

FRANCESCO INTOPPA (\*) – MARIA GIOIA PIAZZA (\*)  
GRAZIELLA BOLCHI SERINI (\*\*)

## **NOMENCLATURA E INTERPRETAZIONE DELLA VENULAZIONE ALARE DEGLI APOIDEI: UNA REVISIONE CRITICA**

Intoppa F., Piazza M.G., Bolchi Serini G. - Nomenclature and interpretation of wing veins in Apoidea: a critical review.

In this critical review the importance of form and position of the wing veins for the systematic discrimination of Apoidea has been considered. The Authors examined the nomenclature used in this regard from the beginning of 1800's. The principal systems of nomenclature are discussed and the theories pertinent to the phylogenesis of the wing structures in the various groups of Insects and to the formation of wing veins during the development of the single individual are compared. In conclusion, a recapitulatory and theoretical representation of the wings of Apoidea and some real examples relating to every family of the group are proposed.

KEY WORDS: wing venation, Apoidea.

(\*) Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria, Sezione di Apicoltura, via Leonida Rech 36, I-00156 Roma. E-mail: piazza.intoppa@apicoltura.org

(\*\*) Istituto di Entomologia agraria, Università degli Studi, via Celoria 2, I-20133 Milano. E-mail: entom@mailserver.unimi.it

### **PREMESSA**

La discriminazione sistematica degli Apoidei si avvale, per gran parte, dell'assetto delle nervature alari, le quali, tuttavia, sono state interpretate e denominate in vari modi dai diversi Autori che se ne sono occupati. La mancanza di una nomenclatura uniforme ha così comportato in molti casi l'applicazione di nomi diversi alle stesse strutture, mentre in altri lo stesso nome è stato attribuito a differenti parti.

Del resto, il problema è più ampio, estendendosi infatti anche ad altri gruppi sistematici, come già osservavano nel 1916 ROHWER e GAHAN, che scrivevano: "Nonostante l'ampio uso dei caratteri dell'ala nella sistematica degli Insetti, la letteratura riguardante la definizione degli elementi dell'ala stessa resta contraddittoria e complicata. Ciò in parte è dovuto a differenze di opinione sull'identità di strutture specifiche in gruppi particolari. Molta confusione è inoltre legata ai conflitti nei sistemi nomenclatoriali e deriva da preesistenti errori di osservazione ripresi senza riferimento al modello studiato e da un'incompleta considerazione del significato funzionale delle strutture descritte. Nella letteratura sulla terminologia dell'ala possono essere riconosciute parecchie linee di pensiero che a volte si confermano mutualmente e a volte sono in conflitto". Tale "conflitto", iniziato un secolo prima, in più d'un caso è rimasto tuttora aperto.

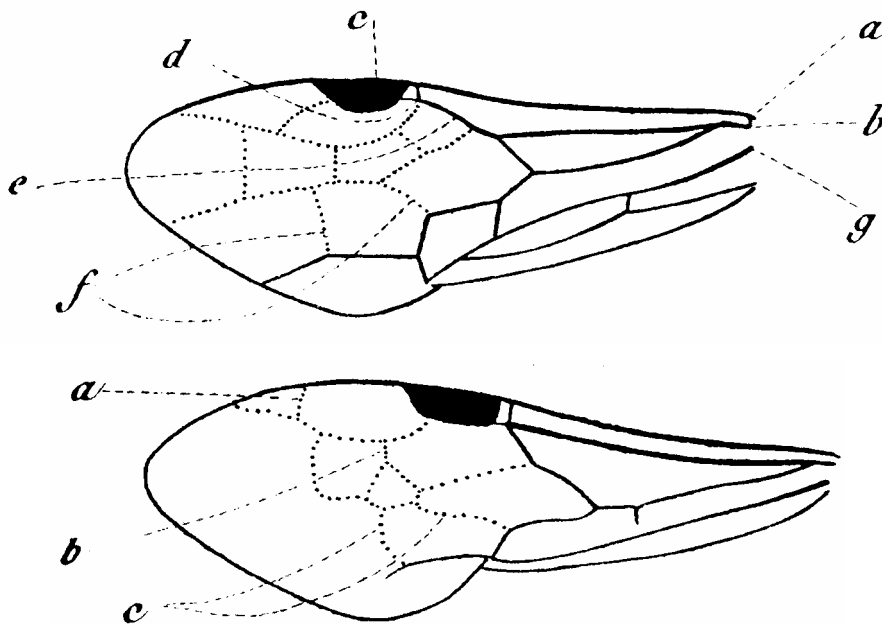
Numerosi gli Autori che si sono occupati del problema in senso generale, alcuni derivando la nomenclatura sulla base di una tradizionale lettura morfologica, altri indagando sull'origine delle venature alari in riferimento alla tracheazione, altri ancora ispirandosi al percorso evolutivo. Altrettanti, e forse più

numerosi, sono stati i sistematici che hanno utilizzato le caratteristiche delle ali come indicatori di valore sistematico in relazione ai gruppi di proprio interesse definendo una nomenclatura, per così dire, interna al settore specialistico considerato.

Per questo, onde chiarire tale problema relativamente agli Apoidei, un riepilogo sembra opportuno. L'operazione è stata condotta su fronti diversi, e cioè sia interpretando lavori di carattere generale fondati su studi di ordine morfologico, ontogenetico e filogenetico, sia mirando in particolare a quanto è stato riferito alla superfamiglia in questione. Ciò nel tentativo di far luce sulle varie opinioni e di addivenire a un quadro unificante risolutivo. Va ancora premesso che la discussione è essenzialmente dedicata all'ala anteriore, offrendo la posteriore minori motivi di interesse diagnostico.

### PRIMI STUDI E TEORIE

L'analisi storica può prendere inizio dalla messa a punto di JURINE (1807), il quale, nell'intento di fornire un nuovo metodo di classificazione per Ditteri e Imenotteri, e poiché "non hanno ancora un nome", ne attribuisce uno ad alcune venature e cellule dell'ala anteriore. Considerando "omologhe" le ali degli Insetti e degli Uccelli, escogita dei termini che, pur conati in nome di questa falsa omologia, si sono tanto impressi nell'uso da essere in buona parte tuttora impiegati. L'Autore introduce infatti i termini principali *radio*, *cubito*, *vene brachiali*, *vene ricorrenti*, oltre a diversi altri (fig. I). Una nomenclatura su queste basi è stata diffusamente usata nel primo quarto del diciannovesimo secolo in relazione agli Imenotteri anche perché considerata utile da applicare ai gruppi con ali a venulazione ridotta.

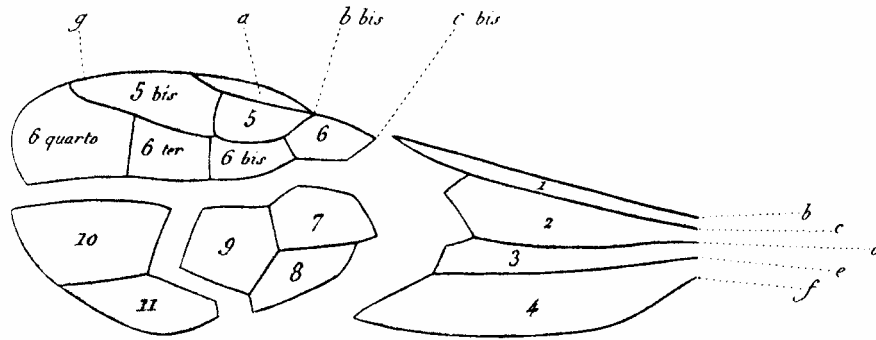


**Fig. I**

Illustrazioni di ali anteriori di Imenotteri secondo Jurine (1807), con le prime indicazioni nomenclatoriali.

1: a, radio; b, cubito; c, punto o carpo; d, cellule radiali; e, cellule cubitali; f, vene ricorrenti; g, vene brachiali.

2: a, cellula radiale appendicolata; b, cellula cubitale peziolata; c, vene ricorrenti.



**Fig. II**

Ripartizione di ala anteriore di imenottero, in base alle cellule, secondo Lepeletier (1836).

a, punto spesso; b, radio superiore; b bis, radio inferiore; c, cubito superiore; c bis, cubito inferiore; d, prima vena intermedia; e, seconda vena intermedia; f, bordo interno; g, vena che chiude la parte inferiore del bordo esterno dell'ala.

*Cellule* – Parte brachiale: 1, prima brachiale; 2, seconda brachiale; 3, terza brachiale; 4, quarta brachiale. Parte caratteristica: 5, prima radiale; 5 bis, seconda radiale; 6, prima cubitale; 6 bis, seconda cubitale; 6 ter, terza cubitale; 6 quarto, quarta cubitale. Disco o parte discoidale: 7, prima discoidale; 8, seconda discoidale; 9, terza discoidale. Quarta parte o lembo: 10, prima cellula del lembo; 11, seconda cellula del lembo.

Un successivo e originale schema fu quello di LEPELETIER (1836) che divide l'ala in quattro aree, e cioè: parte brachiale (con 4 cellule brachiali), parte caratteristica (con 2 cellule radiali e 2 cubitali), disco (con 3 cellule), lembo (con 3 cellule) (fig. II). Lavori interessanti di carattere generale furono quelli di HAGEN (1870) e di ANDRE' (1879). Il primo Autore tenta di uniformare la terminologia e definisce i nomi di 6 venature longitudinali: non riconoscendo egli la *costa*, tali venature sono: *subcosta*, *mediana*, *ramo posteriore della mediana*, *ramo anteriore della submediana*, *submediana*, *postcosta*. ANDRE', viceversa, si pone un più complesso compito di revisione, affermando che "tutti gli Autori, dopo che JURINE ha iniziato gli studiosi a questa composizione dell'ala, hanno impiegato i suoi caratteri nelle loro opere. Ne è sortita malauguratamente una certa confusione, poiché ogni Autore ha ritenuto di poter adottare, nella designazione di venature e di cellule, termini speciali di propria scelta. Da questo fatto nasce ora la necessità di stabilire, per tutti questi nomi che si riferiscono al medesimo oggetto, una tabella di concordanza". Egli compendia le proprie opinioni esponendo una nomenclatura costituita da una serie di nomi in parte inediti (fig. III).

Contemporaneamente veniva elaborata una teoria (ADOLPH, 1879), su cui si sarebbe a lungo discusso, tendente a legare il sistema di venulazione a quello tracheale. Tale teoria era stata preceduta dal lavoro di due Autori (SEMPER, 1857; LANDOIS, 1871), i quali già avevano espresso l'opinione che il percorso delle venature sia stabilito dalle trachee che le precedono nel corso dello sviluppo postembrionale. ADOLPH approfondisce e completa questa interpretazione sostenendo che l'ala di Insetti primitivi risulta longitudinalmente pieghettata a ventaglio con alternanza di solchi e creste lungo i quali sono situate, rispettivamente, vene concave e convesse: le concave tenderebbero a scomparire, con conseguente alleggerimento della lamina alare e riduzione della disposizione ondulata. Si trattò di un'interpretazione criticata e non accettata dai successivi ricercatori, che, in genere, tennero a considerare la posizione delle venature lungo linee elevate o infossate come semplice risultato di una corrugazione secondaria delle ali.

