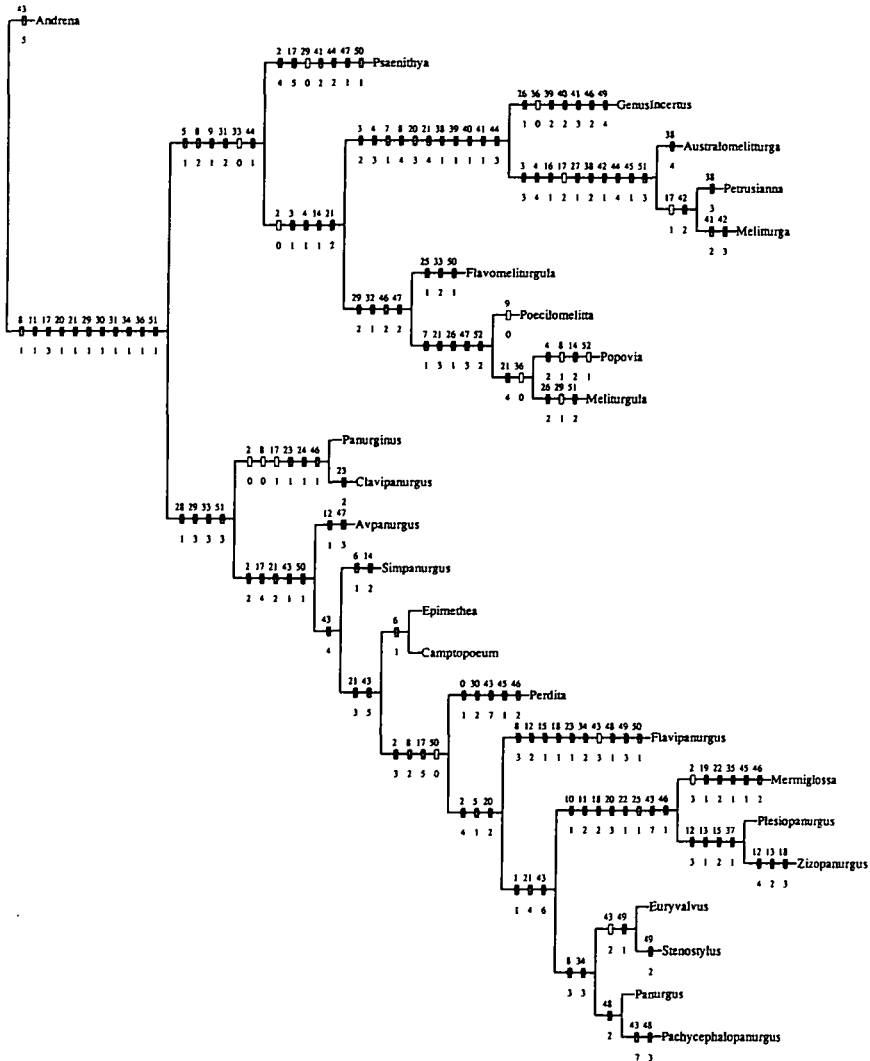
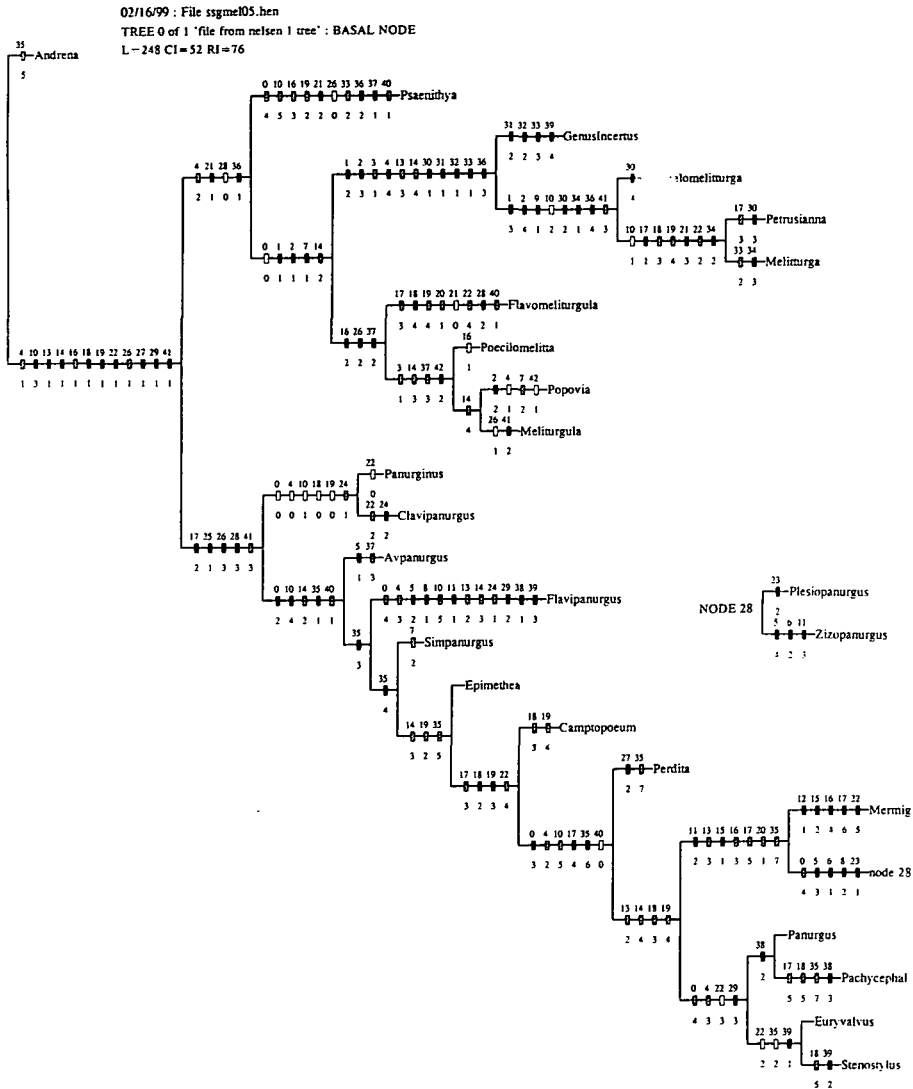


Fig. 2: consensus, calculé par la méthode de nelsen, des vingt-quatre arbres les plus parcimonieux obtenus à partir du jeu de données original (tableau 2) expurgé des caractères relatifs aux pièces buccales (23-31), par l'emploi des commandes mhennig\* et bb\* de HENNIG86. Longueur 214 ci 57 ri 79; longueur des arbres originaux 214 ci 57 ri 79.





**Fig. 3:** consensus, calculé par la méthode de nelsen, des cinq arbres les plus parcimonieux obtenus à partir du jeu de données original (tableau 2) expurgé des caractères adaptés de l'étude de RUZ (1986), désignés, en annexe 1, par un chiffre précédé d'un "L", par l'emploi des commandes mhennig\* et bb\* de HENNIG86. Longueur 248 ci 52 ri 76; longueur des arbres originaux 247 ci 52 ri 76.

02/16/99 : File ssgmelb5.ben  
 TREE 0 of 1 'file from nelsen 1 tree' : BASAL NODE  
 L = 175 CI = 57 RI = 79

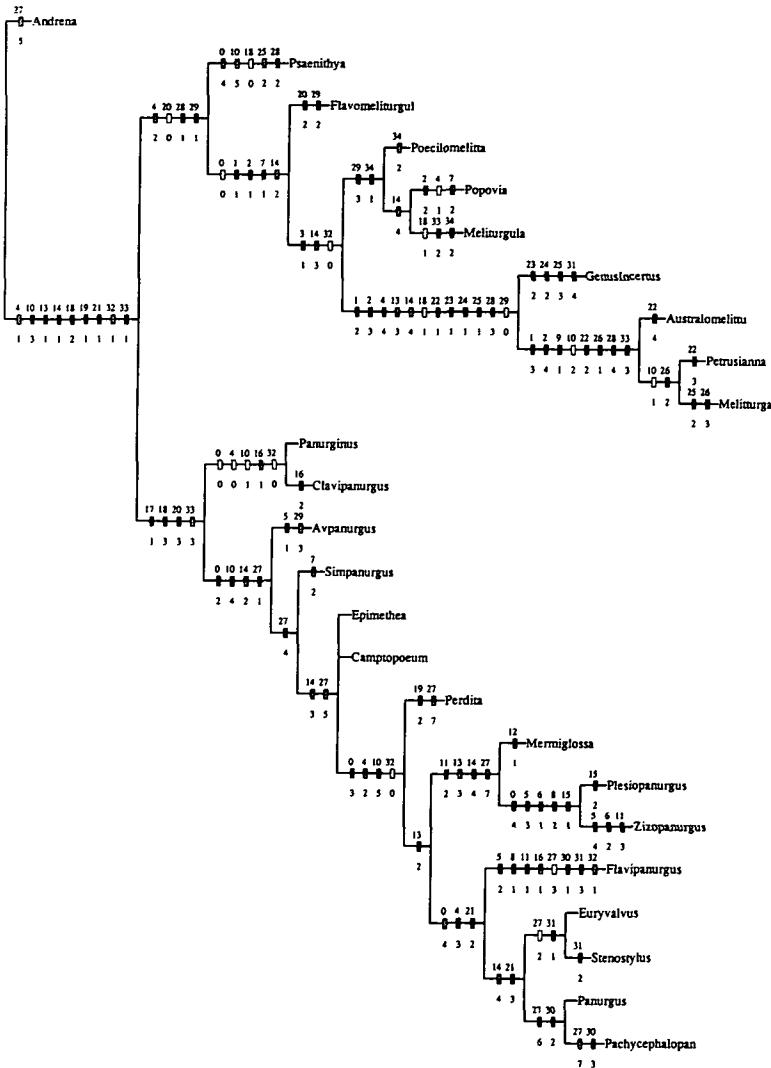


Fig. 4: consensus, calculé par la méthode de nelsen, des cinq arbres les plus parcimonieux obtenus à partir du jeu de données original (tableau 2) expurgé des caractères adaptés de l'étude de RUZ (1986), désigné, en annexe, par un chiffre précédé d'un "L", et de ceux relatifs à l'architecture des pièces buccales, par l'emploi des commandes mhennig\* et bb\* de HENNIG86. Longueur 175 ci 57 ri 79; longueur des arbres originaux 171 ci 58 ri 80.

