

N° d'ordre: 2946

THÈSE
présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1
pour obtenir

le grade de : **DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1**
Mention Biologie
par

VINCENT PERRICHOT

Equipe d'accueil : Géosciences Rennes
Ecole Doctorale : Vie-Agronomie-Santé
Composante Universitaire : UFR SPM

**ENVIRONNEMENTS PARALIQUES
À AMBRE ET À VÉGÉTAUX
DU CRÉTACÉ NORD-AQUITAIN
(CHARENTES, SUD-OUEST DE LA FRANCE)**

Soutenue le 17 décembre 2003 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

M. André Nel	Co-directeur de thèse
M. Didier Néraudeau	Directeur de thèse
M. Xavier Martínez-Delclòs	Rapporteur
M. Jean-Claude Paicheler	Rapporteur
M. Marc Philippe	Co-directeur de thèse
M. Michel Robardet	Examineur
M. Frédéric Thévenard	Examineur

*Cette thèse a reçu
le prix 2004
de l'Association Paléontologique Française (APF),
décerné à la meilleure thèse de paléontologie
soutenue en France en 2003.*

Remerciements

Il est temps pour moi de remercier toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à l'élaboration et à l'aboutissement de ce travail de fourmi que représente une thèse.

La qualité de l'encadrement dont j'ai pu bénéficier au cours de ces trois années de thèse a été la source d'une motivation ininterrompue. En m'accordant une confiance, un soutien et une aide scientifique de tous les instants, Didier Néraudeau a été le premier acteur de la concrétisation de ce travail. André Nel et Marc Philippe ont également su m'apporter tout leur soutien et toutes leurs compétences par leur constante disponibilité et par des discussions passionnées, parfois animées, mais toujours profitables. Que tous trois reçoivent l'expression de ma reconnaissance au travers de ce manuscrit.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude aux membres du jury qui ont accepté de lire et de juger ce travail: Xavier Martínez-Delclòs, Jean-Claude Paicheler, Frédéric Thévenard et Michel Robardet.

Je tiens également à remercier les nombreuses personnes qui m'ont apporté leurs connaissances techniques et scientifiques, souvent d'un grand secours, même si elles n'apparaissent pas toujours clairement dans le travail effectué: Gaël de Ploëg, Dany Azar et Xavier Le Coz pour la préparation des insectes inclus dans l'ambre; Bernard Gomez et Philippe Courville pour les discussions taphonomiques ou géologiques; Danièle Bernard et Florentin Paris pour la manipulation du MEB...

C'est grâce à l'amabilité de leurs propriétaires, notamment Mr. et Mme Marchand, que les gisements en carrières m'ont été largement accessibles. Qu'ils en soient ici remerciés. Deux amateurs éclairés ont eu l'extrême gentillesse de me faire don de leur collection d'ambre. Un grand merci à Thierry Guyot et Eugène Arnaud grâce à qui l'inventaire des inclusions de l'ambre a pu être étoffé et des spécimens remarquables, souvent uniques, découverts.

Un accueil chaleureux m'a été réservé dans les trois laboratoires où j'ai pu régulièrement séjourner: merci à l'équipe de paléontologie du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris, à l'équipe de paléobotanique de l'Université Lyon 1, et à l'équipe de Géosciences Rennes. Il serait trop long de citer tous les thésards de Géosciences, et au risque d'en oublier, je préfère les remercier tous ensemble pour l'amitié et la bonne humeur dont ils font preuve quotidiennement; ils auront largement contribué au bon déroulement de cette thèse. Je mentionnerai malgré tout Blaise et Romain qui, en partageant mon bureau, ont du supporter alternativement mes joies comme mes coups de grogne.

Amis et parents proches m'ont également soutenu tout au long de ces trois années, malgré leur air parfois dubitatif sur l'intérêt de mes recherches. Non, mon travail ne consiste pas toujours à se promener sur le terrain... Suzanne, René et Loïc m'ont particulièrement encouragé ces derniers temps.

Un merci tout particulier à Anne, pour l'amour qu'elle me témoigne chaque jour malgré la distance qui nous sépare ces derniers temps...

Enfin, cet ouvrage est dédié à mes parents et à mon frère, qui ont toujours su m'encourager dans tout ce que j'ai pu entreprendre.

Résumé

De nouveaux gisements à ambre et à végétaux ont été découverts dans les terrains albiens et cénomaniens de Charente-Maritime (France). L'un d'eux, daté de l'Albien, constitue l'un des plus anciens mais aussi l'un des plus importants gisements d'ambre fossilifère du Crétacé, compte tenu de la richesse et de la diversité des inclusions répertoriées. Les insectes et les arthropodes sont les plus nombreux, mais quelques restes de vertébrés (plume, peau de reptile) et des fragments végétaux sont également signalés. La singularité de cet ambre est d'avoir préservé une abondante faune d'arthropodes vivant au niveau de la litière du sol, alors que l'essentiel des inclusions représente généralement le biotope vivant le long du tronc ou des branches de l'arbre producteur de résine. La confrontation d'analyses taphonomiques, xylologiques et physico-chimiques permet de discuter la source botanique probable de cet ambre.

Quelques insectes particulièrement significatifs pour la compréhension de l'histoire évolutive de leur groupe, ou bien informatifs d'un point de vue paléoenvironnemental ou paléobiogéographique, font l'objet d'une étude systématique détaillée. Des informations complémentaires, d'ordre paléoécologique et paléoclimatique, sont apportées par les nombreux végétaux associés dans les gisements sous forme de bois ou de feuilles.

Une reconstitution régionale des écosystèmes terrestres côtiers médio-crétacés est proposée, *via* l'analyse sédimentologique des milieux de dépôt et les informations paléoécologiques fournies par ces assemblages fossiles. Ces gisements contribuent à une meilleure connaissance des biotopes côtiers du Crétacé, période cruciale pendant laquelle la co-évolution des insectes et des plantes à fleurs a constitué les prémices de nos écosystèmes actuels.

Mots-clés: ambre, insectes, arthropodes, bois fossiles, taxonomie, phylogénie, taphonomie, paléoécologie, paléoenvironnements, Crétacé, Albien, Céno-manien, Charente-Maritime.

Abstract

Amber- and plant-bearing paralic environments from the Cretaceous of northern Aquitaine (Charentes, SW France).

New fossil deposits with amber and plants were discovered in Albian and Cenomanian strata from Charente-Maritime, SW France. One of these, dated as Albian, constitutes one of the most important deposits of Cretaceous amber, regarding its richness and diversity of inclusions. Insects and arthropods are abundant, but few plant and vertebrate remains (one feather and a fragment of reptilian skin) are also found. In addition to the common associations of arthropods trapped in the resin along the trunk or branches, this amber has exceptionally preserved numerous litter-dwelling arthropods. The botanical origin of the amber is discussed after a comparison between taphonomical, xylological and chemical analysis.

A detailed systematic study is given for some insects which are particularly significant for the knowledge of the evolutionary history of their group, or informative from a paleoenvironmental or paleobiogeographic point of view. Numerous plant remains are associated in amber-bearing strata, which provide additional paleoecological and paleoenvironmental data.

Regional reconstruction of the coastal terrestrial ecosystems is proposed from a sedimentological analysis of amber-bearing strata, together with paleoecological data from fossil assemblages. These fossil deposits contribute to the knowledge of the Cretaceous paleobiota, which constituted the first steps of our recent ecosystems.

Keywords: amber, insects, arthropods, fossil woods, taxonomy, phylogeny, taphonomy, paleoecology, paleoenvironments, Cretaceous, Albian, Cenomanien, Charente-Maritime.

SOMMAIRE

Remerciements

Résumé

Abstract

Sommaire

I. INTRODUCTION	1
II. CONTEXTE GÉOLOGIQUE	7
2.1. Cadre géographique et géodynamique de l'étude	9
2.2. Stratigraphie	11
2.3. Description des faciès terrigènes à ambre et à végétaux	12
III. AMBRE	21
3.1. Propriétés	23
3.1.1. Mécanismes de production	23
3.1.2. Facteurs écologiques intervenant dans le piégeage d'inclusions	25
3.1.3. Processus de fossilisation	26
3.2. Les ambres mésozoïques dans le monde	26
3.3. Historique des travaux sur l'ambre crétacé de France	33
3.4. Particularités de l'ambre de Charente-Maritime	35
3.4.1. Matériel	35
3.4.2. Méthodes d'étude et de préservation des inclusions	37
3.4.3. Aspects taphonomiques	38
3.4.4. L'ambre de litière	41
IV. INCLUSIONS ANIMALES	49
4.1. Spectre faunique	51
4.1.1. Insectes	53
4.1.2. Autres arthropodes	69
4.1.3. Vertébrés	71
4.2. Descriptions systématiques	72
4.2.1. Hyménoptères Evaniomorphes	72
4.2.2. Hyménoptères Formicidés	77

4.2.3. Orthoptère Gryllotalpidé	86
4.2.4. Coléoptère Rhipiphoridé	91
4.2.5. Psocoptères	94
4.2.6. Hétéroptères Gerridés	107
4.3. Discussion	115
V. ÉLÉMENTS FLORISTIQUES ASSOCIÉS	121
5.1. Flore crétacée de Charente-Maritime	123
5.1.1. Historique	123
5.1.2. Préalable nomenclatural	126
5.1.3. Etude systématique des bois associés à l'ambre	129
5.1.4. Aspects taphonomiques	149
5.2. Comparaison avec les flores ouest-européennes de l'Albo-Cénomanién	154
5.3. Source(s) botanique(s) de la résine	159
5.3.1. Données physico-chimiques	160
5.3.2. Données xylogiques	162
VI. IMPLICATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES	169
6.1. Apports de l'entomofaune	171
6.1.1. Apports stratigraphiques	171
6.1.2. Données paléoenvironnementales	172
6.2. Apports des végétaux à la reconstitution des paysages	174
6.2.1. Contexte paléogéographique	174
6.2.2. Distribution des flores en Charente-Maritime	175
VII. CONCLUSION	185
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	191

Annexe 1

Annexe 2

Annexe 3

Annexe 4

Annexe 5

Annexe 6

Annexe 7

Annexe 8

I.

Introduction

Le Crétacé a été une période transitoire dans la composition des faunes d'arthropodes et des flores terrestres. Après une longue période durant laquelle la végétation fut dominée par les Gymnospermes et les Ptéridophytes, les plantes à fleurs ou Angiospermes sont apparues et se sont rapidement diversifiées. Parallèlement, une innovation majeure a marqué l'histoire évolutive des insectes avec le développement de leur capacité de pollinisation. Cette co-évolution a profondément modifié faunes et flores d'alors, prémices de nos écosystèmes actuels.

La période Crétacé est donc cruciale tant aux yeux des paléontologistes que des paléobotanistes, qui tentent de reconstituer l'histoire évolutive de leur domaine respectif. Si les végétaux sont abondamment représentés dans le registre fossile, il n'en va pas de même pour les insectes dont la structure du corps est moins favorable à leur conservation dans les roches, à l'exception de quelques sédiments très fins lacustres, fluviaux ou marins. Dans ces cas de figure cependant, la préservation demeure le plus souvent partielle, et les structures restantes ne sont visibles qu'en compression. L'ambre constitue donc un milieu de fossilisation tout à fait exceptionnel, puisque les insectes y sont fossilisés dans un état très proche de celui qu'ils présentaient de leur vivant. Les ambres crétacés riches en inclusions fossiles sont rares dans le monde, et dans ce contexte, la découverte récente de plusieurs gisements en Charente-Maritime (SO de la France) est une occasion unique d'améliorer la connaissance des entomofaunes crétacées d'Europe occidentale. Jusqu'à présent celles-ci demeuraient seulement connues au travers des gisements du Purbeck et du Wealdien anglais et ceux, espagnols, du Montsec (compressions) et d'Álava (ambre).

La Charente-Maritime est une région habituellement privilégiée pour l'étude des milieux marins du Crétacé, mais les paléoécosystèmes terrestres côtiers s'avèrent également bien documentés dans les sédiments paraliques du Crétacé moyen. Un bassin côtier ou paralique est en effet situé à la croisée des influences marines et continentales, où les apports fluviaux charrient et concentrent les sédiments et les éléments biologiques d'origine terrestre, le plus souvent des cadavres de vertébrés ou des fragments végétaux. Malgré l'identification déjà ancienne de sédiments paraliques en Charentes, les études de leur contenu fossile étaient pourtant demeurées ponctuelles jusqu'à présent. Au cours des 19^e et 20^e siècles, quelques auteurs signalèrent l'existence de niveaux lignitifères à ambre (Coquand, 1856; Arnaud, 1877; Lacroix, 1910), mais seules quelques rares études paléobotaniques furent menées sur les bois fossiles (Crié, 1890; Koeniguer, 1980) et sur les microrestes végétaux

(Deák et Combaz, 1967; Doyle *et al.*, 1982; Moreau, 1993c). Nul ne porta attention à l'ambre jusqu'à Schlüter (1978), qui étudia alors un ambre cénomanien provenant de Fouras, et qui chercha à y déceler d'éventuels insectes fossiles, en vain. Devant l'absence d'inclusions, Schlüter ne poussa pas ses recherches plus avant en Charente-Maritime, et il se concentra sur les ambres contemporains de la Sarthe et de l'Anjou qui livraient quelques dizaines d'arthropodes en inclusion.

C'est la découverte, en 1999, d'un nouveau gisement situé dans une carrière à la lisière des communes d'Archingeay et des Nouillers (Néraudeau *et al.*, 2002), qui a relancé l'intérêt des paléontologues pour l'ambre de cette région. Un premier inventaire entomologique réalisé au cours de mon DEA (Perrichot, 2000) s'est avéré prometteur, bien qu'à l'évidence très sous-représentatif de la richesse en inclusions de cet ambre. Par la suite, une prospection des terrains de la zone géographique alentour a permis la mise à jour d'autres gisements, dans des niveaux datés de l'Albien supérieur et du Cénomanien inférieur. Outre de l'ambre, l'ensemble de ces gisements a fourni d'abondants restes végétaux fossilisés sous forme de bois lignitisés et de feuilles conservées en impressions ou en compressions. Parallèlement aux études systématiques et phylogénétiques de la faune d'arthropodes, est donc apparue l'opportunité de reconstitution de l'écosystème terrestre côtier associé, dans le contexte paléogéographique de l'Europe occidentale au Crétacé moyen.

Parvenir à cette reconstitution nécessite d'abord de distinguer les éléments fossilisés dans leurs milieux de vie respectifs (biocénoses) des assemblages accumulés et fossilisés hors de leur environnement d'origine (taphocénoses). Dans le cas présent, l'analyse taphonomique, autrement dit l'état de préservation des nodules d'ambre et des végétaux qui leur sont associés, permet de proposer une interprétation sur la proximité ou l'éloignement des communautés végétales sources. C'est ensuite l'identification taxinomique des assemblages faunistiques (ici les arthropodes) et floristiques qui doit renseigner sur la composition des différents biotopes. Par la suite, il s'agit d'interpréter les adaptations écophénotypiques propres à chaque organisme (principes autécologiques), de même que les informations fournies par l'ensemble de ces communautés d'insectes et de végétaux (principes synécologiques), en terme de paléoenvironnements et de paléoclimats.

En milieu terrestre, la reconstitution des paléoclimats se fait généralement à partir de la distribution des grandes provinces floristiques *via* des données palynologiques, mais les éléments paléoclimatiques apportés dans ce cas restent incertains au niveau régional, compte tenu du vaste pouvoir de propagation des spores et du pollen. Depuis quelques années, de

nouvelles études géochimiques ont été mises au point pour tenter d'extraire des données de températures à partir du fractionnement isotopique ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) de restes osseux (carapaces de tortues, dents...). La fiabilité de cette approche reste néanmoins dépendante de la calibration des coefficients de fractionnement. Une alternative à ces différentes méthodes est abordée ici pour une reconstitution régionale du paléoclimat médio-crétacé de Charente-Maritime; elle s'appuie sur la confrontation des données végétales avec les données fournies par l'entomofaune.

Parallèlement aux aspects paléoenvironnementaux, l'intégration dans les analyses phylogénétiques existantes d'insectes fossiles jusqu'à présent inédits doit permettre de mieux appréhender leurs origines et leur évolution, parallèlement à l'apparition et à la diversification des plantes à fleurs.

II.

Contexte géologique

2.1. CADRE GÉOGRAPHIQUE ET GÉODYNAMIQUE DE L'ÉTUDE

Les différents gisements étudiés dans ce manuscrit sont localisés dans le département français de la Charente-Maritime, en bordure septentrionale du bassin aquitain (fig. 1).

Le domaine nord-aquitain est marqué par une évolution continentale durant presque tout le Crétacé inférieur, à la faveur d'épaulements formés lors d'une phase de rift ouvrant le Golfe de Gascogne. L'épaulement nord est localisé au niveau de l'actuelle marge sud-armoricaine (Louail, 1984). Ces reliefs sont réactivés à l'Aptien supérieur au cours d'un stade d'accrétion océanique, puis ils sont définitivement aplanis durant l'Albien avec une flexuration par subsidence thermique. S'ensuit au cours de l'Albien un ennoisement marin de la marge passive nord-aquitaine nouvellement formée. Cette marge se retrouve totalement ennoyée à partir du Cénomaniens supérieur (Moreau, 1993a).

La série sédimentaire crétacée de Charente-Maritime enregistre nettement cet ennoisement. Avec le retour de la mer, les premiers dépôts recouvrent en discordance vers le Nord-Est les différents termes jurassiques du Kimméridgien et du Tithonien. Ils montrent ainsi une puissance décroissante du Sud-Ouest vers le Nord-Est. Ils sont généralement cénomaniens mais peuvent être localement datés de l'Albien (Néraudeau *et al.*, 2002). Ces dépôts sont restreints au sud d'une ligne érosive joignant l'île d'Aix et Rochefort à la Dordogne, en passant par Cognac. Deux bandes d'orientation Nord-Ouest/Sud-Est sont visibles à l'affleurement, reflétant la tectonique anté-cénomaniens. La bande la plus septentrionale est située sur le flanc nord du synclinal de Saintes, tandis qu'une bande plus méridionale est localisée au cœur de l'anticlinal de Jonzac (fig. 1).

Sur les sept gisements qui font l'objet de la présente étude, seul celui de Cadeuil se trouve dans la bande méridionale (fig. 1: gisement 4). Les six autres sites sont situés le long du synclinal de Saintes (fig. 1: gisements 1 à 3 et 5 à 7).

Quatre de ces affleurements sont constitués par des fronts de taille en carrières (Archingeay-Les Nouillers, Les Renardières, Puy-Puy, et Cadeuil; fig. 1: gisements 1 à 4). Des lacs s'y sont parfois formés par la remontée des nappes phréatiques en lieu et place des niveaux excavés, submergeant ainsi la partie basale des coupes. Les trois autres sites sont en zone littorale, soit sur estran où les conditions d'affleurement sont donc contraintes par les marées (Fouras-Bois Vert, île d'Aix; fig. 1: gisements 5 et 6), soit en falaises (île Madame; fig. 1: gisement 7).

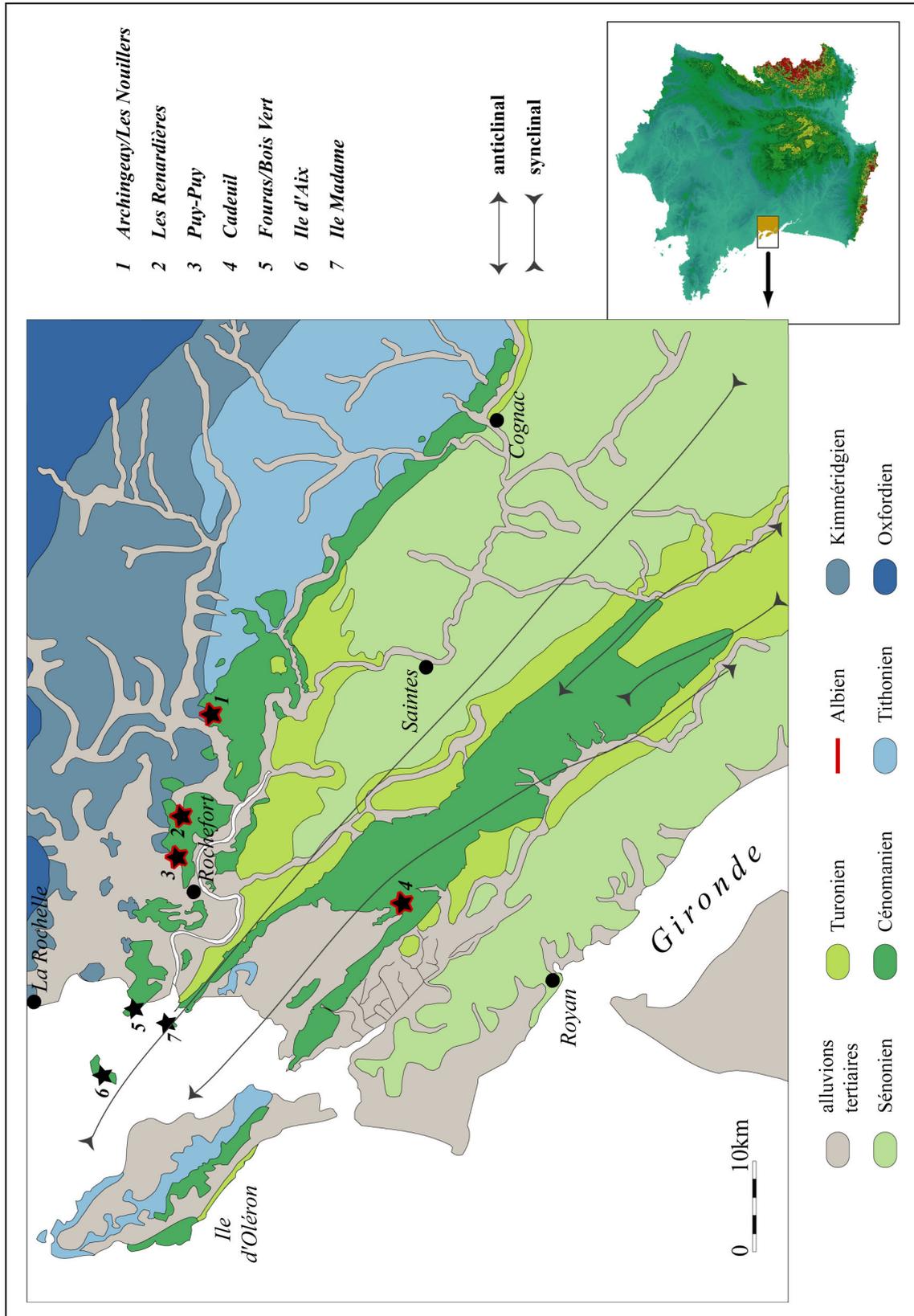


Fig. 1. Carte géologique simplifiée du domaine nord-occidental de la Charente-Maritime (d'après la carte géologique de Rochefort au 1/80000e de Waterlot et Polyèche, 1958) et localisation des gisements étudiés.

2.2. STRATIGRAPHIE

Suite aux travaux réalisés au cours du 19^e siècle, le Cénomaniens charentais a été divisé en sept unités lithostratigraphiques A à G, elles-mêmes subdivisées localement en plusieurs sous-unités (Archiac, 1851; Coquand, 1856, 1860; Arnaud, 1877; Moreau, 1993a-c, 1996; Néraudeau *et al.*, 1997). En Charente-Maritime, le découpage retenu est le suivant (*sensu* Moreau, 1996), de la couche la plus ancienne à la couche la plus récente:

- unité A: sables quartzeux et argiles lignitifères;
 - sous-unité A1: sables quartzeux hétérométriques et argiles noires lignitifères;
 - sous-unité A2: sables fins à moyens micacés et argiles noires lignitifères;
- unité B: calcaires bioclastiques et gréseux à orbitolines et sables glauconieux;
 - sous-unité B1: barre carbonatée inférieure à orbitolines (*Orbitolina plana concava*, *Orbitolina plana conica*) et rudistes (*Ichthyosarcolithes*);
 - sous-unité B2: argiles et sables glauconieux;
 - sous-unité B3: barre carbonatée supérieure à orbitolines (*Orbitolina plana conica*) et rudistes (*Ichthyosarcolithes* et *Sphaerulites*);
- unité C: calcaires à rudistes et *Prealveolina cretacea*;
 - sous-unité C1-C2: calcaires micritiques et argileux à stratification amygdalaire;
 - sous-unité C3-C4: calcaires micritiques et microsparitiques silteux;
- unité D: calcaires argileux et marnes silteuses;
- unité E: grès et sables glauconieux à huîtres (pyncodontes et exogyres);
- unité F: calcaires supérieurs à rudistes (*Ichthyosarcolithes*);
- unité G: calcaires à huîtres et ammonites;
 - sous-unité G1: grès et calcaires détritiques à exogyres et *Calycoceras naviculare*;
 - sous-unité G2: calcaires argileux à échinides et *Metoicoceras geslinianum*.

La limite Cénomaniens inférieur/Cénomaniens moyen se situe entre les unités B et C, celle entre le Cénomaniens moyen et le Cénomaniens supérieur se situe entre les unités C3 et C4. La position de ces limites est justifiée par l'apparition de marqueurs biostratigraphiques, à savoir des foraminifères du genre *Ovalveolina*, et des ammonites de la zone à *Naviculare* respectivement.

Traditionnellement localisée à la base de l'unité A (Moreau, 1996; Néraudeau *et al.*, 1997), la limite entre l'Albien et le Cénomaniens demeure toutefois incertaine. Néanmoins, des arguments palynologiques ont récemment attribué un âge Albien terminal (zone à *Dispar*) à la sous-unité A1 (Néraudeau *et al.*, 2002), et l'absence de marqueurs biostratigraphiques dans les

sables de la sous-unité A2 n'exclue pas la possibilité que cette dernière soit également albienne.

2.3. DESCRIPTION DES FACIÈS TERRIGÈNES À AMBRE ET A VÉGÉTAUX

C'est dans les faciès argileux et sableux que s'expriment plusieurs niveaux distincts à ambre et à végétaux, et que s'est focalisé l'essentiel des recherches au cours de ce travail. Certains de ces niveaux terrigènes étaient signalés au 19^e siècle comme d'âge Gardonien, et nommés "argiles lignitifères à succin" (Coquand, 1856; Crié, 1890).

Les argiles sont noires à grises, plus rarement vertes du fait d'une faible concentration en glauconie, et présentent généralement une lamination horizontale. Elles traduisent un milieu de sédimentation calme, sans influence de vagues ou de marées, où elles se déposent par décantation. Il peut donc s'agir de dépôts lacustres, palustres, marins proximaux dans une vasière protégée de type lagune ou marécage côtier, ou bien marins profonds.

Les sables ont un aspect plus hétérogène. Certains ne présentent aucune structure particulière, et d'autres montrent des stratifications à litages obliques, le plus souvent formées en contexte estuarien, et donc à la croisée des apports fluviaux et marins. La discrimination entre ces deux pôles d'influence n'est pas toujours aisée. Elle peut se faire *via* la granulométrie des sables et la typologie des litages. Dans ce cas comme dans celui des argiles, la distinction entre les différents milieux de dépôts passe par une double approche sédimentologique et paléoécologique. Cette dernière intègre la nature des assemblages synécologiques considérés ainsi que leur mode de préservation.

Dans l'ensemble des gisements étudiés, l'ambre et/ou les restes végétaux sont répartis dans neuf niveaux depuis l'Albien terminal jusqu'au début du Cénomaniens supérieur:

- niveau A1a: c'est un banc gréseux composé de sables quartzeux grossiers à moyens, de graviers, de fragments de lignite centimétriques, et de bivalves et gastéropodes phosphatés. Il est visible à la base de l'affleurement d'Archingeay-Les Nouillers, où sa puissance ne dépasse pas 10 cm (fig. 2a); un niveau assez comparable, qui pourrait être corrélé, est sub-affleurant à la surface du lac à Cadeuil (fig. 2b). Dans ce dernier site, des blocs ont été entassés en dehors de l'eau au cours de l'exploitation de la carrière, ce qui permet d'apprécier une puissance d'environ 1,5 m. D'aspect plus conglomératique, ce grès renferme en outre quelques microrestes de vertébrés marins (chéloniens, sélaciens), et montre un litage oblique arqué (rides 3D).

Ces caractéristiques sédimentaires et l'origine mixte à la fois continentale et marine des éléments associés traduisent un milieu de dépôt littoral, à l'hydrodynamisme assez marqué, probablement à proximité de l'embouchure de l'estuaire pourvoyeur des fragments végétaux;

- niveau A1b: ces argiles sont situées en base de la série crétacée. Elles ne sont visibles en totalité que dans la carrière d'Archingeay-Les Nouillers, où elles reposent soit en discordance sur le substrat jurassique calcaire, soit sur le niveau gréseux A1a intercalé (fig. 2a). Leur puissance varie de 50 cm à 1 m. La partie sommitale de ces argiles est également visible dans les points les plus bas des carrières de Puy-Puy et des Renardières (figs. 2c, 2d). Leur puissance y est inconnue mais un sondage ponctuel a révélé environ 2m aux Renardières.

Le contenu paléontologique n'a pu être évalué à Puy-Puy du fait du manque d'affleurement. Aux Renardières, elles présentent une riche accumulation de végétaux sous forme de feuilles en compressions et de lignite, ainsi que des nodules d'ambre, intercalés entre les feuillettes argileuses. A Archingeay-Les Nouillers, les compressions de feuilles sont plus éparpillées, et ambre et lignite sont absents. C'est de cette argile qu'ont été extraits les riches niveaux à palynomorphes ayant abouti à la datation albienne de la sous-unité A1.

Un niveau d'argile feuilletée grise, d'une puissance d'environ 40 cm, pourrait correspondre à A1b à Cadeuil (fig. 2b). Trop faiblement affleurante, elle est cependant intercalée tout comme à Archingeay entre un banc gréseux conglomératique à graviers, fragments de lignite, bivalves et gastéropodes phosphatés, et un niveau argilo-sableux lignitifère à ambre. En revanche, elle demeure pour l'instant azoïque d'un point de vue macroscopique.

Ces argiles noires à grises, à restes végétaux plus ou moins abondants généralement bien conservés et peu fragmentés, contiennent aussi par endroits des accumulations de silts quartzeux ou glauconieux et de fines cristallisations de gypse. Elles traduisent un milieu abrité soumis à de faibles apports marins, de type estuaire interne ou marécage adjacent à un estuaire;

- niveau A1c: à Archingeay-Les Nouillers, il montre une épaisseur variant de quelques décimètres à un mètre (fig. 2a). Il est constitué d'une grande accumulation de fragments de bois lignifiés et d'ambre, au sein d'une matrice argileuse parfois légèrement sableuse. Certains bois sont roulés en galets et perforés par des terriers d'organismes aquatiques

lithophages de type tarets (*Teredo*), et des huîtres pyritisées sont parfois incrustées en surface. Ces processus ont été réalisés *post-mortem* et avant l'enfouissement définitif.

Un faciès équivalent mais réduit à quelques décimètres est visible à Cadeuil (fig. 2b), mais il n'affleure que partiellement sur une partie des berges du lac. Il semble cependant être aussi riche en éléments ligneux et en ambre qu'à Archingeay.

Cette composition mixte d'éléments bien conservés et d'éléments plus roulés, et les organismes associés, traduisent un environnement estuarien faiblement influencé par le domaine marin. Le milieu de dépôt pourrait correspondre à un marécage côtier;

- niveaux A1d à A2a: il s'agit de sables quartzeux hétérométriques, ne montrant aucune stratification ou bien organisés en faisceaux de mégarides de courants qui sont soulignées par un drapage argileux. Ces mégarides expriment un milieu de dépôt typiquement estuarien, soumis à une double influence des apports fluviaux et marins. Plusieurs types de litages peuvent être observés:
 - des litages obliques tabulaires (mégarides 2D);
 - des litages obliques arqués (mégarides 3D);
 - des litages obliques sigmoïdes (HCS).

Les cortèges sableux non lités, et ceux à litages tabulaires et arqués sont le plus souvent azoïques, mais pour ces derniers les drapages argileux peuvent localement contenir des fragments infracentimétriques de bois et d'ambre (niveau A1e et parties inférieures du niveau A2a). Les bioturbations sont rares. Un cortège de sables grossiers à litage oblique tabulaire est cependant remarquable dans la coupe d'Archingeay-Les Nouillers, qui présente une grande accumulation de lignite et d'ambre (fig. 2a: niveau A1d). Comme dans le niveau sous-jacent A1c, on observe une composition mixte d'éléments bien conservés et d'éléments roulés en galets et perforés, associés à des huîtres pyritisées.

Ces faciès traduisent un pôle estuarien sous influence marine sensible, probablement saumâtre. Ce type de dépôt s'avère être le plus riche en ambre avec celui du niveau inférieur A1c.

Des cortèges à stratifications croisées (litages obliques sigmoïdes) apparaissent dans les parties supérieures de la sous-unité A2a, à Archingeay et à Puy-Puy (figs. 2a, 2c). Ils sont le plus souvent azoïques, mais peuvent présenter localement quelques traces de bioturbations et du bois. A l'échelle d'un faisceau de mégarides, l'épaisseur est très variable et une répartition bimodale des laminations de rides de courant peut être observée. Ces faciès sableux de stratifications croisées, à courant bidirectionnel et

épaisseur variable, sont caractéristiques de dépôts de marées. Ils sont généralement surimposés à des corps sableux de plus grande longueur d'onde. L'ensemble représente des barres sableuses intertidales à l'embouchure d'un estuaire (Dalrymple *et al.*, 1992; Komatsu, 1999);

A Puy-Puy, trois niveaux argileux sont intercalés dans les sables fins à moyens, soit dans la sous-unité A2 *sensu* Moreau (1996). Le niveau médian présente de riches accumulations de feuilles préservées cette fois en impressions (fig. 2c). Des intercalations argileuses similaires mais azoïques sont également visibles à Cadeuil (fig. 2b). La qualité de préservation des végétaux, ainsi que l'absence d'influence marine, indiquent un milieu lacustre ou marécageux;

- niveau A2b: l'unité sablo-argileuse A est le plus souvent terminée par un banc d'argile feuilletée noire, d'épaisseur très variable (de quelques cm à plus de 2m). Ce niveau est cependant absent aux Renardières et moins marqué à Cadeuil, où il se présente en petits bancs centimétriques à décimétriques intercalés dans des sables moyens.

Les éléments fossilisés sont rares. Seuls quelques bois lignitisés de grande taille apparaissent à Archingeay, de même que des fragments infra-millimétriques de feuilles en compressions entre certains feuillets argileux. Moreau (1993c) signale toutefois quelques morceaux d'ambre, de rares empreintes d'organes de conifères, et des horizons fertiles en palynomorphes essentiellement sporo-polliniques (Ptéridophytes, Conifères, Angiospermes) et plus rarement phytoplanctoniques.

Sur le littoral, l'unité A est rarement visible. Le sommet de A2 affleure sur l'île d'Aix au niveau de la pointe St-Eulard (fig. 2e). On en distingue environ 2m mais le niveau se prolonge sous la mer. Il contient quelques bois lignitisés et de nombreux nodules de pyrite. Il affleure également à proximité de l'île Madame, à l'extrême base de la coupe de Piédemont. Seuls des nodules de pyrite apparaissent, mais Doyle *et al.* (1982) ont extrait des palynomorphes très proches de ceux décrits par Moreau (1993c).

La nature et la présence presque exclusive des restes végétaux traduisent un milieu lagunaire très protégé, en bordure du continent. La rareté des éléments marins dans les micro- et macrorestes, comme la présence de pyrite, renforce le caractère confiné de l'environnement.

- niveau B1a: ce premier niveau de la sous-unité B1 montre une composition variable selon les gisements étudiés. Sur l'île d'Aix à la pointe St-Eulard, il se compose d'un grès argileux consolidé, à sable fin à moyen, d'environ 50 cm d'épaisseur (fig. 2e). De très rares coulées d'ambre et quelques morceaux centimétriques de bois lignitisés et d'aspect roulé y sont

associés avec des restes d'invertébrés et de vertébrés marins (échinides, chéloniens, sélaciens).

Les faciès sont nettement différents à Archingeay, à Cadeuil, et à Puy-Puy (figs. 2a-2c). Ils sont composés d'un sable calcaire fin à moyen biodétritique, non consolidé. Ne contenant à première vue que des éléments coquilliers de type huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*), foraminifères benthiques (*Orbitolina concava*), et échinides (*Catopygus*, *Coptodiscus*, *Echinogalerus*, *Nucleopygus*), ces niveaux ont révélé après tamisage de nombreux débris d'astérides (*Caletaster*) et une riche faune de vertébrés marins (sélaciens, reptiles aquatiques: *Simoliophis*) (Vullo *et al.*, 2003). L'ambre et les végétaux y sont absents.

Les lithofaciès et la nature des éléments associés suggèrent un milieu de dépôt de type lagunaire. L'ambre et les végétaux présents sur l'île d'Aix indiquent la proximité de la zone d'apports continentaux, probablement non loin de l'embouchure de l'estuaire. La composante plus marine des éléments associés, et le caractère moins argileux des dépôts d'Archingeay, de Cadeuil et de Puy-Puy, marquent une localisation différente à l'intérieur de cette lagune; cela pourrait correspondre à une zone plus proche de l'ouverture sur le large, avec un hydrodynamisme encore modéré;

- niveau B2a: il s'agit d'une argile feuilletée légèrement glauconieuse grise à verte, visible sur l'île d'Aix et à la base de la coupe de Fouras-Bois Vert (figs. 2e, 2f). Elle est azoïque et visible sur 50 cm à Fouras, tandis que les derniers centimètres affleurants à Bois-Joly, sur l'île d'Aix, contiennent localement des accumulations de feuilles très fragmentées, millimétriques, et des mégarestes végétaux lignitisés épars d'ordre métrique. Le toit de la couche y est parcouru par un réseau de terriers horizontaux et incrusté d'huîtres exogyres (*Rhynchostreon suborbiculatum*).