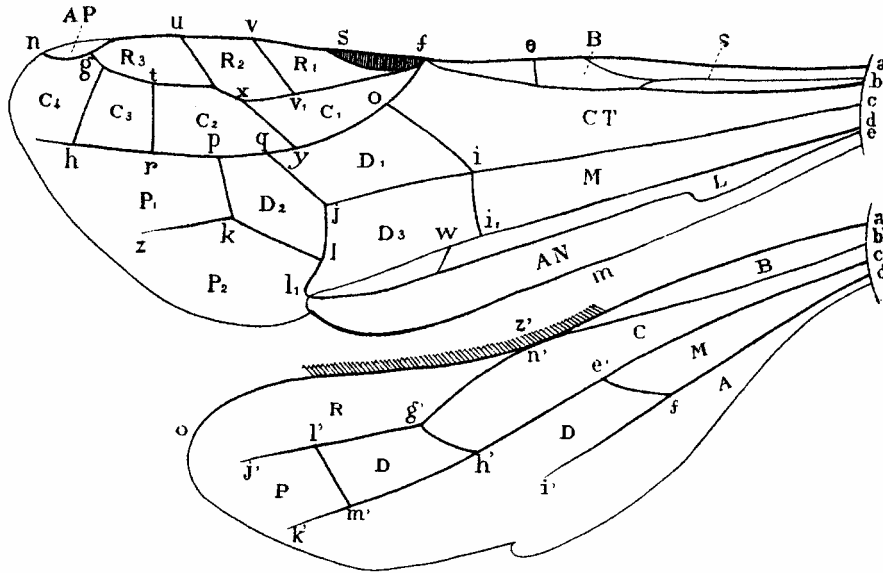


Fig. III

Ali anteriore e posteriore di imenottero secondo André (1879), con riferimenti ad una complessa nomenclatura in parte inedita.

*Ala anteriore* – Vene: afn, costale; bf, subcostale; cij, mediana; dwl<sub>1</sub>l, anale; el<sub>1</sub>, accessoria; fph, cubitale; fxtg, radiale; gh, tr, xy, trasverso-cubitali; gn, appendice della radiale; ii<sub>1</sub>, medio-discoidale; io, margino-discoidale; jl, trasverso-discoidale; lkz, posteriore; ml<sub>1</sub>, inferiore; pk, seconda ricorrente; qj, prima ricorrente; uu<sub>1</sub>, vv<sub>1</sub>, trasverso-radiali; w, trasverso-lanceolata; ζ, intercalare forcata; θ, trasverso-brachiale. S, stigma. Cellule: AN, anale; AP, appendicolata; B, brachiale; C<sub>1-4</sub>, cubitali; CT, costale; D<sub>1-3</sub>, discoidali; L, lanceolata; M, mediana; P<sub>1-2</sub>, posteriori; R<sub>1-3</sub>, radiali.

*Ala posteriore* – Vene: a'n'o, costale; b'n', subcostale; c'h'm'k', mediana; d'f'i', anale; e'f', medio-discoidale; g'h', l'm', trasverso-discoidali; n'g'j', radiale. z', hamuli. Cellule: A, anale; B, brachiale; C, costale; D, discoidali; M, mediana; P, posteriore; R, radiale.

Tuttavia, proprio in base alle conclusioni di ADOLPH, REDTENBACHER (1886) tenta di omologare le venature dei diversi Ordini di Insetti e di mettere a punto una terminologia uniforme, a tutti adattabile. Iniziando dal margine anteriore dell'ala le vene sono descritte e numerate. Quelle convesse vengono indicate con numeri romani dispari: *costa* (I), *radio* (III), *media* (V), *cubito* (VII), *vene anali convesse* (IX, XI, XIII). Le vene concave sono invece indicate con numeri romani pari: *subcosta* (II), *vene anali concave* (VIII, X, XII); le vene concave IV e VI non sono indicate. I rami delle vene principali sono rappresentati aggiungendo numeri arabi al nome rispettivo (ad es., i rami della vena III sono indicati come III<sub>1-5</sub>). Per quanto riguarda gli Imenotteri, REDTENBACHER si addentra in complesse e dettagliate descrizioni da cui si evince principalmente la sparizione della venatura V, ossia della *media*. Peraltro, poco dopo, lo stesso Autore, in collaborazione con BRAUER (BRAUER e REDTENBACHER, 1888), critica e abbandona la teoria delle vene concave e convesse: i due, quindi, adottano una nomenclatura che comporta 6 vene fondamentali (*costa*, *subcosta*, *radio*, *media*, *cubito*, *anale*) e che resterà consolidata.

Dello stesso periodo sono da menzionare i contributi di THOMSON (1871) e di CRESSON (1887), dai quali vengono introdotti alcuni termini nuovi per certe cellule e nervature: *marginale* per la cellula radiale, *submarginali* per le cellule cubitali, *vena basale* per la vena che unisce la seconda con la terza longitudinale (fig. IV). In particolare, questa nomenclatura è di una certa importanza perché sarà in seguito impiegata da alcuni Autori americani.

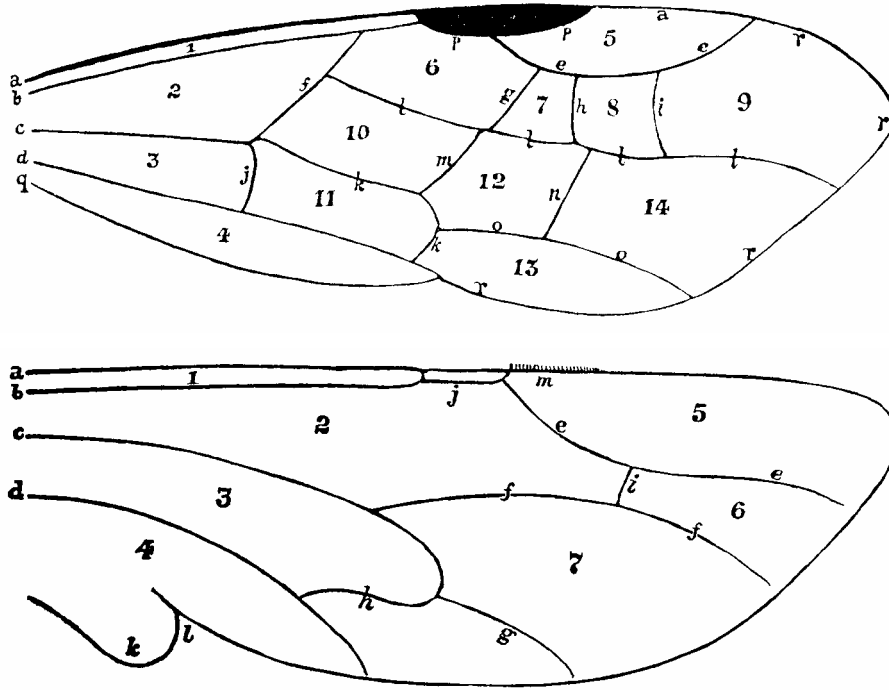


Fig. IV

Ali di *Mellinus* Fabricius secondo Cresson (1887).

*Ala anteriore* – Cellule: 1, costale; 2, mediana o esterno-mediale; 3, submediana o interno-mediale; 4, anale; 5, marginale o radiale; 6, prima submarginale o cubitale; 7, seconda submarginale o cubitale; 8, terza submarginale o cubitale; 9, quarta submarginale o cubitale; 10, prima discoidale; 11, seconda discoidale; 12, terza discoidale; 13, prima apicale; 14, seconda apicale. Vene: a, costale; b, subcostale; c, esterno-mediale; d, anale; e, marginale o radiale; f, basale; g, prima trasverso-cubitale; h, seconda trasverso-cubitale; i, terza trasverso-cubitale; j, trasverso-mediale; k, discoidale; l, cubitale; m, prima ricorrente; n, seconda ricorrente; o, subdiscoidale. p, stigma; q, margine posteriore; r, margine apicale. *Ala posteriore* – Cellule: 1, costale; 2, mediana; 3, submediana; 4, anale; 5, marginale o radiale; 6, submarginale o cubitale; 7, discoidale. Vene: a, costale; b, subcostale; c, esterno-mediale; d, anale; e, marginale o radiale; f, cubitale; g, discoidale; h, trasverso-mediale; i, trasverso-cubitale. j, regione stigmate; k, lobo basale; l, sinus; m, spinulæ.

Essenziali e di grande rilievo furono, sul finire dell'Ottocento, gli studi di COMSTOCK e NEEDHAM. Al loro complesso approccio interpretativo diede inizio il primo dei due (COMSTOCK, 1895), il quale, comparando insetti fossili del Carbonifero, considera tutte le venature come convesse e ritiene che le concave si siano originate secondariamente allo scopo di consentire la ripiegatura delle ali e di favorirne il rafforzamento. Accetta comunque il sistema nomenclatoriale di REDTENBACHER (lav. cit.) apportandovi alcune modifiche. Per quanto riguarda le cellule, egli propone che "ogni cellula sia designata con il nome o il numero della vena longitudinale che normalmente forma il suo margine anteriore".

Successivamente a questa prima fase di studi COMSTOCK pubblicò ulteriori numerose note in collaborazione con l'allievo NEEDHAM (COMSTOCK e NEEDHAM, 1898-1899), in cui l'eventuale omologia delle venature nelle ali dei diversi gruppi di Insetti viene ricercata attraverso una nuova via. I due Autori, infatti, riprendono la teoria per cui sarebbero le trachee a determinare la posizione delle venature e ritengono che l'ontogenesi della strutturazione tracheale ricapitolò la filogenesi della venulazione. Concludono quindi che nelle ali di tipo primitivo esistono 7-8 vene: *costa*, non ramificata, *subcosta* con 2 rami, *radio* con 5, *media* con 4, *cubito*, 2-3 *vene anali* non ramificate (fig. V). Da questo quadro di base, essi fanno discendere due distinte linee evolutive, e cioè una specializzazione per moltiplicazione in Ortotteri, Efemerotteri e Neurotteri, ed una per riduzione in Lepidotteri, Ditteri e Imenotteri. COMSTOCK e NEEDHAM ritengono infine che, poiché l'impiego di numeri per l'identificazione delle nervature può generare confusione, la via migliore per

uniformare la nomenclatura sia quella di conservare soltanto i termini di REDTENBACHER, senza tener conto di convessità e concavità. Nella denominazione dei rami delle vene longitudinali e in quella delle vene trasverse (la maggior parte delle quali è interpretata come rami di vene principali) ogni elemento viene indicato mediante un'appropriata combinazione di lettere e numeri. La terminologia così elaborata sarà definita "sistema Comstock-Needham" e passerà nell'uso dei sistematici. Per quanto attiene agli Imenotteri, i due studiosi in questione affermano che la teoria della pretracheazione non è applicabile *in toto* a questo gruppo, poiché essi trovano che in alcuni suoi membri la formazione delle trachee è successiva a quella della venulazione: la specializzazione nelle ali degli Imenotteri ha causato una più o meno netta riduzione della venulazione, ma anche nelle forme in cui quasi tutte le vene si sono conservate, il decorso dei loro rami si è fortemente modificato a causa della coalescenza delle vene stesse dall'apice dell'ala verso la base.

