

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

**Herausgeber:** Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

**Band:** 120 (1997)

**Artikel:** Essai d'analyse cladistique des genres d'Eumeninae (Vespidae, Hymenoptera) représentés en Europe septentrionale, occidentale et centrale

**Autor:** Vernier, Richard

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-89461>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 04.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# ESSAI D'ANALYSE CLADISTIQUE DES GENRES D'EUMENINAE (VESPIDAE, HYMENOPTERA) REPRÉ- SENTÉS EN EUROPE SEPTENTRIONALE, OCCIDENTALE ET CENTRALE<sup>1</sup>

RICHARD VERNIER

Av. A.-M. Mirany 7, 1225 Chêne-Bourg, Suisse.

*Mots-clés:* Eumeninae, phylogénèse, cladistique, Europe.

*Key-words:* Eumeninae, phylogeny, cladistics, Europe.

## Résumé

Afin de mieux évaluer les relations phylogénétiques entre certains genres d'Eumeninae représentés en Suisse, une analyse des caractères inspirée de celle de CARPENTER & CUMMING (1985) sur les genres néarctiques a été effectuée, à l'aide du logiciel Mac Clade<sup>TM</sup>. La matrice contient 23 caractères informatifs pour 29 taxons (les genres présents en France étant également inclus). Elle donne une longueur d'arbre minimale de 52, contre un minimum théorique de 33. L'indice de cohérence (CI) est de 0.63 et l'indice de rétention (RI) de 0.91, donnant une cohérence recalculée de 0.58. Cet arbre confirme certaines subdivisions traditionnelles de la sous-famille, mais laisse irrésolues beaucoup de questions sur la phylogénèse des genres issus de l'ancien *Odynerus* Latr. au sens large. C'est vrai surtout de la composante de 8 genres qui va de *Rhynchium* à *Antepipona*, comprenant entre autres *Ancistrocerus* et *Euodynerus*. Des caractères informatifs supplémentaires, par exemple basés sur la morphologie larvaire, restent nécessaires. Des techniques moléculaires, notamment l'hybridation d'ADN ou le séquençage des ADN mitochondriaux, pourraient aussi s'avérer très utiles.

**Summary:** A tentative character analysis of the Eumenine genera (Vespidae, Hymenoptera) present in northern, western and central Europe.

In order to give a better assessment of the phylogenetic relations between some Eumenine genera present in Switzerland, a character analysis inspired by the one about the Nearctic genera by CARPENTER & CUMMING (1985) is done, using the software Mac Clade<sup>TM</sup>. The matrix contains 23 informative characters for 29 taxa (the genera present in France also being included). It gives a minimal tree length of 52, versus a theoretical minimum of 33. The consistency index (CI) is 0.63 and the retention index (RI) 0.91, giving a rescaled consistency (RC) of 0.58. This tree confirms some of the traditional subdivisions in the subfamily, but lets unresolved many questions about the phylogeny of the genera stemming from the ancient genus *Odynerus* Latr. in a wide sense. This is especially true for the component of 8 genera between *Rhynchium* and *Antepipona*, including *Ancistrocerus* and *Euodynerus*. Additional informative characters, e. g. based on the larval morphology, are still needed. Molecular techniques, namely DNA hybridization or mtDNA sequencing, could also be very useful.

<sup>1</sup> Ce papier reprend, sous une forme retravaillée, une partie de la thèse de doctorat de l'auteur.

## INTRODUCTION

Longtemps traités comme famille à part entière (cf. p. ex. BERLAND, 1928; RICHARDS, 1962), les Eumeninae sont actuellement considérés (CARPENTER, 1982) comme formant une sous-famille (du reste la plus importante) des Vespidae. Comme le soulignent VAN DER VECHT & FISCHER (1972), puis CARPENTER & CUMMING (1985), la systématique de ce vaste groupe (plus de 3000 espèce actuellement décrites au niveau mondial) a longtemps été négligée au niveau supra-spécifique. La grande homogénéité du taxon, ainsi que le faible nombre de systématiciens intéressés au groupe, en sont les deux raisons principales.

Mon but n'est pas ici de refaire l'historique détaillé des différentes classifications conçues et utilisées depuis celle de DE SAUSSURE (1852-58) jusqu'à celle actuellement en vigueur (VAN DER VECHT & CARPENTER, 1990). Le tableau I ci-dessous n'en reprend que les principales étapes et grandes subdivisions. Il faut néanmoins rappeler que peu de taxons animaux ont connu une systématique aussi instable et peu satisfaisante, sur une période aussi

prolongée. En particulier, même les limites de la sous-famille ne sont définitivement précisées que depuis CARPENTER (1982). A un niveau inférieur, des genres fondés uniquement sur l'absence de certains caractères diagnostiques, correspondant par définition à des classifications non naturelles, ont persisté durant des décennies.