L'absence de figures sédimentaires caractéristiques d'écoulements oscillatoires ou de marées, et la composition mixte d'éléments fossilisés d'origine continentale et marine, suggèrent un dépôt en zone littorale abritée des courants, probablement en partie externe d'un estuaire, c'est-à-dire dans un milieu de type lagune ou mangrove;

- niveau B2c: une variation latérale de faciès affecte ce niveau fortement glauconieux présent à Fouras-Bois Vert et sur l'île d'Aix.

Au niveau de la plage de Bois-Joly, sur l'île d'Aix, B2c est exprimé au travers de deux bancs gréseux glauconieux superposés, d'environ 20 cm d'épaisseur chacun (fig. 2e). Le banc inférieur montre un sable fin à moyen, contenant de nombreux fragments centimétriques à décimétriques de bois lignitisés roulés et perforés, des nodules épars

d'ambre altéré, de rares restes de vertébrés marins côtiers (sélaciens et chéloniens), et de nombreuses huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*). Le banc supérieur est constitué de sable moyen à grossier; il se termine par une accumulation lumachellique de *Rhynchostreon suborbiculatum*. Il comprend également du bois et de l'ambre mais en quantité moindre que le banc sous-jacent.

L'ensemble traduit un milieu marin lagunaire d'hydrodynamisme modéré. La relative abondance de l'ambre et des débris végétaux marque un environnement en périphérie de l'embouchure d'un estuaire.

L'affleurement de Fouras, dépourvu de continuité latérale, est constitué d'argile (fig. 2f). Celle-ci montre de petits lits de silts et de sables fins glauconieux ou micacés intercalés entre les feuillettes. Dans cette argile d'environ 40 cm d'épaisseur sont fossilisés quelques restes métriques à plurimétriques de bois lignitisés, et des petits fragments de feuilles sont préservés en compression entre les feuillettes. Plus localement subsistent également de nombreux restes de vertébrés majoritairement terrestres (Chéloniens: *Solemys*, Ptérosauriens, Dinosauriens: Iguanodontidae), plus rarement marins littoraux (Sélaciens: *Carcharias*, *Cretodus*; Ophidiens: *Simoliophis*) (Néraudeau *et al.*, 2003).

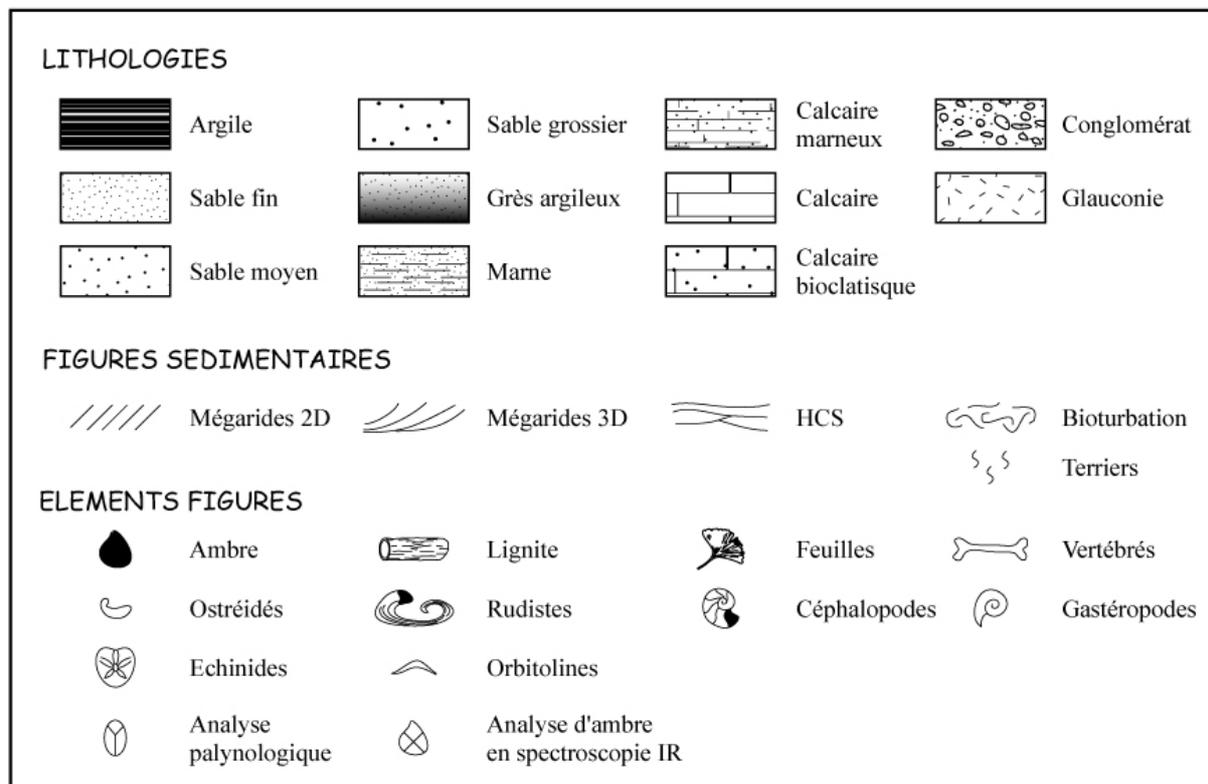
Trois lentilles sus-jacentes sont formées par une forte accumulation de débris lignitisés scellés par une matrice argileuse noire. Ces lentilles contiennent également de l'ambre en assez faible quantité et de nombreuses huîtres marines littorales pyritisées (*Acutostrea lingularis*, *Gyrostrea cf. delettri*) fixées sur les bois. Le caractère très ponctuel et sans continuité latérale de ces niveaux lenticulaires B2c témoigne d'un processus autocyclique de dépôt, c'est-à-dire *quasi* instantané à l'échelle des temps géologiques (Guillocheau, 1995). Ces accumulations chenalisantes représentent des dépôts de crues ou de tempêtes (Néraudeau *et al.*, 2003), toujours en bordure d'un estuaire externe, peut être dans une zone de marécages côtiers;

- D: localisé sur l'île Madame (fig. 2g), c'est un faciès argilo-sableux riche en invertébrés marins (échinides: *Mecaster*, *Catopygus*, *Nucleopygus*; céphalopodes: *Nautilus triangularis*, *Pseudocalycoceras* sp.; huîtres: *Acutostrea*; rudistes: *Ichthyosarcolithes*; gastéropodes: *Harpagodes incerta*, *Pterodonta inflata*). Il montre également de plus rares vertébrés également marins (sélaciens, ophidiens), ainsi que des rameaux feuillés de conifère (*Frenelopsis* sp.) dont plusieurs sont encore en connectés entre-eux. Cette association traduit un milieu marin franc mais côtier de type lagon, où le mode de préservation des végétaux, présentant des rameaux en connexion, est sans doute rendu possible dans une zone protégée du large par des récifs barrières.

En résumé, l'ambre et/ou les végétaux albo-cénomaniens de Charente-Maritime se sont accumulés tout au long d'un système estuarien, soumis à des influences fluviales et marines variables. Six domaines environnementaux peuvent être distingués, qui ont rassemblé des conditions favorables à la préservation de ces éléments: (1) un domaine lacustre à palustre, indépendant des apports marins; (2) un domaine estuarien interne, montrant une faible influence du milieu marin; (3) un domaine externe à l'embouchure de l'estuaire, encore nettement influencé par les apports fluviaux; (4) un domaine littoral d'hydrodynamisme modéré, de type mangrove ou marécage côtier; (5) un milieu saumâtre lagunaire, abrité du domaine marin franc par un cordon littoral; (6) un domaine marin franc de type lagon, protégé du large par des îles ou récifs barrières.

L'ambre, ses inclusions et les végétaux associés peuvent-ils permettre davantage de précisions quant à la reconstitution de ces environnements paraliques? C'est ce qui doit être déterminé dans la suite de l'étude, au travers des informations d'ordre taphonomique, autécologique, ou synécologique fournies par l'ensemble de ces éléments.

Notice explicative des symboles et figurés utilisés pour l'ensemble des coupes lithostratigraphiques présentées.



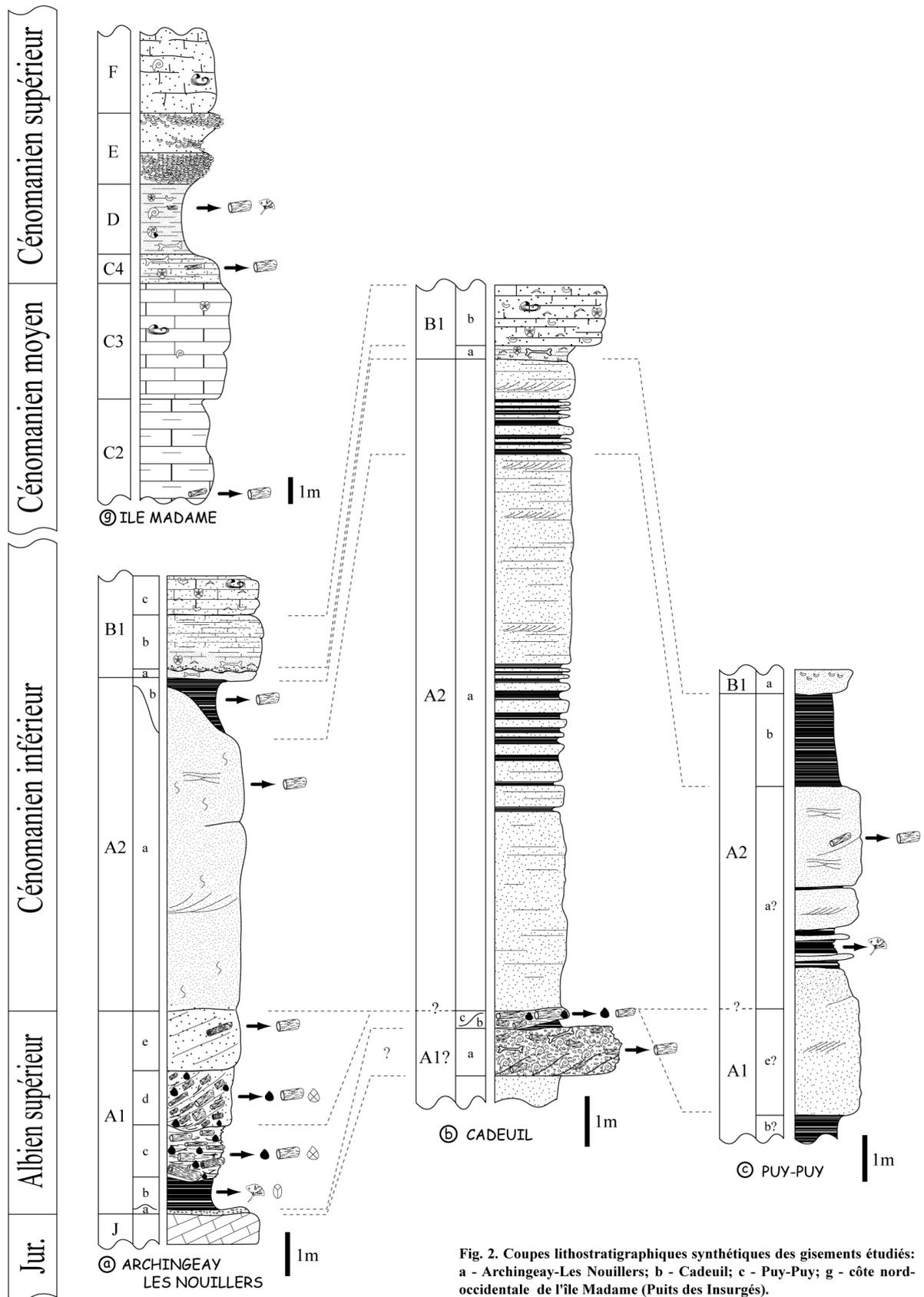


Fig. 2. Coupes lithostratigraphiques synthétiques des gisements étudiés: a - Archingeay-Les Nouillers; b - Cadeuil; c - Puy-Puy; g - côte nord-occidentale de l'île Madame (Puits des Insurgés).

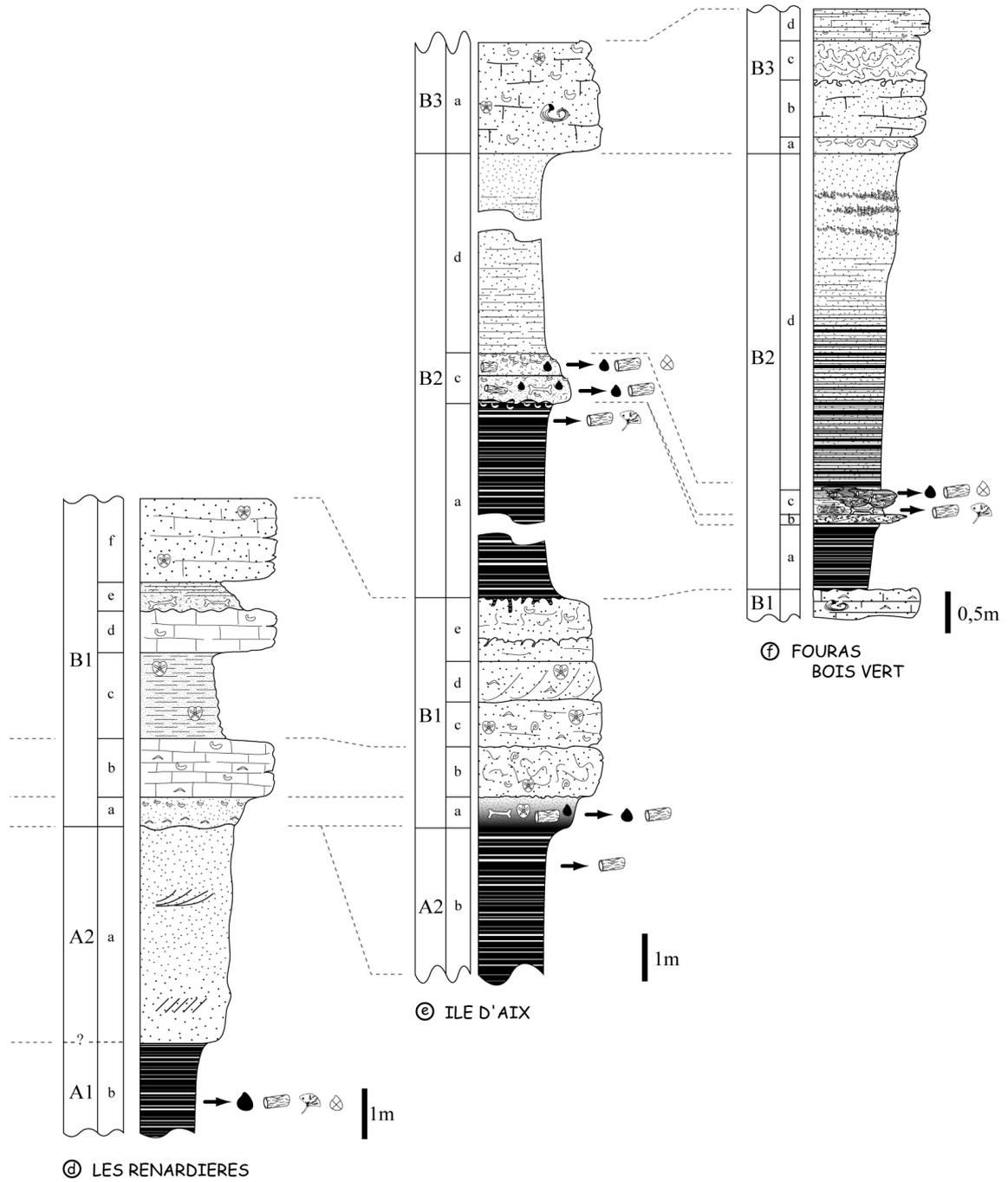


Fig. 2 (suite). Coupes lithostratigraphiques synthétiques des gisements étudiés: d - Les Renardières; e - Ile d'Aix, de la côte septentrionale (Pointe St Eulard) à la côte occidentale (Bois-Joly); f - Fouras-Bois Vert.

III.

Ambre

3.1. PROPRIÉTÉS

3.1.1. Mécanismes de production

L'ambre résulte de la polymérisation des résines végétales. Les plantes sécrètent la résine en réponse à un traumatisme physique externe comme la rupture d'une branche, une blessure au niveau de l'écorce, le feu, ou une attaque par des organismes xylophages, des bactéries, ou des champignons; la sécrétion peut aussi se faire en interne en réponse à des tensions exercées dans la structure générale de la plante lors de sa croissance. Enfin la résine peut être sécrétée par des arbres sains, comme un support contribuant à la reproduction de la plante, de par ses composés terpéniques attractifs pour certains insectes pollinisateurs. La production de résine est rythmée par l'activité métabolique de la plante. Dans le cas des végétaux actuels, ceci se traduit de façon saisonnière par une intensification de la production au printemps, mais aussi de façon journalière par l'alternance d'une phase de production diurne et d'une phase de non-production nocturne. C'est cette alternance qui conduit à la formation des feuilletts successifs visibles sur les coulées de résine. La forme de la coulée, en goutte, en stalactite, ou bien en masse plus globuleuse (fig. 3), est fonction de la zone de production de la résine, de la quantité sécrétée, et de sa viscosité qui diminue quand la température augmente (Weitschat et Wichard, 1998; Ross, 1998).

Si les conifères sont le plus souvent associés à la production de résine, les plantes à fleurs sont également capables d'en sécréter. Certaines espèces tropicales d'Angiospermes notamment en produisent de grandes quantités. Il faut distinguer l'ambre des copals, qui sont aussi des résines végétales. Une certaine confusion règne dans l'utilisation de ce dernier terme. D'aucuns le définissent comme une résine sub-fossile ne dépassant pas quelques milliers d'années, d'autres considèrent que c'est le produit d'Angiospermes essentiellement légumineuses. Chimiquement, les copals sont des résines qui se sont indurées rapidement au contact de l'air et qui se dissolvent facilement sous l'action de solvants, contrairement aux ambres. En fait le terme d'ambre est généralement appliqué aux résines datées de plusieurs millions d'années et dont la maturation (polymérisation) est poussée.

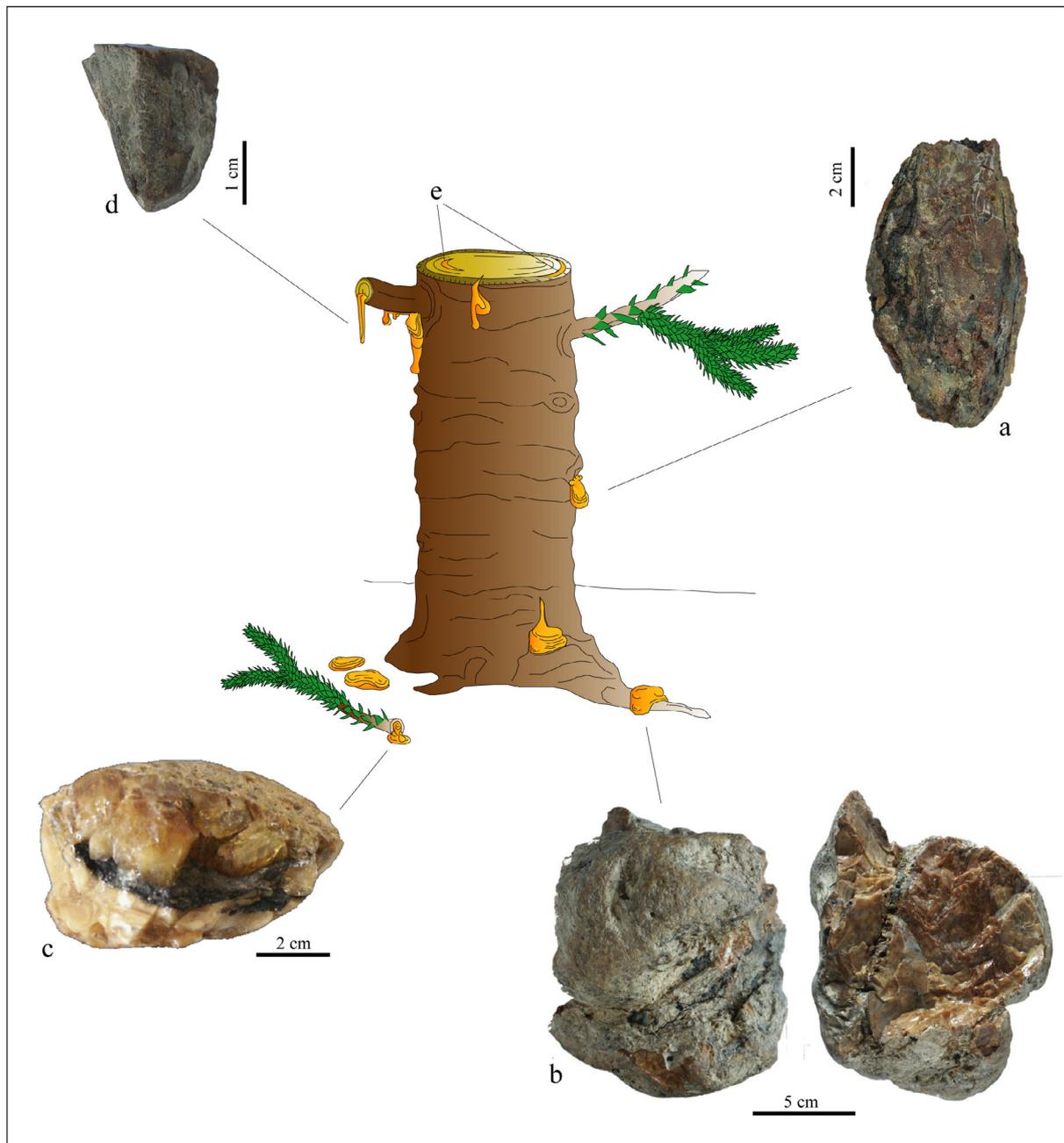


Fig. 3. Morphologies observées dans les coulées de résine en fonction de la zone de production sur l'arbre. a - coulée le long du tronc, de forme globuleuse à allongée, avec une face montrant l'empreinte de l'écorce; b - coulée racinaire massive, généralement opaque; c - coulée lenticulaire plus ou moins aplatie, répandue au sol; d - coulée au niveau des branches, en forme de stalactite, généralement transparente; e - production interne, en forme de plaquette, présentant de nombreux fragments de bois ou d'écorce sur toute la surface.

3.1.2. Facteurs écologiques intervenant dans le piégeage d'inclusions

En milieu continental, l'ambre est l'un des produits végétaux les plus résistants à la dégradation. L'action combinée d'une déshydratation rapide et d'effets antibiotiques de la résine (Henwood, 1992a) en fait l'un des meilleurs milieux de préservation des tissus organiques. Des grains de pollen peuvent ainsi être parfaitement conservés avec leur contenu cellulaire (De Franceschi *et al.*, 2000). Les arthropodes ont une morphologie externe essentiellement à base de chitine, qui est très résistante et se conserve donc bien dans la résine. Parfois les organes internes et certains tissus mous sont également très bien préservés (Henwood, 1992a, b). En revanche, ils peuvent être dégradés par le résultat d'une autolyse et d'une activité bactérienne endogène, car des échanges gazeux avec l'atmosphère demeurent possibles (Cerling, 1989).

Plusieurs facteurs écologiques interviennent dans le piégeage des inclusions qui représentent surtout des biotopes des zones de forêts. Ces inclusions sont principalement des arthropodes terrestres vivant sur le tronc ou les branches des arbres producteurs de résine, ou les côtoyant régulièrement. La faune du sol et de la litière, rarement emprisonnée dans la résine, est constituée d'espèces vivant dans les débris accumulés dans des cavités ou sous l'écorce des arbres (Zherikhin, 2002). Les taxons aquatiques piégés sont des adultes volants ou des exuvies nymphales. La présence exceptionnelle de taxons purement aquatiques reste difficile à expliquer; certains pourraient provenir d'habitats micro-aquatiques développés sur les arbres (Andersen, 1999a), mais l'hypothèse la plus vraisemblable reste le piégeage d'organismes par de la résine s'écoulant soit directement dans l'eau, soit au niveau de mares ou de lacs asséchés. Le piégeage de certains taxons peut aussi être influencé par une saisonnalité possible de la sécrétion (Larsson, 1978). Il est ainsi minimisé en période de faible production.

La taille des inclusions est variable et dépend avant tout de celle des morceaux de résine, mais les arthropodes sont généralement petits comparés à ceux fossilisés directement dans les roches sédimentaires (Henwood, 1993a, b). Plus la résine est fluide, plus les insectes piégés sont petits (Henwood, 1993b). Par exemple, ils ne dépassent pas 6 mm dans l'ambre crétacé de Sibérie (Zherikhin, 2002). Au-delà de cette taille, les organismes parviennent généralement à s'extirper de la résine, à condition qu'elle ne soit pas trop visqueuse et qu'ils ne soient englués que partiellement. Souvent c'est au prix d'une amputation qu'ils parviennent à se défaire du piège, en sacrifiant une aile ou une patte. Ce phénomène est appelé autotomie. Parfois des inclusions de grande taille sont piégées, probablement recouvertes brusquement par une coulée massive. Des lézards pouvant atteindre 10 cm sont ainsi piégés dans l'ambre

miocène de la République Dominicaine (Rieppel, 1980; De Queiroz *et al.*, 1998; Poinar et Poinar, 1999).

La proportion d'inclusions est variable selon la morphologie des morceaux d'ambre. Elle est généralement forte dans les morceaux montrant plusieurs coulées successives, et spécialement dans les stalactites du fait d'une importante surface de contact renouvelée à chaque coulée. Pour la même raison, à masse d'ambre équivalente, les insectes sont plus nombreux dans les petits morceaux que dans les nodules massifs (Pike, 1993).

3.1.3. Processus de fossilisation

La plupart des gisements d'ambre connus à travers le monde sont allochtones, c'est-à-dire que la résine a subi un transport depuis son lieu de production jusqu'au lieu de son enfouissement définitif. Ce transport est le plus souvent initié par un événement exceptionnel de type crue ou tempête, au cours duquel des coulées de résine et des rondins de bois mêlés peuvent être emportés par l'eau. La résine est facilement mobilisable par l'eau du fait de sa densité proche (de 1,02 à 1,4). Cette densité est d'autant plus faible que la résine contient des bulles d'air. Bois et résine s'accumulent finalement dans des estuaires, des deltas ou des lagunes, au niveau de zones abritées des courants où ils sont progressivement recouverts par les sédiments. Une érosion ultérieure peut remobiliser ces éléments qui vont resédimer ailleurs. Dans ce cas, les gisements sont dits allochtones secondaires.

La préservation de la résine dépend de la durée de l'ensemble des processus diagénétiques auxquels elle est soumise, ainsi que du milieu de sédimentation. La résine peut en effet subir une dégradation chimique par action de l'oxygène atmosphérique. Cette altération se traduit par une oxydation, la formation d'une croûte en surface, puis une fracturation aboutissant à la destruction du morceau. Il peut aussi y avoir une dégradation biologique par les bactéries qui décomposent la matière organique, ou par des insectes résinicoles (Zherikhin, 2002). Un milieu de sédimentation suffisamment anoxique est donc nécessaire pour limiter ces altérations, permettre la transformation de la résine en ambre, aussi appelée ambrisation, et sa préservation.

3.2. LES AMBRES MÉSOZOÏQUES DANS LE MONDE

Des gisements sont répertoriés dans une vingtaine de pays à travers le monde, pour la plupart datés du Crétacé supérieur. Tous les ambres ne sont pas fossilifères, et des inclusions sont signalées dans l'ambre d'une vingtaine de localités seulement (fig. 4).



Fig. 4. Localisation des gisements d'ambre dans le monde. Les numéros correspondent aux gisements décrits dans le texte pages 6 à 10.

(1) *Afrique du Sud*: Gomez *et al.* (2002a, 2002b) ont récemment découvert un gisement à ambre et à végétaux, daté du Valanginien moyen/supérieur (Crétacé inférieur), dans la formation Kirkwood de la province du Cap oriental. Aucune inclusion n'a été trouvée à ce jour.

(2) *Allemagne*: le gisement d'ambre de Schliersee (Sud de l'Allemagne), a d'abord été daté du Trias terminal (Carnien, 220-230 Ma) (Poinar *et al.*, 1993), mais une nouvelle étude biostratigraphique, pétrographique et paléontologique lui attribue finalement un âge Crétacé supérieur (Cénomaniens, 93-99 Ma) (Schmidt *et al.*, 2001). Seuls des protistes ont été signalés en inclusions dans cet ambre (Poinar *et al.*, 1993; Schmidt *et al.*, 2001).

(3) *Angleterre*: de l'ambre wealdien est signalé dans la formation Wessex de l'île de Wight (Nicholas *et al.*, 1993; Twitchett, 1994), et également dans le Dorset, le Kent et le Sussex (Jarzembowski, 1999). Seul l'ambre de l'île de Wight a livré quelques insectes fossiles (Jarzembowski, 1995).

(4) *Australie*: Lambert *et al.* (1993) ont analysé en spectroscopie des fragments d'ambre *a priori* stérile provenant des mines de charbon de Whonthaggi et Cape Paterson, et datés du Crétacé inférieur.

(5) *Autriche*: Borkent (1997) a décrit quelques diptères dans l'ambre des alentours de Vienne et Salzburg. Daté de l'Hauteriviens, c'est l'un des plus anciens ambres fossilifères.

(6) *Brésil*: de petites pièces d'ambre stérile ont été trouvées dans des sables de l'Aptien supérieur/Albien inférieur de la formation Santana (Crato member) (Castro *et al.*, 1970; Cardoso *et al.*, 2000).

(7) *Canada*: l'ambre est cité pour la première fois à Cedar Lake (Manitoba) (Tyrrell, 1893), puis Grassy Lake (Alberta), dans les niveaux campaniens (70-82 Ma) de la formation Judith River (Carpenter *et al.*, 1937; McAlpine et Martin, 1969; Pike, 1994). Ces variétés d'ambre, respectivement dénommées "Cédarite" et "Chémawinite", ont livré plus de 3000 inclusions.

(8) *C.E.I. et ex-URSS*: de nombreux gisements sont répertoriés dans différentes formations géologiques (Savkevich, 1974; Zherikhin et Eskov, 1999; Eskov, 2002):

- péninsule du Taimyr, Nord Sibérie: bassin de Khatanga, formation Ogneva (Aptien-Albien) et formation Begichev (Albien/Cénomaniens), les inclusions sont rares; Agapa, formation Dolgan, (Cénomaniens), environ 700 inclusions répertoriées; Baikura-Neru Baie (Crétacé supérieur), plus de 300 inclusions; Yantardakh, formation Kheta (Santonien), plus de 3000 inclusions;
- Ouest-Sibérie/Oural, formation Pokur, Crétacé supérieur;
- Kazakhstan, région de Chimkent, Crétacé supérieur;
- Caucase/Azerbaïdjan: gisements de Agdzhakend, Cénomaniens, une centaine d'inclusions répertoriées;
- Caucase/Arménie: région de Shavarshavan, Coniacien, quelques insectes signalés;
- Yakoutie: formation Timmerdyakh, Cénomaniens/Turonien, quelques inclusions.

(9) *Espagne*: deux gisements sont connus dans la région d'Álava, dans des niveaux de l'Aptien supérieur/Albien inférieur (Corral *et al.*, 1999; Alonso *et al.*, 2000). Plus de 1500 inclusions fossiles ont été répertoriées à ce jour. D'autres gisements sont signalés dans trois localités de la région des Asturies (Arbizu *et al.*, 1999), mais ne livrent que peu d'inclusions: Oviedo (Albien supérieur), Pola de Siero (Cénomaniens inférieur), et Infiesto (Cénomaniens inférieur ou moyen).

(10) *Etats-Unis*: un site principal fournit une quantité importante d'ambre fossilifère:

- Sarreville, New-Jersey, formation Raritan, Turonien (Wilson *et al.*, 1967; Grimaldi *et al.*, 1989; Grimaldi, 1996, 2000a); environ 1100 inclusions ont été répertoriées. D'autres sites sont signalés dans cette formation qui s'étend à travers plusieurs états de la côte atlantique (Maryland, Massachusetts, New York, Delaware et Caroline du Sud), mais l'ambre y est moins abondant (Langenheim et Beck, 1965).

D'autres gisements moins fossilifères sont également signalés:

- Wyoming, Crétacé supérieur à Paléocène (Grimaldi *et al.*, 2000a);

-
- Alaska: Dall (1870) signale de l'ambre dans une couche à lignite des alluvions du delta du Yukon. Usinger et Smith (1957) en signalent également lors de missions de recherche effectuées dans la région de Brooks Range; Langenheim *et al.* (1960) ont daté cet ambre par étude des micro- (Crétacé inférieur) et macro-fossiles (Crétacé terminal) végétaux associés. Finalement, Langenheim (1969) a proposé un âge Crétacé terminal;
 - Mississippi, formation McShan, Turonien;
 - Kansas, Smoky Hill River, formation Kiowa, Crétacé supérieur (Langenheim *et al.*, 1965).
- (II) France: outre les gisements charentais qui font l'objet de cette thèse, un inventaire détaillé des localités françaises à ambre a été dressé par Lacroix (1910). Beaucoup de gisements sont cependant inaccessibles aujourd'hui. Il cite pour le Crétacé:
- Albien:
 - Bassin de Paris: Cauville; mes recherches pour retrouver cet ambre sont demeurées infructueuses, malgré deux missions menées en 2000 avec P. Courville et B. Videt. Waggoner (1994) a également cité de l'ambre à Bretagnolles (Eure);
 - Ardennes: Varennes-en-Argonne;
 - Bourgogne: Avrolles et Saint-Florentin;
 - Cénomaniens:
 - Anjou/Sarthe: plusieurs gisements dont Ecommoy (Bezonnais), Briollay (Le Brouillard), Andard, Plessis-Grammaire, Morannes, St-Georges-Chatelais, Macouard, Le Couday, St-Barthélémy, le Haut-Vau, Soulaire, St-Saturnin. Lors d'une nouvelle prospection menée dans la carrière du Brouillard en 2001, je n'ai trouvé que de très rares pièces d'un ambre orangé stérile;
 - Maine: Durtal;
 - Poitou: Chenéché;
 - Bassin d'Aquitaine: environs d'Angoulême (Pont-du-Basseau, Petit-Bardin, Rochine-en-Pontouvre, La Couronne), Sireuil, St-Lon, Berland en Bourg-Charente, Sarladais, île d'Aix, Fort Enet, Fouras. Une prospection de la pointe de Fort Enet menée en 2001 par B. Videt et moi-même s'est révélée infructueuse;
 - Cévennes: St-Paulet-de-Caisson, Carsan, Pin;
 - Alpes de Haute-Provence: environs de Forcalquier et de Sisteron (Salignac). J'ai prospecté ces terrains lors de deux missions en 2001 et 2002 avec A. Nel et G. de Ploëg; seuls quelques très rares morceaux d'ambre rouge stérile ont été trouvés. La collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris contient en revanche quelques pièces d'ambre provenant de Salignac, et contenant quelques inclusions.

- Turonien:
 - Bouches-du-Rhône: bords de l'étang de Berre, bois de la Mède, Roquevaire (Azar, 2000).
 - Santonien:
 - Bouches-du-Rhône: Belcodène et Ensues-la-Redonne; lors d'une mission avec A. Nel, G. de Ploëg et D. Roggero en 2002, j'ai pu récolter de nombreuses billes millimétriques d'un ambre jaune ou orangé translucide; 1 seul insecte a été trouvé jusqu'à présent;
 - Vaucluse: Piolenc; lors de deux missions menées en 2001 et 2002 avec A. Nel, G. de Ploëg, M. Philippe, B. Gomez et D. Roggero, j'ai pu relever trois niveaux sablo-argileux à plantes et à ambre (Gomez *et al.*, 2003); l'ambre se présente le plus souvent sous la forme de billes millimétriques de teinte rouge à orangée, et 11 insectes ont été localisés.
 - Danien (Maastrichtien):
 - Pyrénées: Salies-du-Salat, Sougraigne, Bugarach, Rennes-les-Bains;
 - Corbières: Soulatge.
- (12) *Golfe Persique*: Savkevich *et al.* (1990) donnent une description minéralogique d'un échantillon d'ambre récolté dans des sédiments profonds du Golfe Persique datés du Crétacé terminal.
- (13) *Hongrie*: Borkent (1997) signale de l'ambre dans le Crétacé supérieur, sans plus de précision, mais qui doit correspondre à l'ambre santonien situé à Ajka et mentionné sous le nom d'Ajkaite par Kosmowska-Ceranowicz (1999).
- (14) *Israël*: Flexer (1969), Nissenbaum (1975), puis Nissenbaum et Horowitz (1992) évoquent la présence d'ambre dans les niveaux hauteriviens ou valanginiens du Mont Hermon, de Qiryat Shemona, et de Kokhav.
- (15) *Japon*:
 - Péninsule de Choshi, Barrémien/Aptien; les inclusions sont restées peu étudiées, seuls quelques hyménoptères ont été décrits (Fujiyama, 1994);
 - Kuji, Santonien/Campanien; des inclusions sont signalées (dont une plume d'oiseau) mais restent non étudiées à ce jour (Schlee, 1990; Grimaldi, 1996);
 - Iwaki, Santonien; quelques inclusions sont mentionnées (Schlee, 1990).
- (16) *Italie*: Gianolla *et al.* (1998) puis Ragazzi *et al.* (2003) ont dressé les caractéristiques spectroscopiques d'un ambre issu du Trias terminal (Carnien, 225 Ma) des Dolomites.
- (17) *Jordanie*: de l'ambre est signalé par Bandel et Vavra (1981) dans des niveaux du Jurassique et du Crétacé de la région de Wadi Zerka; Nissenbaum et Horowitz (1992) ont affiné la datation à l'Hauterivien/Valanginien; seules quelques inclusions (diptères) ont été signalées (Bandel *et al.*, 1997).