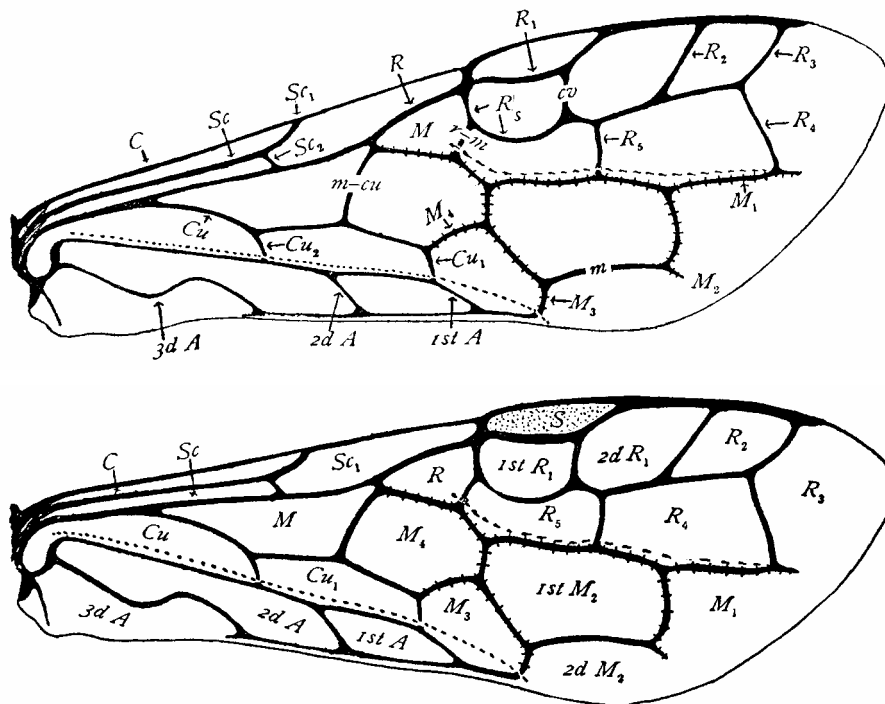


Fig. V

Ala di imenottero, con nomenclatura di vene (in alto) e cellule (in basso) secondo Comstock & Needham, 1898-99.

A, vene anali; C, costa; Cu, cubito; M, media (il percorso della parte libera della media dopo la separazione dal radio è evidenziato graficamente); R, radio; Rs, settore radiale; Sc, subcosta; cv, vena trasversa; m, vena trasversa mediale; m-cu, vena trasversa medio-cubitale; r-m, vena trasversa radio-mediale. Per le altre indicazioni vedere le spiegazioni nel testo degli Autori.

Se si prosegue nell'esame della letteratura in argomento, ci si addentra in una selva sempre più intricata, entro la quale non si vede la possibilità di fare chiarezza. Pochi i lavori che forniscono qualche nuovo apporto: i più, invece, ricalcano o complicano le teorie precedenti.

L'obiettivo rimane quello di trovare una nomenclatura che si adatti a tutti i tipi di ali e che tenga conto delle omologie ricavandole ancora sia dalla storia filogenetica, sia dall'interpretazione delle connessioni possibili tra sistema tracheale e venature. E' intorno a questi punti che hanno ruotato le varie idee nei decenni successivi.

Da segnalare il complesso approccio di LAMEERE (1922), partito da approfonditi studi di paleoentomologia per approdare a una rinnovata interpretazione riguardo alle vene "concave" e "convesse" che egli, in una sua propria nomenclatura, definisce "basse" e "alte".

Sempre sul tema della predeterminazione tracheale un tentativo ulteriore, e diversificato, di fare chiarezza fu quello di HOLDSWORTH (1940 e 1941), il quale, attraverso studi istologici su ali di Plecotteri in corso di formazione durante lo sviluppo postembrionale, dimostrò che sarebbero le trachee a farsi strada nelle lacune del sistema circolatorio createsi fra le due superfici epidermiche, laddove si troverebbero già stabilite le posizioni delle vene, capovolgendo così l'assunto della teoria della pretracheazione.

Autori successivi (HENKE, 1953; SMART, 1956; LESTON, 1962) sono convinti anch'essi che la tracheazione non può essere riguardata come fondamento per determinare l'omologia delle vene. Nuovo parametro di giudizio fu introdotto da ARNOLD (1964) con l'analisi della circolazione emolinfatica nelle ali. L'Autore, osservando il percorso circolatorio in diversi tipi di ali a venulazione sia completa, sia ridotta, poté confutare la teoria della pretracheazione considerando che "alcune vene principali sono presenti nell'ala dell'adulto dove evidentemente le trachee mancano".

Altro punto di vista si riferisce all'interpretazione aerodinamica della superficie alare e dei suoi possibili piegamenti (WOOTTON, 1979). Nelle ali, infatti, si possono riconoscere delle *linee di flessione*, che permettono il movimento a cerniera dell'ala stessa, e delle *linee di piega* che ne consentono il ripiegamento a riposo. Tali linee, utilizzate spesso per definire le diverse regioni dell'ala e come elementi indicatori per il riconoscimento delle vene, non possono tuttavia servire a stabilirne l'omologia nei vari gruppi di Insetti, anche a motivo di una riscontrata discontinuità evolutiva.

## I CONTRIBUTI RELATIVI AGLI IMENOTTERI

Il problema delle omologie delle venature alari di questo Ordine con quelle di altri Insetti si trova discusso da MACGILLIVRAY (1906), il quale, basandosi sull'esame di rappresentanti della famiglia Tentredinidi, conferma il sistema Comstock-Needham e propone un modello ipotetico adatto a tutti gli Imenotteri. Riguardo alla pretracheazione, egli sostiene che solo le vene longitudinali sono precedute da trachee, ma non quelle trasverse, ciò che consente di distinguere le vere vene trasverse dai rami di vene longitudinali.

Un'idea innovativa fu quella di SNODGRASS (1909), secondo cui la maggior parte delle vene è connessa in modo costante con gli scleriti della base alare, che rappresentano quindi un valido mezzo per la loro identificazione. Così, seguendo la nomenclatura di Comstock-Needham, ne conferma le indicazioni. Riguardo, particolarmente, agli Imenotteri, egli osserva che una placca omerale costituisce la base comune per *costa* e *subcosta* e che quest'ultima in alcuni gruppi è ridotta a un breve segmento posto fra *costa* e *radio*; considera inoltre ancora aperta la questione di come la *media*, assente quale tronco distinto alla base, sia scomparsa o si sia fusa con un'altra vena anteriore o posteriore. Lo stesso SNODGRASS (1935) ritornerà poi sulla propria teoria e adotterà la nomenclatura citata, modificando i nomi delle *vene anali*, in quanto chiama la prima *postcubito*, e le successive *vene vannali*; al lobo contiguo a queste ultime conferisce il nome di *jugum*.

Molto sensato appare il sistema proposto da ROHWER e GAHAN (1916), i quali, dopo aver desunto dai precedenti lavori un elenco comparativo della nomenclatura alare applicata agli Imenotteri, ritengono che comunque, in ambito tassonomico, sia meglio "designare una certa area con un certo nome e chiamarla così, indifferentemente da omologie e analogie" (fig. VI).

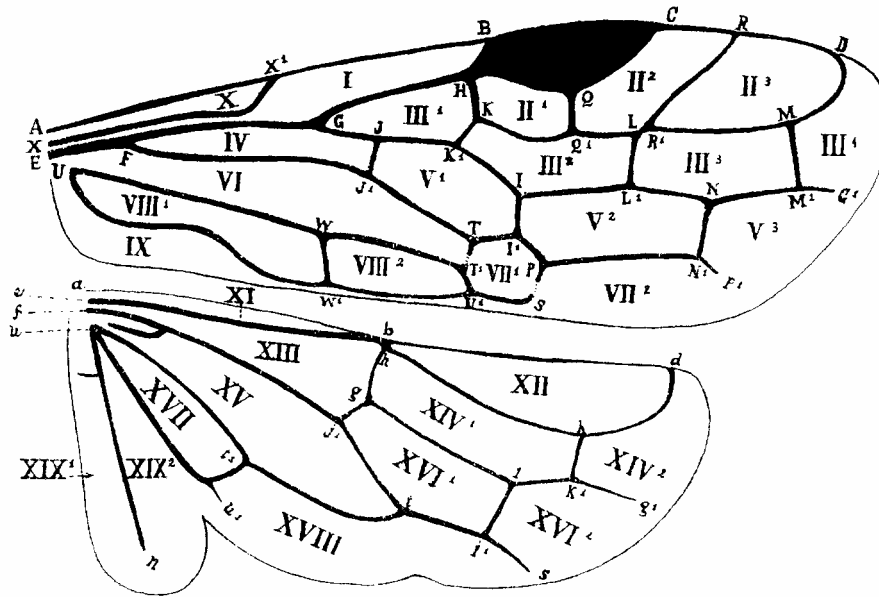


Fig. VI

Ali di *Xyela Dalman* secondo Rohwer & Gahan, 1916.

*Ala anteriore* – Vene: AX<sup>1</sup>B, costa; CRD, metacarpo; EGB, subcosta; FJ<sup>1</sup>, media; GIG<sup>1</sup>, cubito; HLD, radio; II<sup>1</sup>, prima ricorrente; J<sup>1</sup>TI<sup>1</sup>PS, discoidea; JJ<sup>1</sup>, basale; KK<sup>1</sup>, primo intercubito; LL<sup>1</sup>, secondo intercubito; MM<sup>1</sup>, terzo intercubito; NN<sup>1</sup>, seconda ricorrente; PN<sup>1</sup>P<sup>1</sup>, subdiscoidea; QQ<sup>1</sup>, primo interrado; RR<sup>1</sup>, secondo interrado; T<sup>1</sup>U<sup>1</sup>S, braccio; TT<sup>1</sup>, nervulus; UWT<sup>1</sup>, submedia; UW<sup>1</sup>U<sup>1</sup>, anale; WW<sup>1</sup>, interanale; XX<sup>1</sup>, intercalare. BC, stigma. Cellule: I, costale; II, radiali; III, cubitali; IV, mediana; V, discoidali; VI, submediana; VII, brachiali; VIII, anali; IX, posteriore; X, intercalare. *Ala posteriore* – Vene: ab, costella; bd, metacarpella; cb, subcostella; fj<sup>1</sup>, mediella; gig<sup>1</sup>, cubitella; hgj<sup>1</sup>, basella; hkd, radiella; ii<sup>1</sup>, ricorrentella; j<sup>1</sup>ts, discoidella; kk<sup>1</sup>, intercubitella; tt<sup>1</sup>, nervellus; un, axillus; uu<sup>1</sup>, anella. Cellule: XI, costella; XII, radiella; XIII, mediella; XIV, cubitelle; XV, submediella; XVI, discoidelle; XVII, anella; XVIII, brachiella; XIX, postelle.

Di altro parere furono diversi Autori che fra gli scorsi anni Venti e Sessanta hanno espresso varie opinioni cercando di stabilire omologie tra Imenotteri e altri Ordini. Il problema si è così trascinato attraverso l'esposizione di teorie spesso fondate su principi dogmatici: la diatriba resta aperta sia riguardo all'attribuzione degli antenati delle forme attuali, sia riguardo ai rapporti formativi fra trachee e vene.

Questi interrogativi, proprio negli Imenotteri, si riverberano su un punto specifico, e cioè sul destino della vena *media* che per certi Autori risulta scomparsa (in accordo con SNODGRASS, 1935), per altri si è conservata, però confluendo con il *radio* o con il *cubito*, per altri ancora si è piegata o ramificata.