## DONNÉES DU PROBLÈME

Compte tenu des réels progrès survenus lors du dernier demi-siècle, deux problèmes majeurs subsistent à ce jour dans la systématique des Eumeninae:

I. Faut-il définir des tribus,  
et si oui lesquelles ?

Près de 180 genres d'Eumeninae sont désormais reconnus au niveau mondial (CARPENTER, 1986). Un aussi vaste ensemble gagnerait à être organisé, réparti en tribus.

Cependant, les sous-familles traditionnelles des Zethinae (ou plus justement Discoeliinae), Raphiglossinae et Eumeninae, telles que RICHARDS (1962) les distinguait dans sa famille des Eumenidae, ne peuvent

De Saussure (1858)	Bradley (1922)	Richards (1962)	Carpenter (1982)
<b>Vespides "Euméniens"</b>	<b>Vespidae p. p.</b>	<b>Eumenidae</b>	<b>Eumeninae</b>
"Anomaloptères"**#	Gayellinae*	Masaridae, Gayellinae*	Masarinae, Gayellini*
	Raphiglossinae*	Eumenidae, Raphiglossinae*	Eumeninae
"Euptères"			
"Zethites"	Zethinae	Eumenidae, Discoeliinae	"
"Euménites"	Eumeninae	" , Eumeninae	"

\* Taxons uniquement exotiques

# Comprenait également le genre *Gayella*, actuellement rattaché aux Masarinae

Tableau 1: Evolution de la classification des Eumeninae

faire office de telles tribus. En effet, aucune ne paraît holophylétique sous sa forme classique (CARPENTER, 1982); d'autre part, leur utilité est discutable, car la grande majorité des genres restent de toute manière inclus dans le troisième groupe.

Certes, RICHARDS (1962) distinguait à l'intérieur de ce même groupe (ses Eumeninae proprement dits, correspondant sensiblement aux "Euménites" de DE SAUSSURE) deux grandes lignées évolutives:

1°- La première correspond en grande partie au genre *Eumenes* Latr. tel qu'anciennement conçu. Il s'agit toujours de formes à gastre longuement pétiolé (puis pyriforme au-delà du pétiole, fig. 1), et à mésosome plutôt globuleux, mais là n'est pas le critère décisif. Ce sont en fait :

- la presque absence du sillon basal de l'urosternite II;
- l'éloignement des antennes de la marge supérieure du clypéus - celle-ci étant généralement incurvée vers le bas (fig. 2); qui distinguent foncièrement ce groupe de genres de la seconde lignée.

2°- Cette seconde lignée correspond en grande partie au genre *Odynerus* Latr. des anciens auteurs au sens le plus large, plus certains genres satellites reconnus depuis longtemps déjà (cf. ci-dessous). Bien que nettement plus hétérogène que l'autre, elle comprend des formes dont la base du gastre n'est jamais très allongée, et dont les antennes sont pratiquement contiguës à la marge supérieure du clypéus, celle-ci étant souvent convexe vers le haut (fig. 3). Il y a un sillon plus ou moins profond et large, et plus ou moins cannelé longitudinalement, à la base de l'urosternite 2 (fig. 4).

RICHARDS (1962) considérait comme authentiquement intermédiaires certains genres exotiques comme *Montezumia* Sauss., qui auraient représenté des formes primitives, antérieures à la séparation des

deux lignées principales. En fait, il semblerait plutôt (CARPENTER & CUMMING, 1985) que de tels genres se rattachent à la seconde lignée. Quoi qu'il en soit, une révision mondiale est nécessaire pour clarifier la situation.

En attendant, je suivrai les spécialistes actuels du groupe (CARPENTER, 1982; CARPENTER & CUMMING, 1985) en ne reconnaissant aucune tribu. Au niveau centre et ouest-Européen du reste, seul *Discoelius* Latr. ne faisait pas partie des Eumeninae selon RICHARDS (1962).

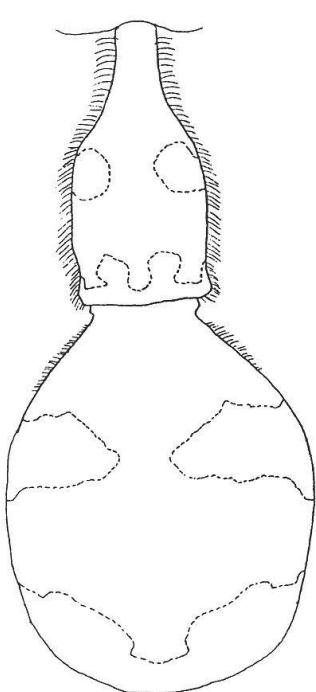
Les quelque 28 autres genres désormais reconnus depuis BLÜTHGEN (1938, 1961) se répartissent clairement dans les deux lignées citées ci-dessus.