(18) *Liban*: l'ambre libanais est connu depuis l'Antiquité. D'après Nissenbaum (1975), les Phéniciens le collectaient et le commercialisaient pour la joaillerie, jusqu'à ce que l'ambre de la Baltique, de meilleure qualité, ne vienne le supplanter. Deux localités principales, étudiées depuis plus d'un demi-siècle, ont fourni de l'ambre riche en inclusions: Jezzine (Néocomien moyen à Aptien inférieur, environs 1000 inclusions) et Hammana (Aptien, plus de 1300 inclusions) (Schlee et Dietrich, 1970; Poinar, 1994; Grimaldi, 1996; Azar, 2000; Poinar et Milki, 2001). Au total près de 70 gisements sont aujourd'hui inventoriés, datés du Jurassique terminal, Néocomien, Aptien et Albien (Azar, comm. pers.).

(19) *Myanmar (Birmanie)*: la région nord du Myanmar semble connue comme source d'ambre par les chinois depuis le 1er siècle après J.-C. L'exploitation de cet ambre pour la joaillerie ou pour l'art décoratif a connu un grand essor vers la fin du 19e et le début du 20e siècle, puis s'est brutalement arrêtée en 1940 (Cruickshank et Ko, 2003). Longtemps considéré comme cénozoïque (Noetling, 1893; Cockerell, 1917), l'étude des inclusions fossiles a ensuite suggéré un âge Crétacé supérieur (Turonien ou Cénomanién) (Zherikhin et Ross, 2000; Grimaldi *et al.*, 2002). Récemment, Cruickshank et Ko (2003) ont pour la première fois procédé à une étude géologique du gisement de Noiye Bum (Hukawng Valley). L'étude des palynomorphes et de la macrofaune associés à l'ambre dans les sédiments encaissants leur a finalement permis d'attribuer un âge Albien supérieur. D'un point de vue paléontologique, cette variété d'ambre nommée "Burmite" est l'une des plus riches en inclusions fossiles: 1200 spécimens sont déposés dans la collection du National History Museum de Londres (NHML) (Rasnitsyn et Ross, 2000), et 3000 spécimens entreposés dans les collections de l'American Museum of Natural History de New York (AMNH) ont été récemment inventoriés (Grimaldi *et al.*, 2002).

(20) *Nouvelle-Zélande*: Lambert *et al.* (1993) ont analysé de l'ambre issu des niveaux à lignite de la formation Taratu, Crétacé supérieur à Paléocène, ainsi que de Morgan Mine, dans la formation Papanui, Crétacé supérieur.

(21) *Thaïlande*: de l'ambre daté du Jurassique moyen est signalé dans le Sud du pays (Philippe, comm. pers.). J'ai pu en examiner quelques morceaux sans pouvoir y déceler aucune inclusion.

Au total, jusqu'à présent, seulement sept gisements majeurs ont fourni d'importantes quantités d'inclusions fossiles: le Liban, l'Espagne, et le Myanmar pour le Crétacé inférieur; le Canada, la Sibérie (Taimyr, formation Dolgan), et les Etats-Unis (New Jersey) pour le Crétacé supérieur. Pointés sur une carte géographique actuelle, les sites répertoriés montrent une distribution principalement nord-hémisphérique (fig. 4). Cette distribution géographique

particulière est probablement due à une lacune de missions de recherche en hémisphère Sud plutôt qu'à une réelle représentativité des zones de production de résine au Crétacé. Pointés sur une carte paléogéographique, les sites montrent cette fois trois pôles principaux de distribution (fig. 5): un pôle sub-équatorial (de 0 à 15° de latitude), un pôle sub-tropical (de 30 à 45°Nord), et un pôle plus austral autour de 60° ou plus. Si l'on calque cette distribution sur des modèles paléoclimatiques globaux (Ziegler *et al.*, 1998; Scotese *et al.*, 2001; <http://www.scotese.com>), il apparaît que la résine était préférentiellement produite sous climat (para)tropical et sous climat tempéré chaud.

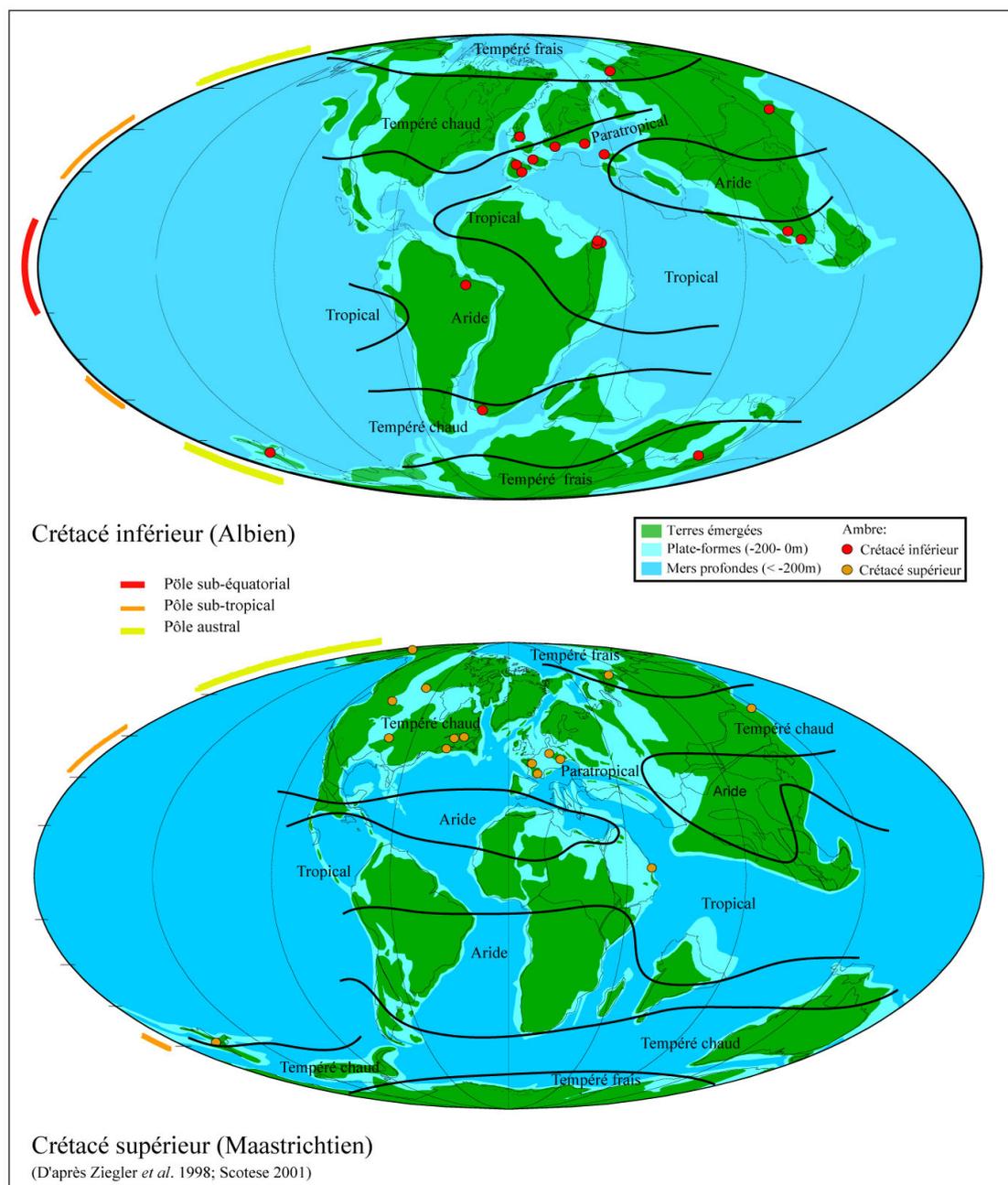


Fig. 5. Distribution paléogéographique et paléoclimatique des gisements d'ambre au Crétacé.

3.3. HISTORIQUE DES TRAVAUX SUR L'AMBRE CRÉTACÉ DE FRANCE

Lacroix fut l'un des premiers à s'intéresser à l'ambre français, lorsqu'il dressa un inventaire des gisements au début du 20^e siècle (Lacroix, 1910). Il citait notamment les gisements charentais de l'île d'Aix, Fort Enet et Fouras. Certains échantillons de sa collection, entreposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, ont plus tard servi pour des analyses physico-chimiques des résines fossiles crétacées (Lambert *et al.*, 1996).

Chauffin (1963) a ensuite étudié la composition chimique de l'ambre cénomanien du Bezonnais (Ecommoy, Sarthe), dont il a analysé l'indice d'acide et l'indice d'ester. Le calcul de ces indices n'est plus utilisé actuellement. L'étude palynologique du sédiment encaissant a plus tard permis de dater cet ambre du Cénomaniens inférieur (Azema *et al.*, 1972; Laing, 1975).

Savkevitch et Popkova (1978) ont analysé une partie de l'ambre de la collection Lacroix, avec des échantillons datés du Crétacé et de l'Eocène, principalement issus des bassins de Paris et d'Aquitaine; ils ont déterminé pour chaque échantillon la densité, l'indice de réfraction, la dureté, l'analyse élémentaire et le spectre infrarouge. Ils ont subdivisé ces résines en 2 groupes principaux:

- les résines crétacées, essentiellement prélevées dans le bassin d'Aquitaine et notamment sur l'île d'Aix, ont un spectre proche de celui de la Valchovite (une variété de résine russe). Les auteurs ne se prononçaient pas, à l'époque, sur l'origine botanique de ces résines.
- les résines éocènes du bassin de Paris ont un spectre proche de celui de l'ambre du Chiapas (Mexique), dont la source botanique est maintenant établie comme une Angiosperme légumineuse, *Hymenaea mexicana* Poinar et Brown.

Schlüter (1978) a présenté les caractéristiques physico-chimiques, taphonomiques, et fauniques de plusieurs résines fossiles de gisements cénomaniens des bassins de Paris et d'Aquitaine. Dans les ambres des gisements d'Ecommoy, de Durtal (Sarthe) et de Fouras (Charente-Maritime), il a décrit quelques dizaines d'inclusions parmi lesquelles figurent les ordres suivants: Arachnida, Blattodea, Isoptera, Psocoptera, Heteroptera, Neuroptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera. Il a par la suite précisé et complété cet inventaire (Schlüter, 1983). Chaque fois il a conclu à une production de résine par un bois de type araucarien, en bordure d'un cours d'eau et sous un climat tempéré chaud à tropical.

Matile (1981) a décrit un diptère Keroplatidae de l'ambre d'Ecommoy.

Schlüter et Stürmer (1982) ont examiné, en radiographie aux rayons X, des insectes pyritisés dans les ambres cénomaniens d'Ecommoy et de Durtal. Outre les insectes identifiés

précédemment par Schlüter (1978), ils signalent la présence de quelques isoptères et d'insectes indéterminés.

Schlüter (1989) a complété les données sur l'ambre du bassin de Paris en donnant des précisions sur la position systématique, d'un point de vue familial, de certaines inclusions. Il a notamment décrit de nouveaux isoptères et il a signalé la présence possible d'une fourmi dans l'ambre cénoomanien d'Ecommoy.

Szadziewski et Schlüter (1992) ont décrit trois nouvelles espèces de diptères *Ceratopogonidae* dans l'ambre d'Ecommoy et de Durtal.

Waggoner (1994) a décrit un micro-assemblage aquatique de cyanobactéries, champignons, et protistes dans l'ambre cénoomanien de Bretagnolles (département de l'Eure). Une analyse de cet ambre en spectroscopie par résonance magnétique nucléaire (RMN) a indiqué une similitude avec celui des *Araucariacées* actuelles. Cet assemblage, typique d'un milieu aquatique riche en matière organique, confirmerait l'hypothèse avancée par Schlüter (1983) d'une résine produite en zone littorale sous un climat tempéré à subtropical. Pour expliquer l'opacité de l'ambre, l'auteur a repris l'hypothèse de Poinar (1992) d'une diffusion très lente de microbulles d'eau et de gaz à travers la résine tombée directement dans l'eau. Waggoner a proposé un dépôt dans une eau stagnante (type étang ou mare), proche d'une forêt d'araucarias, favorable au développement d'algues et protistes dont se nourrissent les larves aquatiques d'insectes. Des morceaux de résine, ayant déjà englué des insectes non aquatiques le long du tronc, peuvent alors tomber dans l'eau et piéger des organismes aquatiques.

Enfin, Lambert *et al.* (1996), puis Lambert et Poinar (2002), ont analysé de la résine du Cénoomanien du bassin de Paris en spectroscopie RMN (résine fournie par Schlüter, de localité non précisée, probablement Ecommoy; Lambert, comm. pers., 2002). Ils ont classé les spectres obtenus dans le groupe A, selon leur système de classification des résines fossiles, c'est-à-dire le groupe des résines proches de celle du genre *Agathis* (*Araucariaceae*).

En résumé, les études antérieures de l'ambre crétacé de France ont principalement porté sur les gisements d'Ecommoy et de Durtal. Dans tous les cas, les caractéristiques physico-chimiques ont amené différents auteurs à conclure à une source botanique araucarienne. Enfin, le nombre d'inclusions connues demeurait assez faible, avec moins d'une centaine d'arthropodes répertoriés dans 10 ordres.

3.4. PARTICULARITÉS DE L'AMBRE DE CHARENTE-MARITIME

3.4.1. Matériel

Six des sept gisements étudiés en Charente-Maritime ont fourni de l'ambre. Trois sont localisés en carrière dans la sous-unité albienne A1 (figs. 2a, 2b, 2d). Seul le gisement d'Archingeay a été largement accessible. Des fouilles régulières ont permis de suivre la mise à jour des niveaux fossilifères A1b à A1d au fur et à mesure de l'exploitation des sables A2 sus-jacents. L'ambre a été récolté en A1c et A1d presque toujours par "picking": cette méthode consiste à ne prélever manuellement que les morceaux visibles à l'affleurement (Pike, 1993). Une large proportion a cependant été récoltée en A1c lors d'une seule mission de terrain en appliquant la méthode du "screening", c'est-à-dire un tri sélectif de l'ambre par tamisage du sédiment (Pike, 1993):

- la couche d'argile à lignite et à ambre, excavée sur une grande surface, a rapidement été envoyée par la remontée de la nappe phréatique. Cependant, le niveau de cette nappe a fortement baissé lors d'une période sèche de l'été 1999. Le fond argileux de la carrière alors exondé a pu être décapé au moyen d'un jet d'eau sous pression (fig. 6a). Les morceaux d'ambre et de lignite se sont ainsi décollés de la matrice argileuse et ont été entraînés par le courant jusqu'à l'extrémité d'un chenal où un tamis avait été disposé. Le contenu résultant dans le tamis mélangeait ambre et bois qui devaient encore être séparés (fig. 6b). Ce tri a été effectué dans une grande bassine remplie d'eau salée, où l'ambre remonte en surface par densité tandis que les plus gros fragments de lignite restent au fond de la bassine. A ce jour, ces deux méthodes ont abouti à la récolte d'environ 60 kg d'ambre.

On retrouve le niveau A1b équivalent à celui d'Archingeay dans les carrières des Renardières et de Cadeuil. L'exploitation des sables sus-jacents a cessé dans la première localité et elle se termine dans la seconde, d'où la présence d'étangs ou de lacs en lieu et place des niveaux excavés. Les conditions d'affleurement sont donc moins favorables et c'est une prospection plus ponctuelle qui a pu être menée. L'argile lignitifère est totalement immergée aux Renardières, et elle est sub-affleurante sur une partie des berges du lac à Cadeuil. Dans les deux cas, l'ambre a été vu en place une seule fois à la faveur d'une excavation momentanée du niveau (figs. 6c, 6d). Cette opportunité a été mise à profit pour récolter par "picking" l'essentiel de l'ambre issu de ces deux localités, soit 0,3 kg aux Renardières et 1,6 kg à Cadeuil.

Les gisements cénomaniens de l'île d'Aix et de Fouras (fig. 1: gisements 5 et 6) sont situés sur estran et ne sont découverts qu'à marée basse. Ces conditions d'affleurement déjà contraignantes sont rendues plus difficiles encore par l'envasement régulier de l'estran dans

cette région. En fait durant les 4 années de prospection, les conditions ont été optimales à trois reprises seulement, lors des périodes hivernales pendant lesquelles l'agitation des eaux a décapé la couche de vase.



Fig. 6. Niveaux à ambre. a, b - Archingeay. a: vue générale de la carrière; b: fond de la carrière constitué par le niveau A1c d'argile lignitifère à ambre; c - Les Renardières. Excavation ponctuelle du niveau A1b; d - Cadeuil. L'argile lignitifère à ambre (A1c?) affleure à la surface de l'eau; e - Ile d'Aix, plage de Bois-Joly. La flèche indique un morceau d'ambre visible dans le niveau de grès glauconieux B2c; f - Fouras-Bois Vert, niveau B2c. Lentille de lignite contenant l'ambre.

Sur l'île d'Aix, deux niveaux biodétritiques livrent des nodules d'ambre. A la pointe St Eulard, moins d'une dizaine de petits morceaux ont été trouvés dans le niveau B1a; l'essentiel de l'ambre est disséminé de manière éparse dans le niveau de grès glauconieux B2c visible sur

la plage de Bois Joly (fig. 6e). Environ 0,5 kg y ont été récoltés ponctuellement, au gré des conditions d'affleurement.

A Bois Vert sur la Presqu'île de Fouras, l'ambre est localisé dans trois lentilles de lignite au sein d'une matrice d'argile glauconieuse représentant le même niveau B2c (fig. 6f). Quelques morceaux visibles à l'affleurement ont été récoltés ponctuellement, et les lentilles ont été échantillonnées à plusieurs reprises au cours de différentes missions de terrain. Le tri en laboratoire a permis d'isoler environ 0,7 kg d'ambre.

3.4.2. Méthodes d'étude et de préservation des inclusions

La recherche des inclusions se fait sous une loupe binoculaire. Les échantillons d'ambre sont lavés puis examinés pièce par pièce. Il est parfois nécessaire de polir la surface, qui peut être encroûtée, pour distinguer l'intérieur des morceaux. Le polissage s'effectue sur un lapidaire muni d'un disque abrasif, puis sur un disque de feutre afin d'éliminer les microrayures. Quand cela est possible, les multiples inclusions d'un même morceau d'ambre sont isolées les unes des autres pour une observation optimale de chaque spécimen, sa détermination et son étude. En outre, des microbulles d'air peuvent rendre difficile l'observation des inclusions, aussi est-il nécessaire d'ôter le maximum d'ambre autour du spécimen. Cette opération se fait à l'aide d'un bistouri ou d'une lame de rasoir. Le spécimen ainsi entouré d'une gangue d'ambre la plus fine possible est ensuite inclus entre des lamelles de verre dans du baume du Canada (méthode d'après Azar et de Ploëg, comm. pers.), dont l'indice de réfraction est proche de celui de l'ambre. En s'insérant dans les aspérités et les fractures, le baume limite la diffraction de la lumière et permet une meilleure observation, en plus d'une protection contre l'oxydation. Pour l'étude détaillée des spécimens, un dispositif provisoire est utilisé afin d'avoir la meilleure vision possible des structures dans différents plans d'observation. La pièce d'ambre est fixée sur une tête d'épingle et immergée dans du baume du Canada entre des lames de verre formant un coffrage. L'épingle passée au travers de l'une des lames de verre constitue un axe de rotation qui permet à l'observateur d'orienter l'inclusion à sa guise (fig. 7; méthode développée par G. de Ploëg, MNHN).

Chaque pièce d'ambre fossilifère est numérotée comme suit: *MNHN Code du gisement* n , et les spécimens issus d'un même morceau sont numérotés successivement de $n.1/n$ à $n.n/n$. Lorsqu'il est impossible de séparer plusieurs inclusions, un seul numéro est attribué à l'ensemble. Ainsi *MNHN ARC 115.4/22* représente le 4^e des 22 fragments fossilifères issus du morceau d'ambre n° 115, et provenant du gisement d'Archingeay. L'ensemble de la collection est déposé au laboratoire d'entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris.

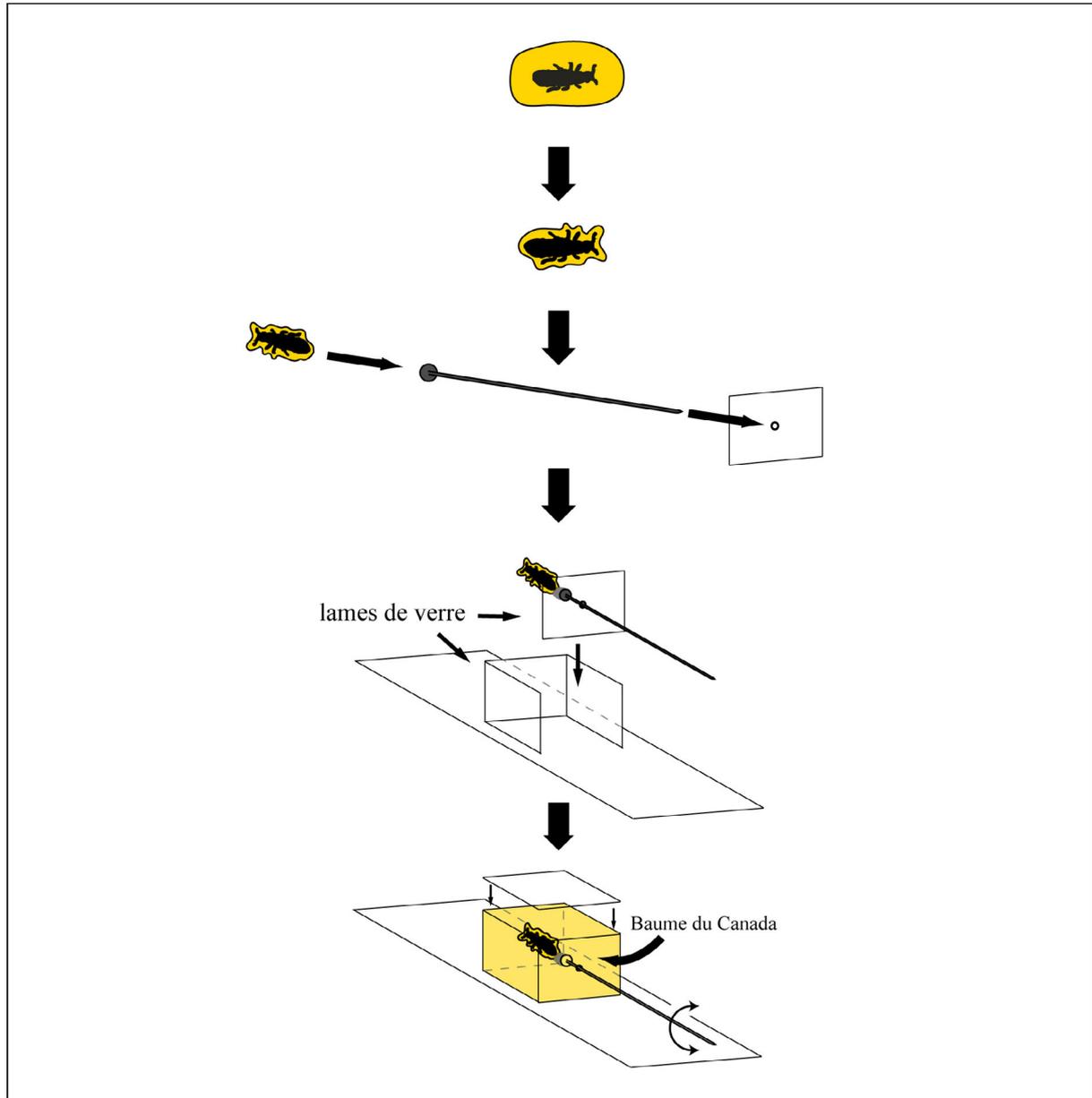


Fig. 7. Schéma du dispositif utilisé pour l'étude des inclusions.

3.4.3. Aspects taphonomiques

C'est dans le gisement d'Archingeay, où l'ambre est le plus abondant, que les différences de variétés sont les plus notables (fig. 8). La plupart des nodules d'ambre sont constitués de morceaux d'assez grande dimension (50 à 200 mm), et de teinte brunâtre plus ou moins laiteuse. Cette opacité est due à la présence de vacuoles microscopiques dont les parois internes peuvent être oxydées. Les autres pièces d'ambre sont des coulées translucides jaunes, orangées, ou miel clair, de taille plus petite (5 à 50 mm). L'intégrité de la morphologie initiale n'est pas toujours conservée: si certaines coulées montrent encore l'empreinte de l'écorce contre laquelle elles ont flué, les stalactites sont presque toujours brisées et d'autres morceaux,

façonnés en forme de galets, mettent en évidence un transport par l'eau. Ces conditions de préservation indiquent un dépôt allochtone peut-être secondaire, où des éléments enfouis une première fois auraient été remobilisés et mélangés à des éléments plus récents avant de resédimer. Des perforations de 0,5 à 3 mm de diamètre sont parfois visibles en surface, probablement dues à des insectes résinicoles. Quelques nodules plus rares, de forme variable et de couleur rouge sombre translucide, présentent sur leur surface une croûte d'altération généralement très craquelée. Leur aspect et leur couleur sont des marques d'altération typiques d'une exposition prolongée à l'oxygène atmosphérique. La coulée de résine s'est oxydée, puis s'est desséchée en périphérie et s'est craquelée.

La densité varie de 1,02 pour les coulées les plus translucides, à 1,2 pour les nodules contenant des cristallisations de pyrite au niveau des fractures. L'opacité des morceaux bruns rend longue et fastidieuse la recherche d'éventuelles inclusions; la prospection a donc été focalisée essentiellement sur les morceaux d'ambre ne dépassant pas 60 à 70 mm. Plus de 1300 morceaux ont été examinés sous la loupe binoculaire jusqu'à présent, représentant environ 9 kg. Au total, 761 inclusions fossiles ont été répertoriées, dont 759 arthropodes, dans 302 morceaux (cf. liste table 3). La plupart des morceaux fossilifères contiennent un ou deux insectes, parfois représentés par des fragments de pattes ou d'ailes. Les inclusions sont concentrées essentiellement dans les variétés d'ambre miel clair, plus rarement dans les coulées jaunes, tandis que les variétés rouges sont toujours stériles. Dans ce dernier cas, l'oxydation pourrait être un facteur déterminant dans la dégradation des tissus organiques. Les inclusions, lorsqu'elles sont complètes, ont une taille moyenne de 2 mm, mais les plus petites mesurent 0,3 mm et les plus grandes 14 mm.

Pour le gisement de Cadeuil, 110 morceaux ont été examinés. A l'exception des galets et des morceaux rouges, toutes les variétés de forme et de couleur visibles à Archingeay sont représentées. Cet ensemble marque un dépôt allochtone primaire. Les petites coulées translucides jaunes à orangées sont plus nombreuses qu'à Archingeay, mais elles demeurent curieusement pauvres en inclusions. Seuls deux morceaux fossilifères ont été trouvés. L'un ne contenait qu'un insecte, tandis que l'autre en contenait une vingtaine (cf. liste ch. IV: table 4). Un échantillonnage plus conséquent du niveau fossilifère sera nécessaire pour estimer la richesse en ambre et sa proportion en inclusions.

Seule une petite quantité d'ambre a pu être collectée dans le gisement des Renardières. L'unique excavation du niveau d'argile à lignite a permis d'entrevoir une richesse sans doute inférieure à celle d'Archingeay. Disséminés au sein des feuillets argileux, les nodules d'ambre

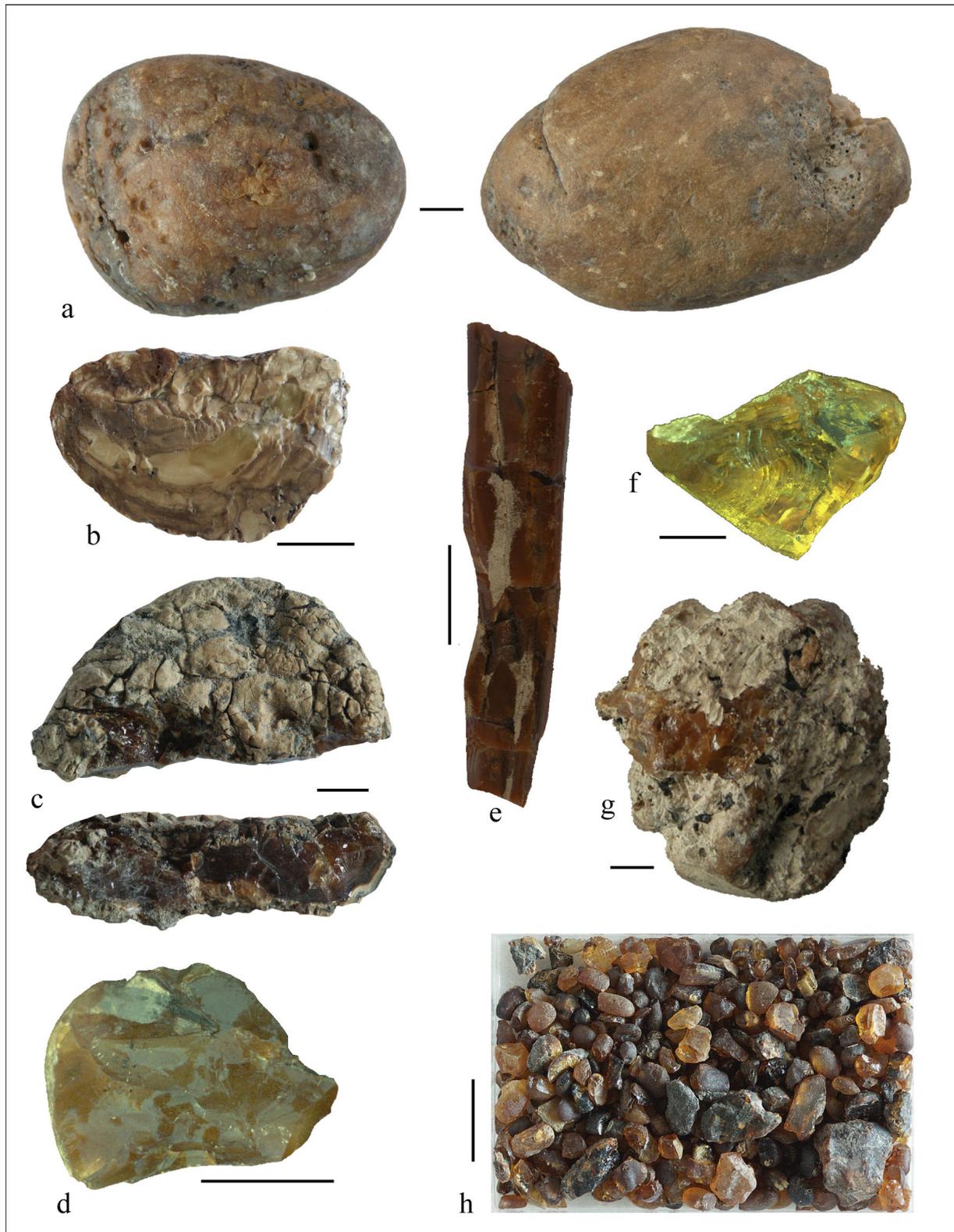


Fig. 8. Variétés de formes et de couleurs exprimées dans les différents gisements d'ambre de Charente-Maritime (échelles = 1 cm). a - galets brun laiteux, montrant parfois des perforations en surface; b - coulée globuleuse montrant une variation de teinte, jaune à miel clair translucide au cœur et brun laiteux opaque vers la périphérie; c - coulée lenticulaire rouge translucide, montrant une croûte d'altération largement craquelée et friable; d - coulée miel clair; e - stalactite brune opaque; f - coulée jaune translucide; g - coulée massive brune translucide, montrant une surface perforée par des insectes; h - petites coulées translucides jaunes à orangées, en forme de gouttes et de stalactites.

sont essentiellement représentés par des coulées brunes laiteuses ne dépassant pas 60 mm, et par des gouttes jaunes ou orangées millimétriques. Le transport a été quasi nul avant l'enfouissement, puisqu'une stalactite d'assez grande taille a été trouvée intacte, en même temps que des restes végétaux cuticulaires peu ou pas fragmentés. Cela témoigne d'un dépôt autochtone ou sub-autochtone. Les pièces d'ambre sont trop peu nombreuses pour rendre compte de la richesse en inclusions: un seul diptère a été trouvé jusqu'à présent.

Les deux gisements cénomaniens, situés dans le même niveau stratigraphique, sont allochtones et fournissent un ambre plus homogène dans sa couleur et sa morphologie. Sur l'île d'Aix, la taille des morceaux varie de 10 à 120 mm. L'ambre est brun ou rouge sombre laiteux, et il est souvent fracturé et friable. Une seule inclusion, représentée par un fragment d'aile, a été trouvée dans le niveau B1b de la Pointe St Eulard, mais les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris contiennent un peu d'ambre provenant d'un niveau non précisé de l'île, et contenant un spécimen d'hyménoptère Formicoidea.

A Fouras, 70 morceaux ont pu être collectés, pour la plupart brun laiteux et très friables. Leur taille varie de 3 à 60 mm, mais la majorité mesure de 15 à 30 mm. Une seule coulée diffère par son aspect jaune translucide et sa dureté inhabituelle pour l'ambre de Charente-Maritime. D'une taille d'environ 60x30 mm, ce morceau contient très peu d'impuretés et montre 7 coulées successives de résine, dans lesquelles se sont englués 13 insectes (cf. liste ch. IV: table 4).

3.4.4. L'ambre de litière

Il existe dans la collection d'ambre d'Archingeay six pièces qui se distinguent des autres par leur aspect: de forme lenticulaire aplatie et feuilletée, d'un volume de 20 à 30 cm³, elles montrent un gradient de transparence, avec une face brune fortement opaque dont la surface présente parfois de nombreuses aspérités, et une face jaune beaucoup plus translucide, à la surface plus lisse (fig. 9). Cette différence est attribuable à une plus grande quantité d'impuretés pour le côté sombre (poussières, fibres végétales, coprolithes, microbulles oxydées...) comparé au côté clair. Les feuillets résultent d'une succession de coulées de résine et sont fréquemment soulignés par une fine cristallisation de pyrite intercalée entre eux.

Ces blocs d'ambre particulier sont toujours très riches en inclusions fossiles, avec jusqu'à 84 spécimens répertoriés dans un même morceau (MNHN ARC 226). Au total, ils ont fourni 227 arthropodes, soit près du tiers du nombre total de spécimens inventoriés dans ce gisement. Le contenu taxonomique est varié, incluant des représentants de 14 ordres

d'arthropodes, ainsi qu'un fragment de toile d'araignée, des restes de vertébré (une plume), et des tissus végétaux (tab. 1). Cet assemblage de taxons divers représente un microcosme particulier peu commun et inattendu dans l'ambre, puisqu'il est composé de nombreux représentants de la faune vivant au niveau de la litière du sol (Perrichot, 2004).

L'aspect caractéristique des six morceaux d'ambre, leur qualité unique de préservation, ainsi que la diversité et la composition taxonomique des inclusions, font penser que la résine a coulé au sol depuis des zones traumatisées des branches, du tronc, ou des racines affleurantes en surface du sol. Une première coulée, entrée en contact avec la surface du sol, en a englué les éléments constitutifs et le biotope: elle correspond à la zone brune opaque des nodules d'ambre. De nouvelles coulées se sont ensuite succédées, donnant l'aspect feuilleté caractéristique. N'étant pas en contact direct avec les éléments de la litière, elles sont restées plus translucides, ce qui correspond aux feuilletés plus clairs des morceaux d'ambre (fig. 9). Chaque nouvelle coulée a piégé des arthropodes rampant en surface de la litière, ainsi que des insectes volant à proximité du sol. Le nombre important de Psychodidae, Ceratopogonidae, et Dolichopodidae, est probablement dû au comportement de vol en essaim de ces familles de diptères, dont les larves vivent notamment au niveau des litières humides des forêts (Evenhuis, 1994). Leur abondance n'est donc pas incompatible avec la faune de litière associée.

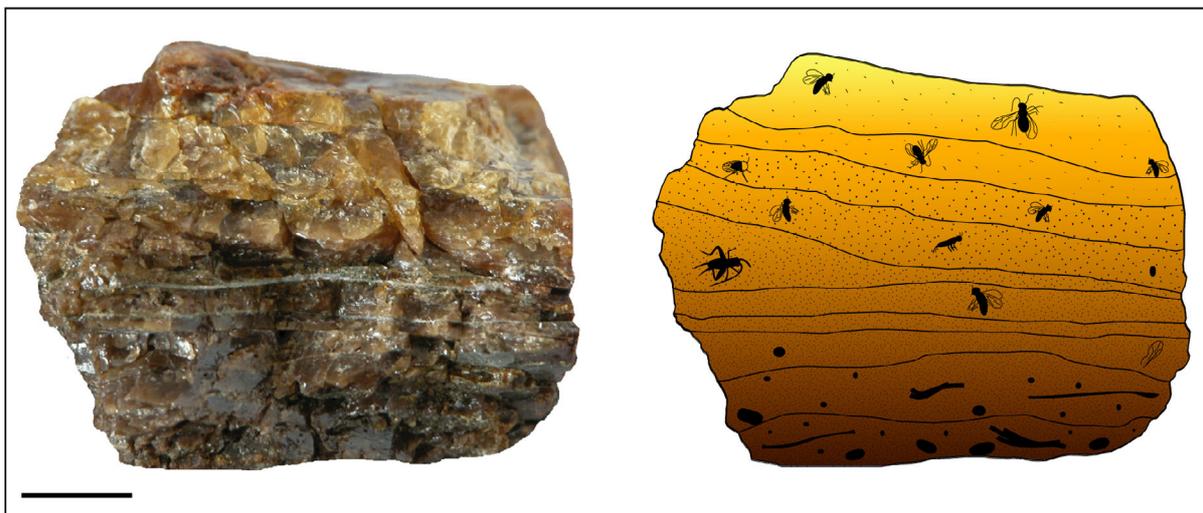


Fig. 9. Un échantillon d'ambre de litière (MNHN ARC 263), montrant la succession typique de coulées opaques sur la face inférieure, et de coulées translucides en face supérieure (échelle = 20 mm).