Fra i vari Autori, FORBES (1925) vede corretta un'analogia fra Imenotteri e Coleotteri e considera che le trachee rappresentano una guida attendibile per le omologie delle rispettive vene. Altri studiosi (CRAMPTON, 1916; MARTYNOV, 1924 e 1930; TILLYARD, 1922-24; CARPENTER, 1930) sollevano obiezioni alla teoria della pretracheazione e, per quanto riguarda le analogie, si rifanno chi ai Protoimenotteri, chi ai Coleotteri e chi ai Panorpidi.

Una disamina minuziosa e interessante è quella di ROSS (1936), che fa derivare l'ala degli Imenotteri da quella del complesso panorpoide, dal quale essa differirebbe per una netta riduzione delle venature longitudinali, riduzione causata, molto probabilmente, dalle modalità di agganciamento in volo fra le ali dello stesso lato. Infatti le principali modifiche si sarebbero verificate nella parte in cui viene esercitata la massima trazione, compresa tra l'area del margine alare posteriore a cui si agganciano gli *hamuli* e la base dello stigma, costituito dalla porzione sclerificata adiacente al margine costale e caratteristica della maggior parte degli Imenotteri. Di conseguenza, le venature longitudinali diventano angolate nel punto in cui si collegano alle trasverse; la riduzione delle prime non implica altrettanto nelle seconde: quando una longitudinale o un



suo ramo vengono a mancare, le trasverse si dispongono tra quelle rimaste così come erano disposte primitivamente. Le opinioni di Ross sono riassunte nella nomenclatura espressa nella fig. VII: si tratta di un sistema che ha avuto il maggior successo nel tentativo di stabilire nomi comunemente applicabili.

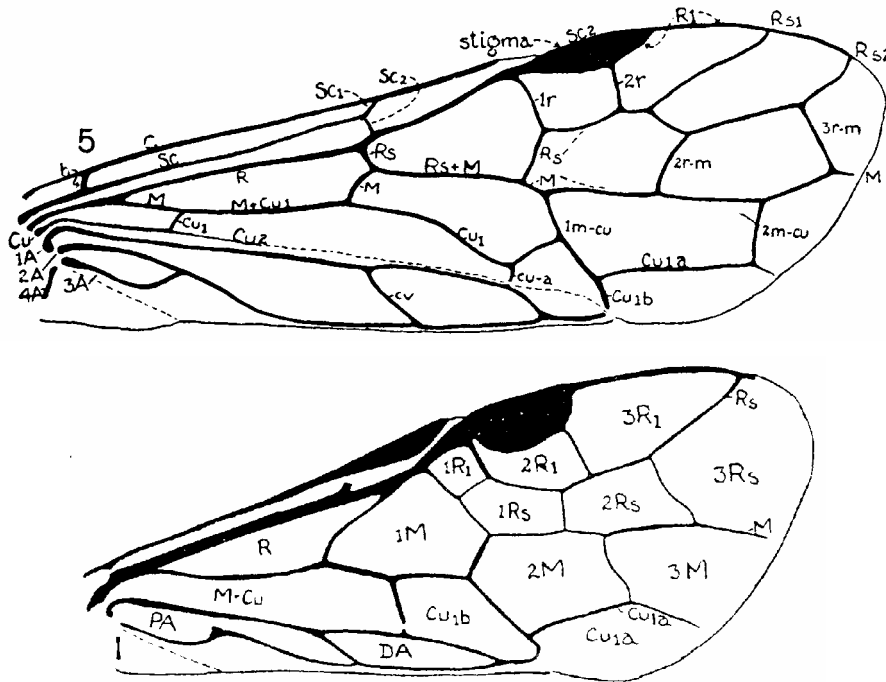


Fig. VII

A, Ala ipotetica di imenottero (1) e ala di *Caliroa* Costa (2) secondo Ross, 1936.

1, Vene: A, anali; C, costa; Cu, Cu<sub>1</sub>, ecc., cubito e suoi rami; cu-a, trasversa cubito-anale; cv, trasversa; h, trasversa omerale; M, media; m-cu, trasverse medio-cubitali; r, trasverse radiali; r-m, trasverse radio-mediali; R, R<sub>1</sub>, radio e suo ramo; Rs, Rs<sub>1</sub>, ecc., settore radiale e suoi rami; Sc, Sc<sub>1</sub>, ecc., subcosta e suoi rami. 2, Cellule: Cu, cubitali; DA, anale distale; M, mediali; M-Cu, medio-cubitale; PA, anale prossimale; R, radiale; R<sub>1</sub>, cellule del radio 1; Rs, cellule del settore radiale.

Altri Autori ancora (BERNARD, 1951; RICHARDS, 1956; SEGUY, 1959; CARPENTER, 1966) compendiano le varie teorie precedenti integrandole con proprie interpretazioni, senza tuttavia proporre risposte risolutive e inequivocabili.

## LE ALI DEGLI APOIDEI

La nomenclatura degli elementi che caratterizzano le ali degli Apoidei ha ovviamente risentito delle stesse vicissitudini sin qui riassunte. Le differenze terminologiche esistenti tra i diversi Autori stanno nel fatto che, in genere, ad un'applicazione puramente morfologica dei nomi per semplice uso sistematico (come è, ad esempio, nel caso di MILLIRON, 1971 per il genere *Bombus*), si sono sovrapposti svariati tentativi di interpretazione alla ricerca dell'origine delle venature e di eventuali apparentamenti filogenetici da cogliere attraverso teorie per lo più indimostrabili.

Meglio delle parole, valgano le illustrazioni. Infatti se mettiamo a confronto le figure proposte per gli Apoidei nel corso di un secolo (figg. VIII, IX, X), possiamo osservare che, a fronte di un'evidente similitudine grafica, compaiono nomi in parte coincidenti, ma in parte del tutto diversi. Tali diversità sono da ascrivere sia ai sopraccitati differenti intendimenti di carattere generale, sia a soluzioni individuali di specifici casi (ad es.:

coalescenze o ramificazioni di vene; nomi di cellule sottostanti a vene, rami di vene longitudinali che assumono l'aspetto di trasverse).

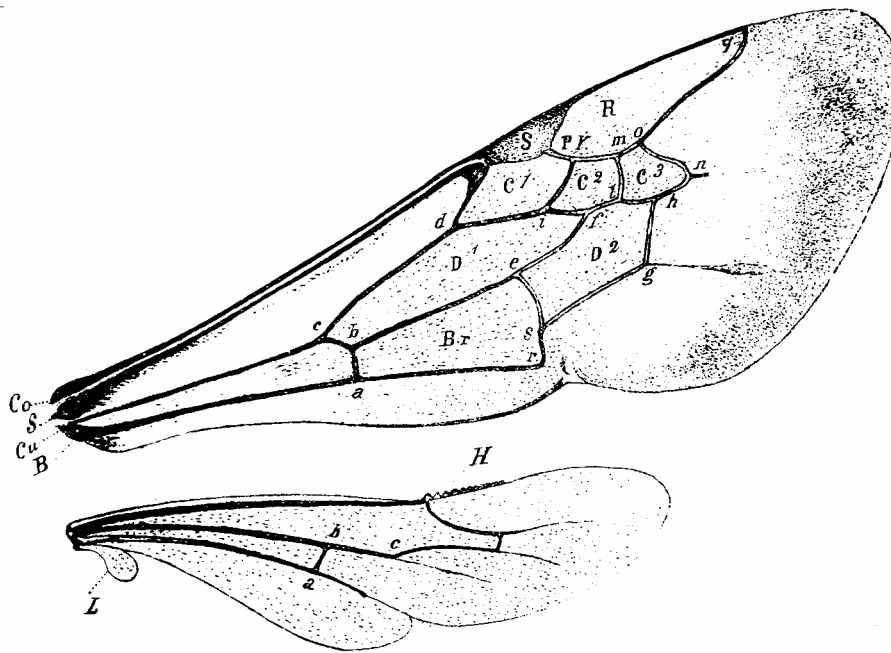


Fig. VIII

Ali di *Nomada* Scopoli, con indicazioni parziali, secondo Schmiedeknecht, 1882-84.

Vene: ab, trasversa ordinaria; B, brachio; c, forca del cubito; cd, basale; Co, costa; Cu, cubito; d, furcula superiore del cubito; e, furcula inferiore del cubito; ef, prima ricorrente; es, trasversa discoidale; gh, seconda ricorrente; ik, lm, no, trasverso-cubitali; pq, radiale; S, subcosta. H, hamuli; L, lobo basale; S, stigma. Cellule: Br, brachiale; C<sup>1</sup>, C<sup>2</sup>, C<sup>3</sup>, cubitali; D<sup>1</sup>, D<sup>2</sup>, discoidali; R, radiale.