Quatre d'entre eux sont inclus dans la première: ce sont *Ischnogasteroides*, *Eumenes*, *Delta* et *Katamenes*. *Pareumenes* (noté *Nortonia* dans BERLAND, 1928) fait partie de ces genres intermédiaires, plutôt proches de la seconde lignée. Dans celle-ci, 18 autres genres résultent du démantèlement de l'ancien genre *Odynerus* Latr.; sont très voisins de ceux-ci les anciens "satellites" *Pterochelus* avec ses dérivés *Cephalochilus* et *Hemipterochilus*, ainsi qu'*Alastor* et *Rhynchium*. Ces 23 derniers genres nous renvoient au second problème important, qui a déjà fait couler beaucoup d'encre chez les spécialistes (VAN DER VECHT & FISCHER, 1972):

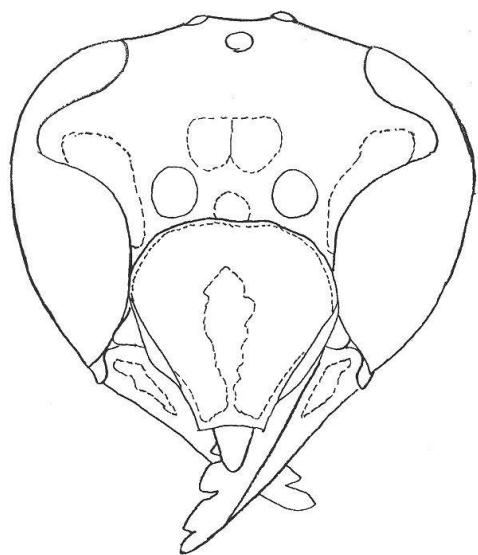
## II. Délimitation des genres issus d'*Odynerus* Latr. au sens large

Jusque vers les années 1930, le genre *Odynerus* Latr. fonctionnait comme un véritable fourre-tout, où étaient maintenus tous les "Euménites" non pétiolés, avec une nervation et des pièces buccales ordinaires (par opposition aux cinq genres voisins cités ci-dessus).

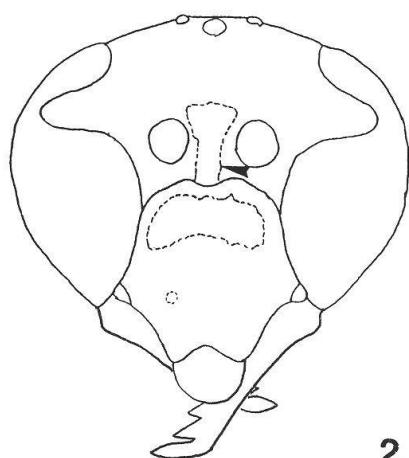
A propos des quatre subdivisions traditionnelles du genre, BERLAND (1928: p. 17) écrivait: "Mais elles ne sont pas de valeur



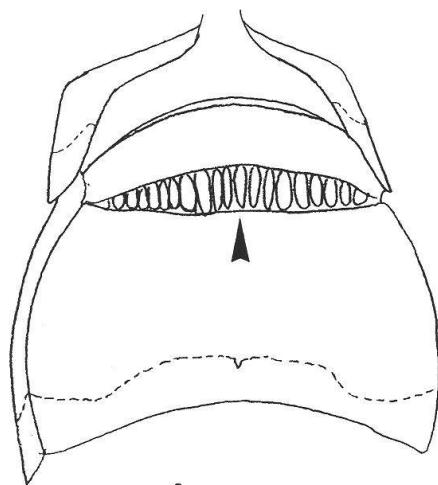
1



3



2



4

Figures 1 à 4:

- 1: *Eumenes subpomiformis* Blüthg., femelle, les deux premiers urites vus de dessus X 8,5 environ.
- 2: *Eumenes pedunculatus* (Panz.), femelle, face X 18 environ.
- 3: *Euodynerus dantici* (Rossi), femelle, idem.
- 4: *Ancistrocerus parietinus* (L.), femelle, les deux premiers urites vus de dessous X 18 environ.

égale, et je crois que la logique voudrait qu'elles fussent classées comme suit:" (suit un tableau de 3 sous-genres, dont l'un est à son tour subdivisé en trois sections; l'une de ces trois sections est encore, dans le texte, répartie en 5 groupes d'espèces).