Ordre	Famille	Ordre	Famille
MNHN ARC 115		MNHN ARC 186	
Règne Végétal		Phylum Arthropoda	
Conifera Araucariaceae	nombreux fragments	Acari	indét. 1
Règne Animal		Pseudoscorpionida	indét. 1
Phylum Vertebrata		Homoptera	Cercopidae 1
plume	1	Coleoptera	Elateridae 1 ^b
Phylum Arthropoda		Psocoptera	Prionoglaridae? ou Archaetropidae? 2 ^g
Araneae	indét. 0 ^a	Diptera	Limoniidae 1
Myriapoda	indét. 1		Ceratopogonidae 4
Isopoda	indét. 11		TOTAL 5
Collembola	indét. 6	TOTAL, Arthropodes	11
Blattodea	indét. 2 ^b	MNHN ARC 226	
Coleoptera	indét. 2 ^b	Règne Végétal	
Hymenoptera	indét. 2	Conifera Araucariaceae	fragments
Homoptera	Fulgoroidea 2 ^b	Règne Animal	
	indét. 1 ^b	Phylum Arthropoda	
	TOTAL 3	Araneae	indét. 1
Heteroptera	Schizopteridae 2	Acari	indét. 6
Orthoptera	Tridactylidae 5 ^b	Heteroptera	Gerromorpha 1 ^h
	Grylotalpidae 2 ^{b,c}	Hymenoptera	Chalcidoidea 2
	indét. 3 ^b		Ichneumonidae 1 ^b
	TOTAL 10	Blattodea	indét. 1
Diptera	Psychodidae 14 ^d	Psocoptera	indét. 2 ^b
	Tipulidae 1	Orthoptera	Grylloidea 2 ^e
	Nematocera indet. 2 ^b	Diptera	Dolichopodidae 11 ^f
	Brachycera indet. 9 ^b		Rhagionidae 4
	TOTAL 26		Brachycera indét. 36 ^b
Insecta	indét. 12 ^b		Ceratopogonidae 7
TOTAL, Arthropodes	77		Chironomidae 2
MNHN ARC 116			Nematocera indét. 8 ^b
Phylum Arthropoda			TOTAL 68
Blattodea	indét. 1 ^b	TOTAL, Arthropodes	84
Psocoptera	indét. 1 ^b	MNHN ARC 263	
Collembola	indét. 2 ^b	Phylum Arthropoda	
Hymenoptera	Formicidae? 2 ^b	Blattodea	indét. 2 ^b
Diptera	Brachycera indet. 1 ^b	Hymenoptera	Chalcidoidea? 1
	Nematocera indet. 1 ^b		Cynipoidea 2
	indét. 2 ^b		TOTAL 3
	TOTAL 4	Coleoptera	indét. 1
Insecta	indét. 2 ^b	Orthoptera	Grylloidea 2 ^e
TOTAL, Arthropodes	12	Diptera	Brachycera indét. 14
MNHN ARC 149			Dolichopodidae 2
Phylum Arthropoda			TOTAL 16
Coleoptera	indét. 1 ^b	TOTAL, Arthropodes	25
Orthoptera	Grylloidea. 2 ^{b, e}	MNHN ARC 227	
Diptera	Ceratopogonidae 1	Phylum Arthropoda	
	Nematocera indét. 1 ^b	Blattodea	indét. 2 ^b
	Dolichopodidae 9 ^f	Hymenoptera	Chalcidoidea? 1
	Brachycera indét. 4 ^b		Cynipoidea 2
	TOTAL 15		TOTAL 3
TOTAL, Arthropodes	18	Coleoptera	indét. 1
		Orthoptera	Grylloidea 2 ^e
		Diptera	Brachycera indét. 14
			Dolichopodidae 2
			TOTAL 16
		TOTAL, Arthropodes	25
		TOTAL, Arthropodes 227	

^a d'après un fragment de toile^b certains spécimens sont représentés par des fragments (antennes, pattes, ailes...)^c *Marchandia magnifica* (Perrichot *et al.*, 2002)^d *Eophlebotomus carentonensis* (Azar *et al.*, 2003)^e les spécimens sont des nymphes^f *Microphorites deploegi* (Nel *et al.*, 2004a)^g *Prionoglaris guyoti*, *Prospeleketor albianensis* (Perrichot *et al.*, 2003)^h Gerromorpha indet. (Perrichot *et al.*, sous presse-a)

Tableau 1. Liste des inclusions des six échantillons d'ambre de lièbre d'Archingeay.

Dans la suite du manuscrit, cet ambre particulier sera appelé "ambre de litière". Quelques observations dans des forêts actuelles indiquent qu'une résine très fluide peut effectivement s'écouler directement au sol. Dans le Queensland, en Australie, la litière de forêts actuelles d'*Araucaria* montre une dégradation lente des restes végétaux et contient une accumulation de globules résineux millimétriques, de forme sphérique à lenticulaire (Philippe, comm. pers., 2002). Henwood (1993b) a aussi signalé la possibilité d'une résine fluant à la base de l'arbre producteur et qui s'opacifie par accumulation de nombreux débris. D'autre part, des observations similaires ont été faites sur de la résine fossile dans le Néogène d'Asie du Sud (Durham, 1956; Hillmer *et al.*, 1992; Schlee et Phen, 1992). Dans le Berriasien de Hanovre, en Allemagne, Otto *et al.* (2002) ont également observé un niveau de litière fossile, constituée de fines accumulations de feuilles, où des petites gouttes de résine sont préservées à la fois dans la matrice carbonneuse et dans les tissus internes des feuilles. Ces restes végétaux ont été attribués à *Tritaenia linkii* (Roemer) Magdefrau et Rudolf, un conifère dont l'affinité reste controversée: Watson *et al.* (2001) le placent dans les Ginkgoaceae, tandis que Manum *et al.* (2000) puis Gomez (2002) attribuent ce genre à la famille fossile des Miroviaceae. Otto *et al.* (2002) ont analysé cette résine en spectroscopie par chromatographie gazeuse (GC-MS), et ont conclu à une forte dégradation précoce par oxydation et activité microbienne. Cela confirme l'idée d'une résine localisée dans une litière en décomposition. Deux mécanismes pourraient expliquer la taille plus importante des morceaux de litière observés dans les gisements crétacés de Charente-Maritime: d'une part, la résine a pu être sécrétée en grande quantité par l'arbre producteur; d'autre part, les hautes températures enregistrées au Crétacé moyen, période la plus chaude de l'histoire de la Terre phanérozoïque (Frakes, 1994; Jenkins *et al.*, 1994), ont dû induire une fluidité assez importante, favorisant alors l'écoulement de la résine au sol.

Les inclusions végétales sont présentes dans les morceaux d'ambre de litière, mais elles restent toutefois assez rares. Une goutte de résine ayant atteint le sol devrait pourtant contenir de nombreux restes végétaux en cours de dégradation dans ce qui constitue la litière. De même, aucun champignon, spore ou pollen n'a jusqu'à présent été trouvé dans cet ambre. Plus qu'un problème de préservation (la sporopollenine est l'un des constituants naturels les plus résistants à la dégradation), ceci pourrait indiquer l'existence d'une relative saisonnalité durant l'Albien sur les côtes ouest-européennes. La résine aurait ainsi exsudé lors d'une saison sèche marquée, de type été, durant laquelle le sol est pauvre en matière organique en décomposition; par ailleurs, un pic de pollinisation durant une période de type printemps, différente de la période de production de résine, pourrait expliquer l'absence de pollen. Une

détermination ultérieure plus précise des familles et genres d'arthropodes fossilisés dans l'ambre pourrait corroborer l'existence de cette période aride, à l'exemple des nombreux orthoptères. Cette hypothèse est renforcée par les résultats des travaux effectués sur les cuticules végétales fossilisées avec l'ambre et le lignite dans les gisements d'Archingeay et des Renardières. Parmi ces cuticules, la présence du genre *Glenrosa* a été relevée (Gomez *et al.*, 2002d). Ce conifère possède des structures stomatiques très particulières, clairement adaptées à des conditions xériques (Watson et Fisher, 1984; Zhou *et al.*, 2000; Gomez *et al.*, 2001). Une deuxième hypothèse, allant dans le sens d'une aridité marquée, pourrait expliquer cette absence de végétaux, à savoir qu'un sol sableux composait l'essentiel du substrat de cette forêt côtière du Crétacé. La végétation est généralement peu dense sur ce type de sol, ce qui est peu propice à l'accumulation abondante de restes végétaux et à la constitution d'une litière épaisse. Une grande partie de l'entomofaune possède d'ailleurs des affinités pour les sols sableux proches de cours d'eau, d'étangs, de mares ou de marais: les orthoptères (Gryllotalpidae et Tridactylidae), les larves de neuroptères, les diptères (Dolichopodidae, Psychodidae, Ceratopogonidae, Tipulidae, Rhagionidae), les collemboles... Mais cette fois encore, les premières coulées en contact avec le sol devraient contenir des grains de quartz ou de nombreuses particules sédimentaires, ce qui n'est pas le cas. Il y a en revanche de nombreuses aspérités visibles sur la surface inférieure de quatre des six nodules d'ambre de litière, qui pourraient correspondre à des marques de grains de sable.

A ces morceaux d'ambre bien particuliers, il convient d'ajouter quelques morceaux d'aspect plus classique mais dont le contenu entomologique indique un ambre de litière potentiel (tab. 2). Parmi les inclusions les plus remarquables, citons des fragments de peau de reptile, un scorpion, un pseudoscorpion, des larves de neuroptères Myrmeleontidae, des strepsiptères, et des hétéroptères Gerridae. Ces nodules d'ambre de teinte jaune ou miel clair ont l'aspect plus caractéristique de coulées le long d'un tronc d'arbre: l'empreinte de l'écorce est visible sur une face, et quelques éléments de cette zone corticale de l'arbre peuvent être inclus en périphérie du morceau de résine. La forme est variable, depuis des coulées allongées jusqu'à des nodules plus lenticulaires. L'hypothèse la plus vraisemblable est que cette résine ait été sécrétée sur les racines en surface du sol. Elle n'a donc pas été en contact direct avec le sol, mais a pu piéger des organismes qui en sont originaires et qui peuvent occasionnellement ramper sur des racines affleurant en surface. Un morceau provenant du gisement de Cadeuil présente un aspect feuilleté et un gradient de transparence caractéristiques. Il est par ailleurs riche de 15 insectes. Il pourrait donc logiquement être interprété comme de l'ambre de litière. Cependant, sa forme diffère des autres morceaux et correspond plus à une coulée le long d'un

tronc. Une extrémité plus ou moins plane indique une surface de contact contre un obstacle rencontré lors de l'écoulement, probablement une branche (fig. 10). En outre, aucune des inclusions n'a d'affinités particulières pour la litière du sol; le spectre faunique n'est ainsi composé que de diptères et d'hyménoptères (cf. liste ch. IV: tab. 4). Il apparaît donc que certains morceaux, malgré leur aspect caractéristique, ne correspondent pas forcément à un écoulement direct de la résine au sol, mais aussi à une succession de coulées le long du tronc. Il n'en reste pas moins que la probabilité d'y trouver de nombreuses inclusions est élevée.

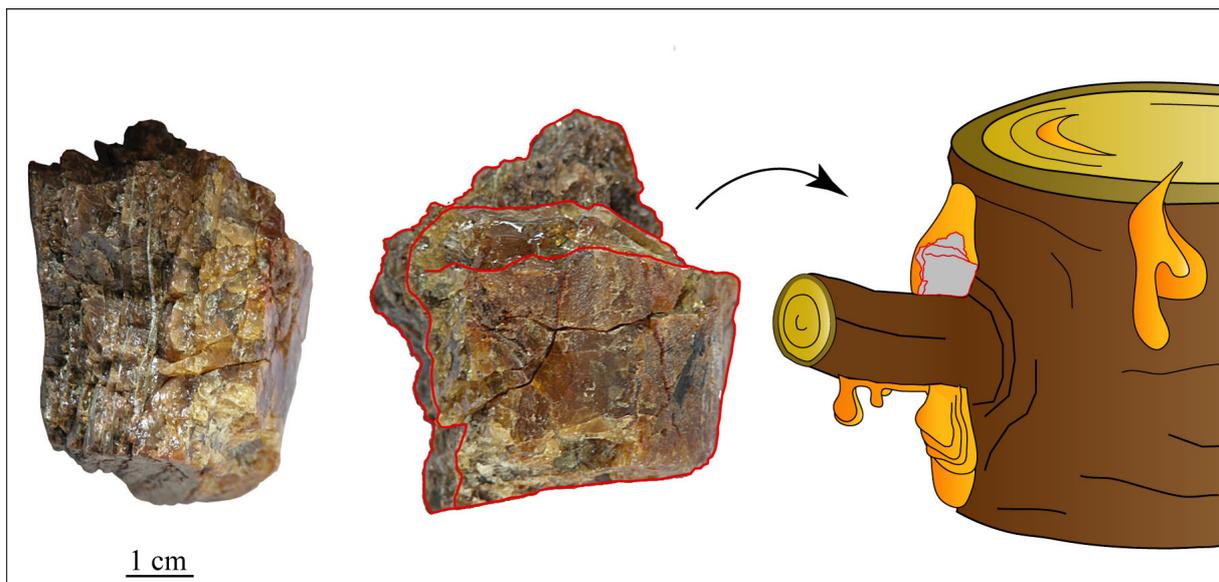


Fig. 10. Morceau d'ambre provenant du gisement de Cadeuil, présentant l'aspect d'un ambre de litière mais probablement produit au niveau du tronc.

Jusqu'à présent, aucune étude des ambres du Crétacé n'a souligné la possibilité d'un tel piégeage de la faune au niveau des litières de forêts. Grimaldi *et al.* (2002) mentionnent au Myanmar une variété d'ambre similaire, de forme lenticulaire aplatie, mais à la différence des morceaux d'ambre français ceux-ci ne contiennent que de rares insectes. Cependant les collections d'ambre du Myanmar des Muséums américain et anglais (AMNH et MNHL) contiennent de nombreux arthropodes ayant des affinités avec la faune de litière comme les collemboles, les scorpions, les pseudoscorpions, et les larves de neuroptères. L'ambre du New Jersey présente également une variété dont la transparence est variable, mais c'est la coulée située au cœur du morceau qui est la plus opaque et les couches périphériques plus translucides. Grimaldi *et al.* (2000b) l'interprètent comme une succession de coulées le long du tronc plutôt qu'au sol. En Espagne, Alonso *et al.* (2000) ne mentionnent pas de variété semblable dans l'ambre d'Álava, mais ils signalent des nodules avec des marques de grains de

sable en compression sur une face qui pourraient indiquer un contact entre la résine fraîche et le sol. En réalité, ces marques sont dues à de nombreuses bulles disposées en périphérie et non à des marques de grains de sable (Martínez-Delclòs, comm. pers.). Néanmoins, la présence de collemboles et de crustacés dans cet ambre espagnol pourrait indiquer un ambre de litière. Enfin, dans l'ambre canadien, seuls des morceaux de type stalactite montrent des coulées successives de résine (McAlpine et Martin, 1969; Pike, 1993), mais le grand nombre de collemboles décrits (Christiansen et Pike, 2002) pourrait là encore indiquer la possibilité d'un piégeage au sol. En revanche ce type d'ambre semble absent dans les gisements libanais et sibériens, tant en ce qui concerne l'aspect des morceaux d'ambre qu'en ce qui concerne l'entomofaune (Azar, 2000; Zherikhin, 2002).

Ordre	Famille		Ordre	Famille	
MNHN ARC 76			MNHN ARC 237		
Phylum Algae			Phylum Vertebrata		
Dinoflagellata		nb. kystes	Reptilia (peau)	indét.	1 ^b
Phylum Arthropoda			Phylum Arthropoda		
Araneae	indét.	1	Acari	indét.	2
Acari	indét.	1	Strepsiptera	indét.	5 ^{b, e}
Pseudoscorpionida	indét.	1 ^b	Thysanoptera	indét.	1
Neuroptera	indét.	1 ^b	Diptera	Tipulidae	1
Diptera	indét.	1 ^b		Nematocera indét.	1 ^b
	Brachycera indét.	1 ^b		Brachycera indét.	1 ^b
	TOTAL	5		TOTAL	3
TOTAL, Arthropodes		9	TOTAL, Arthropodes		11
MNHN ARC 236			MNHN ARC 262		
Phylum Arthropoda			Phylum Arthropoda		
Scorpionida	Palaeoescorpiidae	1 ⁱ	Heteroptera	Gerridae	2 ^j
Araneae	indét.	1	Diptera	Dolichopodidae	1 ^f
Acari	indét.	1		Brachycera indét.	1 ^b
Neuroptera	Myrmeleontidae	1 ^{b, e}		TOTAL	2
Homoptera	indét.	1 ^b	TOTAL, Arthropodes		4
Heteroptera	Tingidae	1			
TOTAL, Arthropodes		6	TOTAL, Arthropodes		30
ⁱ <i>Palaeoescorpius gallicus</i> Lourenço, 2003			^j <i>Cretogerris albianus</i> (Perrichot <i>et al.</i> , sous presse)		

Tableau 2. Liste des inclusions de 4 échantillons potentiels d'ambre de litière (cf. table 1 pour la légende de b, e et f).

Le piégeage d'insectes au niveau du sol reste très peu décrit, y compris dans les ambres cénozoïques. Bachofen-Echt (1949) dans l'ambre balte, et Wagensberg et Brandão (1998) dans l'ambre dominicain, signalent plusieurs fourmis ouvrières fossilisées les unes à la suite des autres dans un même morceau. Les auteurs ont déduit, en étudiant les postures de chaque spécimen, qu'elles avaient été recouvertes brusquement par une coulée tombée au sol depuis une branche, alors qu'elles étaient en ordre de marche.

L'ensemble des arthropodes répertoriés dans l'ambre d'Archingeay est détaillé dans le chapitre suivant. Comme pour la plupart des ambres fossilifères, ils regroupent principalement des représentants de la faune vivant sur les arbres producteurs de résine ou à proximité. Mais au sein des différents ordres, de nombreuses familles ont pour niche écologique la surface du sol et les premiers centimètres de la litière, parfois sous leur forme larvaire uniquement, parfois aussi sous leur forme adulte (fig. 11).

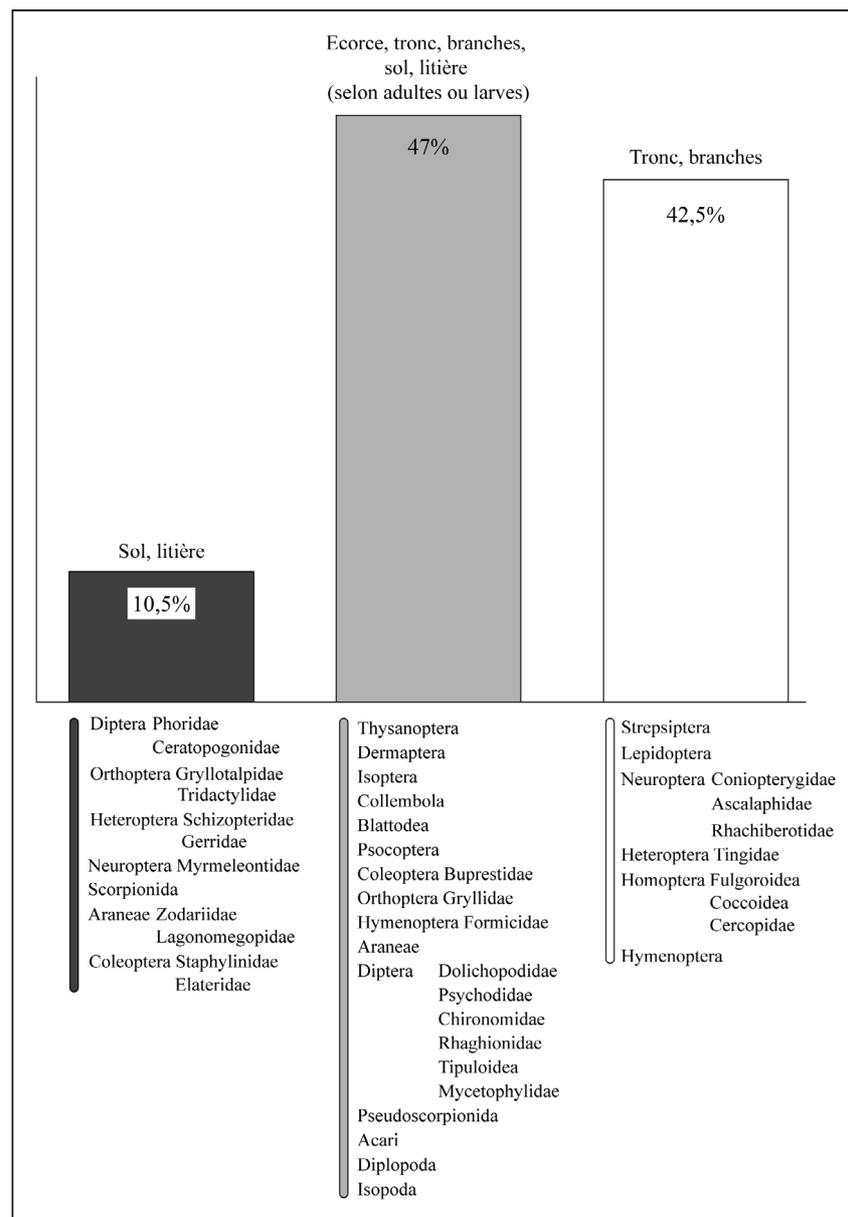


Fig. 11. Niches écologiques probables occupées par les représentants des différents ordres d'arthropodes répertoriés dans l'ambre d'Archingeay.

IV.

Inclusions animales

4.1. SPECTRE FAUNIQUE

Différents éléments organiques peuvent être emprisonnés dans la résine fraîchement exsudée des arbres. Certains éléments inertes sont recouverts par la résine le long du tronc ou au sol, comme les tissus végétaux, les filaments mycéliens, les exuvies d'insectes ou de reptiles, les particules sédimentaires, les gouttes d'eau. D'autres éléments, transportés, peuvent s'engluer en surface des coulées et être recouverts par des coulées ultérieures, comme les spores, le pollen, ou les poussières transportés par le vent, ou les insectes et autres arthropodes, vivant sur l'arbre ou à proximité. La plupart de ces types d'inclusions sont fossilisés dans l'ambre crétacé de Charente-Maritime, mais c'est principalement sur la faune d'arthropodes qu'est focalisée la présente étude. L'inventaire et les résultats présentés ci-dessous omettent donc les microfossiles organiques présents, qui seront néanmoins évoqués en discussion générale. Le spectre faunique (fig. 12; tab. 3) est basé uniquement sur le gisement albien d'Archingeay, les ambres des autres gisements n'ayant jusqu'à présent livré que peu d'inclusions (tab. 4). A ce jour, la plupart des déterminations sont faites au niveau de l'ordre et de la famille. Quelques spécimens particulièrement informatifs d'un point de vue environnemental, paléobiogéographique, ou phylogénétique, ont néanmoins fait l'objet d'une étude systématique plus détaillée, avec une détermination générique et spécifique (cf. IV.4.2).

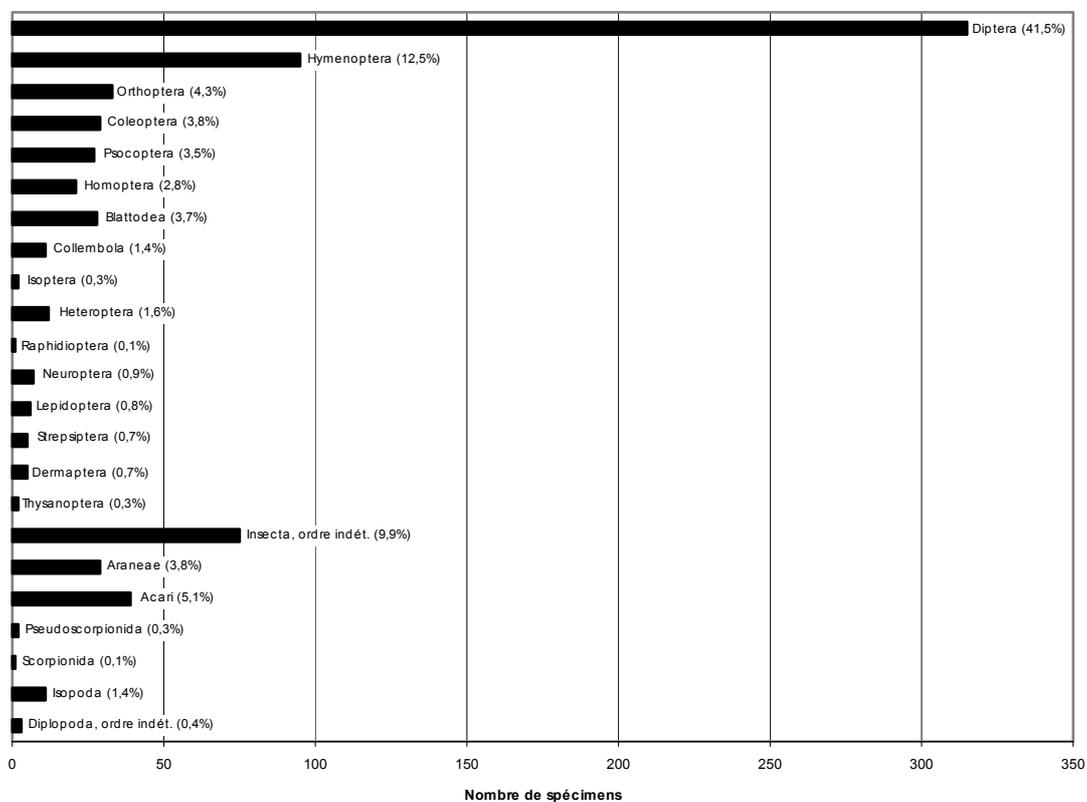


Fig. 12. Proportion des différents ordres d'arthropodes inclus dans l'ambre d'Archingeay-Les Nouillers.

Groupe	Taxon		Groupe	Taxon	
Phylum Algae					
Dinoflagellata	Kystes indét.	^a	Homoptera	indét.	3
Phylum Vertebrata				Fulgoroidea	10
Plumes		7		Coccoidea	6
Reptilia (peau)		1		Achilidae	2
Phylum Arthropoda				TOTAL	21
Araneae	indét.	25	Heteroptera	indét.	5
	Zodariidae	3		Gerridae ^{i,j}	3
	? Arachaeidae	1		Vianaididae	2
	TOTAL	29		Schizopteridae	2
Acari	indét.	39	Orthoptera	indét.	14
Pseudoscorpionida	indét.	2		Tridactylidae	8
Scorpionida	Palaeoescorpiidae ^{†b}	1		Gryllotalpidae ^k	2
Diplopoda	indét.	2		Gryllidae	7
	Polyxenidae	1		Acridoidea?	2
	TOTAL	3	Hymenoptera	indét.	28
Isopoda	indét.	11		Chalcidoidea ou	41
Thysanoptera	indét.	1		Proctotrupoidea	
	Thripidae	1		Cynipoidea	5
	TOTAL	2		Formicidae ^{l,m}	12
Raphidioptera	indét.	1		Ibaliidae	1
Dermaptera	indét.	5		Ichneumonoidea	2
Strepsiptera	indét.	5		Siricidae	1
Lepidoptera	indét.	6		Trigonalidae ⁿ	1
Isoptera	indét.	2		Ceraphronoidea indet. ^o	3
Collembola	indét.	11		Sphecidae	1
Blattodea	indét.	28	Diptera	TOTAL	95
Coleoptera	indét.	25		indét.	45
	Buprestidae	1		Psychodidae ^p	16
	Elateridae	1		Tipulidae	10
	Staphylinioidea	1		Ceratopogonidae	34
	Ripiphoridae ^c	1		Chironomidae	8
	TOTAL	29		Mycetophylidae	1
Neuroptera	indét.	1		Limoniidae	2
	Rhachiberotidae ^d	1		Cecidomyiidae	1
	Myrmeleontidae	3		Nematocera indét.	43
	Ascalaphidae	1		Dolichopodidae ^q	44
	Coniopterygidae ^e	1		? Rhagionidae	4
	TOTAL	7		? Hilarimorphidae	1
Psocoptera	indét.	19		? Bombyliidae	1
	Prionoglaridae? ou	7		Phoridae	2
	Archaetropidae ^{†f,g?}			Brachycera indét.	103
	Psyllipsocidae ^h	1	Insecta	TOTAL	315
	TOTAL	27		indét.	75
				TOTAL, Arthropodes	759
† Groupe fossile			ⁱ <i>Cretogerris albianus</i> (Perrichot <i>et al.</i> , sous presse)		
^a nombreux kystes, études en cours (Masure et Dejax, MNHN)			^j Gerromorpha indet. (Perrichot <i>et al.</i> , sous presse)		
^b <i>Palaeoescorpius gallicus</i> (Lourenço, 2003)			^k <i>Marchandia magnifica</i> (Perrichot <i>et al.</i> , 2002)		
^c <i>Paleoripiphorus deploegi</i> (Perrichot <i>et al.</i> , 2004b)			^l <i>Gerontoformica cretatica</i> (Nel <i>et al.</i> , 2004b)		
^d <i>Alboberotha petrulevicii</i> (Nel <i>et al.</i> , 2005a)			^m <i>Haidomyrmex</i> sp. (Perrichot <i>et al.</i> , soumis)		
^e <i>Alboconis cretatica</i> (Nel <i>et al.</i> , 2005c)			ⁿ <i>Albiogonalyx elongatus</i> (Nel <i>et al.</i> , 2003a)		
^f <i>Proprioglaris guyoti</i> (Perrichot <i>et al.</i> , 2003)			^o <i>Guyotemaimetsha enigmatica</i> (Perrichot <i>et al.</i> , 2004a)		
^g <i>Prospeleketor albianensis</i> (Perrichot <i>et al.</i> , 2003)			^p <i>Eophlebotomus connectens</i> (Azar <i>et al.</i> , 2003)		
^h <i>Parapsyllipsocus vergereau</i> (Perrichot <i>et al.</i> , 2003)			^q dont 40 <i>Microphorites deploegi</i> (Nel <i>et al.</i> , 2004a)		

Tableau 3. Liste des inclusions répertoriées dans l'ambre d'Archingeay-Les Nouillers.

Groupe	Taxon		Groupe	Taxon	
<i>Les Renardières</i>			<i>Ile d'Aix</i>		
Phylum Arthropoda			Phylum Arthropoda		
Diptera	Brachycera indét.	2	Diptera	indét.	2
<i>Fouras/Bois Vert</i>			<i>Cadeuil</i>		
Phylum Arthropoda			Phylum Arthropoda	Phylum Arthropoda	
Diptera	Ceratopogonidae	4	Diptera	Chironomidae	1
	Nematocera indét.	2		Ceratopogonidae	3
	Dolichopodidae	1		Psychodidae	1
	Phoridae	1		indét.	3
	Brachycera indét.	1	Hymenoptera	Chalcidoidea	2
	TOTAL	9		Chrysidoidea	1
Hymenoptera	Scelionidae	2		Braconidae	2
	indét.	2		indét.	3
	TOTAL	4	Blattodea	indét.	1
Homoptera	Cercopidae	1	Psocoptera	indét.	1
Insecta	indét.	1		TOTAL, Arthropodes	18
	TOTAL, Arthropodes	15			

Tableau 4. Liste des inclusions répertoriées dans les autres gisements de Charente-Maritime.

Dans ce qui suit, le spectre faunique est comparé aux spectres issus de la compilation de données bibliographiques des principaux gisements d'ambre crétacés fossilifères suivants: Hammana, Liban, collection Azar (Azar, 2000); Álava, Espagne (Alonso *et al.*, 2000; Valle García, 1999); Hukawng Valley, Myanmar, collections NHML et AMNH (Grimaldi *et al.*, 2002); New Jersey, collection AMNH (Grimaldi *et al.*, 2000b); péninsule du Taimyr, Sibérie (cité dans Grimaldi *et al.*, 2000b; Azar, 2000); Grassy Lake, Canada (Pike, 1994). Les données détaillées sur l'ensemble des arthropodes étant manquantes pour la Sibérie, les proportions ont été ramenées au nombre total d'insectes dans chaque gisement, afin de permettre les comparaisons des différents ordres ci-dessous. Pour l'ambre d'Archingeay, les arachnides ne sont donc pas pris en compte, contrairement aux données de la figure 12.

4.1.1. Insectes

• Diptera

Ils constituent l'ordre le plus abondant dans tous les gisements d'ambre (fig. 13).

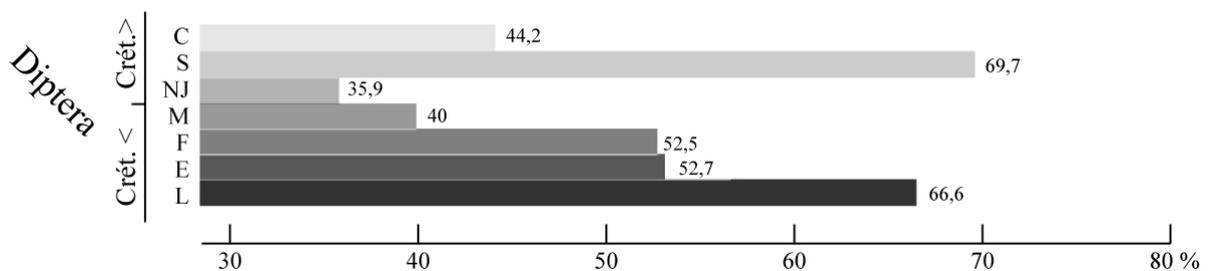


Fig. 13. Proportion de diptères observée dans les différents gisements d'ambre crétacés (L: Liban; E: Espagne; F: France (Archingeay); M: Myanmar; NJ: New Jersey; S: Sibérie; C: Canada).

Une première évaluation des familles indique de bonnes similitudes entre la faune d'Archingeay et celles des autres ambres crétacés. Les Ceratopogonidae, Dolichopodidae et Psychodidae sont les familles les plus représentées à Archingeay (fig. 14), avec beaucoup de représentants associés dans l'ambre de litière (table 1; fig. 11). Les autres familles de diptères ne sont représentées que par quelques spécimens, mais la diversité des familles devrait sensiblement augmenter avec l'étude détaillée des Brachycera et Nematocera encore indéterminés.

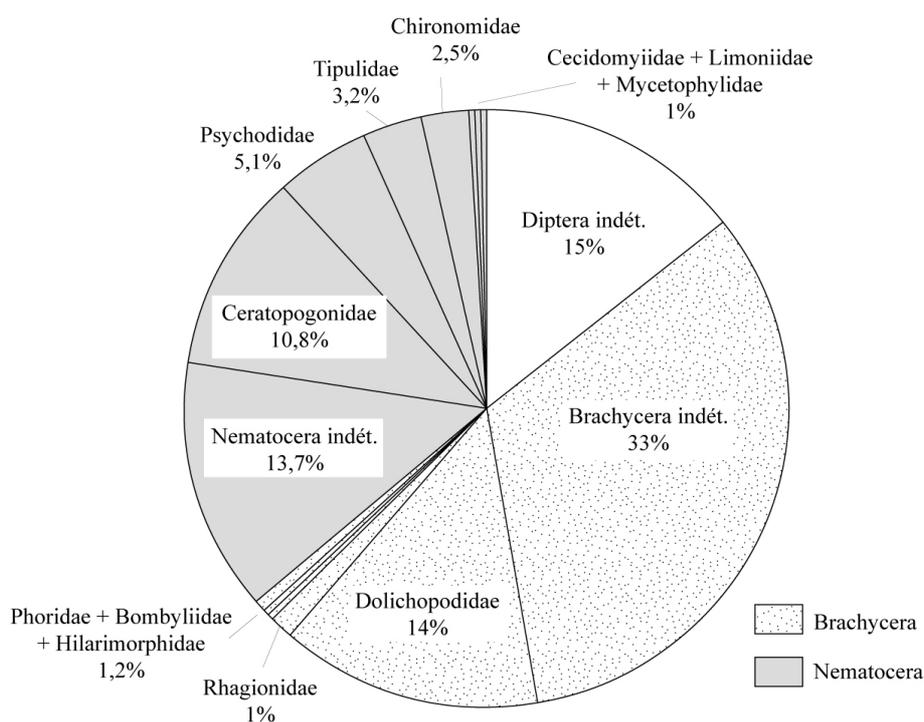


Fig. 14. Proportion des différentes familles de diptères incluses dans l'ambre d'Archingeay-Les Nouillers.