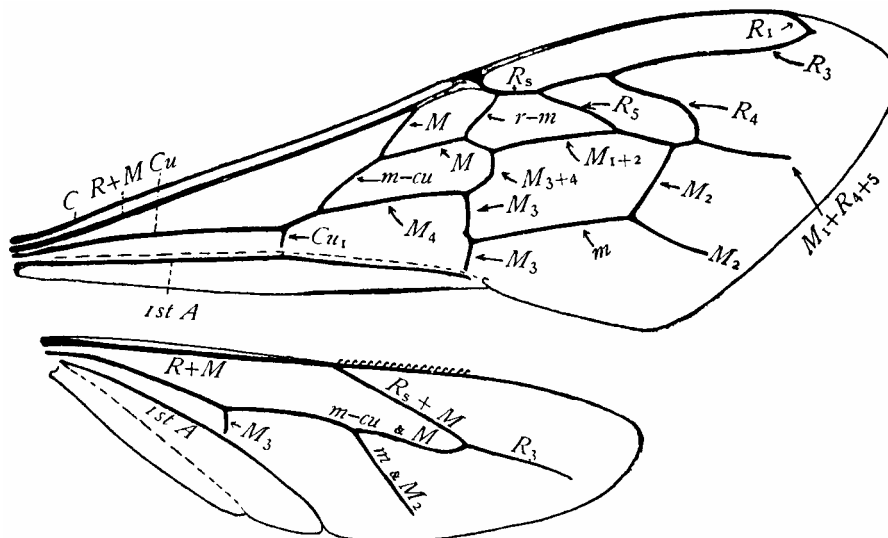
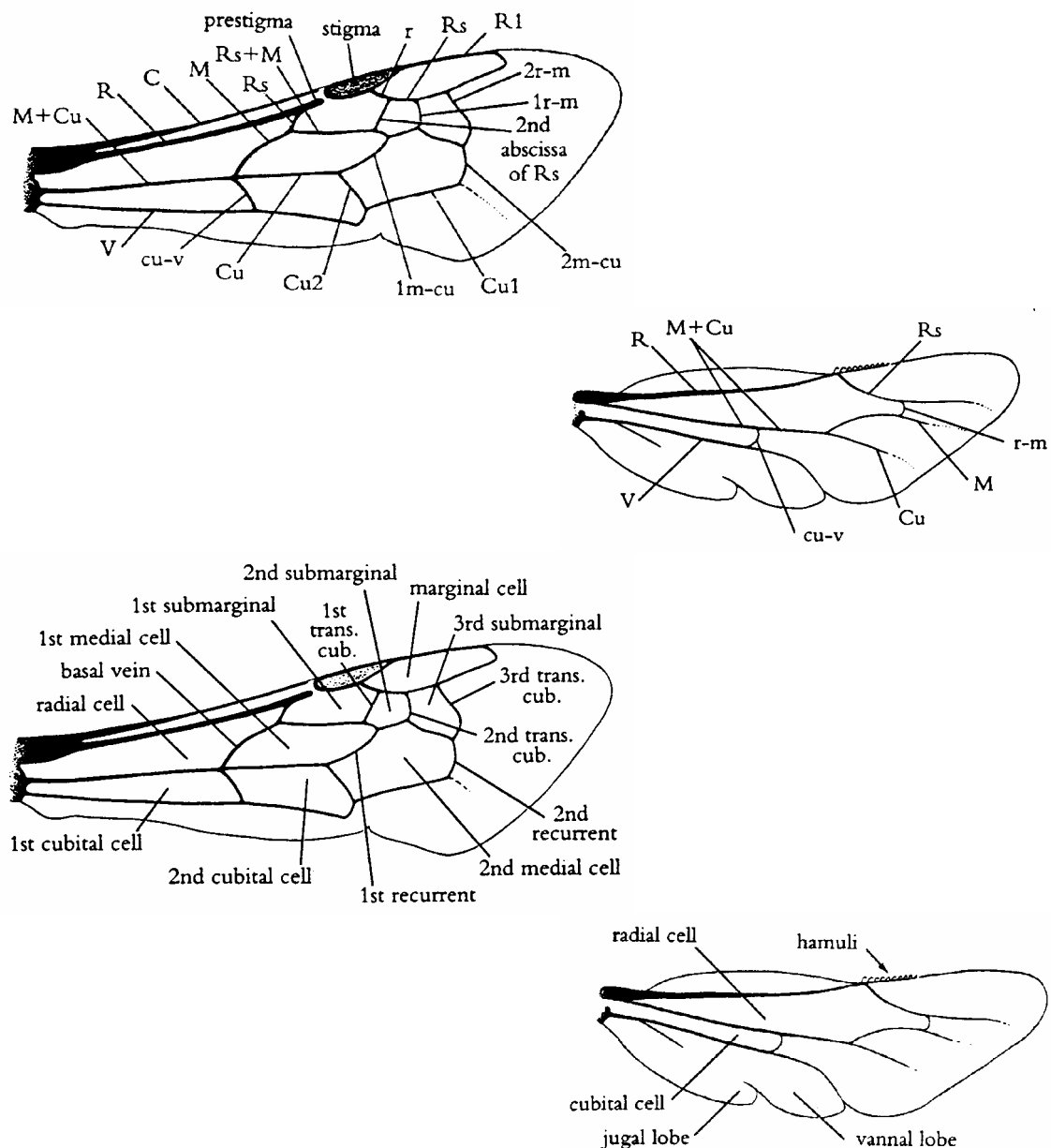


Fig. IX

Ali di *Apis* Linné secondo Comstock, 1918. Per la nomenclatura vedere fig. V.

In modo preminente vanno considerati i contributi di Michener, cadenzati lungo un cinquantennio (MICHENER, 1944 e 1965; MICHENER *et al.*, 1994). L'Autore americano è stato essenziale nel dare stabilità alla nomenclatura alare degli Apoidei: molti studiosi d'oltre oceano – ma non solo – hanno adottato il suo sistema di rappresentazione delle venature. È quindi da acquisire il suo parere conclusivo laddove recita: “Poichè le omologie delle vene non sono molto certe, ed avendo alcune vene di aspetto comparabile nomi

morfologici assai differenti, sembra meglio continuare a usare alcuni termini morfologicamente non impegnativi per vene e cellule molto impiegate in tassonomia". Entrando poi nel dettaglio, egli sottolinea una situazione particolare, che va riportata testualmente: "Di speciale importanza sono tre vene che hanno tutto l'aspetto di trasverse: la seconda *abscissa* [porzione di vena] di *Rs* (o prima trasversa cubitale), la prima *r-m* (o seconda trasversa cubitale) e la seconda *r-m* (o terza trasversa cubitale). Queste vene aiutano a definire le cellule submarginali, che sono in numero di due o tre. Il problema si pone quando esistono solo due cellule e allora non si sa se la vena mancante è la seconda *abscissa* di *Rs* o la prima *r-m*; entrambe possono mancare e come risultato si hanno due sole cellule submarginali. In questo caso, le cose possono essere semplificate usando la terminologia proposta" (fig. X).



**Fig. X**

Ali di Apoidei secondo Michener *et al.*, 1994.

1: nomenclatura di Comstock-Needham (1898-99) e Ross (1936) modificata da Michener.

2: nomenclatura con termini morfologicamente "non impegnativi".

## CONCLUSIONI E PROPOSTE

Allo stato attuale delle conoscenze le teorie di COMSTOCK e NEEDHAM (1898-1899) – che hanno dominato le opinioni sulle venature alari degli Insetti per la prima metà del Novecento e sono state saldamente impresse nella letteratura entomologica americana e nei testi correnti – devono essere considerate ormai superate. Esse hanno contribuito a trasmettere due persistenti equivoci, mantenuti nonostante le numerose prove contrarie, e cioè che il sostegno tracheale sia in genere una valida guida all'identità di una vena e che il primitivo numero di rami di ciascuna vena longitudinale sia noto, cosicché questi rami possano essere numerati e omologati tra i diversi Ordini di Insetti.

Va comunque messo in rilievo che l'archetipo proposto dai due Autori in questione, più o meno modificato, è stato la base per quasi tutti i successivi diagrammi dell'ala. Peraltro, né i contributi da noi citati, né le rassegne di HAMILTON (1971-72), di LOUIS (1970, 1971, 1972), di MASON (1986) consentono una conclusione unificante. Attualmente nessuna teoria su cui poggiano le diverse nomenclature sin qui esaminate è esente da critiche o ha ricevuto consensi unanimi.

Pertanto, a conclusione del nostro compendio, ci sentiamo di formulare le considerazioni che seguono.

1. Allo stato delle conoscenze, sembra improponibile uniformare la nomenclatura dell'ala degli Imenotteri con quella degli altri Ordini.

2. È preferibile adottare i termini che sono diventati di uso più comune, evitando quelli che, essendo stati impiegati con differenti attribuzioni in sistemi diversi possono, generare confusione.

3. Dato che la venatura *media*, o la sua porzione basale, è da alcuni Autori considerata assente, mentre da altri è ritenuta fusa con il *radio* o con il *cubito*, sembrerebbe conveniente ignorarne il tronco basale e il tratto successivo e ricorrere al termine di *vena basale* per indicare la trasversa che unisce *radio* e *cubito*, evitando di specificare i tratti che la compongono. In effetti, la *media* è presente e identificabile con il tratto longitudinale che si diparte dalla *basale* (fig. XI).

4. Secondo molti Autori, le vene comunemente chiamate *trasverse* non sarebbero tutte tali, ma per la maggior parte apparterrebbero al sistema di ramificazione delle vene longitudinali. La loro nomenclatura risulta così alquanto complicata ed il percorso a volte difficile da intuire <sup>(1)</sup>. È allora preferibile prescindere dalla possibile origine di queste vene e rami e indicarli con le regole generali riservate alle vene traverse.

5. Se i nomi delle cellule devono derivare, secondo la convenzione fatta propria da diversi Autori, dalla vena che le delimita anteriormente, è opportuno evitare il termine "cubitali" per le cellule situate sopra il cubito, ma piuttosto accettare il termine in uso, non impegnativo, di *cellule submarginali*.

Inoltre, al pari della maggior parte degli Autori moderni, non riteniamo utile dare un nome alle cellule della parte apicale delle due ali non delimitate da vene ("cellule aperte") perché prive di una precisa identità morfologica.

6. Come affermato da diversi Autori, nella regione dello stigma si esplica la più forte trazione nel momento del volo, ciò che ha probabilmente determinato la conformazione di alcune vene le quali presentano nelle sue immediate vicinanze la massima complicazione. Infatti, immediatamente prima dello stigma, l'ala è attraversata da una piega (*piega submarginale* di EICKWORT, 1969) che ne permette il

<sup>(1)</sup> Ad esempio, nell'ala anteriore di *Bombus* la prima vena ricorrente è angolosa: in alcuni esemplari di varie specie nel punto dell'angolo si nota un breve troncone che può essere interpretato come il residuo dell'unione di due rami di vene adiacenti (fig. XIII, a).

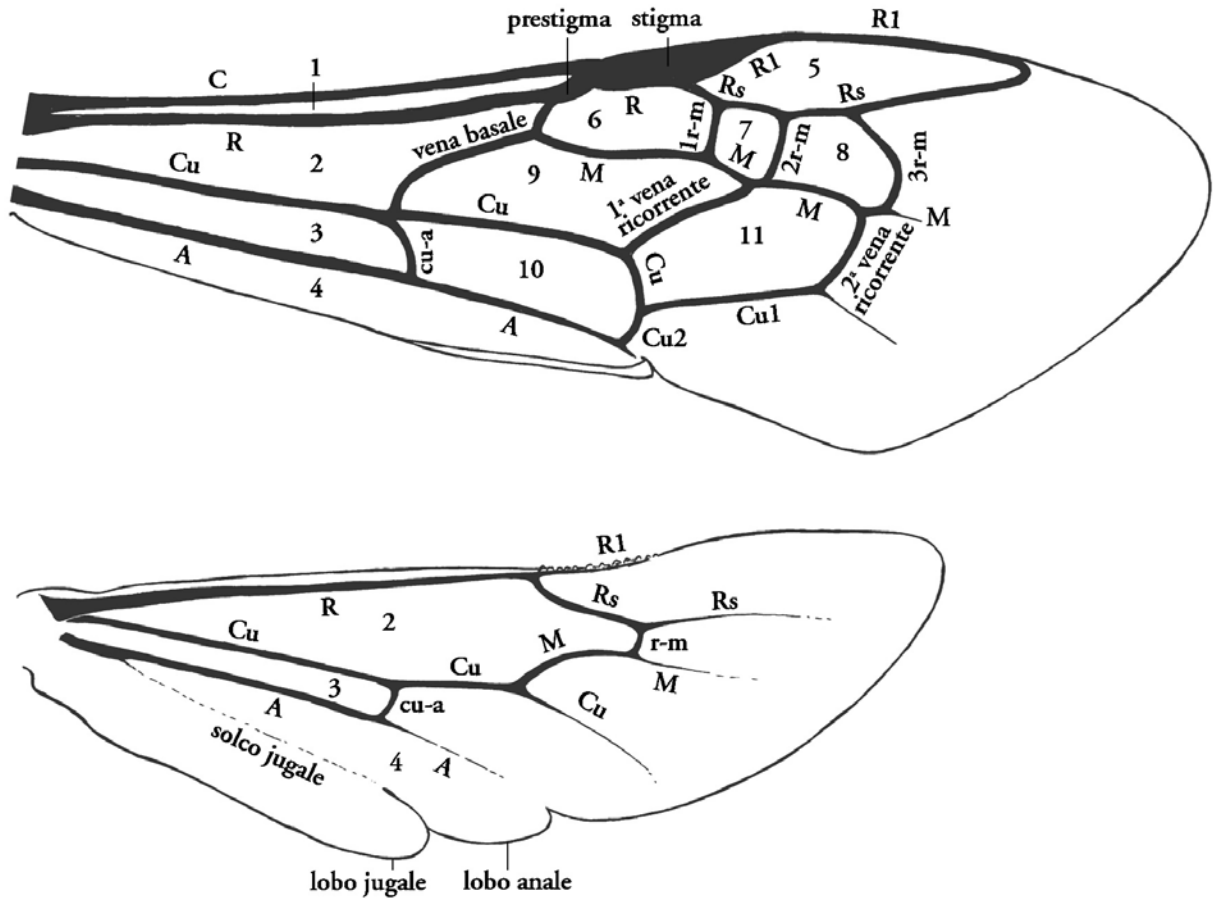
movimento a cerniera durante il volo. Osservando l'ala di esemplari di diversi generi di Apoidei, si nota che costa e radio o si uniscono tra loro prima della piega o la attraversano separatamente, assumendo in quel punto un aspetto membranoso e decolorato. In un caso o nell'altro, lungo il bordo anteriore dello stigma decorre a volte un troncone di vena che può interrompersi oppure confluire con il ramo anteriore del radio, mentre la vena che decorre lungo il bordo posteriore si biforca in due rami che possono essere identificati come *ramo del radio* (fig. XI, R1) e *settore radiale* (fig. XI, Rs). Sulla base di queste osservazioni, sembra ragionevole rifarsi a un tipo generale nel quale, trascurando il tratto di vena eventualmente presente lungo il bordo anteriore dello stigma, la biforcazione del radio avvenga lungo il bordo inferiore.