Les clades 1-4 montrent une forte homogénéité des solutions obtenues. L'élimination des caractères relatifs à l'architecture des pièces buccales (figures 2 et 4) permet l'obtention de cladogrammes légèrement différents, offrant des solutions plus proches de ce qui a pu être proposé sur la seule base de l'étude comparée des morphologies (PATINY 1998, 1999 a, b). La matrice originale (tableau 2), quelques soient les structures envisagées, fait appel à de nombreux caractères multistades. Le calcul d'arbres en utilisant l'option "ccode-", supprimant ainsi la contrainte d'enchaînement logique (additivité) entre les stades, de HENNIG86 donne des résultats identiques, ce qui conforte partiellement l'interprétation des caractères à l'origine du jeu de données utilisé pour le calcul des résultats présentés ici (tableau 2).

## Discussion

### Comparaison des résultats des différentes études phylogénétiques des taxons de l'ancien monde

Tous les résultats obtenus, y compris ceux des approches préliminaires (non présentés ici), sont en accord avec les travaux d'ALEXANDER et MICHENER (1995), concluant au caractère monophylétique des Panurginae. Aucune des études antérieures (RUZ 1986, WARNCKE 1972), quelques soient les taxons envisagés, n'apporte d'ailleurs de contradiction sur ce point. Ils concourent également à confirmer la pertinence de la division des *Panurgus* s.l. en différents genres, tel que proposé, sur base morphologique, par RUZ (1986) et PATINY (1998, 1999 a, b). Ce système taxonomique permet la mise en évidence des relations phylogénétiques inter- et intragénériques, approche rendue difficile par la systématique proposée par WARNCKE. Par la place accordée aux *Perdita*, les quatre arbres présentés (figures 1-4) montrent clairement que l'assimilation des *Panurgus* s.l. à un genre unique conduirait naturellement -comme expliqué en introduction à ce travail- à devoir y inclure les genres du nouveau monde, perdant ainsi toute possibilité d'exprimer la variabilité intrinsèque de ces taxons, actuellement traduite dans la systématique par la reconnaissance d'un grand nombre de sous-genres (21 dans le cas des *Perdita*) (PATINY 1999b).

Ni RUZ, ni WARNCKE, n'ont décrit la variabilité intrinsèque des genres de l'ancien monde. Ces auteurs ont cependant utilisé le rang subgénérique dans différents cas. RUZ l'a employé pour décrire la proximité des genres *Clavipanurgus* et *Panurginus*, assimilant le premier à un sous-genre particulier du second. Cette position n'est pas *a priori* en désaccord avec les résultats présentés ici mais les études morphologiques préliminaires (PATINY 1999b) ont montré que des divergences suffisantes des deux taxons pouvaient être mises en évidence pour justifier leur distinction au niveau générique. WARNCKE a fait l'usage que l'on sait du rang subgénérique. En 1987, sa connaissance des Panurginae l'a toutefois conduit à apporter une précision importante à la systématique proposée en 1972. Il indique en effet clairement que les *Camptopoeum* se répartissent en deux groupes distincts: les *Epimethea* à langue courte et les *Camptopoeum* à langue longue. Comme montré précédemment (PATINY 1999b), ces groupes d'espèces n'étaient pas attribuables, dans le cadre de la systématique de WARNCKE, à l'un des rangs taxonomiques existants. Toutefois, cette observation de la diversité intrinsèque des *Camptopoeum* offre une illustration supplémentaire de la variabilité des genres de l'ancien monde, du besoin de les

considérer comme dépendants du rang générique (et non subgénérique) et de la pertinence de la description de taxons de rang subgénérique.

Ces différents systèmes taxonomiques ont conduit les auteurs à concevoir différemment leur approche de la phylogénie des Panurginae de l'ancien monde. RUZ a choisi le rang générique, ce qui réduit considérablement les possibilités de comparaison avec la présente étude faisant principalement appel au rang subgénérique. L'approche de WARNCKE, des relations interspécifiques, permet la proposition de groupes d'espèces considérés, depuis plusieurs articles récents, comme des sous-genres. De surcroît, cette approche permet de comparer la composition spécifique de ces groupes, selon WARNCKE et les travaux ultérieurement publiés (PATINY 1999b).

Toutes les études disponibles montrent qu'il existe une distinction majeure à exercer, au sein de la faune des Panurginae de l'ancien monde, entre les genres du groupe des *Melitturga* (incluant les *Melitturgula*, *Flavomelitturgula* et le *Genus incertus*) et ceux rapprochés des *Panurgus* s.str. On peut d'ailleurs penser que c'est cette divergence majeure qui a conduit WARNCKE (1972) à proposer un genre unique, subdivisé en quelques sous-genres, rassemblant l'ensemble des espèces de l'ancien monde rapprochées des *Panurgus*.

Tous les cladogrammes publiés (y compris ceux de WARNCKE et de RUZ) montrent l'existence de trois groupes distincts au sein des *Panurgus* s.l.: les *Panurginus* et les *Clavipanurgus*, d'une part, les *Camptopoeum* et les *Epimethea*, d'autre part, et le genre *Panurgus* s.str, composé des *Panurgus* s.str., *Euryvalvus*, *Pachycephalopanurgus* et *Stenostylus* (cette subdivision des *Panurgus* n'est observable -outre sur les figures 1-4- que sur le diagramme de WARNCKE 1972). Selon les solutions considérées, seul le genre *Flavipanurgus* occupe des positions fort différentes (ce problème sera traité ultérieurement). Le diagramme de WARNCKE montre des relations interspécifiques fort proches des relations intersubgénériques mises en évidence par les figures 1-4. Cette proximité constitue une validation implicite de la classification subgénérique proposée à l'occasion d'articles précédents.

L'étude de WARNCKE conduit à proposer la division des *Panurgus* s.str. en quatre groupes d'espèces identiques, par leur composition spécifique, aux sous-genres récemment décrits (PATINY 1999b). *P.buteus* WARNCKE 1972, *P.calcaratus* (SCOPOLI 1763), *P.cephalotes* LATREILLE 1811, *P.dargius* WARNCKE 1972, *P.dentipes* LATREILLE 1811 et *P.perezi* SAUNDERS 1882 forment un groupe homogène désigné (PATINY 1999b) comme le sous-genre nominal du genre *Panurgus*. *P.banksianus* (KIRBY 1802) et *P.platyperus* PÉREZ 1895, espèces constitutives du sous-genre *Euryvalvus*, sont également associés par le clade de WARNCKE. De même, *Panurgus convergens* PÉREZ 1895, *P.farinatus* WARNCKE 1972, *P.nigriscopus* PÉREZ 1895 et *P.canescens* LATREILLE 1811 sont rassemblés dans un groupe décrit comme le sous-genre *Pachycephalopanurgus* PATINY 1999. Finalement, un groupe colatéral monobasique de ce sous-genre est désigné par le diagramme de WARNCKE, les études préliminaires ont montré que cette espèce, *P.ovatus* WARNCKE 1972, était en fait un sous-genre monobasique distinct: *Stenostylus* PATINY 1999.

Les espèces connues de *Flavipanurgus* sont rassemblées par le diagramme de WARNCKE en un groupe colatéral des *Panurgus* s.str. Les espèces de grande taille, *Flavipanurgus venustus* (ERICHSON 1835) et *F.flavus* (FRIESE 1897) sont nettement séparées des plus petits taxons, *F.merceti* (VACHAL 1910). Cette distinction semble cependant basée sur de très légères variations morphologiques, aucune apomorphie ne permettant apparemment de

soutenir la Subdivision du genre en plusieurs taxons de rang inférieur.

C'est au niveau des *Camptopoeum* et des *Panurginus* que les différences les plus importantes entre les résultats de WARNCKE et ceux ici présentés peuvent être constatées. *Camptopoeum nadigi* (WARNCKE 1972), *C.simile* (PÉREZ 1895) et *C.variegatum* (MORAWITZ 1876) sont étroitement associés par les résultats de WARNCKE en un groupe rappelant, par sa composition spécifique, le sous-genre *Epimethea*. Une espèce de petite taille du sous-genre *Camptopoeum*, *C.handlirschi* (FRIESE 1900), y est jointe et positionnée comme un groupe frère. D'un point de vue morphologique, ceci est difficilement concevable, les affinités anatomiques de cette espèce la rapprochant visiblement plus des *Camptopoeum* à langue longue que des *Epimethea*. En dehors de cette divergence, on peut constater que le diagramme de WARNCKE montre une franche opposition entre les *Camptopoeum* de grande taille, *C.friesei* MOCSARY 1894 et *C.frontale* (FABRICIUS 1804), -qui appartiennent au sous-genre *Camptopoeum* s.str.- et les *Epimethea*.