Dolichopodidae: cosmopolites, les adultes et les larves sont prédateurs d'autres insectes et de petits invertébrés. Les adultes des formes actuelles vivent à proximité de sources d'eau, dans les forêts humides et fraîches, et sont fréquents sur les troncs d'arbres, la végétation, ou volant à la surface de l'eau à la recherche de proies. Les larves vivent dans la végétation en décomposition, les sols humides et sous les écorces. Les adultes sont étroitement liés aux arbres dont ils parcourent le tronc à la recherche de partenaires et de nourriture. Ils sont donc largement susceptibles d'être piégés et fossilisés dans la résine. Fossiles fréquents, ils constituent dans l'ambre l'un des groupes les plus abondants: ils sont décrits essentiellement au Tertiaire, dans les ambres de la Baltique, de la République Dominicaine et du Mexique, mais sont aussi signalés dans les ambres crétacés du Canada, de Sibérie, du Liban, du New

Jersey, d'Espagne et du Myanmar (Evenhuis, 1994; Grimaldi et Cumming, 1999; Alonso *et al.*, 2000; Grimaldi *et al.*, 2002). C'est le groupe le plus abondant dans l'ambre d'Archingeay, avec près de 7,5% du total des familles représentées, et 14% des familles de diptères. *Microphorites deploegi* (Nel *et al.*, 2004a; cf. annexe 2), un taxon appartenant à la sous-famille des Microphorinae, domine largement avec 90% des spécimens de Dolichopodidae (tab. 3). Ce genre n'était connu que de l'ambre du Liban (Grimaldi et Cumming, 1999). La femelle présente un ovipositeur très particulier, probablement adapté à la ponte dans le sable.

Ceratopogonidae: les larves de cette famille cosmopolite vivent dans les mousses, la matière organique en décomposition, les excréments, les sols humides ou en bordure des cours d'eau, des lacs, ou des marécages. Très fréquents dans le registre fossile, de nombreuses espèces ont été décrites du Liban, de l'Alaska, du New Jersey, du Myanmar, du Taimyr, d'Autriche, de Hongrie, et d'Espagne (Evenhuis, 1994; Borkent, 1995, 1996, 1997, 2000a; 2000b; 2001; Szadiewski, 1996; Szadiewski et Arillo, 1998; Grimaldi *et al.*, 2002;). Szadiewski et Schlüter (1992) ont décrit trois genres dans l'ambre français d'Ecommoy. C'est l'un des groupes les plus abondants dans l'ambre d'Archingeay (table 3, fig. 15a).

Psychodidae: cette famille cosmopolite est souvent associée aux habitats humides et/ou forestiers. Certains sont hématophages, tels les Phlebotominae et les Sycoracinae. Les larves vivent généralement en milieu humide ou semi aquatique, mais quelques rares phlébotomes se reproduisent en zones semi désertiques. Les formes fossiles sont principalement tertiaires, mais des spécimens ont été décrits au Jurassique et au Crétacé (Evenhuis, 1994; Azar *et al.*, 1999; Azar et Nel, 2002). Une nouvelle espèce décrite dans l'ambre d'Archingeay (Azar *et al.*, 2003; fig. 15b) appartient au genre *Eophlebotomus* Cockerell, 1920, déjà présent dans l'ambre albien du Myanmar (Duckhouse, 2000) et dans l'ambre aptien du Liban (Azar et Nel, 2002).

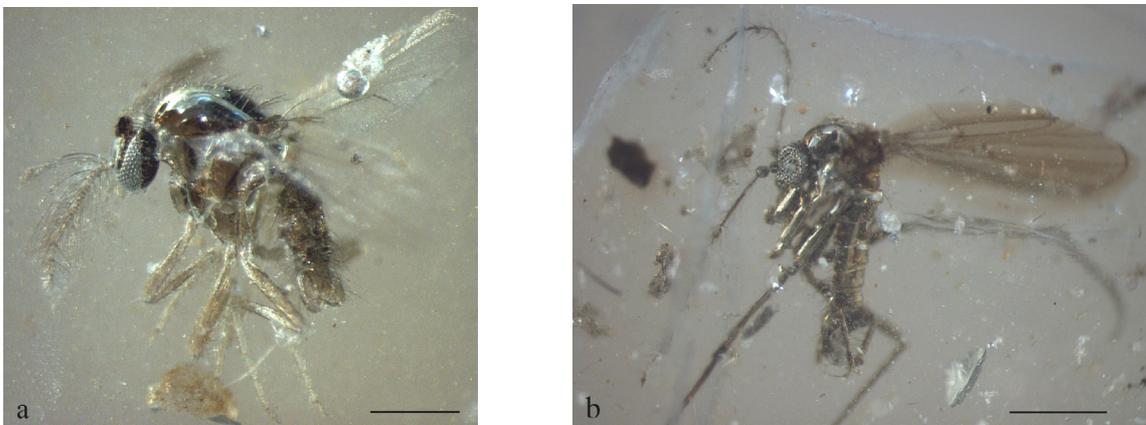


Fig. 15. Diptera (échelles: 0,5 mm). a- Ceratopogonidae mâle, MNHN ARC 20.2; b- Psychodidae. *Eophlebotomus carentonensis* Azar *et al.*, 2003, MNHN ARC 115.12.

Chironomidae: de répartition mondiale et d'habitats variés, les chironomes ont une préférence pour les milieux tempérés et humides. Les adultes peuvent être trouvés en grands essaims. Les larves sont observées dans à peu près tous les habitats humides ou aquatiques, y compris en bordure des océans, où elles se nourrissent de matière organique dégradée et de petites plantes ou animaux. Abondants dans le registre fossile, et particulièrement dans l'ambre, ils sont décrits dans le Crétacé de Sibérie, du Canada, du New Jersey, du Myanmar, du Liban, ainsi qu'au Tertiaire. (Evenhuis, 1994; Grimaldi *et al.*, 2000b, 2002). Huit spécimens sont présents à Archingeay.

Rhagionidae: les adultes vivent dans les sous-bois humides, les larves dans les sols humides riches en matière organique. Principalement tertiaires, ils sont cependant signalés au Jurassique en Allemagne et en Asie, et au Crétacé en Angleterre (Mostovski *et al.*, 2003) et dans l'ambre de Sibérie (Evenhuis, 1994), du New Jersey (Grimaldi *et al.*, 2000b), du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002), et du Liban (Grimaldi et Cumming, 1999). Quatre spécimens sont répertoriés à Archingeay (fig. 16a).

Tipuloidea: cosmopolites, les adultes vivent principalement dans les forêts humides et tempérées, les marécages et les prairies. Les larves sont semi aquatiques ou terrestres, et vivent dans les litières humides, le bois en décomposition, et les berges boueuses ou sableuses des rivières. Dix Tipulidae et deux Limoniidae ont été reconnus à Archingeay (fig. 16b). Les tipules fossiles, essentiellement signalés à l'Eocène et à l'Oligocène, sont cependant présents au Crétacé en Russie (Evenhuis, 1994), au Brésil, et au Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002). Quelques spécimens de Limoniidae sont signalés au Crétacé en France (Schlüter, 1978), en Sibérie, et au Liban (Evenhuis, 1994).

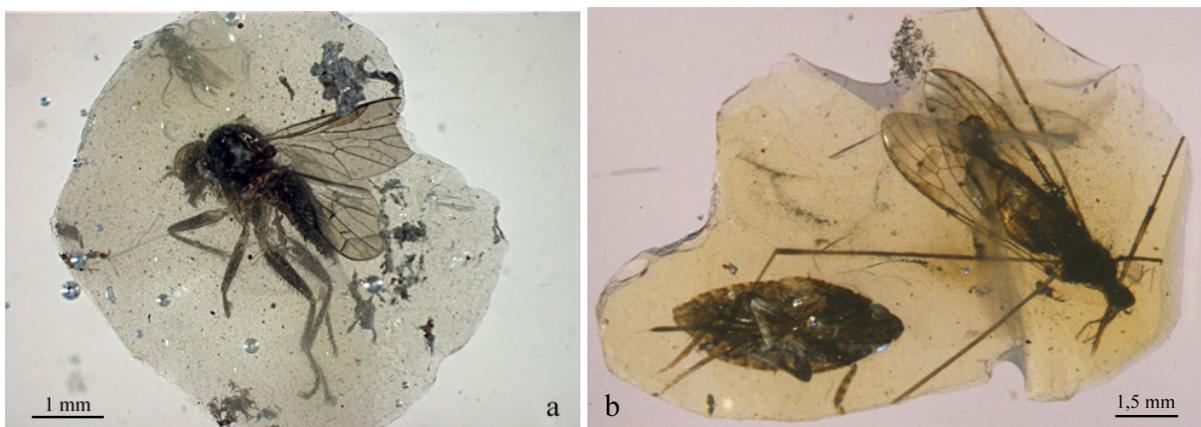


Fig. 16. a- Diptera Rhagionidae (grand spécimen) et Diptera Chironomidae, MNHN ARC 226.36; b- Diptera Limoniidae (à droite) et larve d'Homoptera Achilidae, MNHN ARC 186.2.

Phoridae: cosmopolites, les adultes vivent dans la matière organique en décomposition, ou autour et dans des nids de termites, fourmis et abeilles. Les larves sont parasites d'autres insectes. Les espèces fossiles décrites sont principalement tertiaires, mais plusieurs spécimens sont signalés dans l'ambre crétacé: Canada, Sibérie, New Jersey, Espagne, Myanmar (McAlpine et Martin, 1969; Brown et Pike, 1990; Grimaldi et Cumming, 1999; Arillo et Mostovski, 1999; Grimaldi *et al.*, 2000b, 2002). Deux spécimens sont présents dans l'ambre d'Archingeay, et un autre dans l'ambre de Fouras.

Hilarimorphidae: longtemps inconnus dans le registre fossile, quelques spécimens ont récemment été décrits dans le Crétacé du Kazakhstan (Mostovski, 1999) et dans les ambres du New Jersey et du Myanmar (Grimaldi et Cumming, 1999; Grimaldi *et al.*, 2002). Un spécimen a été trouvé à Archingeay.

Mycetophilidae: présents en régions tropicales et tempérées, ils affectionnent les endroits humides et ombragés des forêts. Ils sont fréquents dans le registre fossile, notamment au Tertiaire dans les ambres balte et dominicain, et au Crétacé dans les ambres du Canada, du New Jersey, et du Myanmar (Evenhuis, 1994; Grimaldi *et al.*, 2000b, 2002). Un Mycetophilidae a également été signalé dans l'ambre français cénomanien d'Ecommoy (Schlüter, 1978). Un seul spécimen est présent dans l'ambre d'Archingeay.

Bombyliidae: groupe d'insectes pollinisateurs dont les fossiles sont décrits du Jurassique supérieur de Sibérie (Ren, 1998) et des ambres éocènes/oligocènes de la Baltique et de l'Oise (Nel et De Ploëg, 2004). Cette famille est pour l'instant inconnue au Crétacé (Evenhuis, 1994). Parmi les diptères répertoriés à Archingeay, un spécimen pourrait être un Bombyliidae.

Cecidomyiidae: cosmopolites, les larves vivent essentiellement dans la végétation en décomposition. Les inclusions sont fréquentes dans l'ambre de France, du New Jersey, du Liban, du Myanmar, de République Dominicaine, d'Allemagne, d'Autriche, du Caucase (Evenhuis, 1994; Grimaldi *et al.*, 2000b, 2002). Schlüter (1978) a signalé un Cecidomyiidae dans l'ambre cénomanien d'Ecommoy. Un spécimen a été trouvé dans l'ambre d'Archingeay.

- **Hymenoptera**

C'est le deuxième ordre le plus diversifié chez les insectes actuels, après les coléoptères. Les hyménoptères sont généralement nombreux et bien diversifiés dans l'ambre du Crétacé, qui constitue une période-clé de leur histoire évolutive. De grands changements de flores s'opèrent durant cette période, avec une diminution progressive de l'hégémonie des Gymnospermes au profit des Angiospermes. Cette apparition des plantes à fleurs et leur diversification rapide au cours du Crétacé s'accompagnent de modifications importantes des

communautés d'insectes, et notamment des hyménoptères. De nombreuses familles jurassiques disparaissent, tandis que d'autres se diversifient et que de nouvelles familles modernes apparaissent. L'enregistrement fossile de ces renouvellements fauniques était surtout connu pour la première moitié du Crétacé inférieur et pour le Crétacé supérieur, mais il subsistait une importante lacune vers le milieu du Crétacé. Les découvertes récentes des gisements d'ambre espagnols et français, et la nouvelle datation de l'ambre birman, apportent donc de nouveaux éléments dans la compréhension de ces renouvellements entre l'Aptien et le Cénomaniens. Parmi les spécimens abondants présents dans l'ambre d'Archingeay, les superfamilles et familles suivantes ont été répertoriées.

Chalcidoidea, Platygastroidea et Proctotrupoidea: cosmopolites, ces trois groupes d'hyménoptères sont parmi les plus diversifiés, et rassemblent des parasites de nombreux insectes et arthropodes (neuroptères, coléoptères, lépidoptères, diptères, hyménoptères, strepsiptères, odonates, orthoptères, thysanoptères, hémiptères, psocoptères, araignées et acariens). Présents dans tous les ambres crétacés, ils sont fortement représentés dans l'ambre d'Archingeay, où ils constituent le deuxième groupe le plus abondant après les diptères dolichopodidés (tab. 3; fig. 17a). Quelques spécimens sont également présents dans les rares inclusions de l'ambre de Fouras et de Cadeuil (tab. 4; fig. 17b). Une étude détaillée est en cours, sans laquelle la distinction entre ces groupes n'est pas aisée, notamment entre la famille Scelionidae (Platygastroidea) et les différentes familles de Chalcidoidea.

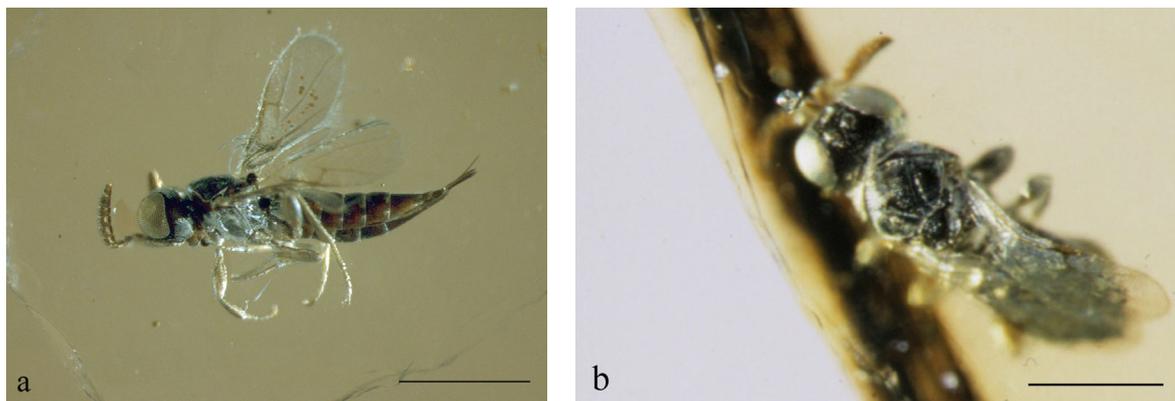


Fig. 17. Hyménoptères Scelionidae (échelles: 0.5 mm). a- MNHN ARC 265.4; b- MNHN FRS 1.12.

Formicidae: famille cosmopolite; plusieurs fossiles de sous-familles variées ont été découverts depuis quelques années dans les ambres crétacés de Sibérie (Dlussky, 1999a), du Canada (Wilson, 1985; Dlussky, 1999b), du New Jersey (Grimaldi *et al.*, 1997; Grimaldi et Agosti, 2000a), et du Myanmar (Dlussky, 1996). Chaque nouvelle découverte repousse un peu plus l'origine des premières fourmis, aujourd'hui supposée au début du Crétacé ou à la fin

du Jurassique. En décrivant *Haidomyrmex* dans l'ambre du Myanmar, Dlussky (1996) ignorait alors qu'il avait sous les yeux l'une des plus anciennes fourmis connues, puisque ce n'est que plus récemment que cet ambre a été daté de l'Albien (Cruickshank et Ko, 2003). Deux spécimens du même genre ont été trouvés dans l'ambre contemporain d'Archingeay (Perrichot *et al.*, soumis, cf. 4.2.2). Ce dernier contient également un nouveau genre de sous-famille incertaine, *Gerontofornica cretacica* (Nel *et al.*, 2004b, cf. annexe 3), et une dizaine d'autres spécimens rapportés aux fourmis mais encore indéterminés. Cette proportion inhabituelle comparée aux autres ambres crétacés démontre une diversité déjà importante.

Trigonalidae: cette petite famille ne comptant qu'une vingtaine de genres actuels est cosmopolite, à l'exception des régions arctiques et alpines, mais est présente essentiellement sous les tropiques. Une seule espèce existe en Europe actuellement (Carmean et Kimsey, 1998). Les formes fossiles sont rares, signalées depuis le Crétacé inférieur en Russie, en Angleterre, et en Espagne (Rasnitsyn *et al.*, 1998; Valle García, 1999) jusqu'à l'Oligocène en Allemagne (Statz, 1938). Ceci suggère un état relique de la distribution actuelle, et une origine ancienne du groupe. La découverte de l'un des plus anciens représentants dans l'ambre d'Archingeay, *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., indique pour cette famille un âge Jurassique supérieur ou Crétacé inférieur (Nel *et al.*, 2003a; cf. annexe 4).

Ceraphronoidea, famille *incertae sedis*: outre le Trigonalidae, trois spécimens de cette superfamille sont présents à Archingeay, dont deux appartenant à un genre nouveau, *Guyotemaimetsha enigmatica*. (Perrichot *et al.*, 2004a, cf. 4.2.1). Le troisième spécimen est mal préservé mais pourrait appartenir au même genre. Ils présentent des caractères de Maimetshidae et de Trigonalidae qui empêchent leur attribution à l'une des familles de Ceraphronoidea *sensu* Rasnitsyn, 2002.

Sphecidae: ces hyménoptères sont parasites de chenilles ou d'araignées, et une espèce est parasite de grillon-taupe. Des Sphecidae crétacés sont signalés dans les ambres du New Jersey, du Myanmar (Antropov, 2000a, 2000b), du Canada, d'Espagne (Valle García, 1999) et du Taimyr (Evans, 1969, 1973; Budrys, 1993). Un seul Sphecidae a été reconnu dans l'ambre d'Archingeay.

Ichneumonidae: cette famille cosmopolite est la plus diversifiée des familles d'hyménoptères. Les larves sont endoparasites de coléoptères, hyménoptères, lépidoptères ou araignées; elles peuvent être prédatrices. Les femelles adultes possèdent un long ovipositeur qu'elles utilisent pour déposer leurs œufs dans le corps de l'hôte. Les fossiles crétacés sont assez rares, quelques spécimens sont signalés dans l'ambre du New Jersey (Grimaldi *et al.*,

2000b). L'ambre d'Archingeay contient deux spécimens fragmentaires dont l'un n'est représenté que par un ovipositeur.

Cynipoidea: ce groupe rassemble plusieurs familles d'hyménoptères parasitoïdes. Ils possèdent certaines structures leur permettant d'atteindre leurs proies, des larves d'insectes, dans les galeries creusées dans le bois. De nombreux fossiles crétacés et tertiaires, bien diversifiés, indiquent une origine au moins jurassique (Ronquist, 1999). Six inclusions sont attribuées à ce groupe dans l'ambre d'Archingeay, dont un spécimen remarquable appartenant à la famille des Ibalidae. Cette petite famille, composée d'un seul genre actuel et d'une dizaine d'espèces, est parasite de larves d'hyménoptères Siricidae. Les rares Ibalidae fossiles connus par ailleurs ne sont décrits qu'à partir du Miocène (Nel, 1996).

- **Orthoptera**

Ils sont particulièrement rares dans l'ambre, où ils représentent généralement moins de 1% de toutes les inclusions. Au Crétacé, huit spécimens, dont trois Grylloidea, sont cités dans l'ambre du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002); deux nymphes restent indéterminées dans l'ambre du New Jersey (Grimaldi *et al.*, 2000b), et Azar (2000) cite quinze "criquets" dans l'ambre libanais. Aucun orthoptère n'est signalé dans les ambres d'Espagne, de Sibérie et du Canada. Avec 33 spécimens répertoriés, soit plus de 5% des insectes, l'ambre de Charente-Maritime montre donc une préservation exceptionnelle, tant du point de vue abondance que du point de vue diversité (fig. 18). Sont présentes les familles suivantes:

Gryllotalpidae: ces insectes foreurs construisent des galeries d'habitation sur les bords humides des cours d'eau ou des étangs (Chamberlain, 1975). Les grillons-taupes fossiles sont excessivement rares dans l'ambre: seul un spécimen fragmentaire est répertorié dans le Miocène de la République Dominicaine, et un autre dans l'Oligocène du Mexique (Krumbiegel et Krumbiegel, 1994; Poinar, 1999). Ils sont également peu fréquents dans les autres types de gisements insectifères: une douzaine de spécimens enregistrés entre le Crétacé inférieur et le Cénozoïque, pour la plupart fragmentaires, sont mal préservés ou pas décrits. Un grillon-taupe exceptionnel, complet et très bien préservé, est décrit ici dans l'un des morceaux d'ambre de litière d'Archingeay (Perrichot *et al.*, 2002, cf. 4.2.3). Les deux pattes postérieures d'un autre spécimen, probablement de la même espèce, sont également fossilisées dans le même morceau d'ambre.

Tridactylidae: vivant en bordure des cours d'eau, ces orthoptères sont semi-aquatiques et peuvent nager. Aucun spécimen fossile n'était signalé dans l'ambre jusqu'à présent; la

présence de sept spécimens à Archingeay (une femelle adulte, trois larves, trois pattes postérieures droites) est donc exceptionnelle.

Grylloidea: parmi les huit spécimens répertoriés, les adultes sont très fragmentaires et les individus plus complets sont des larves (fig. 19a). Les caractères déterminants sont malheureusement absents chez les larves, ce qui empêche une étude détaillée.

Acridoidea: les analyses phylogénétiques situent l'origine de ce groupe au cours du Crétacé supérieur, bien que les premiers fossiles n'apparaissent pas avant le Paléocène (Rasnitsyn et Quicke, 2002). Deux spécimens mal préservés présents dans l'ambre d'Archingeay pourraient être des Acridoidea. La découverte d'autres inclusions mieux préservées sera toutefois nécessaire pour confirmer leur présence au Crétacé inférieur.

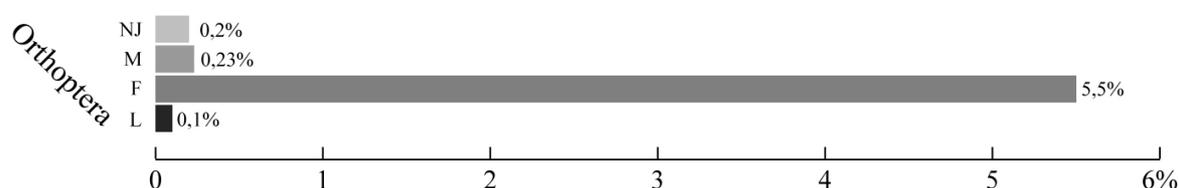


Fig. 18. Proportion d'orthoptères observée dans les différents gisements d'ambre crétacés (L: Liban; F: France; M: Myanmar; NJ: New Jersey).

• Coleoptera

Les coléoptères constituent actuellement l'ordre le plus diversifié des insectes, mais aussi le groupe le plus diversifié du règne animal. Curieusement, et à l'image des principaux ambres fossilifères crétacés excepté celui du Myanmar, l'ambre d'Archingeay fournit assez peu de représentants. L'état fragmentaire de la plupart des spécimens empêche souvent leur détermination, mais la différence de morphologie de chaque inclusion semble indiquer une assez grande diversité, dont les familles suivantes:

Ripiphoridae: cette famille faiblement diversifiée est parasite d'hyménoptères. Rares dans le registre fossile, quelques spécimens sont décrits de l'ambre éocène de la Baltique et des gisements paléogènes de Florissant (Colorado, USA). Une seule espèce est signalée au Crétacé, dans l'ambre du Myanmar (Ross et York, 2000). *Paleoripiphorus*, un nouveau genre appartenant à la sous-famille des Ripiphorinae, est décrit dans l'ambre d'Archingeay (Perrichot *et al.*, 2004b, cf. 4.2.4). La présence à l'Albien de Ripiphorinae, sous-famille très dérivée, suggère une grande antiquité des Ripiphoridae, probablement apparus durant le Jurassique supérieur ou le Crétacé inférieur. Par ailleurs, le plus proche représentant actuel de ce nouveau genre est exclusivement parasite d'abeilles (Hymenoptera: Apidae), or le plus ancien représentant des Apidae apparaît plus tard, au Turonien, mais occupe déjà une position

avancée dans la lignée des Apidae (Engel, 2000). La découverte de *Paleoripiphorus* dans l'ambre albien de Charente-Maritime étaye donc l'hypothèse de l'existence des Apidae, ou du moins de leurs précurseurs, dès le Crétacé inférieur. Les Apidae constituent l'un des groupes les plus étudiés par la communauté entomologiste, et la question de l'apparition de ces insectes pollinisateurs, conjointement à l'apparition des plantes à fleurs, demeure encore ouverte aujourd'hui.

Staphylinidae: cosmopolites, les espèces actuelles occupent la plupart des environnements humides. Ils vivent au niveau des litières des forêts, dans les écorces des arbres en décomposition, ou dans les débris végétaux sur les rives des lacs ou des cours d'eau. Certaines espèces sont littorales. Leur présence dans les environnements arides est restreinte à des microhabitats humides. Les fossiles sont connus depuis le Trias mais sont surtout fréquents au Crétacé et au Tertiaire. Un spécimen est présent dans l'ambre d'Archingeay (fig. 19b). Schlüter (1978) en avait déjà décrit un genre dans l'ambre cénomannien d'Ecommoy.

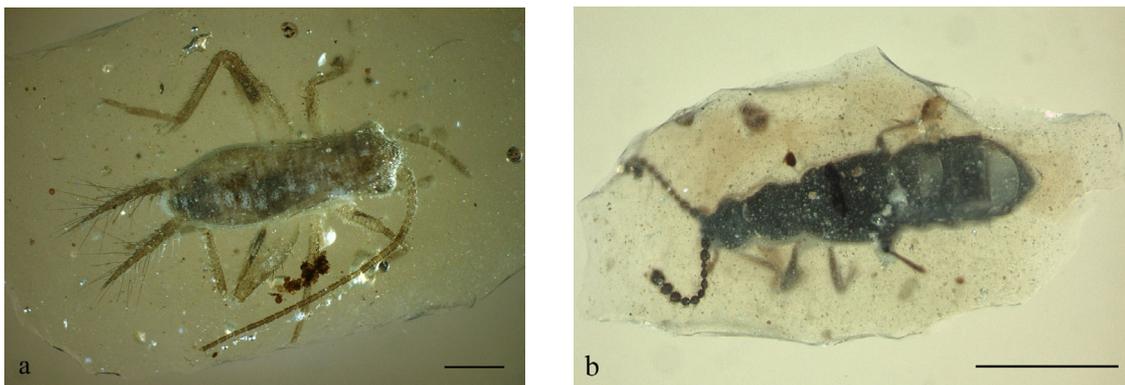


Fig. 19. a- Orthoptera Grylloidea, larve. MNHN ARC 263.6; b- Coleoptera Staphylinidae, MNHN ARC 260.1 (échelles: 0.5 mm).

Buprestidae: présents en région tempérée mais essentiellement répartis dans les forêts tropicales, les adultes sont phytophages et les larves xylophages; ils vivent dans les écorces, le bois, les racines, et sur les feuilles de nombreuses plantes, et sont donc facilement en contact avec de la résine dans laquelle il peuvent s'engluer. L'ambre d'Archingeay ne contient cependant qu'un seul spécimen.

- **Psocoptera**

Ce petit ordre est composé d'environ 5300 espèces actuelles décrites dans plus de 420 genres (Lienhard et Smithers, 2002). Ils se nourrissent principalement de moisissures. Dans le registre fossile, les plus anciens psocoptères sont décrits dans le Permien du Kansas (Etats-Unis), de la C.E.I., et en Australie (Carpenter, 1992). Des psoques mésozoïques sont signalés

dans le Trias de la C.E.I., le Jurassique supérieur d'Allemagne et du Kazakhstan, le Jurassique supérieur (ou Crétacé inférieur?) de la Province du Liaoning (Chine) (Lin, 1976), et dans les ambres crétacés du Liban, de France, du Canada (Spahr, 1992), de Sibérie (Vishnyakova, 1975), du New Jersey (Gelhaus et Johnson, 1996), et d'Espagne (Baz et Ortuño, 2000; 2001a; 2001b). Plusieurs spécimens ont été découverts dans l'ambre d'Archingeay, appartenant à au moins trois genres nouveaux d'affinité familiale incertaine: Prionoglaridae, Archaeatropidae, ou Psyllipsocidae? (Perrichot *et al.*, 2003, cf. 4.2.5). Ils sont très proches des Archaeatropidae et Empheriidae récemment décrits dans l'ambre espagnol d'Álava.

- **Homoptera**

Sous cet ordre sont regroupés les trois sous-ordres Fulgoromorpha, Cicadomorpha et Sternorrhyncha. Leurs représentants sont majoritairement phytophages. Les fossiles sont assez fréquents dans l'ambre, et particulièrement abondants dans l'ambre de Sibérie. Les trois groupes présents à Archingeay sont respectivement:

Fulgoroidea: cosmopolites, ils sont surtout abondants en région tropicale. Les Fulgoroidea fossiles sont connus dès le Permien. Ce sont les homoptères les plus abondants à Archingeay.

Achilidae: deux spécimens sont répertoriés à Archingeay (fig. 16b).

Coccoidea: ce groupe est essentiellement présent dans les régions subtropicales. Les cochenilles fossiles sont représentées dans la plupart des gisements d'ambre, mais c'est dans l'ambre du Myanmar et du New Jersey qu'elles sont le plus abondantes (Koteja, 2000a, 2000b). Deux larves et quatre adultes sont présents dans l'ambre d'Archingeay.

- **Heteroptera**

Ces insectes sont essentiellement terrestres mais quelques familles sont aquatiques. Ils peuvent être phytophages, entomophages ou hématophages. Abondants dans l'ambre du Liban, leur proportion décroît progressivement dans les autres ambres au cours du Crétacé, et ils sont même absents au Canada. L'ambre français fournit des spécimens de familles rarement fossilisées dans l'ambre:

Gerridae: les gerromorphes sont des insectes aquatiques adaptés à la vie en surface de l'eau douce ou des océans; ils sont donc peu susceptibles d'être piégés par la résine s'écoulant des arbres, et on ne s'attend pas à les retrouver fossilisés dans l'ambre. En fait, la plupart des fossiles de l'ambre sont des formes terrestres. Seules quelques espèces fossiles de Gerridae ont été décrites dans l'Eocène d'Italie (Andersen *et al.*, 1994), le Paléogène d'Amérique du Nord et du Danemark (Andersen, 1982, 1998), dans l'ambre éocène balte (Andersen, 2000a;

Weitschat *et al.*, 2002), et l'ambre miocène de la République Dominicaine (Andersen et Poinar, 1992; Andersen, 2000b; Wappler et Andersen, 2004). Les Gerridae restaient par conséquent inconnus au Mésozoïque, même si la présence du groupe frère des Veliidae dans le Crétacé inférieur d'Australie suggère l'apparition de ces deux familles dès cette période au moins (Andersen, 2000b; Andersen *et al.*, 1994). La découverte de trois gerromorphes dont deux Gerridae dans l'ambre albien de France permet donc de mieux appréhender l'origine de cette famille de punaises aquatiques (Perrichot *et al.*, sous presse, cf. 4.2.6).

Schizopteridae: cette famille appartient à l'un des groupes d'hétéroptères les plus primitifs. La plupart des espèces ont des affinités tropicales. Omnivores, elles vivent généralement dans la litière du sol où elles se nourrissent. On en trouve certaines dans les mangroves, où elles se nourrissent des cadavres de petits arthropodes accumulés à marée basse, et se réfugient sous le bois en décomposition à marée haute. Les rares données fossiles proviennent des ambres du Liban, du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002) et du Mexique (Engel, 2004). Un morceau d'ambre de litière d'Archangeay contient deux spécimens complets et bien préservés (fig. 20a).

Vianaididae: deux genres, décrits dans l'ambre turonien du New Jersey (Golub et Popov, 2000, 2003), constituaient jusqu'à présent le plus ancien registre fossile de cette petite famille proche des Tingidae. Leur morphologie très proche de celle des formes actuelles laissait cependant supposer une plus grande ancienneté du groupe (Golub et Popov, 2003). Deux spécimens de la même espèce ont été trouvés à Archangeay.

- **Neuroptera**

Parmi les ambres crétacés, ceux du New Jersey et du Myanmar fournissent les faunes les plus diversifiées de neuroptères, avec plus de cinq familles déterminées et près de 40 inclusions dans chacune de ces résines (Grimaldi, 2000b; Engel, 2002a; Grimaldi *et al.*, 2002). Les ambres du Liban, du Taimyr, et du Canada sont moins riches, avec seulement quelques spécimens. Les sept neuroptères trouvés dans l'ambre d'Archangeay appartiennent aux familles suivantes:

Rhachiberotidae: cette petite famille est composée de seulement trois genres actuels restreints aux régions Est et Sud de l'Afrique, et inféodés aux milieux forestiers ouverts plutôt chauds et secs (Aspöck et Aspöck, 1997). Les fossiles sont également très rares, tous datés du Crétacé: un spécimen est décrit dans l'ambre crétacé du Liban (Whalley, 1980), un autre dans l'ambre cénoomanien d'Ecommoy, France (Schlüter, 1978), et un troisième dans l'ambre turonien du New Jersey, USA (Grimaldi, 2000b). Grimaldi *et al.* (2002) citent également un spécimen dans l'ambre albien du Myanmar. La description, dans ce travail de thèse, de trois nouveaux

genres, dont un dans l'ambre d'Archingeay (fig. 20b), un dans l'ambre du Liban et un dans l'ambre éocène de l'Oise, conduit à une nouvelle interprétation de la phylogénie de cette famille (Nel *et al.*, 2005a, 2005b, cf. annexes 5 et 6). Ainsi, les spécimens mésozoïques sont regroupés dans la sous-famille des Paraberotherinae, alors que le seul fossile cénozoïque est associé aux trois genres modernes dans la sous-famille des Rhachiberotherinae. Présents dans l'hémisphère Nord (Amérique du Nord, Europe, Proche-Orient, et Asie du Sud-Est) durant le Mésozoïque et le Cénozoïque inférieur, les Rhachiberotheridae constituent donc un groupe relique aujourd'hui.

Coniopterygidae: ils sont assez rares dans le registre fossile, avec environ 20 espèces décrites (Meinander, 1990, 1998; Nel, 1991; Ansorge, 1996; Azar *et al.*, 2000; Grimaldi, 2000b; Engel, 2002a). Excepté pour un taxon du Jurassique supérieur, tous les taxons mésozoïques proviennent d'ambre créacé. *Alboconis*, un genre nouveau décrit dans l'ambre d'Archingeay, est le plus ancien Aleuropteryginae attribuable au sous-groupe Fontenelleini (Nel *et al.*, 2005c; cf. annexe 7). Cette découverte étaye l'hypothèse d'une grande ancienneté des Coniopterygidae modernes, qui étaient probablement déjà différenciés au Crétacé inférieur.

Myrmeleontoidea: les larves affectionnent les sols sableux, où elles creusent un trou en forme d'entonnoir pour piéger les proies dont elles se nourrissent. Les larves fossiles créacées sont très rares. Trois larves de Myrmeleontidae, représentées par la tête, et une larve complète d'Ascalaphidae, sont préservées dans l'ambre d'Archingeay. Cette préservation inhabituelle semble être corrélée aux affinités des larves pour le sol. Les spécimens sont en effet toujours inclus dans des morceaux d'ambre de litière, ce qui pourrait expliquer leur absence dans les autres gisements d'ambre fossilifère.

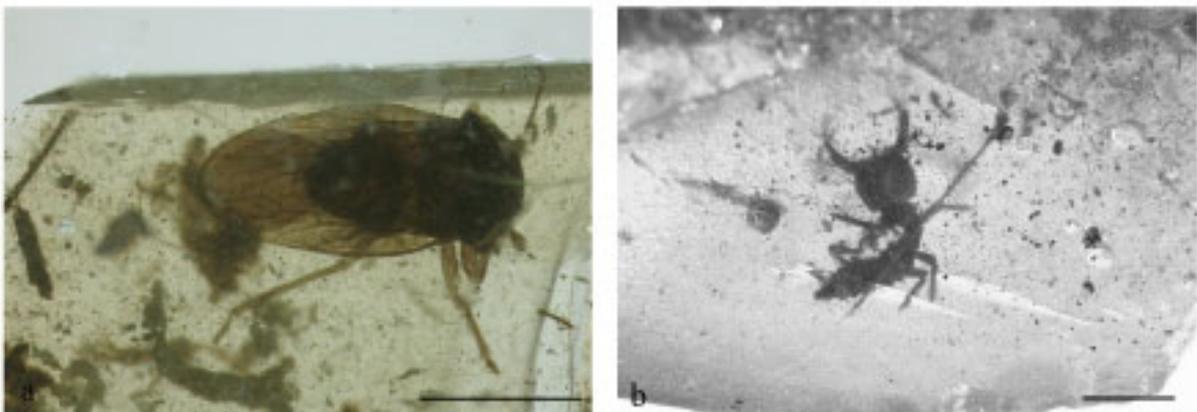


Fig. 20. a- Heteroptera Schizopteridae. MNHN ARC 115.9 (échelle: 0,5 mm); b- Neuroptera Ascalaphidae, larve, MNHN 205.2.