Tentative louable de mieux hiérarchiser cet imbroglio, mais au prix d'une conception peu orthodoxe et peu pratique de la nomenclature. Sans compter que les notions de "valeur" et de "logique" sont encore plutôt floues à ce stade.

A l'évidence, laisser tel quel le mégagrasse *Odynerus* des anciens auteurs, en se contentant de sous-genres puis de "sections", n'est plus tenable actuellement, ne serait-ce que pour la raison qu'avait déjà relevée KOHL (1906, in VAN DER VECHT & FISCHER, 1972). Il est en effet absurde de séparer *Rhynchium*, *Pterocheilus* et *Alastor* en tant que genres, tandis que *Symmorphus* par exemple reste à l'intérieur d'*Odynerus*, dès lors qu'on vise à une systématique qui reflète au mieux la phylogénèse des lignées, et non à une classification purement pratique.

Il faut attendre BLÜTHGEN (1937) pour un changement de point de vue radical: dans sa révision d'alors, celui-ci distingue non moins de 20 sous-genres paléarctiques. A l'examen de nombreuses espèces de tous les groupes cependant, on perçoit immanquablement que cet auteur est allé trop loin, en élevant en 1938 la plupart de ses sous-genres de 1937 au rang de genre. On a ainsi maints genres contenant moins de 5 espèces, parfois une seule, et très proches de taxons voisins. Comme l'ont souligné GIORDANI-SOика (1953) et PARKER (1966) une telle conception ne vaut finalement guère mieux que l'ancienne, ayant versé dans l'excès contraire.

En rédigeant la Faune des Vespidae de Suisse, j'ai assez vite réalisé que plusieurs des genres que les auteurs récents (VAN DER VECHT & FISCHER, 1972; CARPENTER, 1986) avaient repris de BLÜTHGEN (1961) gagneraient à être refusonnés, au moins

pour des raisons pratiques. C'est là, cependant, une entreprise difficile.

C'est pourquoi je me suis limité dans le cadre de la Faune (VERNIER & BURCKHARDT, sous presse) à quelques cas univoques, considérant 4 genres représentés en Suisse comme caducs. Il s'agit de *Gymnomerus* et *Paragymnomerus* (ramenés au rang de sous-genres d'*Odynerus*), de *Pseudomicrodynerus* (ramené au rang de sous-genre de *Microdynerus*), ainsi que de *Parodontodynerus* (ramené au rang de sous-genre d'*Antepipona*). Dans le cas de *Syneudynerus* (ramené au rang de sous-genre d'*Euodynerus*), BLÜTHGEN lui-même (1961) en était resté au rang subgénérique.

Dans le but de mieux étayer ces modifications, j'ai tenté une reconstitution phylogénique globale des genres d'Eumeninae représentés en Suisse, mais aussi en France. Deux éléments m'ont facilité la tâche: le travail de CARPENTER & CUMMING (1985) au niveau néarctique et l'accès au logiciel MAC CLADE™.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce n'est pas ici le lieu de faire le rappel de la théorie et des méthodes cladistiques; je renvoie pour cela le lecteur au manuel de FOREY *et al.* (1992). Très schématiquement, la cladistique postule que seuls des caractères dérivés communs (nommés *synapomorphies*) permettent de définir des groupements naturels ou holophylétiques.

A partir d'une matrice de caractères codés, le ou les arbres les plus parcimonieux, c'est à dire requérant aussi peu de changements évolutifs que possible dans chaque rameau ou clade, sont censés fournir la reconstitution phylogénique la plus vraisemblable du groupe. Ils ne se donnent cependant pas pour vérité absolue.

Afin de réunir une matrice des caractères suffisamment étouffée (puisque 29 taxa sont à considérer), je me suis inspiré de l'étude de CARPENTER & CUMMING (1985). Celle-ci concerne les 26 genres

néarctiques, dont seule une minorité se retrouve chez nous. Néanmoins, elle comporte une analyse morphologique très poussée des trois tagmes de l'imago, et les hypothèses sur la polarité et le degré d'homoplasie des caractères sont convaincantes.

J'ai par ailleurs examiné au binoculaire, outre la grande majorité des 67 espèces représentées dans la faune suisse, des spécimens des deux sexes de *Cephalochilus labiatus* et de *Rhynchium oculatum*., ainsi qu'une femelle respectivement de *Pareumenes laminatus* et d'*Hemipterochilus bembeciformis*.