Les *Panurginus* sont étroitement liés par le clade de WARNCKE (comme par celui de RUZ) aux *Clavipanurgus*. Les *Panurginus* sont subdivisés en deux groupes, *P.brullei* (LEPELETIER 1841) étant positionné comme un groupe frère des autres espèces. Cette association semble être basée sur des caractères superficiels mais contribue cependant à démontrer l'hétérogénéité certaine de ce genre, déjà mise en évidence par PATINY (1999b, en préparation). Un raisonnement équivalent peut être tenu au sujet des *Clavipanurgus*. Un approfondissement de la connaissance morphologique de ces genres est souhaitable afin de pouvoir en parfaire l'approche systématique.

Le cladogramme de RUZ présente une solution fort différente de celles détaillées précédemment. Les *Clavipanurgus* et *Panurginus* sont associés mais positionnés comme un groupe frère direct des *Panurgus* s.str. Ces genres ayant pour groupes frères *Avpanurgus* et *Flavipanurgus*. L'ensemble ainsi formé est opposé aux *Camptopoeum-Simpanurgus* et *Epimethea*. D'autre part, les *Plesiopanurgus* (avec le genre *Mermiglossa* qui constitue leur groupe frère indissociable) sont rapprochés des *Melitturga-Melitturgula*. Peu de structures morphologiques permettent de soutenir cette dernière proposition. Comme le montre BAKER (1972), les *Plesiopanurgus* partagent de nombreuses homoplasies avec les différents genres de *Panurginae* mais aucune d'entre elles ne permet de favoriser un rapprochement des *Melitturga* et des *Plesiopanurgus* tandis que l'ensemble de la morphologie de ces espèces tend à les rapprocher des *Panurgus* s.str. Une autre des particularités des diagrammes de RUZ est de proposer une séparation totale des taxons néarctiques-néotropicaux et de leurs homologues paléarctiques. Ceci va à l'encontre de ce qui est montré par les cladogrammes ici proposés.

Aucun des jeux de données utilisés ne fait appel à des descripteurs de type éco-éthologique ou biogéographique, ceci permet d'introduire l'élément suivant comme un indice supplémentaire en faveur du maintien des *Panurgus* s.str. dans une position de groupe fort apomorphe et de leur séparation des *Panurginus-Clavipanurgus*. Plusieurs auteurs (LEPELETIER 1841, NIELSEN 1934, STÖCKHERT 1954) ont signalé la possibilité de l'existence d'une socialité des *Panurgus*. Or, on sait que cette apomorphie éthologique est apparue plusieurs fois, à des niveaux différents, chez les Apoidea, chez les Apidae mais aussi chez d'autres groupes comme les Halictidae. Suivant ces auteurs, il semble donc que les Andrenidae ne soient pas tous des taxons solitaires et qu'une socialité plus complexe puisse caractériser certains d'entre eux, en l'occurrence les *Panurgus*. Ce caractère éthologique étant considéré comme apomorphe dans tout le règne animal, sa confirmation plai-

derait fortement pour un statut très apomorphe des *Panurgus*, proche de celui des *Perdita* (dont certains sont également communaux) et incompatible avec ce que l'on sait des *Clavipanurgus-Panurginus*.

D'une hypothèse phylogénétique à l'autre, les *Flavipanurgus* montrent une forte mobilité. Ce genre est soit étroitement associé aux *Panurgus* comme par le diagramme de WARNCKE et les figures 2 et 4, soit inséré dans un ensemble de genres plus plésiomorphes comprenant les *Avpanurgus*, *Camptopoeum* et *Simpanurgus*. Cette position peut être défendue en se reportant aux cladogrammes de RUZ et aux figures 1 et 3. Cette variabilité de la position phylogénétique semble fortement liée à l'utilisation des pièces buccales comme descripteurs dans les matrices traitées (caractères 23 à 31, annexe 1). Par la suite, on montrera qu'il est possible d'émettre une préférence pour l'une ou l'autre de ces solutions, en fonction du crédit et de l'intérêt porté aux caractères inhérents à la forme des pièces buccales.

Deux taxons du nouveau monde: *Psaenithya* GERSTAECKER 1868 et *Perdita*, ont été introduits dans le jeu de données afin de tenter d'éclaircir les relations phylogénétiques susceptibles d'exister entre ces deux faunes. Cette démarche ne trouve d'équivalent que dans le travail de RUZ (1986) laquelle a introduit les genres de l'ancien monde dans son étude des taxons néarctiques et néotropicaux. Les analyses de cet auteur concluent à une dissociation complète des espèces des deux faunes, les espèces paléarctiques et paléotropicales ayant pour groupe frère un ensemble formé des *Calliopsini* et *Perditini*. Cette hypothèse est remise en question par les résultats de la présente étude (et par l'ensemble des résultats obtenus lors des tests préliminaires avec d'autres jeux de données); les clades présentés ici montrent une forte stabilité de la position des genres *Psaenithya* et *Perdita*, respectivement placés comme les groupes frères des genres apparentés aux *Melitturga* et aux *Panurgus* s.str. Outre l'argumentation morphologique, la connaissance biogéographique et historique plaide également en faveur d'une solution proposant une certaine intrication des groupes de l'ancien et du nouveau monde.

### Discussion de la position accordée à différents taxons par les cladogrammes (figures 1-4)

Le genre *Flavomelitturga* se positionne variablement selon les matrices utilisées. Les cladogrammes issus de HENNIG le placent le plus souvent comme groupe frère des *Melitturga*; cependant, certains résultats montrent la possibilité de le désigner comme groupe frère de l'ensemble des genres apparentés aux *Melitturga*. La première solution est préférée car elle procède d'une meilleure logique anatomique, particulièrement si on néglige l'architecture des pièces buccales et accorde -par conséquent- un poids plus important aux structures sexuelles et périsexuelles (figures 2 et 4). Ce cas d'opposition entre les résultats des analyses phylogénétiques incluant ou non une interprétation de la structure des pièces buccales se présentant à plusieurs reprises, on argumentera plus loin le pourquoi de la nette préférence accordée aux jeux de données excluant ces caractères. On peut aisément envisager que les *Flavomelitturga* aient un ancêtre commun avec les *Melitturga* s.l. Elles en auraient conservé un grand nombre de caractères plésiomorphes comme: la petite taille des ocelles (et des yeux) des mâles, la forme du funicule et particulièrement du premier article (A3) et le fort développement des foveae faciales. Elles auraient, cependant, subi une forte pression sélective en faveur de l'allongement des

pièces buccales. Les autres *Meliturgula*, principalement distribuées en Afrique du sud et représentées en Egypte et en Arabie, donc globalement soumises à des conditions écologiques différentes, n'auraient pas connu le même type de pressions et se seraient acheminées vers un processus évolutif différent. La position des *Flavomeliturgula* comme groupe frère de l'ensemble des autres genres (*Melitturga*, *Meliturgula* et *Meliturgula brevipennis*=*genus incertus*) permet une interprétation plus linéaire et facile de la phylogénie des *Melitturga*-*Meliturgula* mais contraint à des hypothèses morphologiques plus difficilement interprétables.

Les *Poecilomelitta* sont positionnées (figures 1-4) comme le groupe frère commun des *Meliturgula* et *Popovia*. Cette position est logique d'un point de vue morphologique et particulièrement pertinente si on illustre ce mécanisme évolutif par la structure des pièces sexuelles et perisexuelles. Les genres du groupe *Melitturga*-*Meliturgula* partagent un ancêtre commun avec les *Psaenithya* (ou un taxon proche de ce genre). Les *Meliturgula* s.l. (incluant les *Flavomeliturgula*) se distinguent des *Melitturga* et de *Meliturgula brevipennis* (*Genus incertus*) par, entre autres caractères, la forte réduction de la seconde cellule cubitale, l'élargissement limité des yeux des mâles, la forme du St8, la forme des gonocoxites et la longueur des gonostyli, l'ensemble montrant des formes très différentes chez les deux groupes de taxons. Chaque groupe est donc caractérisé par de nombreuses apomorphies. Les *Meliturgula*-*Flavomeliturgula* peuvent être considérées comme un groupe monophyllétique dont les taxons génériques se distinguent principalement par des structures céphaliques (la forme de la tête, du clypeus et d'autres parties) et sexuelles des mâles; les caractères relatifs aux pièces buccales peuvent aussi jouer un rôle dans la description.

L'association de *M.brevipennis* et des *Melitturga* peut paraître surprenante alors que cette espèce a été décrite, par POPOV (1951), comme appartenant au genre *Meliturgula*. Cette erreur de POPOV<sup>3</sup> peut aisément s'expliquer par le caractère plésiomorphe de ce taxon, le rapprochant naturellement de l'ancêtre commun qu'il partage avec les *Meliturgula* s.l. (incluant les *Flavomeliturgula*). Cependant, de nombreuses apomorphies relatives à la capsule céphalique, aux pièces sexuelles et périsexuelles des mâles distinguent fortement cette espèce des autres *Meliturgula*; plusieurs de ces structures, notamment celles affectant les pièces périgénitales, conduisent à la rapprocher des *Melitturga*. C'est la forme du St8 de *Meliturgula brevipennis* qui est la plus difficilement interprétable. Les *Meliturgula* s.l. montrent un St8 particulier, large, avec une partie apicale très courte et concave sur sa face interne, formant une sorte de berceau dans lequel viennent se loger les genitalia. On peut penser que l'ancêtre commun de ces espèces et de la branche des *Melitturga* devait posséder un sternite fort semblable à celui des *Psaenithya*, dépourvu de prolongement apical mais non concave comme chez les *Meliturgula*. Cette hypothèse acceptée, on peut alors comprendre que l'allongement de cette pièce ait été sélectionné positivement chez un groupe d'espèces, tandis que chez le groupe frère, la longueur était maintenue mais la pression exercée en faveur d'une concavité interne.