- **Blattodea**

C'est l'un des plus anciens ordres d'insectes, avec des fossiles apparentés apparaissant dès le Carbonifère. A cette époque, les Blattoneoptera (lignée ancestrale des Blattodea + Mantodea + Isoptera modernes) sont l'un des groupes d'arthropodes terrestres les plus abondants. Les espèces actuelles sont principalement situées dans les forêts des régions tropicales et subtropicales. Elles vivent dans les litières et peuvent creuser des galeries dans le bois ou dans le sol. Elles sont souvent bien représentées dans l'ambre. Une trentaine de spécimens sont présents à Archingeay (fig. 21a).

- **Raphidioptera**

Cet ordre ne contenant que 206 espèces actuelles est aujourd'hui restreint à l'hémisphère Nord, principalement dans des habitats tempérés d'Asie centrale (Aspöck, 1998). Les larves sont des prédateurs généralistes vivant principalement sous l'écorce des arbres, et quelques unes vivent dans la litière sous les buissons. Les adultes sont également prédateurs, arboricoles, et volent assez mal (Engel, 2002b). Un catalogue synthétique des Raphidioptères fossiles a été dressé par Engel (2002b): surtout datés du Tertiaire, ils sont décrits en compression principalement du gisement de Florissant (Colorado) et dans l'ambre balte. De nombreux spécimens en compression ont également été décrits du Mésozoïque d'Asie, d'Europe et du Brésil (Engel, 2002b). Récemment des spécimens de la famille Mesoraphidiidae ont été décrits de l'ambre du New Jersey (Grimaldi, 2000b) et du Myanmar (Engel, 2002b). Un seul Raphidioptère est présent en inclusion dans l'ambre d'Archingeay, représenté par la tête isolée d'une larve (fig. 21b).

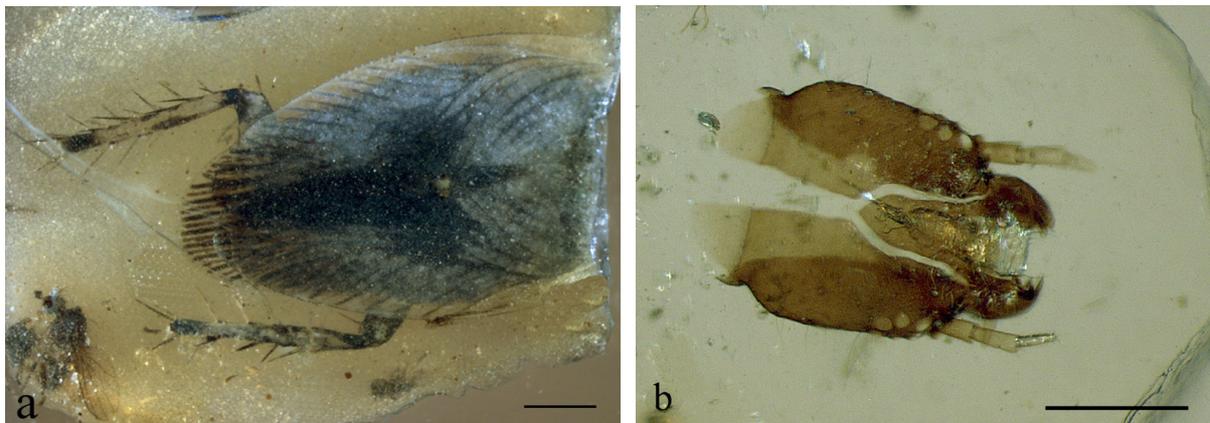


Fig. 21. a- Blattodea, MNHN ARC 261.1 (échelle: 1 mm); b- Raphidioptera, MNHN ARC 265.6 (échelle: 0,3 mm).

- **Isoptera**

Ecologiquement, les termites constituent, dans les environnements terrestres actuels, l'un des groupes d'insectes les plus significatifs; en dégradant la cellulose, ils contribuent, par leur biomasse très importante, au cycle du carbone. Ces xylophages sont plus particulièrement adaptés aux environnements tropicaux et subtropicaux. L'origine de cet ordre remonte probablement au Jurassique supérieur, mais les premiers fossiles connus n'apparaissent qu'au Crétacé inférieur (Martínez-Delclòs et Martinell, 1995), et ils restent rares durant toute cette période. Trois espèces ont été décrites dans l'ambre du Myanmar (Krishna et Grimaldi, 2003), une dans l'ambre du New Jersey (Krishna et Grimaldi, 2000), et deux dans l'ambre français d'Ecommoy (Schlüter, 1978). Quelques spécimens non décrits sont aussi signalés dans l'ambre du Liban et de Sibérie (Krishna et Grimaldi, 2003), ainsi que dans les calcaires de Chine et de Sibérie (Nel, comm. pers.). Deux spécimens fragmentaires, représentés par une tête et des mandibules isolées, sont fossilisés dans l'ambre d'Archingeay.

- **Collembola**

Bien qu'apparaissant au Dévonien inférieur, ce groupe est peu représenté au Mésozoïque, et mentionné uniquement dans l'ambre crétacé. Christiansen et Pike (2002) ont décrit 80 spécimens dans l'ambre canadien. Sept spécimens sont signalés dans les gisements libanais de Jezzine et Hammana (Azar, 2000), 109 dans l'ambre birman (Grimaldi *et al.*, 2002), et une dizaine dans l'ambre espagnol d'Álava (Alonso *et al.*, 2000). Onze collemboles ont été répertoriés dans l'ambre de Charente-Maritime, la plupart étant fragmentaires et représentés par leur abdomen ou leur furca. Huit spécimens sont présents dans deux morceaux d'ambre de litière. Poinar et Milki (2001) pensent que la faible proportion de collemboles dans l'ambre est due à leur mode de vie dans les litières ou sous l'écorce des arbres. Cependant, certaines espèces modernes sont aquatiques, et d'autres vivent sur les arbres.

- **Dermaptera**

Cet ordre est cosmopolite, à l'exception des régions polaires, avec une diversité importante dans les régions tropicales. Recherchant l'humidité, ils se réfugient dans la matière organique en décomposition, sous les écorces, ou sous les pierres. Des fossiles sont connus à partir du Jurassique mais restent peu nombreux jusqu'au Tertiaire (Nel *et al.*, 2003b). Au Crétacé une espèce est décrite dans l'ambre du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002), deux spécimens sont signalés dans l'ambre du Liban (Azar, 2000), et un spécimen dans l'ambre du Canada (Pike,

1994), ainsi que dans les calcaires de Sibérie et de Chine (Nel, comm. pers.). Cinq dermatères sont fossilisés dans un même morceau d'ambre à Archingeay.

- **Strepsiptera**

Les strepsiptères constituent un petit ordre cosmopolite mais sont principalement situés dans les régions tropicales. Ils sont endoparasites de nombreux autres insectes. Cinq individus sont répertoriés dans un même morceau d'ambre, à Archingeay, avec quelques autres arthropodes (tab. 2). Ils ne sont signalés dans aucun autre ambre crétacé.

- **Thysanoptera**

Ces petits insectes se nourrissent de sève pour la plupart, mais certains peuvent être prédateurs. Ils vivent dans des habitats ouverts ou en forêt sous l'écorce des arbres ou dans la litière. Les premiers fossiles apparaissent dans le Trias supérieur de Virginie, Etats-Unis (Nel, comm. pers.), et ils sont assez communs dans l'ambre. Deux spécimens sont présents dans l'ambre d'Archingeay, dont un représentant de la famille Thripidae (fig. 22a).

- **Lepidoptera**

Insectes pollinisateurs, les lépidoptères sont principalement phytophages, mais quelques espèces sont prédatrices. Ils vivent dans des milieux très variés selon leur régime alimentaire. Les premiers fossiles certains sont signalés au Jurassique inférieur (Kozlov *et al.*, 2002). Six spécimens sont répertoriés dans l'ambre d'Archingeay, dont un spécimen de grande taille quasi complet et bien conservé (fig. 22b); les autres sont fragmentaires.

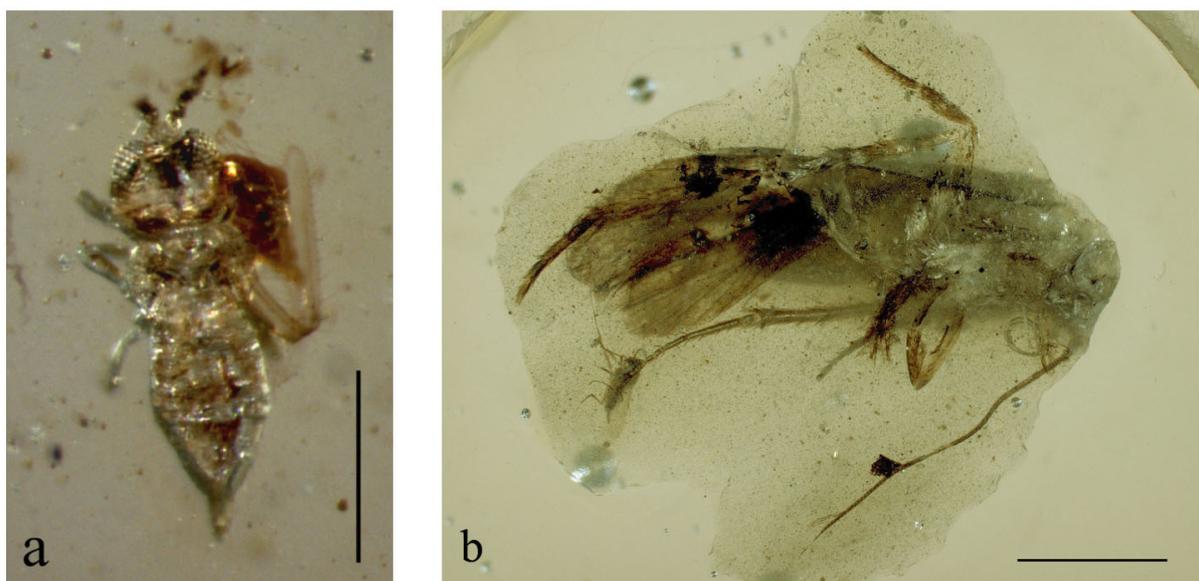


Fig. 22. a- Thysanoptera Thripidae. MNHN ARC 18 (échelle: 0,25 mm); b- Lepidoptera, famille indéterminée, avec un Diptera Chironomidae. MNHN ARC 264.1 (échelle: 1 mm).

4.1.2. Autres arthropodes

Outre les insectes, divers groupes de petits animaux partagent l'habitat proche des arbres producteurs d'ambre. Ils sont donc susceptibles d'être également piégés dans la résine. Parmi eux on trouve d'autres arthropodes et de petits vertébrés qui sont souvent prédateurs des insectes.

- **Scorpionida**

Les scorpions sont très rares dans le registre fossile mésozoïque. Seul un spécimen fragmentaire a été décrit dans l'ambre du Liban, et un autre dans l'ambre du Myanmar (Lourenço, 2001, 2002). Grimaldi *et al.* (2002) signalent cependant trois autres fragments dans cet ambre birman. Un spécimen très incomplet d'une nouvelle famille de Chactioidea a été découvert à Archingeay. Ce scorpion vivait probablement au sol au niveau de la litière (Lourenço, 2003), comme la plupart des représentants forestiers actuels.

- **Pseudoscorpionida (Chelonethi)**

Au Mésozoïque, les fossiles de pseudoscorpions sont représentés exclusivement dans l'ambre. Ces arthropodes vivent dans les litières ou sous l'écorce des arbres où ils peuvent donc être piégés dans la résine. C'est dans l'ambre du Myanmar que la faune de pseudoscorpions est la mieux documentée: un spécimen décrit par Cockerell (1917) a récemment été réattribué à la famille des Cheiridiidae par Judson (2000). En outre, les collections des Muséums d'Histoire Naturelle de Londres et de New York contiennent respectivement 38 et 11 spécimens (Grimaldi *et al.*, 2002). Trois spécimens sont signalés dans l'ambre du Liban (Azar, 2000), quatre dans l'ambre du New Jersey (Grimaldi *et al.*, 2000b), et un dans l'ambre canadien (Schawaller, 1991). Deux représentants de ce groupe sont inclus dans l'ambre d'Archingeay, dont l'un des spécimens a été trouvé dans un morceau d'ambre de litière (études en cours par M. Judson, MNHN, Paris).

- **Acari**

Les acariens sont probablement présents dans tous les ambres crétacés, mais leur taille inframillimétrique rend difficile leur distinction, notamment dans les variétés opaques de résine. L'ambre du Myanmar est sans conteste le plus riche, avec 371 spécimens dans au moins 8 familles. Environ quarante acariens, dont l'étude taxonomique reste à faire, sont répertoriés dans l'ambre d'Archingeay.

- **Araneae**

La diversité des araignées crétacées est encore assez mal connue, mais beaucoup de nouveaux spécimens ont été découverts depuis quelques années dans divers gisements: Liban (Penney et Selden, 2002; Penney, 2003a); Myanmar (Penney, 2003b); New Jersey (Penney, 2002, 2004a); Canada (Pike, 1995; Penney, 2004b); Sibérie (Zherikhin et Eskov, 1999; Eskov et Wunderlich, 1994; Eskov et Zonshtein, 1990); Espagne (Selden, 1990; Alonso *et al.*, 2000); Ile de Wight, Angleterre (Selden, 2002); France (Schlüter, 1978). L'ambre d'Archingeay a livré 29 spécimens pour la plupart fragmentaires; leur examen en cours (A. Canard, Univ. Rennes 1 et D. Penney, Univ. Manchester) indique au moins deux familles (fig. 23):

Zodariidae: composée de petites araignées vivant sous les pierres ou parmi les feuilles de la litière, cette famille est cosmopolite mais présente essentiellement dans les régions tropicales à subtropicales (Jocque, 1991); en Europe, elle est signalée dans les régions méditerranéennes. Un seul fossile était signalé jusqu'à présent, dans l'ambre éocène balte (Wunderlich, 1995). La découverte de trois spécimens dans l'ambre d'Archingeay constitue donc l'unique donnée fossile crétacée connue pour cette famille (fig. 23b). Les Zodariidae actuelles se nourrissent exclusivement de fourmis (Pekár et Křál, 2002). Si l'on admet que les représentants crétacés pouvaient avoir le même régime alimentaire myrmécophage, on a alors, parallèlement aux plus anciennes fourmis connues découvertes dans ce même ambre d'Archingeay, l'un de leurs premiers prédateurs spécialisés.

A noter qu'aucun représentant de la famille Lagonomegopidae n'a été trouvé. La présence de cette famille fossile dans l'ambre crétacé de France ne serait pourtant pas surprenante. Elle est en effet connue dans l'ambre santonien de Sibérie (Eskov et Wunderlich, 1994), turonien du New Jersey (Penney, 2002), campanien du Canada (Penney, 2004b), albien du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002) et Aptien d'Espagne (Penney, comm. pers.).

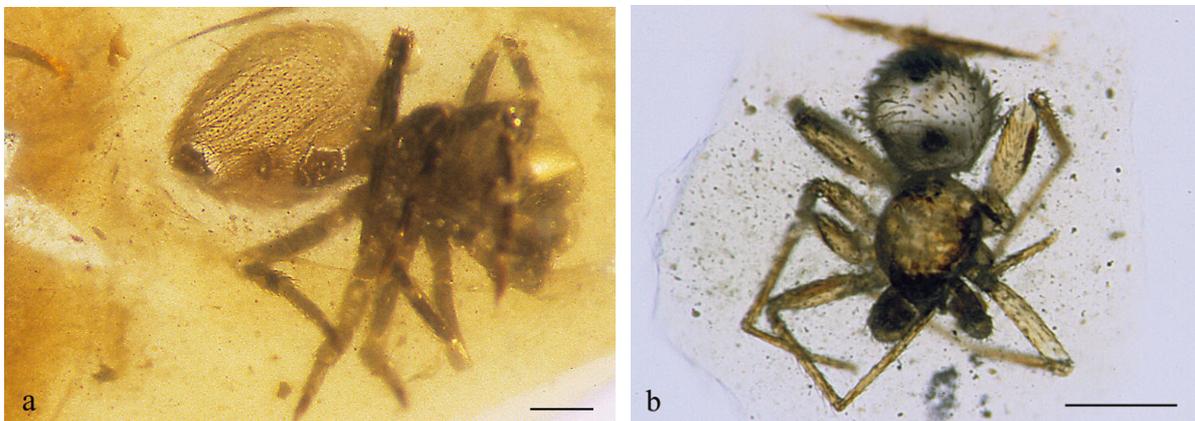


Fig. 23. Araneae (échelles: 0.5 mm). a- famille indét., MNHN ARC 11; b- Zodariidae, MNHN ARC 87.1.

- **Diplopoda**

Trois diplopodes sont préservés dans l'ambre d'Archangeay, dont deux indéterminés et un Polyxenidae. Les représentants de cette famille sont de petite taille, et vivent sous l'écorce des arbres ou dans des petites cavités. Les fossiles sont uniquement connus dans l'ambre, et le plus ancien représentant provient du Crétacé du Liban (Azar, 2000). D'autres spécimens sont signalés dans les ambres cénozoïques balte et dominicain (Poinar et Poinar, 1999).

- **Crustaceae Isopoda**

Les crustacés, et en particulier les isopodes, sont rares dans les ambres crétacés. Alonso *et al.* (2000) en mentionnent quelques uns dans l'ambre espagnol d'Álava. Onze cloportes sont présents ici, tous associés dans un même morceau d'ambre de litière. Les spécimens sont amassés les uns contre les autres et présentent un aspect fantomatique, ce qui rend leur étude particulièrement difficile.

4.1.3 Vertébrés

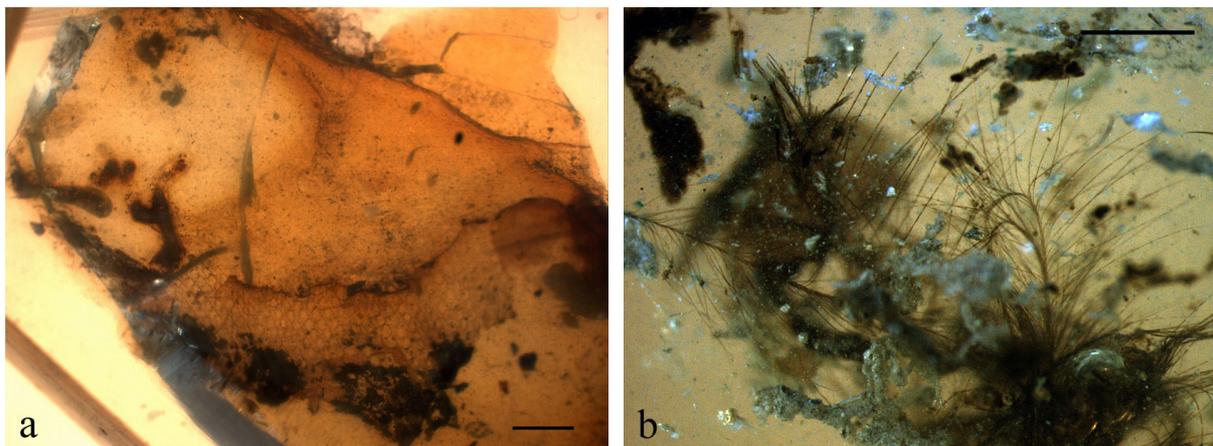


Fig. 24. Vertebrata. a- Reptilia, fragment de peau, MNHN ARC 237.1 (échelle: 1mm); b- Plume, MNHN ARC 115.6 (échelle: 1 mm).

Ce groupe est très peu représenté dans l'ambre. Arnold *et al.* (2002) ont décrit les griffes et la peau d'un lézard dans l'ambre néocomien du Liban, et des fragments de peau de reptile sont signalés dans l'ambre albien du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002). Dans le gisement d'Archangeay, un morceau d'ambre de litière contient deux fragments de peau d'un reptile squamate (fig. 24a), probablement les restes d'une mue englués par de la résine tombée au sol (Perrichot et Néraudeau, 2005). Les plumes sont un peu plus fréquentes: trois sont signalées dans l'ambre turonien du New Jersey (Grimaldi et Case, 1995 ; Grimaldi *et al.*, 2000b), plusieurs fragments dans l'ambre aptien d'Álava (Alonso *et al.*, 2000), une dans les ambres

santoniens du Canada et du Japon (Grimaldi et Case, 1995), une dans l'ambre albien du Myanmar (Grimaldi *et al.*, 2002), enfin plusieurs morceaux d'un même individu dans l'ambre du Liban (Schlee, 1973). Un morceau d'ambre de litière des Charentes contient sept plumes (fig. 24b) d'un même individu, dont la structure primitive constitue un stade intermédiaire dans l'histoire évolutive des plumes qui était prédit par les modèles biologiques mais jusqu'à présent non documenté dans le registre fossile (Perrichot *et al.*, en prép.).

4.2. DESCRIPTIONS SYSTÉMATIQUES

Sont décrits ci-après des spécimens informatifs d'un point de vue paléoenvironnemental, paléobiogéographique, ou phylogénétique. Ils font chacun l'objet d'une publication soumise, sous presse ou en préparation, et dont je suis le premier auteur. D'autres spécimens, étudiés et décrits au cours de cette thèse, font également l'objet de publications dont je suis co-auteur, et qui sont situées en annexes 2 à 6.

4.2.1. Hyménoptères Evaniomorphes (Perrichot *et al.*, 2004a)

La phylogénie des Evaniomorphes modernes et fossiles est sujette à controverse depuis longtemps (Rasnitsyn, 1988; Shaw, 1990). Les travaux récents de Ronquist *et al.* (1999) et de Rasnitsyn (2002) sont encore en partie contradictoires. La découverte d'un nouvel hyménoptère affilié à ce groupe est donc très intéressante pour tester sa classification actuelle. Deux spécimens bien préservés sont décrits ici dans l'ambre d'Archingeay, constituant un nouveau genre et une nouvelle espèce de famille indéterminée. Un autre spécimen mal conservé, appartenant probablement au même genre, est également répertorié.

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Ordre Hymenoptera Linnaeus, 1758

Superfamille Ceraphronoidea *sensu* Rasnitsyn, 2002

Famille *incertae sedis*

Genre *Guyotemaimetsha* gen. n., Perrichot et Nel

Étymologie. Combinaison du nom de Mr. Thierry Guyot, qui nous a fait don de sa collection d'ambre d'Archingeay dont font partie les spécimens décrits ici, et de '*Maimetsha*', le genre actuel le plus proche.

Espèce type. *Guyotemaimetsha enigmatica* Perrichot et Nel.

Diagnose. *Guyotemaimetsha* gen. n. est proche des deux genres *Maimetsha* Rasnitsyn, 1975 et *Cretogonalyis* Rasnitsyn, 1977. Il diffère de *Maimetsha* par une cellule [1Rs] triangulaire et

une veine 3r-m présente, bien que nébuleuse, à l'aile antérieure, et par la présence d'un court segment apical de Cu, distal de cu-a, à l'aile postérieure. Il diffère de *Cretogonalyis* par sa cellule [1Rs] triangulaire et nettement plus petite à l'aile antérieure.

Guyotemaimetsha enigmatica gen. n., sp. n., Perrichot et Nel

(fig. 25)

Holotype. MNHN ARC 234.3, dans un morceau d'ambre avec un autre spécimen du même genre, et avec un diptère Dolichopodidae, un hyménoptère Sphecidae, et deux autres hyménoptères de familles indéterminées.

Paratype. MNHN ARC 234.1.

Tous sont déposés au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien terminal, niveau A1c (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Etymologie. D'après la position énigmatique de cette espèce au sein des Evaniomorpha.

Diagnose. Celle du genre.

Description. Corps: 2.22 mm de long. Tête aussi large et haute que le pronotum, 0.82 mm de long, 0.70 mm de large, distance entre thorax et partie antérieure de la tête: 0.48 mm, orthognathe, aplatie; grands yeux aussi longs que la moitié de la hauteur de la tête; œil diagonal en vue latérale; tête entièrement couverte de fines ponctuations; 3 grands ocelles disposés en triangle; antennes non coudées, insérées en avant de la tête à la moitié de la hauteur des yeux; pas de carène interantennaire; antennes non insérées dans une dépression nette; toruli joints; une longue zone de dépression entre les toruli antennaires et le bord du clypéus; seize antennomères chez les deux sexes; scape très large, globuleux, 0.12 mm de long et de large, plus long que le pédicelle (0.9 mm de long); antennes avec flagellomères devenant plus courts de la base vers l'apex; mandibule visible mais inexploitable.

Mésosoma (thorax + propodeum): 1.0 mm de long, 0.85 mm de haut, brun; nettement tronqué antérieurement et formant une surface plane verticale; mésonotum et scutellum ornementés comme la tête; mésopleure et propodéum sculptés d'un réseau de lignes assez hautes; hauteur du propodéum, 0.3 mm; pas de grande dépression du métanotum en vue latérale, son côté diminuant graduellement; propleure globalement verticale; cou allongé.

Aile antérieure: hyaline, triangulaire, 1.9 mm de long, 0.7 mm de large; ptérostigma brun foncé, de taille normale, non renflé, 0.25 mm de long, 0.3 mm de large, situé aux 2/3 de la longueur de l'aile; partie basale de Rs émergeant de R+Sc près du ptérostigma; toutes les veines tubulaires, sauf 2m-cu et 3r-m nébuleuses, donc seules les cellules [2Rs] et [2M] subouvertes vers leur côté distal; surface de l'aile densément couverte de courtes soies; cellule [1Rs] triangulaire et nettement plus petite que les autres, cellule [1M] petite; veine r-rs émergeant du ptérostigma près de son milieu; cellule [2R1] courte; veine Rs avec une courbure antérieure loin de 3r-m; cellule [1R1] grande, plus longue que les deux cellules [1Rs] + [2Rs] additionnées; jonction entre Rs et M proche de la moitié de la hauteur de Rs+M.

Aile postérieure: 1.1 mm de long, 0.4 mm de large; plissée et largement recouverte de petites soies; veine costale avec cinq hamuli à ses 2/3; cellules [R] et [Cu] nettement fermées; lobe postérieur non séparé.

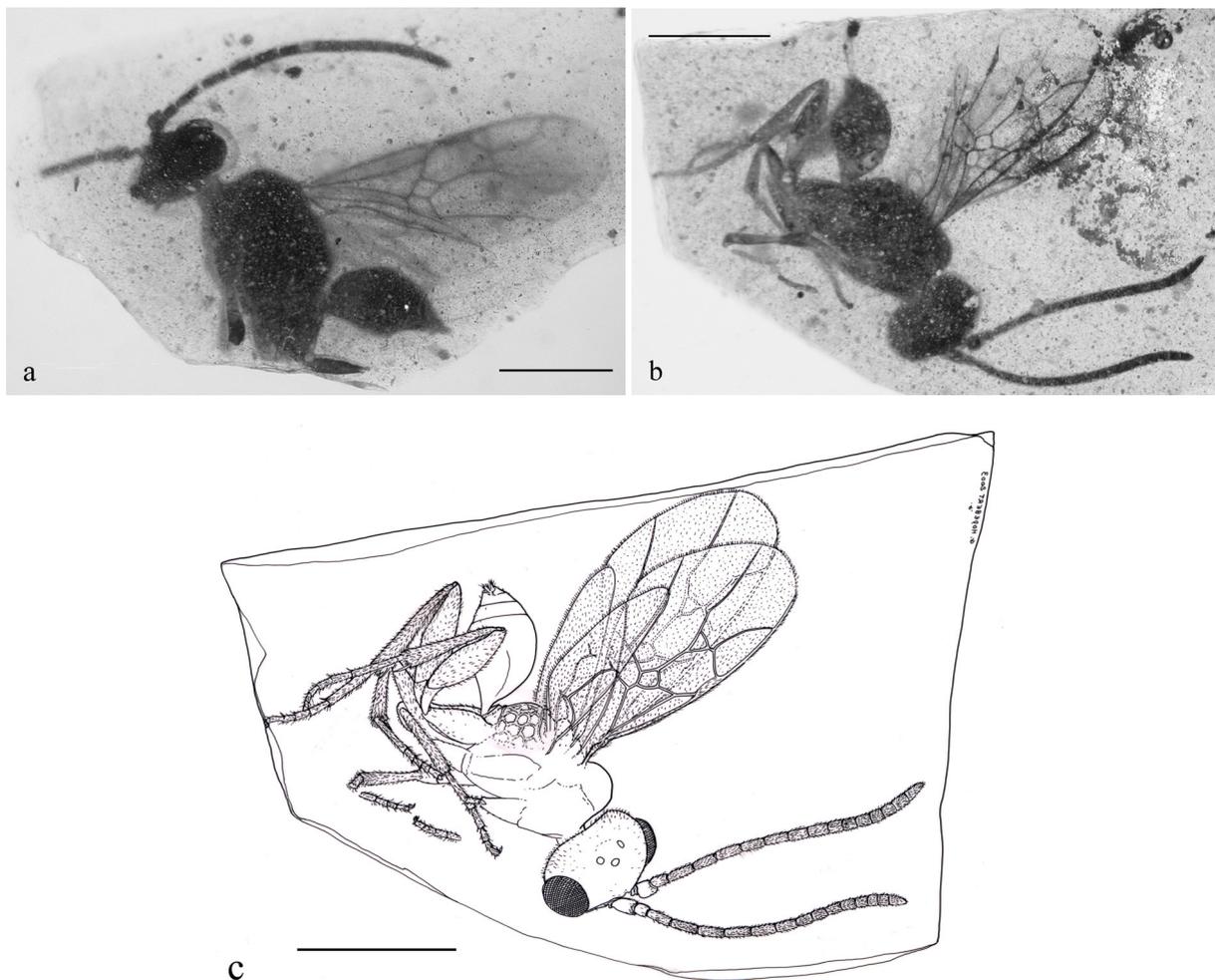


Fig. 25. *Guyotemaimetsha enigmatica* gen. n., sp. n. (échelles: 1 mm). a - holotype MNHN ARC 234.3; b - paratype MNHN ARC 234.1; c - reconstitution de la forme générale du paratype.

Pattes: longues et fines; premier tarsomère prothoracique avec un strigil (appendice de nettoyage des antennes) correspondant à une épine apicale spécialisée; deux fortes épines apicales sur les tibias méso- et métathoraciques mais pas de petites épines le long du tibia et des tarse métathoraciques; épine du tibia métathoracique aussi longue que le basitarse; cinq tarsomères à chaque patte; tarsomères basaux plus longs que les autres, tarsomère basal du tarse métathoracique aussi long que quatre tarsomères apicaux combinés; dent interne des griffes tarsales plus courte que les autres dents.

Métasoma: premier segment avec tergite et sternite fusionnés pour former un pétiole, pétiole cylindrique, rugueux, non ponctué, très court, 0.11 mm de long, nettement plus court que la hauteur du propodéum; attachement du pétiole au propodéum très proche de la base de la hanche métathoracique; métasoma 0.75 mm de long et 0.4 mm de haut, petit, en forme de poire, non comprimé latéralement et triangulaire, avec une terminaison apicale aiguë; premier et second segments du métasoma entièrement glabres, segments 3 à 6 avec une fine pilosité uniquement en surface dorsale; aiguillon non visible très court dépassant très légèrement l'apex métasomal, au moins chez la femelle (MNHN ARC 234.1). Apex métasomal différent chez MNHN ARC 234.3, sans aiguillon ni ovipositeur visible; cerques avec une courte soie apicale.

Relations phylogénétiques. *Guyotemaimetsha* gen. n. appartient aux Evaniomorpha du fait de son métapostépisternum allongé, articulant le mésocoxa loin de sa base (Rasnitsyn, 2002). Chez *Guyotemaimetsha* gen. n., l'articulation du propodéum avec le métasoma est proche des coxae postérieures, ce qui empêche de l'attribuer aux Evanioidea (d'après Rasnitsyn, 1988: fig. 2, 2002: 244); il est attribuable aux Ceraphronoidea à cause du caractère "veine A de l'aile postérieure perdue au-delà de cu-a". Rasnitsyn considère la famille Megalyridae Schletterer, 1889 comme un groupe paraphylétique duquel émergent les six autres familles de Ceraphronoidea (*sensu* Rasnitsyn, 2002). Parmi ces différentes familles, Rasnitsyn (1988) caractérise les Maimetshidae comme suit: "antennes à 16 segments"; "aile antérieure avec cellule 1m-cu (= [1M]) petite, distante de la cellule 2rm (= [1Rs]), et avec 3r-m perdue, 2m-cu mince"; et "1^{er} segment du métasoma petit, en anneau". *Guyotemaimetsha* gen. n. possède tous ces caractères, excepté la veine 3r-m nébuleuse mais présente. Le même auteur (2002) définit la famille par "16 segments antennaires" et "l'attachement antennaire distant du clypéus" qui sont présents chez *Guyotemaimetsha*.

Shaw (1988, 1990) remet en cause la séparation entre les Maimetshidae et les Megalyridae et considère que *Maimetsha* Rasnitsyn, 1975 est un mégalyride apparenté à la

tribu Dinapsini Waterston, 1922 (Waterston, 1922). Son analyse cladistique est basée sur un "ancêtre mégalyride hypothétique" pour l'enracinement des arbres, établi après une comparaison avec les autres "Ceraphronoidea, Evanioidea, et Trigonalidae". Malheureusement, une telle méthode ne permet pas de tester correctement la monophylie du groupe étudié, et la polarisation des caractères est alors établie sur des présomptions. Le clade Diapsini *sensu* Shaw (1990) est donc supporté par les synapomorphies présumées suivantes: (1) présence d'une carène oculaire orbitale; (2) segment apical de Rs tubulaire et recourbé vers le stigma; (3) segment basal de Rs issu de Rs+M. *Maimetsha* possède les caractères (2) et (3), et Shaw a ajouté que le caractère (1) reste inconnu pour ce taxon. Cependant, Rasnitsyn (1975: text-fig. 87) n'a figuré aucune structure de ce type chez *Maimetsha arctica* Rasnitsyn, 1975, et *Guyotemaimetsha* n'a pas de carène oculaire orbitale semblable à celles des Diapsini modernes (Baltazar, 1961: fig. 1; Hedquist, 1967; Shaw, 1987). En outre, la polarisation des caractères (2) et (3) telle qu'elle est proposée par Shaw (1990) semble peu probable, car ils sont également présents chez les représentants les plus fondamentaux d'Evaniidae, l'une des familles utilisées par Shaw pour établir son ancêtre mégalyride hypothétique (Basibuyuk *et al.*, 2002).

D'après Ronquist *et al.* (1999: fig. 8), la famille Maimetshidae a une position très incertaine mais pourrait être le groupe frère d'un grand clade incluant les autres 'Evaniomorpha nec Ceraphronoidea' + 'Proctotrupoidea incl. Ceraphronoidea', exceptés les Praeaulacidae.

Les autres genres fossiles attribués aux Megalyridae diffèrent fortement de *Guyotemaimetsha* gen. n. par leur nervation alaire réduite (Brues, 1923, 1933; Rasnitsyn, 1977; Shaw, 1990). Les Megalyridae: Cleistogastrinae Rasnitsyn, 1975 en diffèrent fortement par leur grande cellule [1M] à l'aile antérieure (Rasnitsyn, 1975, 1986, 1990; Zhang, 1985; Ren, 1995). Shaw (1988) a exclu ce groupe des Megalyridae et a proposé d'en faire une famille Cleistogastridae distincte.

Les caractères listés ci-dessus et que Rasnitsyn (1988, 2002) a utilisé pour définir les Maimetshidae sont aussi présents chez *Cretogonalyx taimyricus* Rasnitsyn, 1977 (Cénomaniens du Taimyr), taxon attribué au Trigonalidae Cresson, 1867. Rasnitsyn (2002) caractérise cette dernière famille comme suit: "dentition mandibulaire asymétrique (mandibule gauche à 3 dents, droite à 4 dents)" (voir aussi Yamane et Yamane, 1975; Carmean et Kimsey, 1998); "sulcus mésoscutal médian et apodème interne respectif perdus"; "sternite métasomal dur, convexe"; "ovipositeur interne". Tous ces caractères sont inconnus chez *Guyotemaimetsha* gen. n. *Cretogonalyx taimyricus* diffère des Trigonalidae modernes

par sa nervation de l'aile antérieure, et particulièrement par sa cellule [1M] très petite (Schulz, 1907; Carmean et Kimsey, 1998). De plus, la moitié apicale du métasoma n'est pas préservée d'après Rasnitsyn (1977). Celui-ci l'a attribué aux Trigonalidae sur la base de l'asymétrie mandibulaire. Une révision de *Cretogonalys* pourrait être nécessaire pour vérifier sa position systématique exacte. Néanmoins, des affinités entre *Guyotemaimetsha* et *Cretogonalys* ne peuvent être exclues du fait de grandes similitudes des parties préservées de la nervation de l'aile antérieure.

Le genre crétacé inférieur *Arossia* Rasnitsyn et Jarzembowski, 1998 (Stephanoidea, famille *incertae sedis*) est actuellement considéré comme semblable à *Maimetsha* et à *Cretogonalys* (Rasnitsyn *et al.*, 1998). Il est basé sur une aile antérieure isolée qui diffère de *Guyotemaimetsha* par sa cellule [1M] nettement plus grande, et par la veine 3r-m tubulaire.

En conclusion, si *Guyotemaimetsha* gen. n. présente de grandes similitudes avec *Maimetsha*, son attribution à la même famille Maimetshidae reste faiblement supportée, du fait de la position énigmatique de cette dernière famille au sein des Ceraphronoidea. Une révision phylogénétique des Ceraphronoidea crétacés sera nécessaire pour clarifier leurs relations exactes.