Sur ces bases, la matrice (fig. 5) compte 23 caractères, dont la majorité sont codés de façon binaire (0 = état ancestral ou pléiomorphique, 1 = état dérivé ou apomorphique). Voici leur liste avec définition des états:

1. *Apex antennaire des mâles* (en abrégé **Aa**): 0, dernier article formant un crochet rabattu contre le reste du flagelle; 1, les 5 derniers articles formant une spirale.
2. *Mandibules* (**Md**): 0, à 4 dents; 1, à 5 dents.
3. *Palpes labiaux* (**Pl**): 0, normaux, de 4 articles; 1, plumeux, de 3 articles.
4. *Foveae céphaliques* (ou fossettes pilifères du vertex; **Fc**): 0, absentes; 1 présentes et nettement doubles; 2, plus ou moins fusionnées; 3, disparues.
5. *Espace antennes/clypéus* (**A-C**): 0, étroit; 1, large.
6. *Ponctuation de la face antérieure du pronotum* (**Pp**): 0, classique; 1, typiquement dense et grossière.
7. *Foveae du pronotum* (**Fp**): 0, absentes; 1, linéaires; 2, ovales.
8. *Carène épicanémiale* (**Ce**): 0, présente; 1, obsolète.
9. *Tegulae* (**Te**): 0, bien échancrées; 1, tronquées mais larges; 2, arrondies.
10. *Propodéum* (**Pr**): 0, non caréné; 1, faiblement caréné; 2, fortement caréné.
11. *Ecailles propodéales* (**Ep**): 0, classiques; 1, surdimensionnées.

12. *Epérons tibiaux* (**Et**): 0, deux éperons aux pattes II; 1, un seul éperon aux pattes II.
13. *Carène postérieure des coxae III* (**Cc**): 0, sans denticule; 1, avec denticule.
14. *Premier urite* (**Pu**): 0, subsessile ou sessile; 1, pétiolé.
15. *Sillon longitudinal de l'urotergite 1* (**Sl**): 0, bien visible; 1, plus ou moins obsolète.
16. *Renflement apical de l'urotergite 1* (**Ra**): 0, bien développé; 1, réduit à absent.
17. *Urosternite 1* (**U1**): 0, de forme normale, triangulaire; 1, très rétréci dans sa portion basale.
18. *Sillon basal de l'urosternite 2* (**Sb**): 0, présent et cannelé; 1, atténué.
19. *Sillon longitudinal de l'urosternite 2* (**S2**): 0, présent; 1, obsolète.
20. *Cuspis + lamina des volselles* (**Cl**): 0, séparées; 1, fusionnées mais bien sclérotinisées; 2, fusionnées et faiblement sclérotinisées.
21. *Mœurs nidificatrices* (**Mn**): 0, fouisseuses; 1, cavicoles; 2, maçonneuses.
22. *Proies ordinaires* (**Po**): 0, larves de Lépidoptères; 1, larves de Coléoptères.
23. *Labre* (**Lb**): 0, régulièrement hémicirculaire; 1, plus allongé, ogival à lancéolé.

Quelques cas particuliers sont à relever dans la matrice:

- *Symmorphus* n'est pas codé pour le caractère 1 (Aa), par suite de ses antennes mâles très particulières: dernier article à peine modifié, mais présence de tyloïdes.

- *Leptochilus* et *Ancistrocerus* sont polymorphes au niveau du genre pour le caractère S2: le sillon est perceptible chez certaines espèces, mais non chez d'autres; d'où le code 1 & 2.

- 6 caractères ne sont pas codés de façon binaire mais comme "multiétats" (multi-state): ils sont présents sous 3, voire 4 états différents, considérés comme une série évolutive plus ou moins linéaire.

- 5 caractères (Fp, Te, Ra, S2, Cl) ont été codés comme "irréversibles", pour mieux asseoir certaines synapomorphies. Il s'agit de cas assez évidents, où le caractère en cause n'a effectivement pas subi de réver-

sion. Le prix à payer est une baisse sensible de la longueur d'arbre maximale théorique (159 au lieu de 214).

En contrepartie, les caractères codés comme multiétats ou irréversibles distinguent fondamentalement le présent arbre d'une simple analyse de similarité (ou analyse phénétique).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Arbres (ou cladogrammes) obtenus

A partir de la matrice présentée ci-dessous, la longueur d'arbre la plus parcimonieuse vaut 52, pour un minimum théorique de 33 (inatteignable ici à cause des

caractères en conflit) et un maximum théorique (le plus mauvais ou moins parcimonieux arrangement possible) de 159.