La démarche poursuivie ici n'est pas de détailler les relations entre tous les genres de la sous-famille. L'incorporation des *Psaenithya* -et des *Perdita* dans le cas des *Panurgus* s.l.- ne répond donc pas à la quête d'un groupe frère direct des *Melitturga*-*Meliturgula*

<sup>3</sup> WALKER avait placé cette espèce dans le genre *Andrena* F. ce qui explique que l'on discute l'interprétation de POPOV lors de la description de *M.arabica* et non celle, antérieure de WALKER dont l'erreur d'attribution est évidente.

mais plutôt à celle d'un plésion ou d'un groupe colatéral de ces taxons. Le travail de RUZ positionne les *Psaenithya* comme un membre de la tribu des *Anthemurgini* et désigne le groupe composé des *Protomelitturgini-Calliopsini-Perditini* comme groupe frère de l'ensemble des taxons paléarctiques. On peut voir une certaine incohérence dans cette interprétation de la phylogénie des Panurginae. Ni les *Perditini* ni les *Calliopsini* ne peuvent être considérés comme des candidats probables à la place de groupe frère des *Melitturga-Melitturgula*; seuls de rares caractères, comme la soudure partielle des sagittae chez quelques groupes, peuvent conduire à défendre cette proposition. De surcroît, on peut considérer qu'il s'agit de la conservation de caractères ancestraux, la morphologie générale de la plupart de ces espèces les rapprochant des *Panurgus* s.l. par un nombre plus important de caractères.

Comme écrit précédemment, les *Clavipanurgus* et les *Panurginus* sont morphologiquement fort proches. Les figures 1-4 placent ces taxons comme les descendants actuels d'un ancêtre commun à l'ensemble des *Panurgus* s.l.; cette position paraît plus pertinente que celle de RUZ. En effet, tout dans la morphologie de ces espèces les désigne comme les plésions naturels des groupes rassemblés par WARNCKE dans le genre *Panurgus* s.l.

Dans le vaste groupe des *Panurgus* s.l. plésiomorphes rassemblant les *Avpanurgus*, *Camptopoeum*, *Clavipanurgus*, *Epimethea*, *Flavipanurgus*, *Panurginus* et *Simpanurgus*, l'association des *Epimethea* et des *Camptopoeum* ainsi que la place accordée aux *Flavipanurgus* sont les points les plus variables des solutions obtenues. Ces taxons sont variablement positionnés d'une solution à l'autre. Morphologiquement, les *Camptopoeum-Epimethea* apparaissent comme des sous-genres d'un même taxon (différant par la variation légère d'une morphologie générale commune). Les cladogrammes 2 et 4 montrent effectivement cette association; ils positionnent aussi les *Flavipanurgus* comme le groupe frère des *Panurgus* ou des *Panurgus-Plesiopanurgus*. Le point commun de ces arbres est d'être issu de jeux de données négligeant la structure des pièces buccales. L'absence de ces descripteurs dans les matrices originales ne modifie en rien l'arrangement des autres taxons. Dans le cas du second cladogramme (figure 2), on obtient un arbre dont les paramètres sont exactement les mêmes que ceux des diagrammes calculés par HENNIG, plus court que l'arbre précédent (figure 1) et qui respecte la logique morphologique, rassemblant les *Camptopoeum* et les *Epimethea* et rapprochant les *Flavipanurgus* des *Panurgus-Plesiopanurgus*.

Cette observation amène tout naturellement à discuter la pertinence de l'utilisation de la structure des pièces buccales. Tout entomologiste sait que, chez les abeilles (TKALCÚ 1972, 1974), l'allongement des pièces buccales est un caractère commun à un grand nombre de taxons appartenant aux différentes familles. Dans le cas des Panurginae, son expression chez les *Panurgus*, les *Camptopoeum* et les *Melitturga* n'a invité aucun auteur à proposer un rapprochement des deux premiers genres du troisième. La forme des pièces buccales montre de nombreux phénomènes de convergence évolutive (impliquant toutes les structures) et semble être donc issue d'un stricte processus d'adaptation aux ressources alimentaires. Ces structures sont l'objet de nombreux cas de convergence évolutive (impliquant l'ensemble des structures de la glosse et des pièces annexes) en fonction des pressions sélectives exercées sur les populations par les milieux. Ceci explique par conséquent que l'on connaisse actuellement, chez les seuls Andrenidae, à la fois des sous-genres d'*Andrena*, *Camptopoeum*, *Melitturga* et *Panurgus* à pièces buccales longues et à pièces buccales courtes. L'étude embryologique comparée détaillée pourrait fournir des éclaircissements sur l'ontogenèse de ces structures et les rendre d'une utilisation plus pertinente pour l'étude de la phylogénie des imagos. Dans l'état actuel de leur connaissance, l'intérêt de ces pièces en tant que descripteurs valables dans le cadre d'études



phylogénétiques doit être envisagé avec circonspection.

Les figures 1-4 et le cladogramme de RUZ, associent les *Plesiopanurgus* et les *Mermiglossa*, mettant ainsi en évidence la forte homologie morphologique des deux genres déjà signalée en 1972 par BAKER. Leur association aux *Panurgus* (comme des genres très apomorphes), résultant de la présente étude, apparaît morphologiquement plus cohérente que leur rapprochement suggéré des *Melitturga* (RUZ 1986). Le second clade (figure 2) positionne les *Flavipanurgus* comme un groupe frère de l'ensemble formé par les *Panurgus-Plesiopanurgus*; cette hypothèse est fort intéressante car elle permet une interprétation d'un caractère particulier des *Plesiopanurgus*, la présence de dents mandibulaires chez les mâles, partagé avec les *Flavipanurgus*.

### Conclusions

L'hypothèse phylogénétique détaillée au fil de la discussion précédente s'oppose en plusieurs points à l'iconographie de RUZ (1986). Il n'appartient pas au présent travail de reconsidérer les relations phylogénétiques pouvant exister entre les différents groupes de la faune américaine; ce sera l'objet de travaux futurs. Cependant, étant donné l'existence de relations phylogénétiques évidentes (soulignée par la conclusion d'ALEXANDER et MICHENER mettant en évidence le caractère monophyllétique des Panurginae et l'existence de taxons communs tels les *Panurginus*) entre les taxons paléarctiques et ceux du nouveau monde, ce point de l'opposition au travail de RUZ recouvre un intérêt majeur qui lui vaut cette conclusion. Il existe aux Amériques un grand nombre de genres, il est possible -et il serait mal venu de prétendre le contraire sans discussion morphologique, comme l'indique RUZ, nombre d'entre eux se rapprochent des *Melitturga-Melitturgula*. Toutefois certains genres importants tels que les *Perdita* et les *Arhysosage* BRÈTHES 1922 (par exemple) sont à rapprocher, tant d'un point de vue morphologique que phylogénétique, des *Panurgus* s.l. A dire vrai, rien dans la morphologie de ces espèces ne semble pouvoir conduire à les rapprocher de l'autre groupe de genres paléarctiques.

Cette position affirmée, on peut en venir aux conclusions découlant des arbres ici présentés (figures 1-4). Les *Melitturga-Melitturgula*, comme on a pris l'habitude de les nommer au cours de ce travail, se divisent nettement en deux groupes de genres qui peuvent être promus au rang de tribu. *Melitturgula brevipennis* et les trois sous-genres de *Melitturga* peuvent être associés dans les *Melitturgini* proposés par MICHENER (1944). Les *Flavomelitturgula* et les *Melitturgula*, taxons notablement plésiomorphes qui se distinguent des genres précédents par de nombreux caractères, notamment sexuels et périsexuels, doivent alors être rassemblés en un groupe homologue pour lequel on propose le nom de *Paramelitturgini* ayant pour taxon type *Melitturgula (Melitturgula) braunsi* FRIESE 1903.

La position accordée aux *Perdita*, élevés unanimement par les auteurs américains au rang de tribu monogénérique, par les figures 1-4 invite à considérer la possibilité d'existence de plusieurs tribus regroupant les genres autrefois rassemblés par WARNCKE dans les *Panurgus* s.l. L'association des *Panurginus* et des *Clavipanurgus* a été signalée par l'ensemble des auteurs; on peut donc proposer une tribu des *Panurginini*, rassemblant les deux genres plésiomorphes, caractérisée, entre autre, par des pièces buccales courtes et une capsule céphalique fort anguleuse. Cette tribu a pour espèce type *Panurginus niger* NYLANDER.