7. Per quanto riguarda le venature dell'ala posteriore, ci sembra logico e conveniente adottare lo stesso criterio di individuazione impiegato per quelle dell'ala anteriore.

In definitiva, riprendendo il nostro obiettivo di partenza volto alla scelta di una nomenclatura unificatrice atta a designare gli elementi morfologici dell'ala degli Apoidei, proponiamo i nomi indicati nella fig. XI. Tale nomenclatura intende delineare la topografia di tutti i tratti di nervature impiegati a fini diagnostici, evitando così le complicazioni create da quegli Autori che, volendo individuare in ogni modo il presunto percorso delle venature longitudinali, hanno conferito ad alcune di esse una tortuosità inaccettabile. Quali esempi della disposizione delle venature alari degli Imenotteri Apoidei, presentiamo le figg. XII-XIX, relative a specie afferenti a ciascuna delle famiglie del gruppo.

Nella tabella 1 sono riportate le principali sinonimie tratte dalla letteratura esaminata. Per consentire un confronto più dettagliato è stato necessario suddividere le venature longitudinali in singoli tratti ("abscissae" di Rohwer e Gahan e di Michener), numerati in ordine progressivo dalla base all'apice dell'ala.

**Riassunto** – L'importanza della forma e della disposizione delle venature alari per la discriminazione sistematica degli Apoidei ha ispirato il presente esame critico della nomenclatura usata a partire dagli inizi del 1800 per indicare tali strutture. Sono stati presi in considerazione i sistemi nomenclatoriali fondamentali e le teorie connesse sia al possibile percorso filogenetico delle strutture alari nei diversi gruppi di Insetti, sia al modo di formazione delle venature durante lo sviluppo dell'individuo. A conclusione dell'indagine vengono proposti una rappresentazione riassuntiva e teorica delle ali degli Apoidei ed esempi relativi a ciascuna delle famiglie del gruppo.



**Fig. XI**

Ali schematiche di Apoidea con le indicazioni nomenclatoriali proposte nel presente lavoro.

Vene: A, anale; C, costa; Cu, cubito; cu-a, trasversa cubito-anale; Cu1, Cu2, rami del cubito; M, media; R, radio; r-m, trasverse radio-mediali; R1, ramo anteriore del radio; Rs, settore del radio. Cellule: 1, costale; 2, radiale; 3, cubitale; 4, anale; 5, marginale; 6, 7, 8, prima, seconda e terza submarginale; 9, 10, 11, prima, seconda e terza discoidale.

Tab. 1. Nomenclatura di venature e cellule alari degli Imenotteri Apoidei proposta nella presente revisione e confrontata con precedenti interpretazioni.

Nomenclatura proposta	Comstock, 1918	Michener, 1944-1965	Altri termini impiegati in letteratura
<b>ALA ANTERIORE</b>			
<b>Vene longitudinali</b>			
C, costa	C	C	radio
R, radio			cubito, subcosta, Sc+R, Sc+R+M
1 <sup>a</sup> porzione	R+M	R	
2 <sup>a</sup> porzione	R	R1	
3 <sup>a</sup> porzione			R1
stigma		pterostigma	subcosta, costa, punto, carpo
R1, ramo anteriore del radio	R1	R1	v. del bordo esterno, metacarpo, costa
Rs, settore del radio			radiale, radio inferiore, marginale, R4+5
1 <sup>a</sup> porzione	Rs	r	R2+3
2 <sup>a</sup> porzione	Rs	Rs	Rs3
3 <sup>a</sup> porzione		Rs	Rs4
4 <sup>a</sup> porzione	R3	Rs	Rs5, R1, mediana
M, media			cubitale, submarginale
1 <sup>a</sup> porzione	M	Rs+M	
2 <sup>a</sup> porzione	M	M	M2
3 <sup>a</sup> porzione	M1+2	M	M3
4 <sup>a</sup> porzione	M1+R4+5	M	
Cu, cubito			mediana, discoidale
1 <sup>a</sup> porzione	Cu	M+Cu	I v. intermedia, mediana, esternomediale
2 <sup>a</sup> porzione	M4	Cu	mediana, discoidale, Cu1
3 <sup>a</sup> porzione	M3	Cu	trasversodiscoidale, discoidale
Cu1, 1° ramo del cubito	m, M2	Cu1	vena posteriore, subdiscoidale, Cu1a, Cu2, discoidale, parallela
Cu2, 2° ramo del cubito	M3	Cu2	anale, discoidale, Cu1b
A, anale	1A	V	submedia, vannale, empusale, brachiale
<b>Vene trasverse</b>			
vena basale			
porzione inferiore	M	Rs	cubitale, r-m, parastigmale
porzione superiore	m-cu	M	marginodiscoidale
1 r-m, 1 <sup>a</sup> trasversa radio-mediale	r-m	Rs	I trasversa cubitale, I intercubito, Rs2, r-m + Rs, R4+5 + r-m
2 r-m, 2 <sup>a</sup> trasversa radio-mediale	R5	1r-m	II trasversa cubitale, II intercubito, R3
3 r-m, 3 <sup>a</sup> trasversa radio-mediale	R4	2r-m	III trasversa cubitale, III intercubito, R4+5
1 <sup>a</sup> vena ricorrente	M3+4	1m-cu	discoidale
2 <sup>a</sup> vena ricorrente	M2	2m-cu	discoidale
cu-a, trasversa cubito-anale	Cu1	cu-v	mediodiscoidale, trasversomediale, nervulus, cu-e, M4+Cu1, basale posteriore

(segue)

Tab. 1 – (continua)

<b>Cellule</b>			
1, costale			I brachiale
2, radiale		R	II brachiale, costale, subcostale, mediana o esternomediale, M, 1R+M, Sc+R+S
3, cubitale		1Cu	III brachiale, mediana, submediana o internomediale, A, M-Cu
4, anale			IV brachiale, vannale, empusale
5, marginale		2R1	radiale, R
6, 1 <sup>a</sup> submarginale		1R1	I cubitale, R, Sc+R
7, 2 <sup>a</sup> submarginale		1Rs	II cubitale, Rs
8, 3 <sup>a</sup> submarginale		2Rs	III cubitale, R4, 2R
9, 1 <sup>a</sup> discoidale		1M	M4, 2M, S+M, mediale
10, 2 <sup>a</sup> discoidale		2Cu	brachiale, M3, Cu1b, cubitale, subdiscoidale
11, 3 <sup>a</sup> discoidale		2M	1M2, 3M, II discoidale, mediale

<b>ALA POSTERIORE</b>			
<b>Vene longitudinali</b>			
R, radio	R+M	R	subcosta, subcostella, C, R+Sc
R1, ramo anteriore del radio			costa, metacarpella, R
Rs, settore del radio			radio, marginale, radiella
1 <sup>a</sup> porzione	Rs+M	Rs	R3
2 <sup>a</sup> porzione	R3	Rs	R4+5
Cu, cubito			media
1 <sup>a</sup> porzione	Cu	M+Cu	esternomediale, mediella, M+Cu1
2 <sup>a</sup> porzione	m-cu & M	M+Cu	discoidale, discoidella, Cu, M+Cu1
3 <sup>a</sup> porzione	m & M2	Cu	discoidale, discoidella, Cu1
M, media			cubitale, cubitella
1 <sup>a</sup> porzione	m-cu & M	M	m-cu
2 <sup>a</sup> porzione		M	
A, anale	1A	V	anella, 2A
<b>Vene trasverse</b>			
r-m, trasversa radio-mediale	m-cu & M	r-m	trasversocubitale, intercubitella
cu-a, trasversa cubito-anale	M3	cu-v	mediodiscoidale, trasversomediale, nervellus, trasv. anale
<b>Cellule</b>			
2, radiale		radiale	costale, mediana, mediella, subcostale, basale
3, cubitale		cubitale	mediana, submediana, submediella, anale
4, anale			vannale, anella