Cet arrangement donne par ailleurs un CI (indice de cohérence) de 0.63 et un RI (indice de rétention) de 0.91, qui donnent une RC (cohérence recalculée, CI x RI) de 0.58. Ces scores s'obtiennent instantanément avec le logiciel MAC CLADE™, pour chaque configuration d'arbre testée. En codant les 5 caractères irréversibles comme simplement ordonnés, on obtiendrait une longueur d'arbre de 51 pour un maximum théorique de 214, mais par contre des indices très voisins: CI = 0.65; RI = 0.91 => RC = 0.59.

G. Eumeninae II	1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
		Aa	Md	Pl	Fc	A-C	Pp	Fp	Ce	Te	Pr	Ep	Et	Cc	Pu	Sl	Ra	U1	Sb	S2	Cl	Mn	Po	Lb
1	Discoelius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
2	Eumenes	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0
3	Delta	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0
4	Ischnogasteroides	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0
5	Katamenes	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0
6	Pareumenes	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
7	Symmorphus	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
8	Paragymnomerus	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0
9	Tropidodynerus	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0
10	Odynerus	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0
11	Gymnomerus	1	1	0	2	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0
12	Cephalochilus	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0
13	Hemipterochilus	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0
14	Pterocheilus	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0
15	Alastor	0	1	0	3	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1
16	Alastorynerus	0	1	0	3	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1
17	Pseudomicrodyner.	0	1	0	3	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1
18	Microdynerus	0	1	0	3	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1
19	Leptochilus	0	1	0	3	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1&2	1	0	1	1
20	Stenodynerus	0	1	0	2	0	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
21	Eustenancistrocer.	0	1	0	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
22	Allodynerus	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
23	Syneuodynerus	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
24	Euodynerus	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
25	Pseudopipona	0	1	0	1	0	0	0	0	?	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
26	Antepipona	0	1	0	2	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
27	Parodontodynerus	0	1	0	2	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
28	Ancistrocerus	0	1	0	2	0	0	1	1	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1&2	1	0	0	1
29	Rhynchium	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1

Figure 5: Matrice des caractères (voir texte) ayant servi à la présente analyse. Colonnes de 1 à 23: caractères; lignes de 1 à 29: genres.

Cependant, le nombre d'arbres possibles pour les valeurs minimales citées ci-dessus demeure gigantesque: on est très loin d'une résolution complète. Il reste en effet sept polytomies, ou dichotomies non résolues, signalées par de petites flèches sur la fig. 6.

Cinq d'entre elles sont peu importantes, car elles ne concernent que des genres de toute façon très proches, au niveau terminal des rameaux. C'est ainsi qu'*Allodynerus* peut être l'adelphotaxon du clade *Syneuodynerus* + *Euodynerus* comme représenté sur la fig. 6, mais aussi bien celui de *Pseudepipona*, ou encore celui du clade *Pseudepipona* + (*Syneuodynerus* + *Euodynerus*). Il en va de même des autres polytomies terminales, même si deux d'entre elles concernent 4 taxons (le clade *Gymnomerus-Tropidodynerus*, ainsi que le clade *Microdynerus-Alastor*), ce qui leur confère 15 arrangements possibles au lieu de 3.

Ce sont les deux polytomies restantes, situées dans la base du groupement *Rhynchium-Antepipona*, qui compliquent énormément le problème: en fait elles laissent ouverts presque tous les arrangements possibles et imaginables dans ce clade de 8 taxons (soit 135 135 !).

Au sujet de ce même groupement *Rhynchium-Antepipona*, seuls quatre éléments semblent acquis:

1°- il paraît former un monophylum: toute tentative de le démanteler augmente la longueur d'arbre et diminue les indices. Par exemple, la longueur d'arbre passe à 53 si on détache le clade *Ancistrocerus* + (*Parodontodynerus* + *Antepipona*) comme adelphotaxon du groupement *Eustenancistrocerus* - *Alastor*. Si on détache *Rhynchium* comme adelphotaxon commun des deux groupements *Pseudepipona* - *Antepipona* et *Eustenancistrocerus* - *Alastor*, la longueur d'arbre passe à 54.

2°- Ce monophylum semble bien être l'adelphotaxon du groupement *Eustenancistrocerus* - *Alastor*. Si on le déplace

comme adelphotaxon du groupement *Gymnomerus* - *Pterocheilus*, la longueur d'arbre passe à 53, le CI à 0.62 et le RI à 0.90, d'où une RC de 0.56 seulement.

3°- A l'intérieur du groupement, le clade *Ancistrocerus* + (*Parodontodynerus* + *Antepipona*) est lui-même polytomique, mais non pas dissociable. Seules ses relations avec les cinq autres genres sont impossibles à préciser.

4°- Le clade *Syneuodynerus* + *Euodynerus* est certain. Ici l'analyse ne le démontre pas, mais deux synapomorphies non introduites dans la matrice tant elles sont triviales (VERNIER & BURCKHARDT, sous presse) ne laissent aucun doute à ce sujet.