Un article en préparation propose déjà un regroupement des *Plesiopanurgus* et des *Mermiglossa* en une tribu distincte, nommée *Mermiglossini* et ayant pour espèce type *Mermiglossa rufa*. La logique veut dès lors que le seul genre *Panurgus*, constitué de ses quatre sous-genres, soit considéré, lui aussi, comme une tribu distincte, les *Panurgini*. Le problème discuté précédemment de la position accordée au genre *Flavipanurgus* se pose ici lourdement. L'association des *Flavipanurgus* et des *Panurgus* par le cladogramme 4 conduirait -ainsi que certains résultats préliminaires semblent le confirmer- à inclure ce genre dans les *Panurgini*. Toutefois, la place réservée aux *Flavipanurgus* par les figures 1-3 invite à garder toute la circonspection nécessaire vis-à-vis de cette proposition jusqu'à l'apport d'éléments nouveaux par l'approfondissement de l'analyse.

Le problème posé par l'association des *Epimethea* et des *Camptopoeum* trouve plus aisément une solution. Deux des cladogrammes présentés associent logiquement ces deux taxons confirmant la première impression, acquise sur base de la morphologie, et invitant à considérer qu'il s'agit d'un genre unique subdivisé en sous-genres distincts. Quelques cladogrammes non publiés, notamment ceux obtenus par l'utilisation de la commande "ccode-" de HENNIG, associe les genres *Avpanurgus* et *Simpanurgus* aux *Camptopoeum* (constitués de leurs deux sous-genres). En l'absence de connaissance des femelles des *Avpanurgus* et *Simpanurgus*, cette question ne peut être pertinemment tranchée. On peut cependant proposer une tribu distincte pour le genre *Camptopoeum*, les *Camptopoeumini*. L'association des *Avpanurgus* et *Simpanurgus* à ce taxon nouveau -ayant pour espèce type *Prosopis frontalis* FABRICIUS 1804- conduirait à la reconnaissance d'un groupe homogène rassemblant l'ensemble des espèces paléarctiques vespiformes (à l'exclusion probable des *Flavipanurgus*). La systématique des *Panurgus* telle que proposée suite aux analyses du présent travail peut se résumer comme au tableau 3.

**Tableau 3:** systématique actuelle des taxons de Panurginae de l'ancien monde

<i>Panurgini</i>	<i>Melitturgini</i>
GENRE <i>Panurgus</i> PANZER 1806	GENRE <i>Melitturga</i> LATREILLE 1809
SOUS-GENRE <i>Panurgus</i>	SOUS-GENRE <i>Melitturga</i>
SOUS-GENRE <i>Euryvalvus</i> PATINY 1999	SOUS-GENRE <i>Australomelitturga</i> PATINY 1999
SOUS-GENRE <i>Pachycephalopanurgus</i> PATINY 1999	SOUS-GENRE <i>Petrusianna</i> PATINY 1999
SOUS-GENRE <i>Stenostylus</i> PATINY 1999	
<i>Camptopoeumini</i> trib.nov.	<i>Paramelitturgini</i> trib.nov.
GENRE <i>Camptopoeum</i> SPINOLA 1843	GENRE <i>Melitturgula</i> FRIESE 1903
SOUS-GENRE <i>Camptopoeum</i>	SOUS-GENRE <i>Melitturgula</i>
SOUS-GENRE <i>Epimethea</i> (MORAWITZ 1876)	SOUS-GENRE <i>Poecilomeliitta</i> FRIESE 1913
	SOUS-GENRE <i>Popovia</i> PATINY 1999
<i>Panurginini</i> trib.nov.	GENRE <i>Flavomelitturgula</i> (WARNCKE 1987)
GENRE <i>Clavipanurgus</i> (WARNCKE 1972)	
GENRE <i>Panurginus</i> NYLANDER 1848	
<i>Mermiglossini</i> trib.nov.	
GENRE <i>Mermiglossa</i> FRIESE 1913	
GENRE <i>Plesiopanurgus</i> CAMERON 1907	
SOUS-GENRE <i>Plesiopanurgus</i>	
SOUS-GENRE <i>Zizopanurgus</i> PATINY 1999	
<i>Position incertaine</i>	
GENRE <i>Avpanurgus</i> (WARNCKE 1972)	
GENRE <i>Flavipanurgus</i> (WARNCKE 1972)	
GENRE <i>Simpanurgus</i> WARNCKE 1972	

## Remerciements

Les recherches de l'auteur bénéficient du soutien financier indispensable du FRIA. L'auteur tient à remercier vivement toutes les personnes qui ont rendu ce travail possible, parmi lesquelles l'ensemble des curateurs des institutions sollicitées, qui par leur travail efficace ont permis l'élaboration de cette étude. L'auteur adresse des remerciements particuliers à MM. les Prof. CH.GASPAR et P.RASMONT ainsi qu'à MM. E. DRUART, B.STAQUET et R.WAHIS.

## Bibliographie

- ALEXANDER B.A. & C.D. MICHENER (1995): Phylogenetic Studies of the Families of Short-Tongued Bees (Hymenoptera, Apoidea). — *Kans. Univ. Sci. Bull.* **55/11**: 377-424.
- ALEXANDER B.A. (1990): A cladistic analysis of the nomadine bees (Hymenoptera: Apoidea). — *Syst. Ent.* **15**: 121-122.
- ALEXANDER B.A. (1991): Phylogenetic Analysis of the Genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae). — *Ann. Ent. Soc. Am.* **84/2**: 137-149.
- ALEXANDER B.A. (1992): An exploratory analysis of cladistics relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecoid wasps (Hymenoptera). — *J. Hym. Res.* **1/1**: 25-62.
- BROOKS R.W. (1988): Systematics and phylogeny of the Anthophorine Bees (Hymenoptera: Anthophoridae; Anthophorini). — *Kans. Univ. Sci. Bull.* **53**: 436-575.
- BROTHERS D.J. (1975): Phylogeny and classification of the Aculeate Hymenoptera with special reference to Mutillidae. — *Kans. Univ. Sci. Bull.* **50/11**: 483-648.
- DANFORTH B.N. (1995): Phylogenetic analysis and taxonomic revision of the *Perdita* subgenera *Macrotera*, *Macroteropsis*, *Macroterella* and *Cockerellula* (Hymenoptera: Andrenidae). — *Univ. K. Sc. Bull.* **55/16**: 635-692.
- EARDLEY C.D. & D.J. BROTHERS (1997): Phylogeny of the Ammobatini and revision of the afrotropical genera (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae). — *J. Hym. Res.* **6/2**: 353-418.
- FARRIS J.S. (1988): Hennig86, version 1.5 Programme and documentation. — Port Jefferson Station, New-York.
- ITO M. (1985): Supraspecific Classification of Bumblebees based on the characters of Male Genitalia. — Institute of Low Temperature Science, Series B (Biological Sciences), Hokkaido.
- KRÜGER E. (1917): Zur Systematik der mitteleuropäischen Hummeln (Hym.). — *Ent. Mitt.* **6/1-3**: 55-66.
- KRÜGER E. (1920): Beiträge zur Systematik und Morphologie der mitteleuropäischen Hummeln. — *Zool. Jb., Abt. f. Syst.* **42**: 189-464.
- LABERGE W.E. (1964): Prodromus of American Bees of the Genus *Andrena* (Hymenoptera, Apoidea). — *Bull. Univ. Neb. St. Mus.* **4/14**: 279-316.
- LABERGE W.E. (1967): A revision of the Bees of the Genus *Andrena* of the western hemisphere. Part I. *Callandrena* (Hymenoptera, Andrenidae). — *Bull. Univ. Neb. S. M.* **7**: 316pp.
- LABERGE W.E. (1969): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part II. *Plastandrena*, *Aporandrena*, *Charitandrena*. — *Trans. Am. Ent. Soc.* **95**: 1-47.
- LABERGE W.E. (1970): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part III. *Tylandrena*. — *Trans. Am. Ent. Soc.* **96**: 543-605.

- LABERGE W.E. (1972): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part IV. *Scrapteropsis*, *Xiphandrena* and *Rhaphandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 97: 441-520.
- LABERGE W.E. (1972): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part V. *Gonandrena*, *Geissandrena*, *Parandrena*, *Pelicandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 98: 271-358.
- LABERGE W.E. (1973): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part VI. Subgenus *Trachandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 99: 235-371.
- LABERGE W.E. (1975): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part VII. *Euandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 101: 371-446.
- LABERGE W.E. (1977): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part VIII. Subgenera *Thysandrena*, *Dasyandrena*, *Psammandrena*, *Rhacandrena*, *Euandrena*, *Oxyandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 103: 1-143.
- LABERGE W.E. (1979): A revision of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part IX. Subgenus *Melandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 104: 275-389.
- LABERGE W.E. (1980): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part X. *Andrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 106: 395-525.
- LABERGE W.E. (1986): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part XI. Minor subgenera and subgeneric key. — Trans. Am. Ent. Soc. 111: 441-567.
- LABERGE W.E. (1987): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the Western hemisphere. Part XII. Subgenera *Leucandrena*, *Ptilandrena*, *Scoliandrena* and *Melandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 112: 191-248.
- LABERGE W.E. (1989): A revision of the bees of the genus *Andrena* of the western hemisphere. Part XIII. *Simandrena* and *Taeniandrena*. — Trans. Am. Ent. Soc. 115: 1-56.
- LEPELETIER A. (1841): Histoire Naturelle des Insectes - Hyménoptères, tome II. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris.
- MICHENER C.D. (1944): Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 82: 153-326.
- MICHENER C.D. (1974): The social behavior of the Bees. — Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MICHENER C.D. (1990): Classification of the Apidae (Hymenoptera). — Kans. Univ. Sci. Bull. 54/4: 75-164.
- NIELSEN E.T. (1934): Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires IV (Apidae). — Saert. Ent. Medd. 18/4: 421-472.
- NIXON K.C. (1992): Clados, version 1.2 Program and documentation. Ithaca, New-York.
- PATINY S. (1998): Description d'un sous-genre nouveau de *Melitturga* LATREILLE 1809 (Hymenoptera, Apoidea, Andrenidae). — *Bembix* 10: 29-33.
- PATINY S. (1999a): Description de nouveaux sous-genres de *Melitturgini* MICHENER 1944 et révision du statut de plusieurs taxons. — Bull. Soc. Ent. Fr. Sous-presse.
- PATINY S. (1999b): Description de nouveaux taxons ouest-paléarctiques de Panurginae n'appartenant pas à la tribu des *Melitturgini* MICHENER 1944 (Hymenoptera, Andrenidae) - partie I. — Entomofauna. Sous-presse.
- ROIG-ALSINA A. (1991): Cladistic analysis of the Nomadinae s.str. with description of a new genus (Hymenoptera, Anthophoridae). — J. Kans. Ent. Soc. 64: 23-37.
- ROIG-ALSINA A. & MICHENER C.D. (1993): Studies of the phylogeny and classification of the long tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). — Kans. Univ. Sc. Bull. 55: 123-173
- ROZEN J.G.jr. (1958): Monographic study of the genus *Nomadopsis* ASHMEAD (Hymenoptera: Andrenidae). — Univ. Calif. Publs. Ent. 15: 1-202.
- RUZ L. (1986): Classification and phylogenetic relationships of the Panurgine bees (Hymenoptera - Andrenidae). — Ph-D. Thesis. University of Kansas.