## BIBLIOGRAFIA

- ADOLPH G., 1879 – *Über Insectenflügel*. - Nova Acta Leopold.- Carol. Deutsch. Akad. Naturf., 41: 215-291.
- ANDRÉ E., 1879 – *Species des Hyménoptères d'Europe & d'Algérie*. – Beaune, I: LXII-LXXXI.
- ARNOLD J.W., 1964 – *Blood circulation in insect wings*. - Mem. ent. Soc. Can., 38: 1-48.
- BERNARD F., 1951 – *Super-famille des Apoidea ou Abeilles Asmead 1899*. - In: GRASSE P.-P. (edr), *Traité de Zoologie*, Masson, Paris, X (1): 780-785.
- BRAUER F., REDTENBACHER J., 1888 – *Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insecten*. - Zool. Anz., 11: 443-447.
- CARPENTER F.M., 1930 – *The lower Permian Insects of Kansas. Part III. The Protohymenoptera*. - Psyche, 37 (4): 343-374.
- CARPENTER F.M., 1966 – *The Lower Permian insects of Kansas. Part XI. The orders Protorthoptera and Orthoptera*. - Psyche, 73 (2): 46-88.
- COMSTOCK J.H., 1895 – *The Venation of the Wings of Insects*. - Comstock Publishing Co., Ithaca, New York: 75-91.
- COMSTOCK J.H., 1918 – *The Wing of Insects*. - Comstock Publishing Co., Ithaca, New York, 430 pp.
- COMSTOCK J.H., NEEDHAM J.G., 1898-99 – *The Wing of Insects*. - Comstock Publishing Co., Ithaca, New York, 124 pp.
- CRAMPTON G.C., 1916 – *Phylogenetic origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory*. - J. N.Y. ent. Soc., 24: 1-39.
- CRESSON E.T., 1887 – *Synopsis of the families and genera of the Hymenoptera of America, North of Mexico*. - Trans. Am. ent. Soc., suppl.: 1-9.
- EICKWORT G.C., 1969 – *A comparative Morphological Study and Generic Revision of the Augochlorine Bees (Hymenoptera: Halictidae)*. - Kans. Univ. Sci. Bull., XLVIII (13): 325-524.
- FORBES W.T.M., 1925 – *The hypothetical wing of the Hymenoptera*. - Ann. ent. Soc. Am., 18 (1): 22-30.
- HAGEN H.A., 1870 – *Ueber rationelle Benennung des Geäders in den Flügeln der Insekten*. - Stettin. ent. Ztg, 31: 316-320 (citato da Carpenter, 1966).
- HAMILTON K.G.A., 1971-72 – *The insect wing. Part I-IV*. - J. Kans. ent. Soc., 44 (4): 421-433; 45 (1): 54-58; 45 (2): 145-162; 45 (3): 295-308.
- HENKE K., 1953 – *Die Musterbildung der Versorgungssystem in Insektenflügel*. - Biol. Zlb., 72: 1-51 (citato da Carpenter, 1966).
- HOLDSWORTH R., 1940 – *Histology of the wing pads of the early instars of Pteronarcys proteus Newman*. - Psyche, 47: 112-120 (citato da Carpenter, 1966).
- HOLDSWORTH R., 1941 – *The wing development of Pteronarcys proteus Newman*. - J. Morph., 70: 431-461 (citato da Carpenter, 1966).
- JURINE L., 1807 – *Nouvelle méthode de classer les Hyménoptères et les Diptères*. – Paschoud, Geneve: 1-41; 218-262.
- LAMEERE A., 1922 – *Sur la nervation alaire des insectes*. - Bull. Acad. r. Belg.: 138-149.
- LANDOIS H., 1871 – *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe and Puppe*. - Z. wiss. Zool., Vol. 21: 305-315 (citato da Comstock, 1918).
- LEPELETIER A., 1836 – *Histoire naturelle des insectes. Hyménoptères*. – Libr. Encycl. de Roret, Paris, I: 46-65.
- LESTON D., 1962 – *Tracheal capture in ontogenetic and phylogenetic phases of insect wing development*. - Proc. R. ent. Soc. Lond., 37 (10-12): 135-144.
- LOUIS J., 1970 – *Études sur les ailes des Hyménoptères. I, II, III*. - Apidologie, 1 (2): 179-192; 1 (3): 309-328; 1 (4): 375-400.
- LOUIS J., 1971 – *Études sur les ailes des Hyménoptères. IV, V*. - Apidologie, 2 (1): 99-110; 2 (3): 259-269.
- LOUIS J., 1972 – *Études sur les ailes des Hyménoptères. VI, VII*. - Apidologie, 3 (1): 35-54; 3 (3): 233-245.
- MACGILLIVRAY A.D., 1906 – *A study of the venation of the Tenthredinoidea, a superfamily of the Hymenoptera*. - Proc. U.S. natn Mus., 29: 569-654.
- MARTYNOV A.V., 1924 – *Sur l'interprétation de la nervation et de la tracheation des ailes des Odonates et des Agnathes*. - Rev. Russ. Ent., 18: 145-174.

- MARTYNOV A.V., 1930 – *The Interpretation of the Wing Venation and Tracheation of the Odonata and Agnatha*. - Psyche, XXXVII: 245-280.
- MASON W.R.M., 1986 – *Standard drawing conventions and definitions for venational and other features of wings of Hymenoptera*. - Proc. ent. Soc. Wash., 88 (1): 1-7.
- MICHENER C.D., 1944 – *Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees*. - Bull. Am. Mus. nat. Hist., 82 (6): 157-326.
- MICHENER C.D., 1965 – *A classification of the bees of the Australian and South Pacific region*. - Bull. Am. Mus. nat. Hist., 130: 1-235.
- MICHENER C.D., MCGINLEY R.J., DANFORTH B.N., 1994 – *The Bee Genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)*. - Smithsonian Institution Press, Washington & London: 1-209.
- MILLIRON H.E., 1971 – *A monograph of the western hemisphere bumblebees. I. The genera Bombus and Megabombus subgenus Bombias*. – Mem. ent. Soc. Canada, 82: 1-80.
- REDTENBACHER J., 1886 – *Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten*. – Annln naturh. Mus. Wien, 1 (3): 153-232.
- RICHARDS O.W., 1956 – *An interpretation of the ventral region of the Hymenopterous thorax*. - Proc. R. ent. Soc. Lond., 31 (7-9): 99-104.
- ROHWER S.A., GAHAN A.B., 1916 – *Horismology of the hymenopterous wing*. - Proc. ent. Soc. Wash., XVIII: 20-76.
- ROSS H.H., 1936 – *The ancestry and wing venation of the Hymenoptera*. - Ann. ent. Soc. Am., XXIX: 99-111.
- SCHMIEDEKNECHT H.L.O., 1882-1884 – *Apidae Europaeae. I. Nomada, Bombus, Psithyrus et Andrena. - Gumperdae et Berolini, Sachsen-Altenburg*.
- SEGUY E., 1959 – *Introduction a l'étude morphologique de l'aile des insectes*. - Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, XXI (A): 1-248.
- SEMPER C., 1857 – *Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren*. - Z. wiss. Zool., 8: 326-339 (citato da Comstock, 1918).
- SMART J., 1956 – *A note on insect wing veins and their tracheae*. - Q. Jl. microsc. Sci., 97 (4): 535-539 (citato da Carpenter, 1966).
- SNODGRASS R.E., 1909 – *The Thorax of Insects and the Articulation of the Wings*. - Proc. U.S. natn Mus., 39: 37-91.
- SNODGRASS R.E., 1935 – *Principles of insect morphology*. - McGraw-Hill Book Company, Inc., New York and London: 1-667.
- THOMSON C.G., 1871 – *Scandinaviens Hymenoptera*. – Berling, Lund, 1871, II: 1-286.
- TILLYARD R.J., 1922-24 – *The wing-venation of the order Plecoptera or mayflies*. - J. Linn. Soc. (Zool.), XXXV: 143-162.
- WOOTTON R.J., 1979 – *Function, homology and terminology in insect wings*. - Syst. Ent., 4: 81-93.

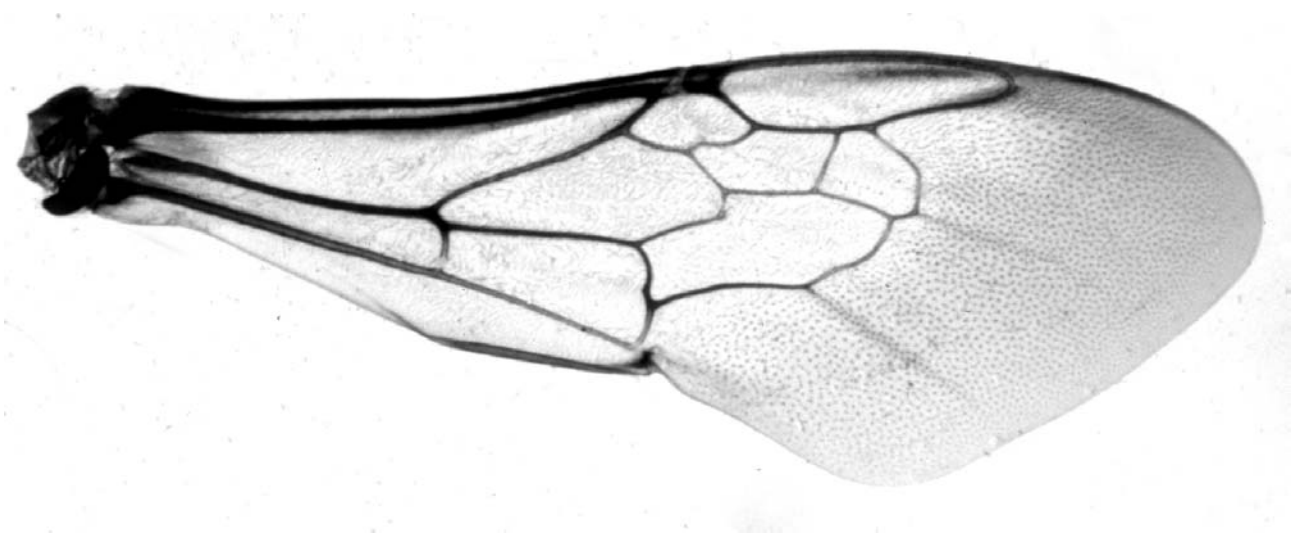


Fig. XII. Ala anteriore di *Bombus* Latreille (Apidae)

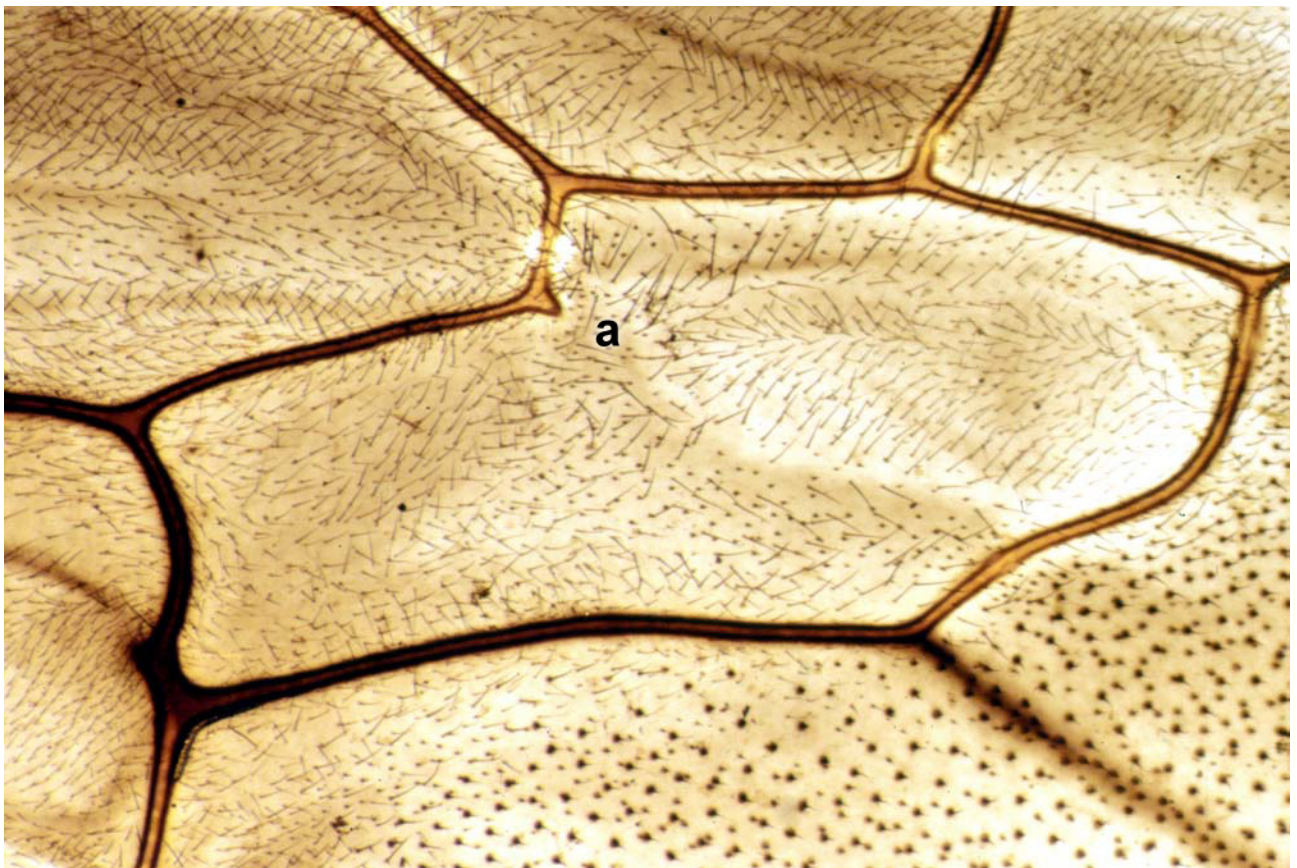


Fig. XIII. Conformazione della prima vena ricorrente dell'ala anteriore di *Bombus* (a = probabile residuo dell'unione di due vene adiacenti)