4.2.2. Hyménoptères Formicidés (Perrichot *et al.*, soumis)

Dlussky (1996) a décrit dans l'ambre du Myanmar le genre *Haidomyrmex*, une fourmi très particulière caractérisée par des mandibules très spécialisées. Nous décrivons ici deux spécimens du même genre, une femelle ailée et une ouvrière probable, découverts dans l'ambre d'Archingeay.

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Ordre Hymenoptera Linnaeus, 1758

Famille Formicidae Latreille, 1809

Sous-famille incertaine (not Sphecomyrminae *contra* Dlussky, 1996 and Bolton, 2003)

Tribe Haidomyrmecini Bolton, 2003

Genre *Haidomyrmex* Dlussky, 1996

Espèce type. *Haidomyrmex cerberus* Dlussky, 1996.

Autre espèce. *Haidomyrmex* sp., Perrichot et Nel

Note. Bolton (2003, p. 74) a placé le genre *Haidomyrmex* dans une nouvelle tribu, Haidomyrmecini. Compte tenu des nouveaux spécimens décrits ici, nous conservons cette classification mais devons en modifier la diagnose comme suit: ocelles absents ou présents (selon la caste? Cf. ci-après); constriction distincte entre le premier et le second segment métasomal (=segments abdominaux III et IV).

Haidomyrmex sp., Perrichot et Nel

(fig. 26)

Holotype. Spécimen MNHN ARC 50.2 (presque complet, femelle ailé). Fossilisé dans un morceau d'ambre avec un coléoptère Buprestidae et un psocoptère Proprionoglarididae ou Archaeotropidae? (paratype mâle de *Proprionoglaris guyoti* Perrichot et Nel, décrit en 4.2.5).

Paratype. Spécimen MNHN ARC 242 (la tête et une partie du mésosoma, ouvrière?).

Les spécimens sont déposés au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien supérieur, niveau A1c (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Diagnose. Cette espèce diffère de *H. cerberus* par la partie basale des mandibules très courte, de sorte que l'apex de la mandibule est très proche de la tête, particulièrement pour le spécimen MNHN ARC 242; une dent lisse sur le coude de la mandibule; de grands yeux; de grands ocelles; antenne coudée et scape antennaire plus long que chez *H. cerberus*. Il est impossible de déterminer si ces différences ont une origine générique, spécifique, ou de caste. Nous attribuons donc ces spécimens français à une nouvelle espèce indéterminée sur la base des caractères précédemment cités.

Description. Holotype femelle MNHN ARC 50.2: longueur totale du corps *circa* 3,70 mm. Tête 0,85 mm de long (mandibules exclues), 0,90 mm de large, 0,65 mm de haut; carène frontale absente; fosse antennaire en position latérale; yeux assez grands; ocelles non visibles mais pouvant être présents; front difficilement visible; clypéus courbé en dessous, formant un angle avec la face frontale du crâne; géna (= joue) très grande, concave entre le clypéus et la base des mandibules; mandibules très grandes, en forme de L, coudées en angle droit, 0,65 mm de long, avec une extrémité aiguë et une petite dent lisse au niveau du coude; partie basale de la mandibule avant le coude 0,3 mm de long; palpes maxillaires non visibles, cachés

sous la tête; antenne coudée, avec 12 articles, 2,37 mm de long; scape antennaire long (0,5 mm) et étroit (0,1 mm de large, longueur du scape/largeur du scape = 5), n'atteignant pas la bordure occipitale (scape index: longueur du scape/largeur de la tête = 0,55), scape avec un lobe apical interne court mais distinct; funicule antennaire 1,87 mm de long; ratio (longueur du scape/longueur du funicule) = 0,27; index IK1 (longueur du scape/longueur de l'antenne) = 0,21; funicule à onze segments, n'augmentant pas en largeur apicalement et de longueur égale, (0,17 mm), sans massue distincte (diamètre basal > diamètre apical).

Alitrunk (= mésosoma = thorax + propodéum): environ 1,5 mm de long, étroit et allongé; imberbe et sans microsculpture visible; pronotum avec un cou allongé, 0,3 mm de long; une suture nette entre le pronotum et le mésonotum; propodéum allongé avec une face antérieure assez haute; spiracles métathoraciques, spiracles propodéaux et orifices de la glande métapleurale non visibles si présents; pas de lobes latéraux visibles sur le propodéum.

Pattes: toutes longues; sans trochantellus; griffes prétarsales 0,1 mm de long, avec une dent supplémentaire; formule des épines 1:2:2; pattes médianes et postérieures avec une épine tibiale principale finement pectinée, celle des pattes antérieures correspondant à une entaille ornée de soies à la base du tarse; longueur des segments des pattes: fémur antérieur 0,8 mm, tibia antérieur 0,7 mm, tarse antérieur 0,6 mm; fémur médian 0,95 mm; tibia médian 0,55 mm, basitarsomère médian 0,4 mm, tarses médians 2 à 5 0,5 mm, fémur postérieur 1,0 mm, tibia postérieur 0,85 mm, basitarsomère postérieur 0,6 mm, tarses postérieurs 2 à 5 0,65 mm.

Aile antérieure: hyaline, 2,35 mm de long, 0,75 mm de large; ptérostigma développé, 0,35 mm de long, 0,01 mm de large; cellule [1M] fermée, 0,25 mm de long, 0,1 mm de large; cellule [1R1] 0,5 mm de long, 0,12 mm de large; cellule [1Rs] fermée mais cellule [2Rs] ouverte distalement; cellule [2R1] 0,6 mm de long, 0,25 mm de large; veine 2r-m légèrement distante de r-rs.

Aile postérieure mal préservée: environ 1,40 mm de long, 0,60 mm de large.

Pétiole: bien distinct du propodéum et du métasoma, 0,50 mm de long, avec un pédoncule antérieur, 0,15 mm de large, et un noeud dorsal postérieur fort, 0,25 mm de haut et 0,3 mm de large; il est impossible de déterminer si la fusion tergo-sternale est présente ou non; forte constriction postérieure du pétiole au niveau de son attachement au métasoma.

Métasoma: globuleux, environ 1,85 mm de long, 1,0 mm de large au maximum; constriction nette entre les segments abdominaux III et IV; spiracles non visibles; un aiguillon visible, 0,25 mm de long (donc le spécimen est une femelle).

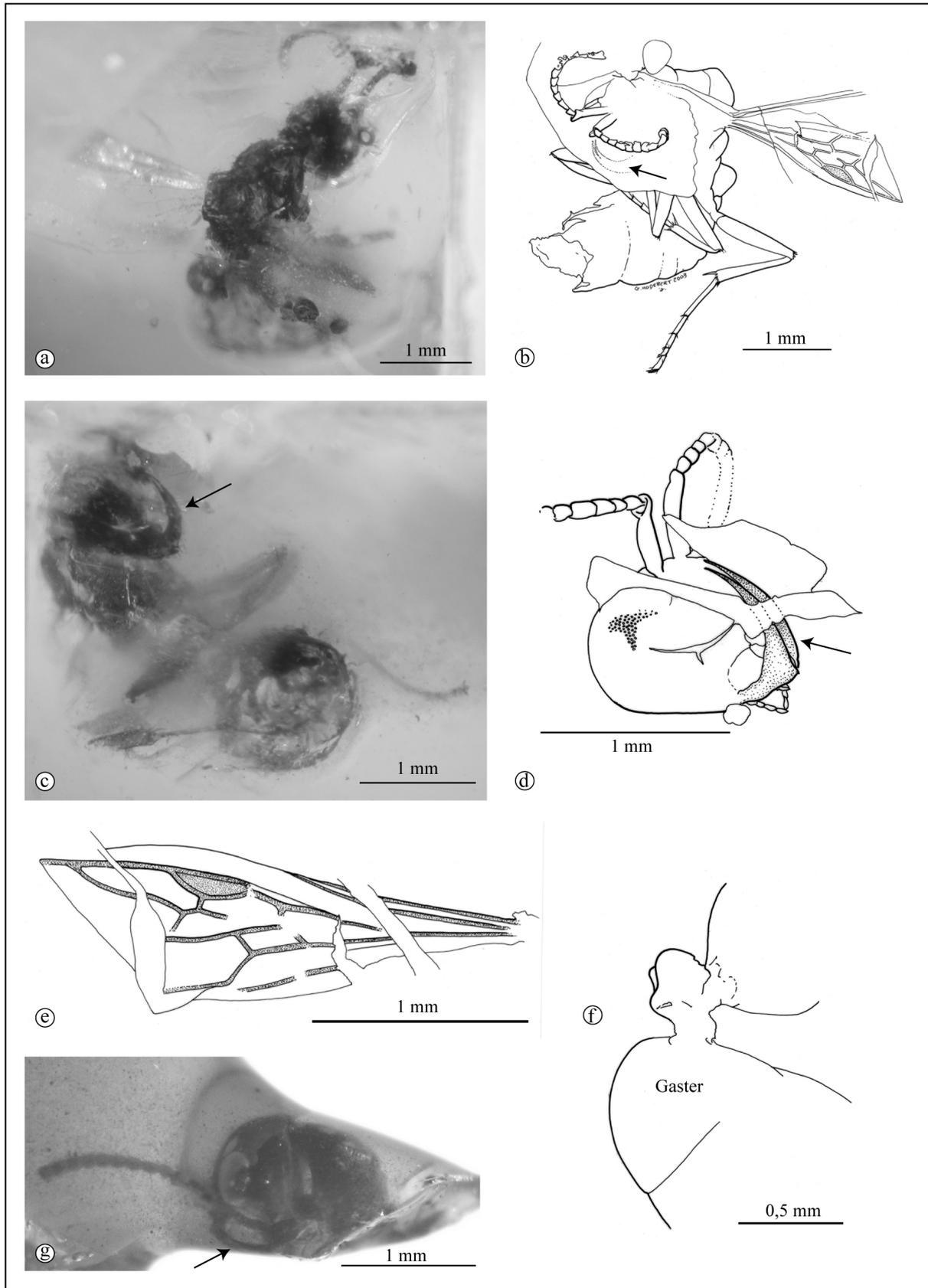


Fig. 26. *Haidomyrmex* sp., Perrichot et Nel. Les flèches indiquent les mandibules. a-f: holotype MNHN ARC 50.2; a - forme générale, vue dorsale; b - reconstitution de la forme générale en vue dorsale inversée; c - forme générale, vue ventrale; d - reconstitution de la tête; e - reconstitution de l'aile antérieure; f - reconstitution en vue latérale du pétirole; g - paratype MNHN ARC 242, vue latérale.

Paratype MNHN ARC 242 (ouvrière?). Seuls sont préservés la tête et le pronotum. Tête: 0,87 mm de long, 0,9 mm de large, 0,6 mm de haut; pas de microsculpture sur le tégument; yeux assez grands, 0,35 mm de long, 0,2 mm de large; deux ocelles latéraux elliptiques, assez grands, 0,1 mm de long, placés juste en arrière des yeux; ocelle médian nettement plus petit, en position assez postérieure; front difficilement visible; clypéus courbé en dessous, formant un angle avec la face frontale du crâne; présence d'au moins deux longues soies au niveau du clypéus; géna très grande, concave entre le clypéus et la base des mandibules; mandibule très grande, en forme de L, coudée en angle droit, 0,5 mm de long, avec une extrémité aiguë et une dent lisse au niveau du coude; partie basale de la mandibule avant le coude 0,15 mm de long; palpes maxillaires non visibles, cachés sous la tête; antenne coudée, avec 12 articles; scape antennaire long (0,3 mm) et étroit (0,08 mm de large, longueur du scape/largeur du scape = 3,75), n'atteignant pas la bordure occipitale (scape index: longueur du scape/largeur de la tête = 0,33), scape avec un lobe apical interne très petit; funicule antennaire 1,1 mm de long; ratio (longueur du scape/longueur du funicule) = 0,27; index IK1 (longueur du scape/longueur de l'antenne) = 0,21; funicule avec onze segments n'augmentant pas en largeur apicalement et de longueur égale (0,1 mm), sans massue distincte (diamètre basal > diamètre apical).

Pronotum: environ 0,3 mm de long; imberbe et sans microsculpture; cou allongé.

Discussion. L'attribution de ces deux spécimens à la même espèce est basée sur leurs mandibules très particulières. Les différences dans la longueur de leur scape antennaire et de la partie basale des mandibules pourraient correspondre à une différence de caste (femelle ailée *versus* ouvrière? Il est peu probable que le paratype soit un mâle puisqu'il possède des mandibules spécialisées. Chez les fourmis modernes dont les femelles ont des mandibules fortement modifiées (e. g., *Dacetini*, *Polyergus*, *Odontomachus*), celles des mâles sont plus simples. Ce fossile est donc plus probablement une ouvrière).

Ces insectes sont proches de *Haidomyrmex cerberus* Dlussky, 1996 par les caractères suivants: forme orthognathe très spécialisée des mandibules (synapomorphie unique); forme du clypéus; génas hautes et concaves; présence d'au moins deux soies assez longues au niveau du clypéus; pas de trochantellus; griffes avec une dent interne; pétiole nodiforme, avec un pédoncule antérieur distinct et un nœud dorsal postérieur fort. Ceci justifie leur attribution au genre *Haidomyrmex* Dlussky.

Haidomyrmex partage avec les Formicidae les caractères suivants: antenne coudée, scape assez long n'atteignant pas la bordure occipitale (Baroni-Urbani, 1989; Baroni-Urbani *et*

al., 1992). La glande métapleurale n'est pas visible sur les deux spécimens français, mais Dlussky (1999a) indique sa présence chez l'holotype du Myanmar. Gauld et Bolton (1988) considèrent la présence de cette glande métapleurale comme une synapomorphie des Formicidae. Grimaldi *et al.* (1997) puis Grimaldi et Agosti (2000b: 691) ont souligné son importance, alors que son orifice n'est pas toujours visible extérieurement même si la glande est présente (Gauld et Bolton, 1988).

Le premier segment du métasoma (vrai segment abdominal II) de *Haidomyrmex* est un pétiole bien différencié, avec un pédoncule et un nœud haut, et il est nettement séparé du reste du métasoma par une constriction distincte. Un pétiole différencié est également présent chez d'autres familles d'hyménoptères (e. g., caractère homoplasique), en particulier *Apterogyna* chez les Bradynobaenidae. Néanmoins, l'ensemble des analyses cladistiques des hyménoptères Aculéates a indiqué que chez les fourmis, ce caractère est indépendant des autres groupes et que, bien qu'homoplasique, il apparaît dans le cladogramme des Aculéates comme une synapomorphie des Formicidae mais également de certaines autres sous-familles (Brothers et Carpenter, 1993; Brothers, 1999).

Dlussky (1996) a placé *Haidomyrmex* dans la sous-famille Sphecomyrminae, en se basant sur les caractères suivants: scape court (erroné) et pédicelle court (en réalité nettement plus long que chez *Sphecomyrma* Wilson et Brown, 1967 (voir Wilson *et al.*, 1967: fig. 2). Grimaldi *et al.* (1997) ont remis en question cette attribution, à cause de l'absence d'ocelles, de la structure de la tête, et du scape nettement plus court que chez les Sphecomyrminae crétacés. Cependant, au moins une caste de *Haidomyrmex* possède des ocelles et un scape assez long, comme le montre le spécimen français MNHN ARC 242. Bolton (2003, pp. 74, 261) considère quant à lui l'appartenance du genre *Haidomyrmex* aux Sphecomyrminae comme indubitable. Néanmoins, nous excluons *Haidomyrmex* de cette sous-famille du fait de la constriction du métasoma entre les premier et second segments, du pétiole haut, du scape long, et du pédicelle long (voir diagnose des Sphecomyrminae dans Grimaldi *et al.*, 1997: p. 7-8, et Bolton, 2003: p. 74).

Des représentants des sous-familles Ponerinae, Ecitoninae, Amblyoponinae, Proceratiinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Cerapachyinae et Dorylinae ont une constriction entre les premier et second segments du métasoma similaire à celle observée chez *Haidomyrmex*. Ils ont aussi un aiguillon apparent. *Haidomyrmex* partage l'épine tibiale pectinée sur les pattes postérieures avec les Formicinae, Dolichoderinae, et certains Ponerinae (Brothers, 1975; Hölldobler et Wilson, 1990). Cependant, la confusion qui règne encore actuellement dans la phylogénie des fourmis (Astruc *et al.*, 2004; Baroni Urbani *et al.*, 1992;

Brothers, 1975, 1999; Brothers and Carpenter, 1993; Bolton, 1990a, 1990b, 2003; Grimaldi *et al.*, 1997; Ohnishi *et al.*, 2003; Saux *et al.*, 2004; Shattuck, 1992; Taylor, 1978; Ward, 1990; Ward and Brady, 2003), ainsi que le manque d'informations sur plusieurs caractères importants chez *Haidomyrmex*, ne nous permettent pas actuellement d'attribuer ce genre à une sous-famille précise.

Conclusions. Les plus anciennes fourmis connues jusqu'à présent provenaient du Cénomaniens ou du Turonien, avec des spécimens fossilisés dans l'ambre du Myanmar et du New Jersey (Dlussky, 1996; Grimaldi *et al.*, 1997, 2002; Grimaldi et Agosti, 2000a). Cruickshank et Ko (2003) ont cependant redaté l'ambre du Myanmar, et par la même les genres *Haidomyrmex*, *Burmomyrma* et *Sphecomyrma* à l'Albien supérieur. La présente découverte d'un spécimen du genre *Haidomyrmex* dans l'ambre d'Archingeay s'accorde donc avec l'hypothèse d'un âge Albien terminal pour l'ambre du Myanmar.

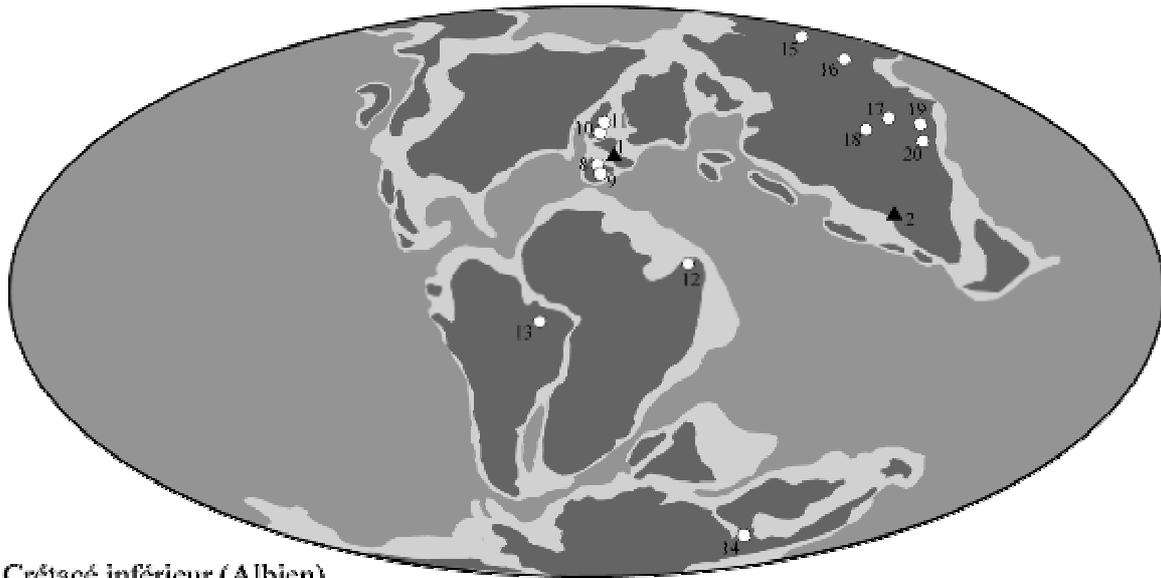
Si cette nouvelle datation est correcte, cela implique une origine des Sphecomyrminae plus ancienne que l'Albien terminal suggéré par Dlussky *et al.* (2004). Par ailleurs, la présence contemporaine de *Haidomyrmex* dans les ambres de France et du Myanmar implique une origine antérieure sur un même paléocontinent, lorsque la Laurasia n'était pas encore fragmentée en masses insulaires, et donc au plus tard à l'Aptien inférieur d'après les cartes paléogéographiques de Scotese (2001). Ceci nous conduit à reconsidérer l'âge des premiers Formicidae, comme l'avait déjà suggéré la découverte récente de *Gerontoformica cretacica* Nel et Perrault dans ce même ambre d'Archingeay (Nel *et al.*, 2004b, cf. annexe 3). Jusqu'à présent, les fourmis fossiles et leur groupe-frère Armaniidae n'apparaissent pas avant l'Albien. Du fait de la relative rareté des gisements d'insectes fossiles datés du Crétacé inférieur, cela pourrait refléter un biais dans l'enregistrement fossile, mais leur absence dans les très riches dépôts d'Australie, du Brésil, de Chine, du Liban, de Russie, d'Angleterre et d'Espagne (fig. 27a) est statistiquement significative et s'accorde bien avec l'hypothèse de Grimaldi et Agosti (2000a), Ward et Brady (2003) et Dlussky *et al.* (2004) suggérant que les sous-familles de fourmis se sont principalement différenciées à partir de l'Albien et jusqu'au Turonien. Néanmoins, étant déjà largement réparties et bien diversifiées dès la fin de l'Albien, les fourmis ont probablement existé plus tôt au Crétacé inférieur, comme suggéré par Crozier *et al.* (1997) et Nel *et al.* (2004b), même si elles étaient encore rares et donc potentiellement peu fossilisables.

Malgré la présente découverte et la mise à jour des données fossiles, notamment pour les ambres de France et du Myanmar, il est encore difficile de statuer sur l'une ou l'autre sous-

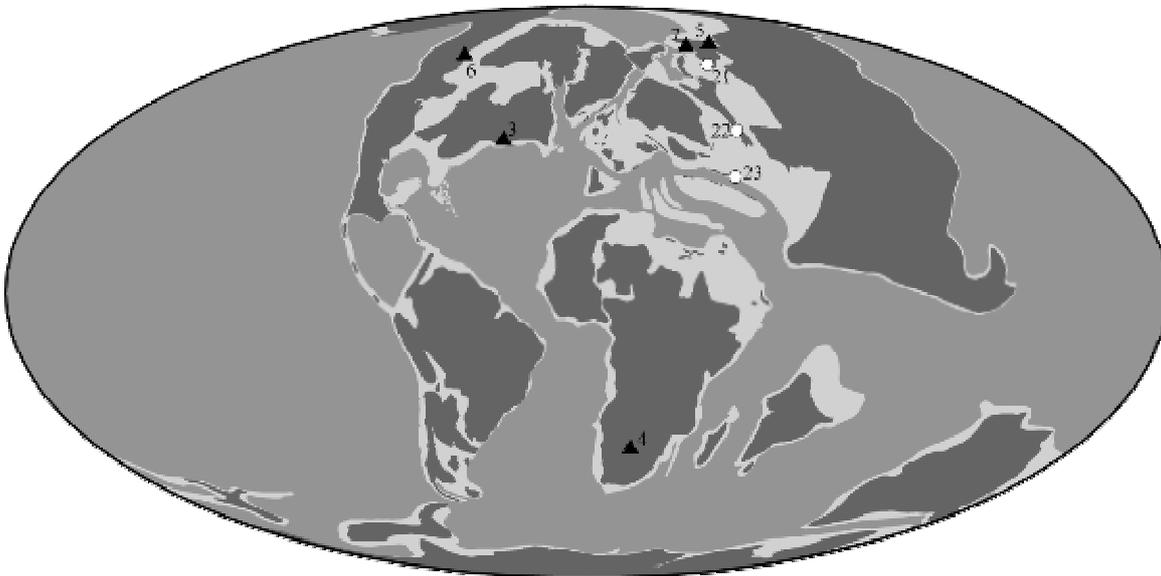
famille dont pourraient être issus ces premiers représentants: *Haidomyrmex* ne semble pas basale dans la phylogénie des fourmis (Bolton, 2003) et, bien qu'appartenant peut-être à la plus primitive sous-famille Sphecomyrminae, ses affinités demeurent actuellement incertaines, de même que *Burmomyrma* et *Gerontoformica*. Néanmoins, étant donné la combinaison de ses caractères, *Gerontoformica* pourrait être un ancêtre des Formicinae et Dolichoderinae.

Aspects paléogéographiques. Les Formicidae actuels ont une distribution cosmopolite, mais de nombreuses lignées sont endémiques d'un continent. D'après Grimaldi et Agosti (2000a), cette distribution pourrait s'expliquer par la fragmentation de la Pangée qui aurait isolé des ancêtres sur les différentes masses continentales. Ces ancêtres se seraient ensuite diversifiés indépendamment sur chacun des continents. La présence de fourmis *sensu stricto* et de formicoïdés sur le continent Gondwana reste pourtant inconnue au Crétacé: des hyménoptères ont été attribués aux Formicidae dans les gisements fossiles du Brésil, d'Australie, et dans l'ambre du Liban, mais cette attribution a été réfutée depuis (Jell et Duncan, 1986, Brandão *et al.*, 1989, Darling et Sharkey, 1990, Naumann, 1993, Dlussky, 1999b, Poinar et Milki, 2001). Récemment, la plus ancienne occurrence de fourmis gondwaniennes a été signalé dans le Turonien du Botswana (fig. 27b), au travers d'une faune assez diversifiée de Ponerinae et Myrmicinae, auxquelles s'ajoutent des Armaniidae (Dlussky *et al.*, 2004). Si ce n'est pas un biais dans l'enregistrement fossile, et les fourmis et Armaniidae étant totalement absents des trois riches gisements gondwaniens, cela pourrait indiquer une diversification plus précoce des fourmis sur le continent Laurasia. Les plus anciens Armaniidae connus apparaissent en Russie dans des gisements Albiens et Cénomaniens (Dlussky, 1983, 1999a), de sorte qu'il n'y a toujours aucune évidence que les Armaniidae et les Formicidae aient co-existé avant le Turonien (e. g., au Botswana et peut-être au Kazakhstan (Dlussky, 1975; Dlussky *et al.*, 2004)). Les fourmis laurasiennes auraient évolué indépendamment des Armaniidae sur des masses insulaires distinctes, ce qui pourrait expliquer leur absence dans d'autres gisements laurasiens pourtant très riches en insectes fossiles comme l'Espagne, l'Angleterre, la Sibérie et la Chine.

Enfin, la grande rareté des fourmis au Crétacé inférieur pourrait également être liée à des habitats bien particuliers et confinés, ce qui aurait fortement limité les possibilités de fossilisation. La préservation inhabituelle de nombreux arthropodes de litière (cf. 3.4.4 et Perrichot, 2004) a probablement favorisé la présence des fourmis parmi l'entomofaune de l'ambre créacé de France.



Crétacé inférieur (Albien)



Crétacé supérieur (Maastrichtien)

Fig. 27. Distribution paléogéographique des fourmis au Crétacé inférieur (a) et supérieur (b) (triangles) et gisements majeurs à insectes fossiles (> 100 insectes, d'après Eskov, 2002; Rasnitsyn et Zherikhin, 2002 (cercles)). 1, *Gerontofornica cretatica*, *Haidomyrmex* sp., sous-famille incertaine; Albien sup., Archingeay, France (Nel *et al.*, 2004b; Perrichot *et al.*, sous presse-b). 2, *Haidomyrmex cerberus*, *Burmomyrma rossi*, sous-famille incertaine (Dlussky, 1996), *Sphecomyrma* sp., Sphecomyrminae (Grimaldi *et al.*, 2002); Albien sup., Myanmar. 3, *Sphecomyrma freyi*, *S.* sp., *Baikuris casei*, Sphecomyrminae; *Brownimecia clavata*, Ponerinae (Wilson *et al.*, 1967; Grimaldi *et al.*, 1997); *Kyromyrma neffi*, Formicinae; Turonien, New Jersey (Grimaldi et Agosti, 2000a). 4, *Afropone oculata*, *A. orapa*, Ponerinae; *Afromyrma petrosa*, Myrmicinae; Turonien, Orapa, Botswana (Dlussky *et al.*, 2004). 5, *Cretomyrma arnoldi*, *C. unicornis*, *Dlusskyidris zherichini*, Sphecomyrminae; Santonien, Taimyr, Sibérie (Dlussky, 1975). 6, *Sphecomyrma canadensis*, (Wilson, 1985); *Canapone dentata* (Ponerinae), *Eotapinoma macalpini* (Dolichoderinae?); Campanien, Alberta, Canada (Dlussky, 1999b). 7, *Baikuris mandibularis*, *B. mirabilis*, Sphecomyrminae; Santonien? Taimyr, Sibérie (Dlussky, 1987); 8, Álava, Espagne, Aptien sup.-Albien inf.; 9, Montsec, Espagne, Berriasien-Valanginien; 10, Purbeck Group, Angleterre, Berriasien; 11, Wealden Supergroup, Angleterre, Hauterivien-Barrémien; 12, Liban, Néocomien; 13, Santana Fm, Brésil, Aptien; 14, Koonwarra, Australie, Aptien; 15, Khetana, Sibérie, Albien; 16, Baissa, Sibérie, Néocomien; 17, Khutel-Khara, Mongolie, Crétacé inf.; 18, Bon-Tsagan, Mongolie, Barrémien-Aptien; 19, Yixian Fm, Chine, Barrémien; 20, Laiyang Fm, Chine, Néocomien; 21, Agapa, Sibérie, Cénomanién; 22, Kzyl-Zhar, Kazakhstan, Turonien; 23, Agdzakend, Azerbaïjan, Cénomanién.

Considérations paléoécologiques. Les découvertes actuelles n'établissent pas clairement la vie en société des fourmis crétacées. Dlussky (1996) a suggéré une semi-socialisation pour *Haidomyrmex*, du fait de ses mandibules très spécialisées qui, en plus de servir à la capture de proies, pouvaient « être utilisées pour nourrir la progéniture ». *Haidomyrmex* sp. est représentée par une ouvrière probable possédant des ocelles et par une femelle ailée avec un scape antennaire différent. *Gerontofornica cretacica* gen. n., sp. n. serait une ouvrière (Nel *et al.*, 2004b, cf. annexe 3). Ceci suggère l'existence de castes chez les fourmis de Charente-Maritime. Parallèlement, de nombreux insectes du même écosystème, fossilisés dans l'ambre d'Archingeay, s'avèrent déjà évolués. Parmi eux, les araignées Zodariidae sont des prédateurs très spécialisés (Canard *et al.*, en préparation): les représentants actuels de cette famille se nourrissent exclusivement de fourmis (Pekár et Křál, 2002). Or, une telle spécialisation implique une relative abondance des proies qui elles-mêmes doivent avoir des moyens de défense efficaces. Actuellement, c'est la socialisation qui permet aux fourmis de se défendre efficacement, notamment avec des soldats aux mandibules spécialement développées. Si l'on admet que les Zodariidae crétacées pouvaient avoir un même régime alimentaire exclusivement myrmécophage, alors leur présence, de même que le système cranio-mandibulaire très spécialisé chez *Haidomyrmex*, pourraient indiquer une organisation déjà évoluée des fourmis crétacées, avec le probable développement de sociétés.

4.2.3. Orthoptère Gryllotalpidé (Perrichot *et al.*, 2002)

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Ordre Orthoptera Olivier, 1789

Famille Gryllotalpidae Leach, 1815

Genre *Marchandia* Perrichot et Nel, 2002

Etymologie. D'après Mr. Paul Marchand, propriétaire de la carrière d'Archingeay où fût découvert l'ambre.

Espèce type. *Marchandia magnifica*.

Diagnose. Ce genre est principalement caractérisé par la structure de sa patte antérieure: (1) tibia avec deux processus digitaux articulés, l'externe simple mais l'interne bifurqué (caractère unique, probablement autapomorphique); (2) une rangée de soies longues et robustes le long de la marge interne du tibia; (3) forts processus aux premiers et seconds tarsomères; (4) fémur long et cylindrique, non élargi; (5) trochanter non élargi; (6) tibia prothoracique sans épine.

Note. Les caractères (4) (5) et (6) sont probablement plésiomorphes mais il n'est pas exclu qu'ils puissent être liés au fait qu'il doit s'agir d'une jeune larve. Chez les *Gryllotalpa* modernes, la jeune larve a un fémur prothoracique moins large que chez les adultes (Tindale, 1928).

Marchandia magnifica Perrichot et Nel, 2002

(figs. 28-29)

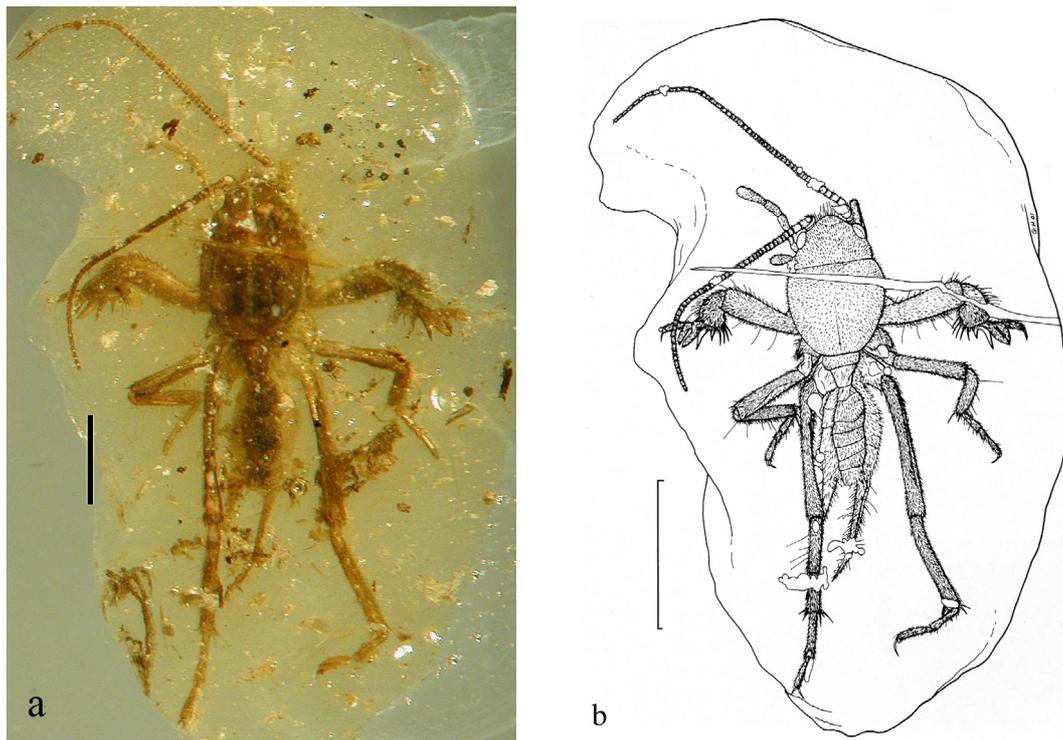


Fig. 28. *Marchandia magnifica* Perrichot et Nel. Holotype MNHN ARC 115.12. a - vue dorsale (échelle: 1 mm); b - reconstitution de la forme générale (échelle: 2 mm).

Holotype. MNHN ARC 115.12, un spécimen complet fossilisé dans un morceau d'ambre de litière avec 76 autres arthropodes (un autre spécimen incomplet de Gryllotalpidae, représenté uniquement par ses deux pattes métathoraciques identiques à celles de l'holotype, et appartenant probablement à la même espèce; 7 Orthoptera Tridactyloidea; 20 Diptera (dont 14 Psychodidae adultes); 2 Blattodea; 2 Heteroptera Schizopteridae; 6 Collembola; 11 Isopoda). Holotype déposé au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien terminal, niveau A1c (A1s *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Étymologie. D'après l'état de conservation exceptionnel du spécimen.

Diagnose. Celle du genre.

Description. Corps complet, très petit, 3.8 mm de long. C'est probablement une jeune larve plus qu'une petite espèce. Pas d'appendices génitaux visibles, exceptés les cerques pluri-articulés, aussi longs que l'abdomen (1.4 mm de long). Abdomen de 1.8 mm de long, assez mal préservé.

Thorax: pronotum large, ovale et allongé, 1.2 mm de long, 1.3 mm de large; il est moins développé que celui des *Gryllotalpa* modernes, ses parois arrivant au-dessus mais pas auprès des coxae (= hanches) prothoraciques; l'organisation des sternites thoraciques est semblable à celle des *Gryllotalpa* modernes, avec des pro- et mésosternites étroits entre de grands pro- et mésocoxae et un métasternite grand et large.

Tête: 0.8 mm de long, 1.0 mm de large (à partir du dessus), moins cachée sous le pronotum que les *Gryllotalpa* modernes; distance entre l'oeil et la marge antérieure du pronotum, 0.2 mm; oeil arrondi, diamètre 0.2 mm; distance entre les yeux, 0.6 mm; pas d'ocelles visibles; base des antennes juste devant les yeux; antennes 3.7 mm de long; palpe maxillaire identique à celui des actuels *Gryllotalpa* (Srivastava *et al.*, 1983), avec cinq palpomères, les deux plus courts étant à la base, le premier étant légèrement plus court que le second; le troisième incurvé étant le plus long; le cinquième en forme de massue avec une partie proximale étroite et une terminaison distale renflée, bicolore, partie proximale brun sombre et apex jaune; palpes labiaux moins visibles mais formés de trois segments; seule la terminaison des mandibules est visible.