- RUZ L. (1991): Classification and phylogenetic relationships of the Panurgine bees: The Calliopsini and Allies (Hymenoptera: Andrenidae). — Univ. K. Sc. Bull. **54/7**: 209-256.
- SAKAGAMI S.F. & M. ITO (1981): Specific and subgeneric variations in tibial corbication of male bumblebees (Hymenoptera: Apidae), an apparently functionless character. — Ent. scand. **15**: 365-376.
- STÖCKHERT F.K. (1954): Fauna Apoideorum Germaniae. — Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. München. 65.
- TADAUCHI O. (1982): A Numerical Taxonomic study of the Genus *Andrena* (Hymenoptera, Andrenidae) of Japan. — J. Fac. Agric. Kyosho. Univ. **26/4**: 169-191.
- TADAUCHI O. (1985): The effect of using various character subsets on numerical taxonomy in the Japanese Andrenid bees. — Esakia **23**: 29-40.
- TKALCŮ B. (1972): Arguments contre l'interprétation traditionnelle de la phylogénie des abeilles (Hymenoptera, Apoidea) - Première partie introduction et exposés fondamentaux. — Bull. Soc. Ent. Mulhouse: 17-31.
- TKALCŮ B. (1974): Arguments contre l'interprétation traditionnelle de la phylogénie des abeilles (Hymenoptera, Apoidea) - Deuxième partie mise en évidence et confrontation des caractères déterminants chez les abeilles parasites et chez les mellifères. — Bull. Soc. Ent. Mulh.: 17-40.
- WARNCKE K. (1972): Westpaläarktische Bienen der Unterfamilie *Panurginae* (Hym., Apidae). Pszczoly z podrodziny *Panurginae* (Hym., Apidae) w zachodniej Palearktyce. — Polskie pismo Ent. Wrocław **52/1**: 53-108.
- WARNCKE K. (1985): Beiträge zur Bienenfauna des Iran 19.-20. Die Gattungen *Panurgus* Pz. und *Melitturgula* Fr. (Hymenoptera, Apidae). — Boll. M. c. St. n. V. **34**: 221-235.
- WARNCKE K. (1987): Ergänzende Untersuchungen an Bienen der Gattungen *Panurgus* und *Melitturgula* Andrenidae, Apidae, vor allem aus dem türkischen Raum. — Boll. Mus. civ. Stor. nat. Venezia **34**: 75-107.
- WILLIAMS P.H. (1994): Phylogenetic relationships among bumble bees (*Bombus* LATR.): a reappraisal of morphological evidence. — Syst. Ent. **19**: 327-344.

**Adresse de l'auteur:**

Mag. Sébastien Patiny,  
Unité de Zoologie générale et appliquée,  
Faculté universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux,  
2, Passage des déportés, B-5030 Gembloux, Belgique.  
e-mail: [zoologie@fsagx.ac.be](mailto:zoologie@fsagx.ac.be)

## Appendice: description des tribus nouvelles

### *Camptopoeumini* trib.nov.

Genre type : *Camptopoeum* SPINOLA 1843 (espèce type: *Prosopis frontalis* FABRICIUS 1804).

Étymologie : addition du suffixe -ini au nom du genre *Camptopoeum*.

Cette tribu est strictement paléarctique, on connaît des espèces appartenant à ce groupe du sud-est asiatique au sud du Maroc.

Description : Tête. Face arrondie, aussi large ou plus large que longue. Foveae faciales présentes et bien développées. Sutures subantennaires légèrement courbes. Pièces buccales variablement allongées. Deux premiers segments des palpes labiaux (S1 et S2) plus longs que les suivants. A3 aussi court que les articles suivants. Base des yeux régulièrement elliptique. Face généralement marquée de jaune. Thorax. Marge postérieure du pronotum non élargie, généralement partiellement jaune. Scutellum et postscutellum partiellement ou entièrement jaune chez la majorité des espèces. Propodeum fortement convexe, formant un angle médian arrondi. Deux cellules cubitales à l'aile antérieure. Brosses de la troisième paire de patte peu denses, formées de très longs poils lisses. Gstre. Tergites au moins marqués de petites tâches latérales jaunes; la plupart des espèces avec une bande médiane jaune sur les cinq premiers tergites. Sternites entièrement jaunes chez les mâles de quelques taxons; généralement sombres, variablement marqués de jaune. Gstre. presque entièrement glabre à l'instar du reste du corps. Plaque pygidiale arrondie à l'apex, dépourvue de relief médian. T6-7 non modifiés tectiformes. St7 formant un arc simple terminé par un court processus bilobé. St8 formant un bâtonnet court et robuste, terminé par une courte lamelle. Genitalia. Gonocoxites courts et globuleux; l'angle apical interne tronqué. Gonostyli courts formant des bâtonnets simples variablement courbes et velus. Sagittae larges à la base, fortement réduites à l'apex.

### *Melitturgini*

Genre type : *Melitturga* LATREILLE 1809 (espèce type: *Eucera clavicornis* LATREILLE 1806).

Cette tribu est distribuée entre le nord est de la Chine, l'ouest du Maroc et le sud-ouest de l'Afrique (Angola-Namibie-Afrique du Sud).

Description : Tribu décrite par MICHENER (1944). Redescription voir RUZ (1986).

### *Mermiglossini* trib.nov.

Genre type : *Mermiglossa* FRIESE 1913 (espèce type: *Mermiglossa rufa* FRIESE 1913).

Étymologie : addition du suffixe -ini au nom du genre *Mermiglossa*.

Cette tribu est distribuée entre le Moyen-Orient, le sud du Maroc et la Namibie (aucune espèce n'est actuellement connue entre l'est de la Turquie, le sud Maroc et la Namibie).

Description : Tête. Face aussi longue que large ou juste plus longue. Foveae faciales absentes. Sutures subantennaires longues, l'externe fortement courbe. Pièces buccales plus longues que la face. Palpes maxillaires très courts. Trois premiers segments des palpes labiaux plus longs que les suivants. Clypeus saillant, fortement échancré chez

l'espèce namibienne. Lamelle labrale aussi ou plus longue que large. Mandibules des mâles pourvues d'une ou de deux (une sur chaque face) dents. Yeux des mâles non élargis. Cuticule entièrement noire. Thorax. Bord postérieur du pronotum non élargi. Lobes dorsaux du pronotum formant des processus foliacés chez les taxons du Moyen-Orient. Cuticule entièrement noire. Propodeum directement déclive en arrière du postscutellum. Aile antérieure à deux cellules cubitales. Brosses de la troisième paire de pattes constituées de long poils lisses et drus. Tarsomères des mâles élargis et généralement cordiformes. Gastre entièrement noir ou entièrement rouge (espèce namibienne). Pas de bandes de pilosité à l'apex des tergites. Dépressions apicales peu accusées. Plaque pygidiale arrondie à l'apex, dépourvue de relief médian. T6-7 non modifiés. St7 pourvu de deux longs processus apicaux porteurs de longues touffes de soies. St8 Subtrapézoïdal. Genitalia. Gonocoxites courts et globuleux. Gonostyli formant des bâtonnets courts et simples, variablement velus. Sagittae longues (généralement plus que les gonostyli), complètement dissociées, formant un capuchon apical anguleux.

### ***Panurgini***

Genre type : *Panurgus* PANZER 1806 (espèce type: *Apis calcarata* SCOPOLI 1763).

Cette tribu est distribuée de la Chine à l'ouest du Maroc et de Scandinavie au sud de la Tunisie.

Description : Tribu décrite par MICHENER (1944). Redescription voir RUZ (1986).

### ***Panurginini* trib.nov.**

Genre type : *Panurginus* NYLANDER 1848 (espèce type: *Panurginus niger* NYLANDER 1848).

Etymologie : addition du suffixe -ini au nom du genre *Panurginus*.

Cette tribu est strictement paléarctique, on connaît des espèces appartenant à ce groupe de la Chine au sud du Maroc (vers le nord, le genre s'étend jusqu'en Scandinavie).