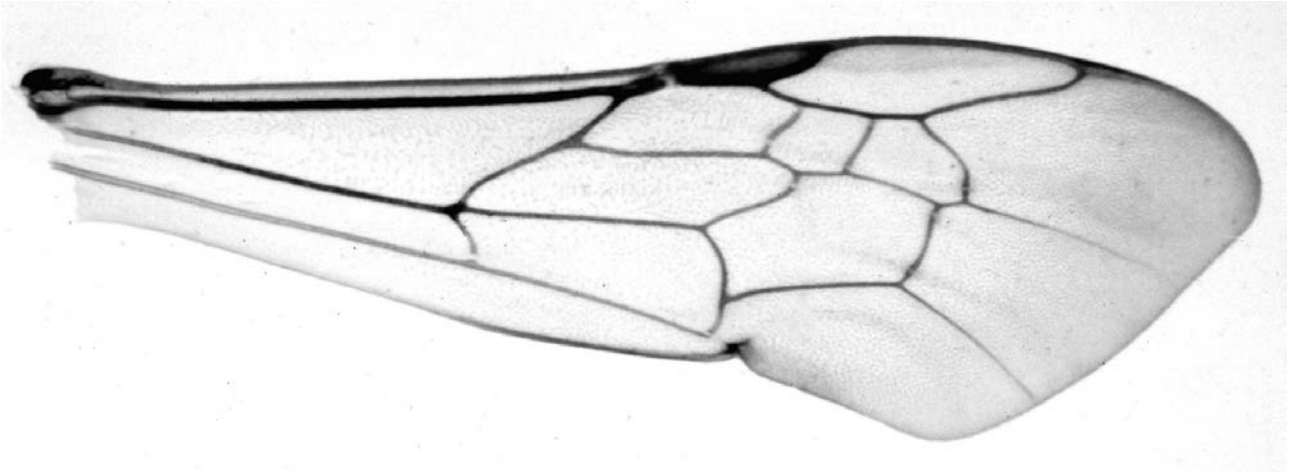


Fig. XIV. Ala anteriore di *Andrena* Fabricius (Andrenidae)

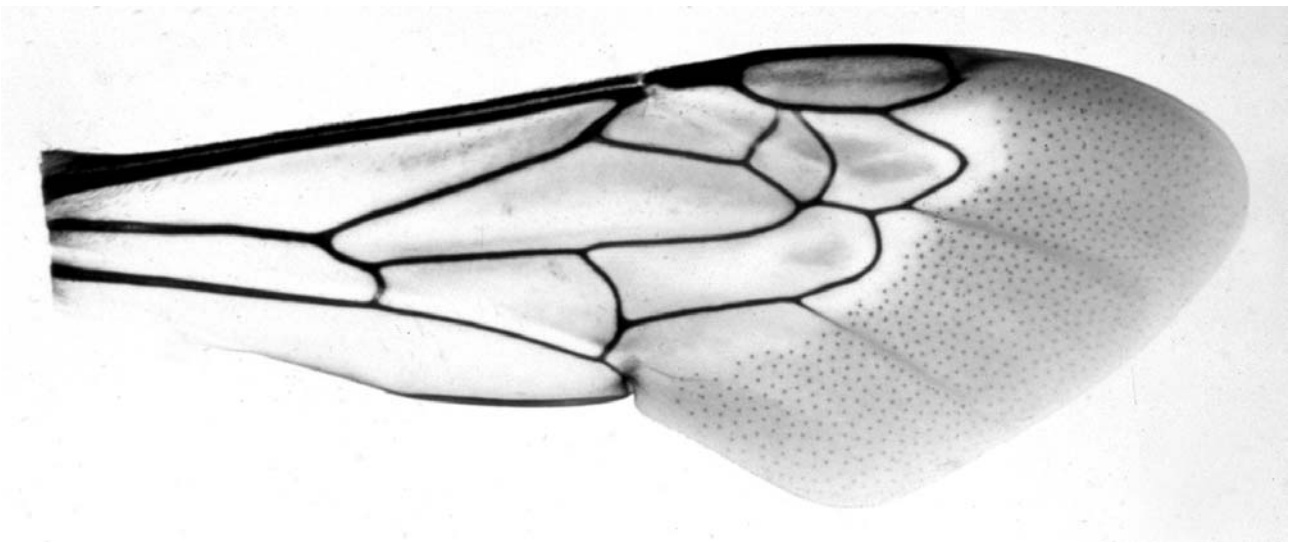


Fig. XV. Ala anteriore di *Melecta* Latreille (Anthophoridae)

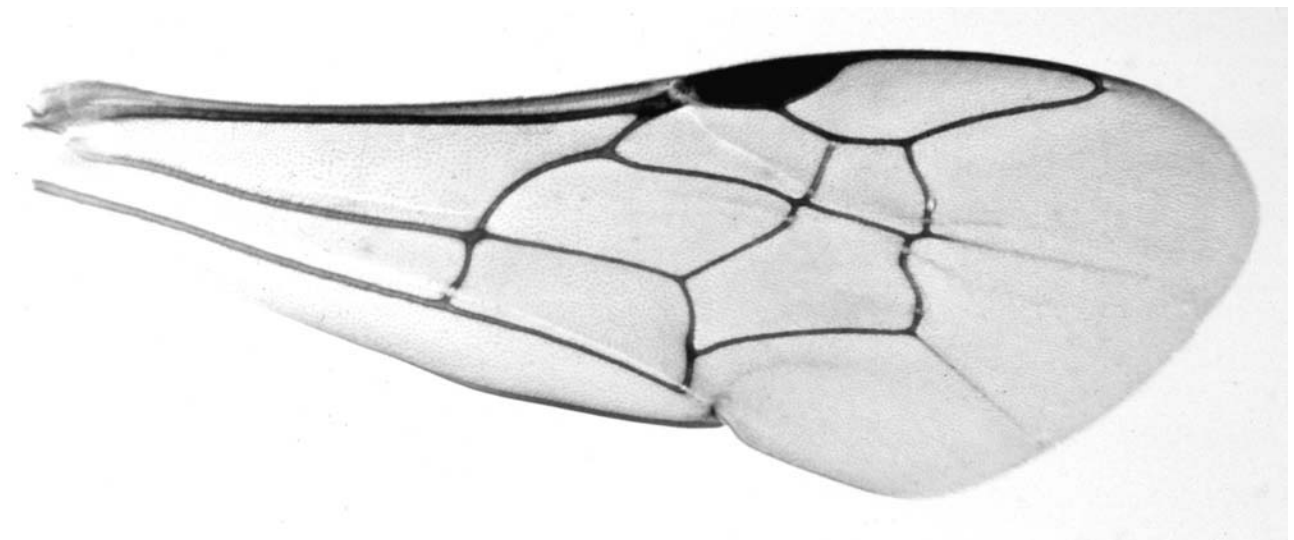


Fig. XVI. Ala anteriore di *Hylaeus* Fabricius (Colletidae)



Fig. XVII. Ala anteriore di *Halictus* Latreille (Halictidae)

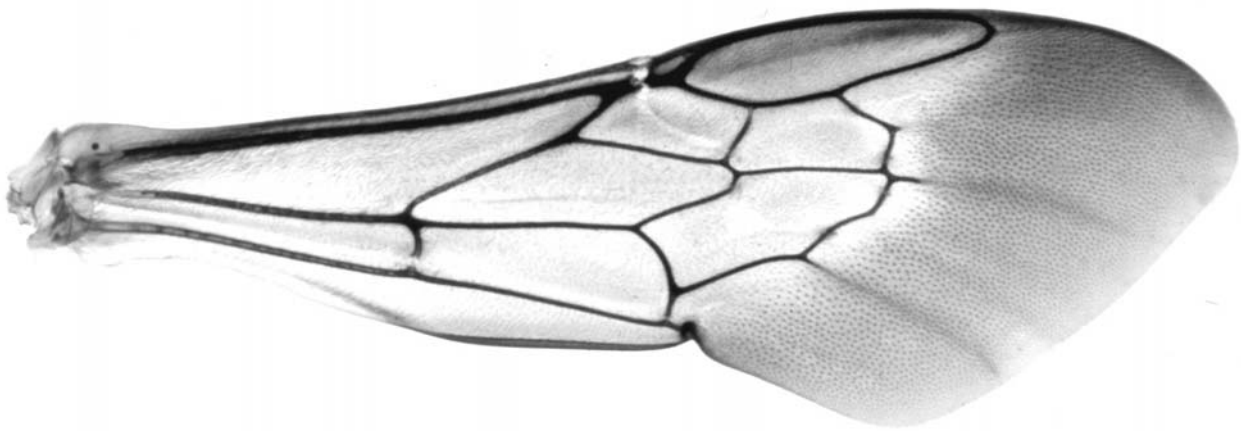


Fig. XVIII. Ala anteriore di *Anthidium* Fabricius (Megachilidae)

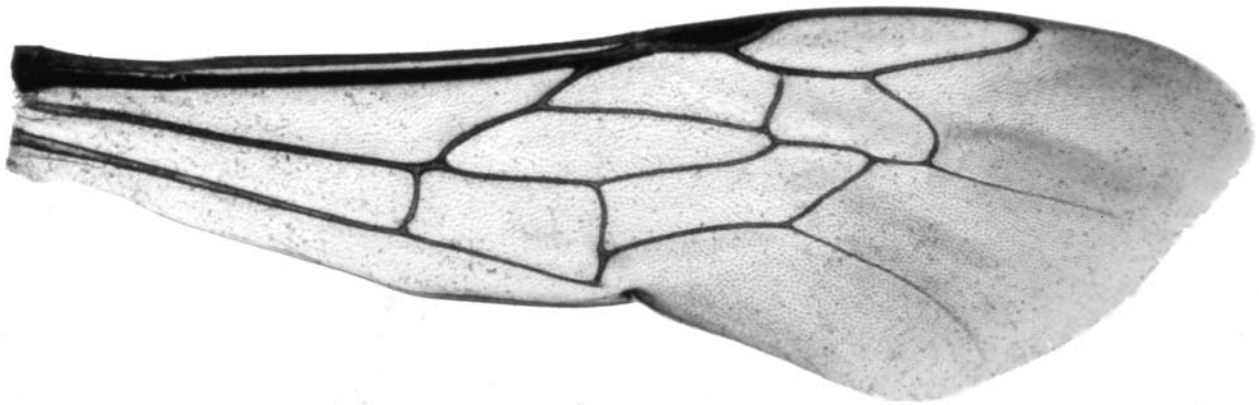


Fig. XIX. Ala anteriore di *Dasypoda* Latreille (Melittidae)