#### Apports de cette reconstitution

Au niveau des grands embranchements, l'arbre de la fig. 6 confirme sur bien des points la systématique traditionnelle, hormis la position de *Pareumenes*. En particulier, la position marginale de *Discoelius* n'est pas discutable, et les quatre genres proches d'*Eumenes* forment effectivement un groupement par opposition au complexe *Pareumenes* - *Alastor*: les deux lignées évolutives de RICHARDS (1962) ne sont pas une vue de l'esprit.

A l'intérieur de la seconde, *Pareumenes* sort en premier dans tous les cas de figure; il est suivi de *Symmorphus*, dont la position est également intangible si l'on veut conserver la valeur minimale de 52. Ceci rejoint la conclusion de CUMMING (1989), mais contraste avec les résultats de CARPENTER & CUMMING (1985), où la lignée "non euménienne" est d'emblée polytome, avec quatre embranchements.

La divergence fondamentale en comparaison des anciennes classifications concerne les trois genres "satellites" *Pterocheilus*, *Alastor* et *Rhynchium* (le premier représenté ici par les trois genres qui en dérivent). En effet, les particularités des pièces buccales ou de la nervation, qui avaient fait distinguer ces genres même



Figure 6: L'un des arbres les plus parcimonieux (longueur d'arbre = 52) issus de la matrice de la figure 5. Le caractère illustré ici est le n°15(SI).

par les anciens auteurs, sont des autapomorphies (caractères dérivés propres) de détail qui ne renseignent en rien sur les parentés réelles de ces genres avec d'autres Odynères.

Eux et les quinze genres restants se répartissent en deux composantes principales, qui correspondent à deux des sous-genres de BERLAND (1928), en y joignant les "satellites" apparentés: la composante *Gymnomerus* - *Pterocheilus* n'est autre que son sous-genre *Hoplopus* enrichi de *Pterocheilus* s. l. Dans cette même perspective, le groupe *Rhynchium* - *Alastor* équivaut à son sous-genre *Lionotus*.

A un niveau plus fin par contre, le présent arbre montre que les trois sections du même sous-genre sont loin d'être de "valeur égale".

Du reste, ses groupes d'espèces dans la section "*Lionotus*" ne correspondent que très partiellement aux genres actuels (GUSENLEITNER *et al.*, sous presse).

Ce sont là tous les renseignements à peu près fiables (mais certes non dénués d'importance) que fournit la présente analyse. Pour le reste, elle pose plus de problèmes qu'elle n'en résout.

#### - Problèmes non résolus

En effet, il serait illusoire de prétendre régler la question avec l'arbre proposé en figure 6.

1°- D'une part, le seul fait de ne considérer que 29 genres sur près de 180 limite passablement la portée d'une telle tentative de reconstitution. Certifier une parenté directe, même entre des genres contigus deux à deux dans le présent arbre, est impossible du fait des nombreux genres exotiques susceptibles de s'intercaler à peu près n'importe où.

Par exemple, le genre afro-tropical *Synagris* est probablement apparenté de près à *Rhynchium* (CARPENTER & CUMMING, 1985). Ce qui apparaît ici comme un rameau monotypique comporte donc, en

réalité, au moins deux branches terminales.

De même, il y a plus de quatre dérivés d'*Eumenes* s.l. au niveau mondial. Par conséquent, l'ordonnance hypothétique des quatre genres considérés ici traduit seulement des parentés relatives. Il demeure exact que *Delta* est plus proche d'*Eumenes* que de *Katamenes*, mais une relation directe d'adelphotaxon avec *Eumenes* est probablement incorrecte au niveau mondial, où des genres comme *Omicron*, *Minixi*, etc. sont à prendre en considération.

Une connaissance approfondie de la faune mondiale est donc le préalable indispensable à toute vraie révision (VAN DER VECHT & FISCHER, 1972).

2°- D'autre part, même en s'en tenant aux genres présents dans nos pays, bien des interrogations subsistent.

J'ai déjà fait allusion à l'homogénéité déroutante du groupement *Rhynchium* - *Antepipona*. Compte tenu des caractères entrés de la matrice, elle était en fait prévisible. C'est avant tout dans ce complexe qu'il reste un travail considérable à faire: les caractères diagnostiques fiables qui nous permettraient d'y préciser les relations phylogénétiques manquent encore. Des données plus détaillées sur la morphologie larvaire et même imaginaire (par exemple une étude comparative détaillée des genitalia) permettront peut-être, dans un avenir proche, de résoudre les polytomes mises ici en évidence. Des techniques moléculaires (telles des hybridations de DNA, voire des séquençages de mtDNA) pourraient aussi s'avérer très utiles.