Description : Tête. Face subtrapézoïdale, vertex distinctement plus large que la largeur apicale du clypeus. Foveae faciales courtes et étroites, profondes et régulièrement elliptiques. Sutures subantennaires longues, subrectilignes et subparallèles. Pièces buccales plus courtes que la face. Palpes maxillaires constitués d'articles subégaux aplatis. Galea brusquement réduites en largeur du niveau médio-apical; ceci formant une forte échancrure du bord externe. Base des yeux plus petites que chez les *Camptopoeumini*. Cuticule dépourvue de marques jaunes, excepté le clypeus des mâles de certaines espèces. Thorax. Marge postérieure du pronotum fortement élargie, formant un bourrelet large en avant du mésonotum. Partie antérieure du propodeum très faiblement déclive en arrière du postscutellum. Deux cellules cubitales à l'aile antérieure. Brosses de la troisième paire de pattes formées de longs poils drus et lisses. Aucune marque jaunes sur le thorax, excepté certains articles des pattes (principalement chez les mâles). Gastre. Tergites et sternites glabres ou glabrescents; entièrement noirs. Dépressions apicales des tergites fortement accusées. Parties proximales des tergites souvent convexes. Plaque pygidiale arrondie ou anguleuse à l'apex. T6-7 non modifiés, tectiformes. St6 avec une brève échancrure médio-apicale chez de nombreuses espèces. St7 subtrapézoïdal, la partie distale fortement réduite, brièvement bifide à l'apex. St8 court et massif, le processus distal fréquemment caréné formant une lamelle apicale de forme variable. Genitalia. Gonocoxites courts et globuleux, l'angle apical interne tronqué. Gonostyli formant courts

(plus que les gonocoxites) et spatulés ou bien longs, larges, de forme complexe et variablement aristés à l'apex.

### ***Paramelitturgini* trib.nov.**

**Genre type :** *Melitturgula* FRIESE 1903 (espèce type: *Melitturgula braunsi* FRIESE 1903).

**Étymologie :** addition du préfixe para- au nom *Melitturgini* (proposé par MICHENER, 1944). Ce taxon désigne le groupe frère des *Melitturgini* dans leur nouvelle composition générique (tableau 3).

Cette tribu est distribuée entre le Moyen-Orient et l'Afrique du sud (on connaît des espèces de *Paramelitturgini* de nombreuses régions entre ces deux extrêmes). Une espèce est connue d'Afrique de l'ouest (Sénégal).

**Description :** Tête. Face aussi longue que large ou plus courte; un seul groupe d'espèce avec une face subtrapézoïdale (ces taxons ont une coloration vespiforme ou entièrement jaune). Foveae faciales de forme irrégulière, généralement superficielles. Sutures subantennaires longues, non parallèle; l'externe fortement courbe chez la plupart des espèces. Pièces buccales plus longues que la face chez les espèces iraniennes (genre *Flavomelitturgula*); plus courtes chez les autres taxons. Trois premiers articles des palpes labiaux allongés chez les *Flavomelitturgula*; chez les autres espèces, seul le premier article plus long et large que les suivants. Yeux des mâles distinctement plus larges que ceux des femelles; leur base non régulièrement elliptique, le bord interne formant un angle net. Cuticule fréquemment partiellement jaune (cette coloration principalement limitée au clypeus, parfois étendue à toute la partie ventrale de la face). Thorax. Marge postérieure du pronotum ni élargie ni marquée de coloration jaune (excepté quelques espèces dont les *Flavomelitturgula* et *Melitturgula flavida*). Scutellum et postscutellum partiellement ou entièrement jaune chez la majorité des espèces. Partie antérieure du propodeum courte et faiblement déclive; la partie postérieure plus longue et déclive. Trois cellules cubitales à l'aile antérieure. Brosses de la troisième paire de pattes très lâches constituées de longs poils lisses. Gstre. Tergites généralement bordé d'une bande apicale de poils (variablement dense). Chez plusieurs espèces les tergites partiellement ou entièrement jaunes. Plaque pygidiale arrondie à l'apex (chez les *Flavomelitturgula* Pp subtriangulaire pourvue d'un relief médian). T6-7 non modifiés, tectiformes. St7 simple. St8 subtrapézoïdal, concave sur sa face interne, formant un berceau abritant la capsule génitale. Genitalia. Gonocoxites comprimés dorso-ventralement (peu globuleux). Angle apical interne des gonocoxites longuement tronqué. Gonostyli très courts formant une simple lamelle à l'apex des gonocoxites. Sagittae longuement soudées (dissociées à l'apex).

## **Annexe**

### **Description des caractères utilisés au tableau 2<sup>4</sup>**

1(L1<sup>5</sup>). Tégument partiellement métallique: Tégument non métallique (0); tégument totalement ou

<sup>4</sup> "?" est utilisé pour indiquer les stades inconnus de certains caractères, principalement lorsqu'un des deux sexes est inconnu (chez les *Avpanurgus*, *Simpanurgus* et *Popovia* par exemple). Ce symbole est interprété par HENNIG86.

<sup>5</sup> Les caractères dont le numéro est suivi d'une mention entre parenthèses (un chiffre précédé de "L") sont repris de l'étude de RUZ (1986). Ceux-ci ont uniquement été adaptés au cadre systématique de la



partiellement métallique (1).

2(L2). Marques jaunes de la face des mâles: face avec de larges zones jaunes (0); face entièrement noire (1).

3. Partie ventrale de la tête (zone intermandibulaire) élargie: vertex entre les yeux plus large que le clypeus entre les condyles mandibulaires (0); vertex moins large (1); clypeus environ aussi large que le vertex (2); clypeus légèrement plus large que le vertex (3); clypeus au moins 1,25 fois aussi large que le vertex (4).

4. Vertex fortement réduit par l'élargissement des yeux: vertex large (0); vertex large modérément réduit (1); vertex fortement réduit, les yeux fortement divergents (2); vertex réduit les, yeux subparallèles dorsalement ou convergents (3).

5. Élargissement des yeux des mâles: yeux des mâles peu différents de ceux des femelles, leur marge interne subrectiligne (0); yeux fortement élargis, leur marge anguleuse, non globuleux (1); yeux comme précédemment, fortement globuleux (2); yeux de très grande taille, constituant environ la moitié du volume céphalique (3); yeux plus volumineux que précédemment, leur marge interne dorsale sub-parallèle ou fortement convergente (4).

6(L31). Orbites des mâles divergents dans leur partie ventrale: orbites des mâles subparallèles (0); orbites des mâles fortement divergents (1).

7(L32). Orbites des mâles larges et régulièrement elliptiques: orbites étroites (0); orbites des mâles larges et elliptiques (1).

8. Taille des ocelles des mâles: ocelles petits (0); ocelles inhabituellement élargis (1).

9. Position des ocelles des mâles: distance entre les ocelles latéraux et la marge postérieure du vertex nulle (0); ocelles proches de la marge postérieure du vertex (1); ocelles disposés nettement plus loin de la marge postérieure du vertex (2); ocelles faciaux, du fait de l'élargissement du vertex (3); ocelles faciaux proches des insertions antennaires (4).

10(L35). Présence de gouttières postocellaires: pas de telles gouttières (0); une nette gouttière postocellaire observable (1).

11(L21). Suture subantennaire externe distincte: suture subantennaire externe distincte (0); suture subantennaire externe faible et difficilement visible (1).

12(L22). Position du "*tentorial pit*": "*tentorial pit*" disposé sur la suture épistomale (0); "*tentorial pit*" présent à l'intersection des sutures subantennaire et épistomale (1); "*tentorial pit*" sur la suture subantennaire externe (2).

13. Élargissement des scapes des mâles: scapes non élargis (0); scapes légèrement élargis et aplatis apicalement (1); scapes distinctement et uniformément élargis (2); scapes fortement élargis uniquement chez l'espèce type (3); scapes fortement élargis chez toutes les espèces (4).

14. Forme du treizième article funiculaire: 13<sup>e</sup> article funiculaire court et arrondi apicalement (0); 13<sup>e</sup> article funiculaire formant un court crochet (1); 13<sup>e</sup> article funiculaire long et formant une épine (2).

15. Largeur apicale du funicule: articles non élargis (0); articles plus courts que larges (1); apex du funicule élargi, les segments nettement plus courts que large (2).

16. Largeur des A3-5: ces articles funiculaires développés "normalement" (0); A3-5 courts et larges (1); A3-5 très courts et difficilement distinguables l'un de l'autre (2).

17. Longueur du A3: A3 beaucoup plus court que le scape (0); A3 long et étroit, plus long que la moitié du scape (1).

18. Longueur du clypeus par rapport à sa largeur: clypeus plus long que large (0); clypeus aussi long que large (1); clypeus distinctement plus court que large (2); clypeus plus long que la moitié de sa largeur (3); clypeus aussi large que la moitié de sa longueur (4); clypeus deux fois plus large que long (5).

19. Présence de dents mandibulaires chez les mâles: pas d'élargissement ou de dents mandibulaires chez les mâles (0); chaque bord des mandibules élargis (1); mandibules avec une dent basale sur leur face antérieure (2); mandibules avec une dent robuste sur chaque bord (3).

20. Court élargissement apical des mandibules des mâles: mandibules non élargis apicalement (0); mandibules avec un court élargissement apical sur la face ventrale (1).

21. Développement des foveae faciales des femelles: foveae faciales longues, larges et profondes (plus large que le scape) (0); foveae plus étroites et courtes que précédemment (1); foveae faciales limitées à de faibles marques le long de la marge interne des yeux (2); pas de foveae faciales distinctes (3).

22. Développement des foveae faciales des mâles: mâles avec des foveae longues et larges (0); foveae des mâles courtes et profondes (1); foveae courtes et superficielles (2); foveae réduites à de brèves traces

---

présente étude.

(3); mâles sans foveae faciales (4).

23. Protrusion du clypeus des femelles: clypeus non saillant (0); clypeus formant un angle net avec la partie dorsale de la face (1); clypeus très court et formant un angle accusé avec la partie dorsale de la face (2).

24. Longueur de la lamelle labrale: lamelle nettement plus courte que large (0); lamelle labrale légèrement plus courte que large (1); lamelle longue, plus étroite que sa largeur basale (2); lamelle environ aussi longue que large (3); lamelle plus longue que large (4).

25. Réduction apico-latérale des galea: galea tronquées ou avec une courte réduction apicale (0); réduction des galea plus longue (1); réduction des galea forte, la partie apicale environ aussi longue que la partie basale (2); galea plus longues et larges que précédemment, la réduction forte et plus longue que la partie basale (3); galea étroites, la réduction latérale nette très longue, la partie basale des galea courte (4); réduction comme précédemment ou plus accusée, les galea fortement sclérifiées (5); réduction apicale des galea exceptionnellement longue, celles-ci très fortement sclérifiées (6).

26(L13). Peigne apical des galea: galea avec un peigne apical dense et régulier (0); galea sans peigne (1).

27. Longueur du palpe maxillaire: palpe maxillaire plus long que les autres pièces buccales, les articles distinctement élargis (0); palpe maxillaire étroit et non comprimé, plus long que les palpes labiaux (1); palpe maxillaire environ aussi long que le premier segment du palpe labial (S1), celui-ci plus long que de coutume (2); palpe maxillaire un peu plus long que le S1 (3); palpe maxillaire plus court que le S1, les segments tous distincts (4); palpe maxillaire très court, les articles indistincts (5).

28. Longueur du second segment des palpes labiaux: pas d'elongation remarquable des deux premiers segments des palpes labiaux (S1-S2) (0); S1 sensiblement plus allongé que les suivants (1); S2 un peu allongé, plus court que le précédent (2); premier article extraordinairement allongé, plus que tous les autres (3); deux premiers segments allongés, le second généralement beaucoup plus court que S1 (4).

29. Longueur du S3: S3 court (0); S3 allongé (1).

30. Elargissement du palpe labial: palpe labial ni élargi ni aplati (0); palpe peu élargi (1); palpe élargi et aplati (2).

31. Longueur de la glosse: glosse plus courte que le clypeus (0); glosse juste un peu plus longue que le clypeus (1); glosse environ aussi longue que la distance entre l'apex du clypeus et l'ocelle médian (2); glosse un peu plus longue que la face (3); glosse nettement plus longue que la face (4); glosse environ aussi longue que la tête et le thorax (5).

32. Forme des lobes postérieurs du pronotum: lobes postérieurs arrondis (0); lobes anguleux et aplatis (1); lobes postérieurs aplatis et fortement élargis (2).

33. Elargissement de la marge postérieure du pronotum: marge postérieure du pronotum non élargie (0); marge postérieure du pronotum peu élargie (1); marge postérieure du pronotum fortement élargie (2).

34(L38). Suture pré-épisternale: suture pré-épisternale présente (0); suture pré-épisternale absente (1).

35(L51). Déclivité du propodeum: propodeum peu déclive (0); propodeum fortement déclive en arrière du postscutellum (1).

36(L53). Forme des côtés du propodeum: côtés du propodéum plats (0); côtés du propodéum légèrement concaves (1); côtés du propodéum plus fortement concaves (2).

37(L43). Taille du ptérostigma: ptérostigma aussi, ou plus, long que le préstigma (0); ptérostigma plus court que le préstigma (1).

38. Nombre de cellules cubitales: trois cellules cubitales (0); deux cellules cubitales (1).

39. Forme de la seconde cellule cubitale: seconde cubitale de taille moyenne, la veine récurrente branchée au niveau du centre de la cellule (0); seconde cellule cubitale large, la veine récurrente connectée postérieurement (1); seconde cellule submarginale étroite, la récurrente branchée comme précédemment (2); deux cellules cubitales (3).

40. Longueur de la cellule marginale: marginale long et aigue à l'apex (0); marginale longue et tronquée apicalement (1); marginale courte avec une troncature terminale large (2).

41(L56). Peigne fémoral: peigne fémoral dense et irrégulier (0); peigne fémoral moins dense et plus régulier (1); peigne fémoral bien différencié du reste de la pilosité (2).

42(L57). Compression ventrale du second fémur: partie proximale de l'aplatissement fémoral arrondi (0); partie proximale de l'aplatissement fémoral fortement anguleux (1).

43. Longueur de l'éperon apical du second tibia: éperon long et fortement barbelé (0); éperon plus court finement barbelé (1); éperon long sans barbes latérales (2); éperon court (3).

44. Pilosité des brosses: pilosité longue et dense, les poils souvent barbelés apicalement, keitotrichae courtes (0); scopa lâche, formée de poils robustes (1); scopa lâche, les poils plus nombreux que précédemment (2); pilosité longue et fort dense, les keitotrichae aussi longues que les poils de la face antérieure (3).

- 45(L74). Forme du T1: partie antérieure du T1 convexe (0); partie antérieure du T1 concave (1).
- 46(L5). Bandes apicales des tergites: gastre avec de larges bandes apicales de poils (0); gastre dépourvu de telles bandes de poils (1).
- 47(L81). Elargissement médian du quatrième sternite: quatrième sternite sans élargissement hémicirculaire (0); quatrième sternite avec un élargissement médian hémicirculaire (1).
48. Forme du sixième tergite: 6<sup>e</sup> tergite "normal" (0); ce tergite triangulaire et légèrement convexe (1); partie antérieure du T6 fortement convexe, l'apex déprimé (forme de casque) (2); comme précédemment, la partie antérieure plus profondément échancrée (3); comme précédemment, la partie antérieure comprimée latéralement (4).
49. Forme du 7<sup>e</sup> tergite: 7<sup>e</sup> tergite "normal" (0); tergite légèrement convexe (1); tergite fortement convexe, en forme de casque (2).
50. Epines terminales du 7<sup>e</sup> tergite: aucune épine sur le tergite (0); apex du tergite profondément échancré en "U" (1); apex du tergite avec deux longues épines apicales (2).
51. Echancre de la marge apicale des derniers sternites: marge rectiligne (0); seul le 7<sup>e</sup> sternite profondément échancré (1); derniers sternites (depuis St5) largement et profondément échancrés (2); derniers sternites largement et profondément échancrés à partir du St3 (3).
52. Processus médian du St6: St6 non retroussé au niveau médio-apical (0); St6 brièvement retroussé (1); partie médiane du St6 retroussée, formant parfois un processus large, dépourvu de contrefort (2); processus médian long et triangulaire, parfois avec un contrefort longitudinal (3).
53. Forme du processus du 7<sup>e</sup> sternite: sternite sans processus apical, parfois profondément échancré (0); sternite simple avec un processus en "Y" (1); St7 avec un processus large légèrement échancré (2); partie apicale du St7 avec une forte échancre en "U" (3); sternite pourvu de cinq courts processus apicaux (4); sternites sans épines latéro-apicales (5); processus apical simple long et large (6); sternite 7 en forme de "X" (7).
54. Marge postérieure du St7 échancrée: sternite généralement terminé par un processus apical (0); St7 brièvement échancré (1); 7<sup>e</sup> sternite profondément échancré (2); St7 avec une profonde échancre, les parties latérales larges (3); St7 échancré, l'apex subdivisé en quatre processus courts (4).
- 55(L127). Longueur du dard: dard long (0); dard court (1).
- 56(L130). Forme de la valve de la première valvule: valve bien développée (0); valve courte (1); valve absente (2).
57. Longueur des gonostyli: gonostyli environ aussi longs que les gonocoxites (0); gonostyli beaucoup plus courts que les gonocoxites mais élargis (1); gonostyli longs et étroits (2); gonostyli très courts et étroits (3).
58. Processus secondaire des gonostyli: gonostyli sans processus secondaire (0); gonostyli avec un tubercule médio-basal (1); gonostyli avec un long et robuste processus (1); gonostyli avec un long processus effilé (2).
59. Forme des volsellae: volsellae non visibles (0); volsellae courtes, tuberculiformes (1); volsellae courtes et foliacées (2); volsellae longues et fines en gouttière (3); volsellae complexes formant une sorte de pince (4).
60. Tégument à coloration vespiforme: cuticule noire, rouge ou jaune mais non vespiforme (0); cuticule noire avec une alternance de zones jaunes et noires, donnant à l'espèce une allure de guêpe (1).
61. Forme du complexe pénien: sagittae associées à la base (0); sagittae associées presque jusqu'à l'apex (1); complexe pénien tubulaire (2); sagittae dissociées (3).
62. Longueur apicale des gonocoxites: gonocoxites non prolongés au-delà du niveau de la base des sagittae (0); gonocoxites peu prolongés au-delà de cette limite (1); gonocoxites longuement prolongés (2).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [0031\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Patiny Sebastien

Artikel/Article: [Etude phylogénétique des Panurginae de l'ancien monde \(Hymenoptera, Andrenidae\). 249-275](#)