Alors seulement, on pourra concevoir une systématique simplifiée de ce groupement, comme aussi de son adelphotaxon *Eustenancistrocerus* - *Alastor*. Car je maintiens (même si ceci est une autre question) qu'il y a trop de genres dans la partie de l'arbre qui apparaît en noir sur la fig. 6.

J'en veux pour preuve indirecte les 26 genres reconnus pour l'immense région néarctique, alors que nous en aurions 29 sur la zone considérée ici (même en ajoutant à la France et à la Suisse, les Iles Britanniques, l'Allemagne, l'Autriche et le Bénélux, on obtient une superficie totale de peu supérieure à celle du seul Texas).

On peut d'ores et déjà simplifier sans risque d'erreur le clade *Gymnomerus* - *Pterocheilus*, tel que représenté ici, en n'y reconnaissant que les genres *Odynerus* et *Pterocheilus*. Par contre, fusionner *Pseudomicrodynerus* à *Microdynerus* est peut-

être prématuré, car les relations phylogéniques entre les quatre genres actuels *Microdynerus*, *Pseudomicrodynerus*, *Alastorynerus* et *Alastor* ne sont pas encore élucidées.

#### REMERCIEMENTS

Je remercie le professeur Willy Matthey et le Dr Willy Geiger, qui ont incité et dirigé ce travail; le premier a également bien voulu relire le manuscrit. Je remercie encore le Dr Daniel Burckhardt de m'avoir fourni un tiré-à-part de l'article de CARPENTER & CUMMING (1985).

#### BIBLIOGRAPHIE

- BERLAND, L. 1928. Hyménoptères Vespiformes II. *Faune de France 19. Lechevalier, Paris.*
- BLÜTHGEN, P. 1937. Neue oder verkannte oder für Deutschland neue paläarktische Faltenwespen. *Mitt. Ent. Ges. Halle a. S.* 15: 37-44.
- BLÜTHGEN, P. 1938. Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Eumeniden. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* 1938(2): 434-496.
- BLÜTHGEN, P. 1961. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptera). *Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin (Klasse für Chemie, Geologie und Biologie)* 2: 7-251.
- CARPENTER, J.M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 7: 11-38.
- CARPENTER, J.M. 1986. A synonymic generic checklist of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 93: 61-90.
- CARPENTER, J.M. & CUMMING, J. 1985. A character analysis of the North American Potter-Wasps (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae). *Journ. Nat. Hist.* 19: 877-916.
- CUMMING, J. 1989. Classification and evolution of the genus *Symmorphus* Wesmael (Hymenoptera, Vespidae). *Mem. Ent. Soc. Can.* 148: 1-167.
- DE SAUSSURE, H. 1852-1858. Etudes sur la famille des Vespidae, volumes 1-3. *Masson, Paris, et Cherbuliez, Genève.*
- FOREY, P.L., HUMPHRIES, C.J., KITCHING, I.L., SCOTLAND, R.W., SIEBERT, D.J. & WILLIAMS, D.M. 1992. Cladistics - a practical course in Systematics. *The Systematics Association, Publication no 10, London.*

- GIORDANI-SOика, A. 1953. Hyménoptères récoltés par une mission suisse au Maroc (1947): Eumeninae. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc* 32: 235-267.
- GUSENLEITNER, J., HAMON, J., TUSSAC, H. & VERNIER, R. (sous presse). Contribution à la connaissance des Eumenidae (Hymenoptera Aculeata) de France métropolitaine. 1. Mise à jour de la nomenclature. *Bull. soc. entomol. Mulhouse*.
- PARKER, F.D. 1966. A revision of the North American species in the genus *Leptochilus* (Hymenoptera: Eumenidae). *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 5 (4): 151-229.
- RICHARDS, O.W. 1962. A revisional study of the Masarid Wasps (Hymenoptera, Vespoidea). *British Museum (Nat. Hist). London*.
- VAN DER VECHT, J. & FISCHER, F.C.J. 1972. Palaearctic Eumenidae. *Hymenopterorum Catalogus (nova editio)* 8. Dr W. Junk, N.V., s'Gravenhage.
- VAN DER VECHT, J. & CARPENTER, J.M. 1990. A catalogue of the genera of the Vespidae (Hymenoptera). *Zool. Verhandelingen* 260: 3-62.
- VERNIER, R. & BURCKHARDT, D. (sous presse). Hymenoptera Vespidae. *Insecta helvetica (Fauna)* 14. Centre suisse de cartographie de la faune. Neuchâtel.