Patte prothoracique (fig. 29): tarses insérés entre les deux processus digitaux du tibia; trois tarsomères et deux crochets terminaux; premier et second tarsomères plus courts que le troisième, les deux premiers possédant une forte épine interne triangulaire; tibia large en forme de pagaie, 0.5 mm de long, 0.3 mm de large, avec deux processus digitaux articulés très développés, l'externe simple mais l'interne bifurqué; un longue soie entre ces deux processus digitaux; une série de sept soies longues et robustes sur la marge interne du tibia; une série de quatre soies robustes sur la marge externe, mais plus courtes que celles de la marge interne; surface du tibia couverte par une pilosité dense; présence d'une "cavité tympanique" (*sensu* Carpentier, 1936); fémur allongé et légèrement incurvé, nettement plus long que large, 1.2 mm de long, 0.3 mm de large, couvert d'une pilosité dense, avec une série de soies plus robustes sur la marge externe; pas "d'apophyse fémorale" (*sensu* Carpentier, 1936); trochanter allongé, non triangulaire, comme chez les actuels *Gryllotalpa*; coxa arrondie, large, avec un processus partiellement couvert par le trochanter.

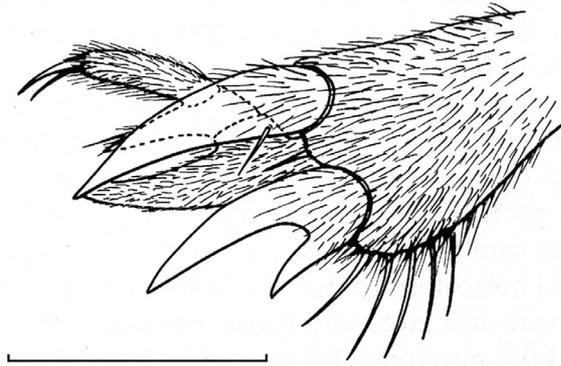


Fig. 29. *Marchandia magnifica* Perrichot et Nel. Holotype MNHN ARC 115.12. Reconstitution du tarse et de l'apex de la patte antérieure (échelle: 0.5 mm).

Patte mésothoracique: 3 tarsomères; pas de pulville sous le premier tarsomère; premier et troisième tarsomères nettement plus longs que le second (0.3/0.3/0.15 mm respectivement); tibia sub-cylindrique, avec une légère dépression longitudinale du côté externe, qui pourrait permettre l'imbrication du tarse du tibia prothoracique comme chez les *Gryllotalpa* modernes, mais moins prononcée; une couronne de quatre longues épines terminales; fémur latéralement abaissé mais droit, non incurvé comme chez les *Gryllotalpa* modernes; trochanter petit; coxa développée, avec un fort processus antérieur.

Patte métathoracique: 3 tarsomères; pas de pulville sous le premier tarsomère; premier tarsomère nettement plus long que le troisième (0.6/0.4 mm respectivement); second tarsomère très court (0.1 mm); premier tarsomère avec deux grosses épines apicales; tibia allongé droit, 1.3 mm de long, avec une couronne de cinq longues épines; fémur incurvé le long de l'abdomen, 1.9 mm de long, avec deux courts processus apicaux triangulaires et aplatis; coxa bien développée.

Ailes: spécimen aptère, soit parce que c'est une larve, soit parce que l'adulte était aptère.

Discussion. Zeuner (1939), Ragge (1955) et Vickery (1977), suivis par Townsend (1983), ont divisé les Gryllotalpidae en deux sous-familles: Gryllotalpinae (4 genres actuels) et Scapteriscinae (1 genre actuel) [= Gryllotalpini et Scapteriscini *sensu* Gorochov (1992, 1995)] (voir aussi Chopard, 1968). Ces deux groupes sont caractérisés par le nombre de processus digitaux (ou éperons) sur leur tibia prothoracique: 3 ou 4 chez les Gryllotalpinae (2 fixes et 1 ou 2 articulés) contre 2 chez les Scapteriscinae. Gorochov (1992) a suggéré que l'évolution du groupe s'est faite depuis le "renforcement de deux éperons séparés" vers "l'addition d'un denticule simple" (ou processus digital) puis vers l'addition d'un "denticule simple supplémentaire". Ce scénario n'est validé par aucune analyse cladistique de ce groupe basée sur la comparaison avec un groupe externe; il reste donc à confirmer, mais s'il est vérifié, le

groupe Scapteriscinae est défini sur la base d'un caractère plésiomorphe, et pourrait être paraphylétique. Néanmoins Vickery (1977) a noté que *Gryllotalpa* Latreille, 1802 “a développé un éperon à côté de la base du fémur prothoracique” (possible apomorphie). Celui-ci est absent chez *Scapteriscus* Scudder, 1869, qui a un éperon à la partie distale du trochanter prothoracique (possible apomorphie). Ces deux structures concourent à rendre le tibia immobile quand la patte est utilisée pour creuser, et pourraient toutes deux être dérivées, ce qui justifierait mieux la séparation des Gryllotalpidae en deux sous-familles.

Parce que le tibia n'a que deux processus digitaux, *Marchandia magnifica* gen. n., sp. n. devrait être placé dans les Scapteriscinae, mais ce caractère étant probablement plésiomorphe, il n'est pas très adéquat de l'attribuer à cette “sous-famille”. *Marchandia* n'a d'éperon ni au fémur ni au trochanter. Ses structures de creusement sont clairement moins spécialisées que celles des Gryllotalpidae modernes, en particulier les trochanters et fémurs prothoraciques allongés, non élargis. Cependant il possède déjà plusieurs caractères propres aux Gryllotalpidae et adaptés au creusement (tibia prothoracique spécialisé; coxa grande et robuste; couronne d'épines à l'apex des tibia méso- et métathoraciques; fémur métathoracique incurvé; grand pronotum arrondi et fortement sclérotisé).

Comparaison avec les autres Gryllotalpidae fossiles décrits. Le spécimen éocène *Pterotriamescaptor prima* (Cockerell, 1921) est connu seulement par un fragment d'aile antérieure. Il est donc impossible de le comparer à *Marchandia*. Néanmoins Gorochov (1992) l'a placé dans les Gryllotalpinae (voir ci-dessous). *Gryllotalpa tridactylina* Secretan, 1975 (Eocène) aurait trois processus digitaux prothoraciques, mais il est encore impossible de voir si *Marchandia* possède un processus bifurqué avant qu'une préparation délicate du spécimen ne soit faite. Il n'est donc pas garanti que *G. tridactylina* ne présente pas également un processus bifurqué. Cependant *G. tridactylina* a un grand et large fémur prothoracique, à la différence de *Marchandia*. Les autres espèces fossiles de *Gryllotalpa* (Oligocène, Miocène, et Pliocène) ont des pattes prothoraciques typiques de *Gryllotalpa*. Le tibia prothoracique de *Palaeoscapteriscops cretacea* Martins-Neto, 1991 (Crétacé inférieur) a deux processus simples et un trochanter et un fémur grands et larges. *Archaeogryllotalpoides ornatus* Martins-Neto, 1991 (Crétacé inférieur) est décrit par les deux ailes antérieures d'un mâle. Martins-Neto (1991) l'a placé dans les Gryllotalpinae. Ce spécimen est trop fragmentaire pour être comparé à *Marchandia*. *Cratotetraspinus fossorius* Martins-Neto, 1995 (Crétacé inférieur) a de grosses épines sur le tibia métathoracique, et un fémur grand et large. Le nombre exact de processus sur le tibia prothoracique est inconnu: Martins-Neto (1995) indique seulement un “tibia reduzida com esporoes fixos robustos”, mais à en juger par

l'illustration de l'holotype (Martins-Neto, 1995: fig. 76), il a probablement deux processus simples (confirmé par Martins-Neto, comm. pers., 2001).

Origine des Gryllotalpidae. Les Gryllotalpidae sont généralement considérés comme le groupe-frère des Grylloidea (Ragge, 1955; Kevan, 1977). Suivant Zeuner (1939) pour qui les Gryllotalpidae sont probablement apparus durant le Jurassique supérieur ou le Crétacé inférieur, Sharov (1971: 80) considère que les “ancêtres probables des grillons-taupes étaient les Grylloidea du type de *Karataogryllus gryllotalpiformis* Sharov, 1968 ...” du Jurassique supérieur du Kazakhstan. Cette hypothèse impliquerait la paraphylie des Gryllidae. Gorochov (1984, fig.2) considère les Gryllotalpoidea (= Gryllotalpidae) (+ Myrmecophylidae?) comme le groupe-frère des Mogoplistidae + Gryllidae. Desutter (1987: 234, 1988) considère les Gryllotalpoidea (= Gryllotalpidae) comme le groupe-frère des Mogoplistoidea + Grylloidea. Gorochov (1995, figs. 1151, 1158) suit partiellement l'opinion de Sharov, mais considère que les Karataogryllinae sont une branche séparée des Gryllidae *sensu stricto* d'où sont dérivés les Gryllotalpidae.

Les “Gryllidea” étant connus depuis le Permien supérieur (Bethoux *et al.*, 2002) et les “Grylloidea” depuis le Trias, les Gryllotalpoidea pourraient être au moins du Trias, si tous ces groupes sont réellement monophylétiques. Mais il y a une grande confusion dans la phylogénie des Gryllidea, due au manque d'analyse cladistique avec une polarisation des caractères basée sur la comparaison avec un groupe externe et non sur des plans d'organisation *a priori*. Le manque de taxons fossiles antérieurs au Crétacé inférieur pourrait être le résultat d'un biais taphonomique lié au mode de vie particulier de ces insectes, ou à des problèmes de détermination des taxons décrits (jusqu'à présent des ailes isolées).

4.2.4. Coléoptère Ripiphoridé (Perrichot *et al.*, 2004b)

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Ordre Coleoptera

Famille Ripiphoridae Laporte de Castelnau, 1840

Sous-famille Ripiphorinae Laporte de Castelnau, 1840

Genre *Paleoripiphorus* gen. n., Perrichot et Nel

Étymologie. Combinaison du préfixe ‘paleo’ et du nom de genre actuel *Ripiphorus*.

Espèce type. *Paleoripiphorus deploegi* Perrichot et Nel.

Diagnose. Très proche du genre moderne *Ripiphorus* Bosc, 1792 (diagnose dans Rivnay, 1929), la seule différence visible étant la présence de dix segments antennaires au lieu de onze (sept antennomères biflagellés au lieu de huit).

Paleoripiphorus deploegi gen. n., sp. n., Perrichot et Nel

(fig. 30)

Holotype. MNHN ARC 254.6, dans un morceau d'ambre avec un diptère Ceratopogonidae, deux petits hyménoptères de familles indéterminées, une larve de blatte, la patte d'une autre blatte, un autre coléoptère de famille indéterminée, et deux acariens, l'un d'entre eux étant disposé le long de son cou. Déposé au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien terminal, niveau A1d (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Etymologie. Dédié à notre ami et collègue Mr. Gaël de Ploëg, qui a trouvé et préparé le spécimen étudié ici.

Diagnose. Celle du genre.

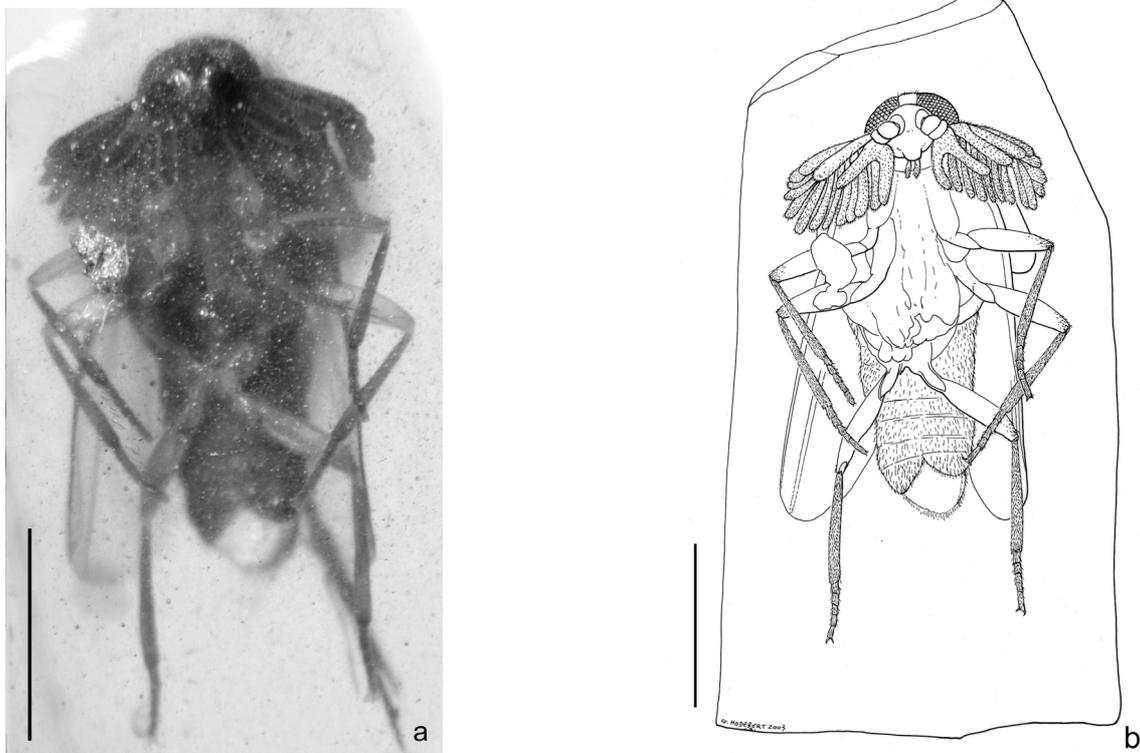


Fig. 30. *Paleoripiphorus deploegi* gen. n., sp. n., Perrichot et Nel. MNHN ARC 254.6 (échelles: 1 mm). a- vue ventrale; b- reconstitution de la forme générale.

Description. Corps: 2,25 mm de long; tête partiellement cachée sous le thorax longueur 0.48 mm, largeur 0.56 mm; pas de constriction marquée au niveau du cou; antennes insérées juste au dessus des yeux, 0.96 mm de long, fortement biramées, avec deux segments simples à la base, puis sept segments biramés et un segment apical uniramé; expansions antennaires 0.28 mm de long et 0.12 mm de large; grands yeux presque en contact sur la face dorsale de la tête et fortement étendus mais ne se joignant pas sur la face ventrale; absence d'ommatidies le long de la marge postérieure des yeux; pièces buccales non visibles, à l'exception de l'apex des palpes labiaux.

Pronotum: 0.48 mm de long, 0.8 mm de large, globalement trapézoïdal, marges latérales arrondies, angles antérieurs lisses; angles postérieurs faiblement saillants postérieurement; pas de crête médiane apparente; structures ventrales du thorax peu visibles.

Pattes (mesure des longueurs des segments: tab. 5): formule tarsale 5-5-4; griffes des tarses dentelées mais sans appendices lobiformes; segments des tarses simples, tous semblables; une épine très petite et simple aux tibias.

Elytres très courts, 0.72 mm de long, 0.24 mm de large; bien séparés, ponctués, avec un apex arrondi joignant la base de l'abdomen.

Aile antérieure: 1.6 mm de long, environ 0.6 mm de large, nervation très réduite, sans cellule fermée, seules les veines R1, M, et deux veines postérieures (peut-être Cu1 et Cu2) sont visibles comme veines simples plus ou moins droites; région anale plus ou moins sclérotisée; veine M sclérotisée seulement dans sa partie médiane.

Abdomen: 1.28 mm de long, 0.76 mm de large, allongé, avec huit segments et l'apex du neuvième visibles; parties apicales des appendices génitaux partiellement visibles.

	Coxa		Trochanter		Fémur		Tibia		Longueur des tarses				
	L	l	L	l	L	l	L	l	1	2	3	4	5
Patte prothoracique	0.24	–	0.16	–	0.44	0.12	0.56	0.08	0.10	0.09	0.07	0.07	0.09
Patte mésothoracique	0.28	0.16	0.16	0.08	0.48	0.16	0.6	0.08	0.10	0.07	0.07	0.04	0.07
Patte métathoracique	0.28	–	0.20	0.08	0.52	0.16	0.68	0.08	0.12	0.06	0.06	0.09	–

Tableau 5. Mesures des pattes de *Paleoripiphorus deploegi* (en mm). L: longueur; l: largeur.

Remarques. *Paleoripiphorus* gen. n. peut être classé dans la famille des Ripiphoridae sur la base des caractères suivants: formule tarsale 5-4-4, griffes dentelées aux tarses, épine simple au tibia, élytres réduits, antennes fortement biramées (Crowson, 1967). Au sein de la famille, la classification est basée sur les travaux assez anciens de Linsley *et al.* (1952), Besuchet (1956), et Selander (1957). *Paleoripiphorus* gen. n. partage avec les Ripiphorinae: Ripiphorini les caractères suivants: antennes insérées immédiatement au dessus des yeux et

fortement biramées, avec seulement deux segments simples à la base, yeux entiers et ovales, élytres petits et bien séparés, seules les veines R, M et Cu sont encore présentes, et pas de cellule fermée. Bien qu'il n'existe aucune analyse phylogénétique concluante de la famille, certains caractères apomorphes comme les antennes biramées, la nervation très réduite de l'aile antérieure, et les élytres très courts, supportent l'attribution de *Paleoripiphorus* gen. n. à la tribu Ripiphorini.

Paleoripiphorus gen. n. diffère de *Ripiphorus* Bosc, 1792, l'unique Ripiphorini actuel, par le caractère suivant: antenne avec seulement sept segments biramés, au lieu de huit chez le mâle *Ripiphorus*, ou dix segments uniramés ou simples chez la femelle (Rivnay, 1929).

Conclusions. Les *Ripiphorus* spp. modernes semblent être uniquement parasites d'abeilles, alors que les Ripiphorinae: Macrosiagonini parasitent les guêpes et les abeilles (Selander, 1957; Lawrence et Britton, 1991; Falin et al., 2000). Par inférence, on peut supposer que *Paleoripiphorus* gen. n. était probablement un parasite "d'abeilles" ancestrales. La plus ancienne abeille connue apparaît au Turonien, mais elle appartient à la lignée déjà très évoluée des Apidae (Engel, 2000). La découverte de *Paleoripiphorus* gen. n. dans l'ambre du Crétacé inférieur de France conforte donc l'hypothèse de la présence des Hymenoptera: Apoidea durant l'Albien. En outre la présence durant l'Albien de la sous-famille très dérivée des Ripiphorinae conforte l'hypothèse d'une grande antiquité de la famille Ripiphoridae. Ce groupe est probablement apparu au cours du Crétacé inférieur ou du Jurassique supérieur.

4.2.5. Psocoptères (Perrichot *et al.*, 2003)

Les taxons décrits en détail dans les ambres crétacés autorisent des comparaisons correctes avec leurs représentants actuels (Smithers, 1972; Baz et Ortuño, 2000). Les révisions importantes proposées par Smithers (1972, 1990) ou Mockford (1993) sont des outils essentiels à la systématique de cet ordre. Cependant aucune analyse phylogénétique des psocoptères basée sur la comparaison à un groupe externe n'est valable. Ainsi les caractères utilisés dans les classifications habituelles ne sont pas bien polarisés et la monophylie des divers groupes n'est pas précisément établie.

Quatre nouveaux genres et espèces de Trogiomorpha sont ici décrits dans l'ambre, trois de l'Albien supérieur d'Archingeay-Les Nouillers (Charente-Maritime, France), et un du Crétacé inférieur de Hammana/Mdeyrij (Liban). Ils présentent de grandes similitudes avec les actuels Prionoglaridae et avec la famille crétacée Archaeatropidae Baz et Ortuño, 2000, mais avec des caractères 'conflictuels' présents dans les deux familles Atropetae et Psocatropetae. Une

première analyse phylogénétique des familles de Trogiomorphes, basée sur les caractères habituellement utilisés, démontre la fragilité de la classification de ce groupe. L'étude des nouveaux spécimens crétacés démontre la nécessité d'une redéfinition cladistique des subdivisions utilisées actuellement chez les Psocoptères.

La nomenclature utilisée pour la nervation des ailes et les structures du corps suit celle de Smithers (1972), Mockford (1993) et Lienhard (1998).

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Ordre Psocoptera Shipley, 1904 (= Psocina Burmeister, 1829)

Sous-ordre Trogiomorpha

Famille indéterminée (Prionoglaridae ou Archaeatropidae?)

Genre *Proprionoglaris* gen. n., Perrichot *et al.*, 2003

Etymologie. D'après les affinités possibles avec la famille moderne Prionoglaridae.

Espèce type. *Proprionoglaris guyoti* gen. n., sp. n., Perrichot *et al.*, 2003.

Diagnose. Antennes avec 18 flagellomères non annelés; lacinia présente chez les adultes; pas de sensilles sur le second palpe maxillaire 'mx2'; aile antérieure: une veine transverse entre la partie distale de Sc (Sc' *sensu* Lienhard, 1998) et la marge antérieure de l'aile; partie distale de Sc émergeant de R1 et dirigée vers l'apex de l'aile; cellule radiale à 6 angles, allongée; nodulus présent; tibia médian avec 4 longues sensilles; tibia postérieur avec 4 longues sensilles; ovipositeur femelle: longues valvules v3.

Proprionoglaris guyoti Perrichot *et al.*

(figs. 31-32)

Holotype. MNHN ARC 58.2 (femelle, ovipositeur long), fossilisé dans un morceau d'ambre avec 2 diptères Chironomidae.

Paratypes. MNHN ARC 50.1 (mâle, ovipositeur non visible, fossilisé dans un morceau d'ambre avec un coléoptère et un hyménoptère Formicidae); MNHN ARC 157 (incomplet, tête et ailes préservées); MNHN ARC 186.7 (femelle, ovipositeur non visible, fossilisé dans un morceau d'ambre avec 10 autres inclusions: un pseudoscorpion, un acarien, un homoptère Cercopidae, un coléoptère Elateridae, un diptère Limoniidae, quatre diptères Ceratopoginidae, et un psocoptère d'un autre genre); MNHN ARC 201.2 (fossilisé dans un morceau d'ambre avec Hyménoptère Chalcidoidea).

Tous sont entreposés au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. Le spécimen MNHN ARC 193.2 appartient probablement à la même espèce (femelle?), mais il est mal préservé.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien terminal, niveaux A1c/A1d (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Etymologie. D'après Mr. Thierry Guyot, qui a fait don de sa collection d'ambre d'Archingeay où se trouvait le spécimen holotype décrit ici.

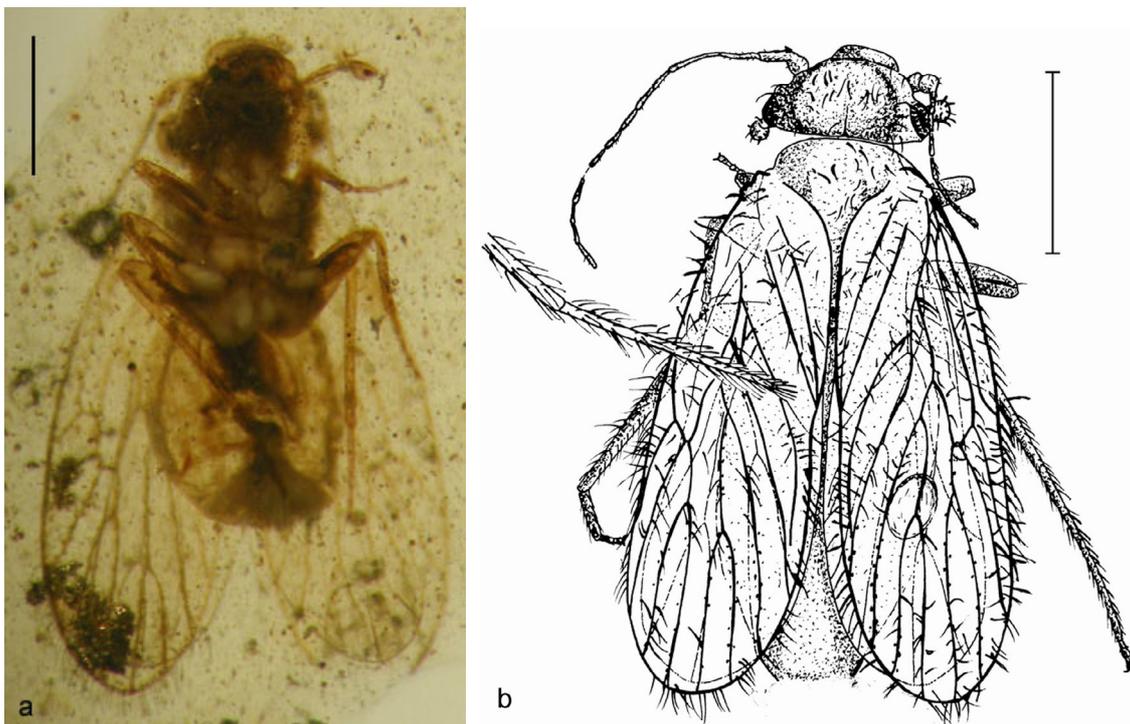


Fig. 31. *Proprioglaris guyoti* gen. n., sp. n. (échelles: 1mm). a- holotype femelle, MNHN ARC 58.2, vue ventrale; b- paratype femelle, MNHN ARC 186.7, reconstitution de la forme générale, vue dorsale.

Description. Corps: 2.96 mm de long; tête transverse, 0.76 mm de long, 1 mm de large; couverte de soies longs et denses; lacinia présente, avec 2 dents apicales; yeux de taille moyenne, semi-circulaires, diamètre 0.26 mm, bien séparés (0,62 mm); 3 petits ocelles disposés en triangle; antennes avec scape de 0.1 mm de long, pédicelle 0.16 mm de long, et 18 flagellomères courts non annelés; pas de soies distinctes sur les flagellomères; palpes maxillaires 4-segmentés; pas de sensilla sur mx2; mx4 plus court que mx2, mx2 0.20 mm de long, mx3 0.10 mm de long, mx4 0.16 de mm long; mx4 élargi pré-apicalement, avec une petite région apicale sensitive.

Ailes hyalines. Aile antérieure: 3.0 mm de long, 1.02 mm de large; veines des ailes antérieures avec une rangée simple de longues soies, sauf Cu2 et 1A imberbes; ptérostigma non sclérotisé; une veine transverse entre la partie distale de Sc et la marge antérieure de l'aile, n'atteignant pas C chez le spécimen MNHN ARC 201.2 mais l'atteignant chez les autres; Sc incurvée revenant vers R1, voûte distale de Sc vers R1 ressemblant à une veine perpendiculaire à R1; partie commune à Sc et R1 relativement longue (0.2 mm); veine Sc' *sensu* Lienhard (1998) émergeant de R1 et dirigée vers la partie distale de l'aile; cellule radiale fermée, à 6 angles, allongée et étriquée; veine Rs bien oblique à sa base; portion commune Rs+M 0.15 mm de long; fourche Rs plus proximale par rapport à la base de M1-M2; M à trois branches; veines Cu2 et 1A moins sclérotisées que les autres; présence d'un nodulus net.

Aile postérieure: longues soies marginales; veines dépourvues de soies; Sc courte; cellule basi-radiale à quatre angles.

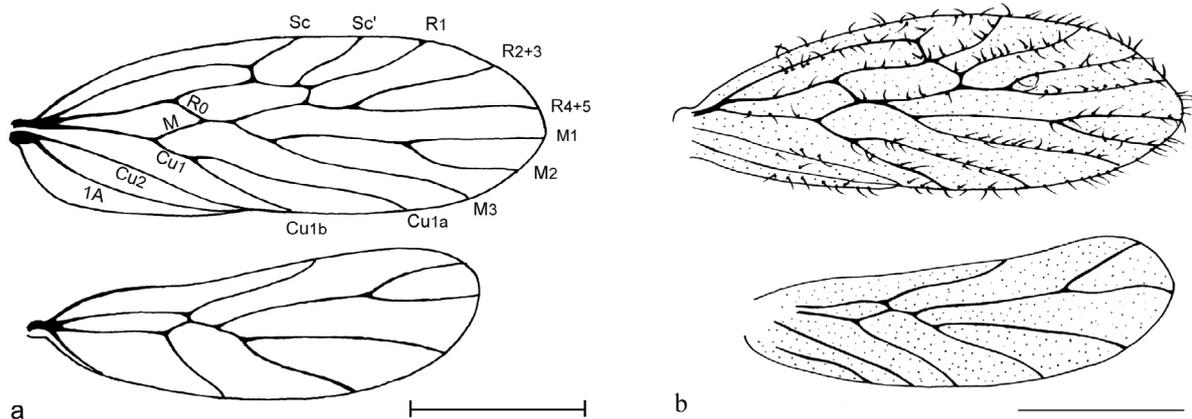


Fig. 32. *Proprioglaris guyoti* gen. n., sp. n. Ailes antérieures et postérieures (échelles: 1 mm). Les soies ne sont représentées que sur une seule aile pour plus de clarté. a- holotype femelle, MNHN ARC 58.2.; b- paratype mâle, MNHN ARC 201.2.

Pattes: griffes simples sans dents pré-apicales; tibia antérieur avec soies courtes mais pas de longues sensilles; tibia médian avec 4 longues sensilles et des soies courtes; tibia postérieur avec 3 longues sensilles et des soies courtes; tarsi 3-segmentés; basitarsi plus longs que les autres, en particulier ceux des pattes antérieures.

Ovipositeur: relativement long avec valvules v3 longues (0.2 mm) et étroites, avec quelques longues soies apicales; organes génitaux mâles mal préservés.

Discussion. D'après les clés de Smithers (1972, 1990) pour les familles, *Proprioglaris* gen. n. est un Prionoglaridae. D'après les clés des sous-ordres de Mockford (1993),

Proprionoglaris est un Trogiomorpha à cause de: ‘la présence de 18 flagellomères (20 segments antennaires)’; ‘pas de flagellomère annelé’; ‘tarses 3-segmentés’; ‘aile antérieure sans ptérostigma sclérotisé’. *Proprionoglaris* serait un Psocatropetae: Prionoglaridae du fait de la présence d’un nodulus (veines Cu2 et 1A se terminant ensemble sur la marge postérieure de l’aile antérieure) et de l’absence d’un aiguillon (‘spur sensillum’) sur mx2. Mais il partage avec les Atropetae ses valvules d’ovipositeur v3 allongées, différentes de l’ovipositeur large et court des Psocatropetae. Chez ce dernier groupe, *Proprionoglaris* gen. n. serait proche de la famille fossile Archaeatropidae Baz et Ortuño, 2000 à cause de la présence d’un nodulus (Baz et Ortuño, 2000). Ces auteurs incluent cette famille à l’intérieur des Atropetae du fait de la présence d’un ‘spur sensillum’ sur mx2 et des v3 allongées.

Comparaison avec les taxons les plus proches. *Proprionoglaris* gen. n. diffère des Psocatropetae: Psyllipsocidae par sa veine Sc bien développée (Smithers, 1972; Vishnyakova, 1975; Mockford, 1993). *Proprionoglaris* gen. n. diffère de *Archaeatropos* par l’absence d’un ‘spur sensillum’ sur mx2, et la présence d’une veine transverse bien distincte entre Sc et la marge antérieure de l’aile. *Proprionoglaris* gen. n. diffère de tous les Empheriidae Enderlein, 1906 (famille fossile, dans l’ambre éocène supérieur de la Baltique et l’ambre créacé d’Álava), sauf du genre créacé inférieur *Empheropsocus* Baz et Ortuño, 2001, par la présence d’une veine transverse entre Sc et la marge antérieure de l’aile. Il diffère aussi de tous les Empheriidae par la présence d’un nodulus distinct. Curieusement, *Empheropsocus* possède une nervation alaire voisine de celle de *Proprionoglaris* gen. n. Mais d’après Baz et Ortuño (2001b), *Empheropsocus* a un ‘spur sensillum’ sur mx2 et pas de nodulus.

Proprionoglaris gen. n. diffère des trois genres modernes de Prionoglaridae par ses valvules femelles v3 allongées, par sa cellule allongée et étroite entre Rs et R1, et par la présence d’une veine transverse bien distincte entre Sc et la marge antérieure de l’aile. *Proprionoglaris* gen. n. diffère aussi de *Prionoglaris* par la présence d’une lacinia chez l’adulte. Les adultes de *Speleketor* et *Sensitibilla* ont aussi une lacinia (Smithers, 1972; Lienhard, 2000). *Proprionoglaris* gen. n. partage avec *Sensitibilla* la présence de plusieurs longues sensilles sur les tibias médians et postérieurs. Lienhard (2000) indique que ‘*Speleketor* et *Sensitibilla* sont les seuls psoques qui possèdent de telles sensilles sur les pattes’, mais il y en a sur les tibias postérieurs de *Cerobasis treptica* Thornton et Woo, 1973 (Trogiidae) (Garcia-Aldrete, 1984). L’homologie de ces structures entre ces genres est très improbable puisque ces sensilles sont présentes sur les fémurs de *Speleketor*, et sur les tibias de *Sensitibilla*. Néanmoins la présence de sensilles sur les pattes médianes et postérieures de *Proprionoglaris* pourrait être une synapomorphie partagée avec *Sensitibilla*.

Sous-ordre (?) Trogiomorpha

Famille indéterminée (Prionoglaridae ou Archaeatropidae?)

Genre *Prospeleketor* gen. n. Perrichot et Nel, 2003*Etymologie.* D'après ses similitudes avec le genre actuel *Speleketor*.*Espèce type.* *Prospeleketor albianensis* gen. n., sp. n. Perrichot *et al.* 2003.*Diagnose.* Connu principalement d'après ses caractères alaires. Aile antérieure : Sc longue, rejoignant R obliquement, partie commune Sc+R courte; pas de veine transverse entre Sc et la marge antérieure de l'aile; veine Sc' longue et dirigée vers la partie distale de l'aile; Rs longue, oblique et sigmoïdale à la base; partie de Rs entre sa fourche et la veine 'n' courte; cellule radiale longue; un nodulus.*Prospeleketor albianensis* gen. n., sp. n., Perrichot *et al.*, 2003

(figs. 33-34)

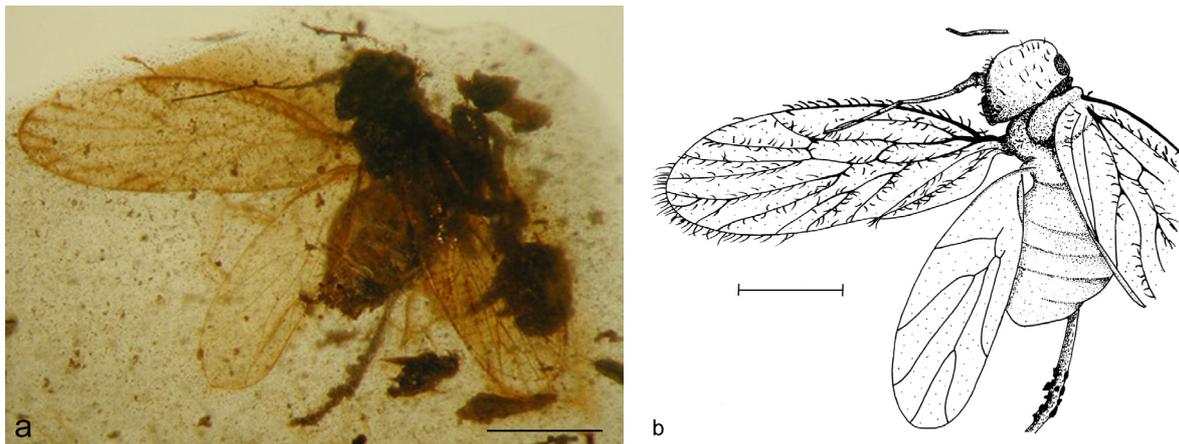


Fig. 33. *Prospeleketor albianensis* gen. n., sp. n., MNHN ARC 186.10 (échelles: 1 mm). a- vue dorsale; b- reconstitution de la forme générale.

Holotype. MNHN ARC 186.10 (mâle? ovipositeur non visible), fossilisé dans un morceau d'ambre avec neuf autres inclusions, dont un paratype femelle de *Proprioglaris guyoti* gen. n., sp. n. (MNHN ARC 186.7). Déposé au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.*Localité type.* Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.*Horizon stratigraphique.* Crétacé inférieur, Albien terminal, niveaux A1c/A1d (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).*Etymologie.* D'après l'âge albien de ce fossile.*Description.* Corps faiblement préservé, environ 2.6 mm de long; tête déformée, environ 0.6 mm de long et 0.9 mm de large; couverte de soies longues et éparées; yeux de taille moyenne,

antennes incomplètes avec scape, pédicelle et quelques flagellomères non annelés; palpes maxillaires non préservés.

Ailes hyalines. Aile antérieure: 3.04 mm de long; 1.10 mm de large; veines des ailes antérieures avec une rangée simple de longues soies, excepté Cu2 imberbe; ptérostigma non sclérotisé; pas de veine transverse entre la partie distale de Sc et la marge antérieure de l'aile, Sc recourbée rejoignant R1, voûte distale de Sc vers R1 ne ressemblant pas à une veine perpendiculaire à R1; partie commune de Sc et R1 très courte, 0.6 mm de long; veine Sc' *sensu* Lienhard (1998) émergeant de R1 et dirigée vers la partie distale de l'aile; cellule radiale fermée, à 6 angles, allongée et étroite; veine Rs bien oblique et sigmoïdale à la base; veine commune Rs+M 0.24 mm de long; Fourche Rs plus proximale par rapport à la base de M1-M2; M à trois branches (une courte branche supplémentaire de M1 sur l'aile antérieure gauche); veine Cu1 divisée en trois branches sur l'aile antérieure gauche, mais deux sur l'aile droite; veines Cu2 et 1A moins sclérotisées que les autres; présence d'un nodulus distinct.

Aile postérieure: longues soies marginales; veines dépourvues de soies; Sc courte; cellule basi-radiale à 4 angles; Rs fourchue près de son apex, partie distale de M fourchue; R1 légèrement sigmoïdale et allongée.

Tarses 3-segmentés; organes génitaux mâles mal préservés.

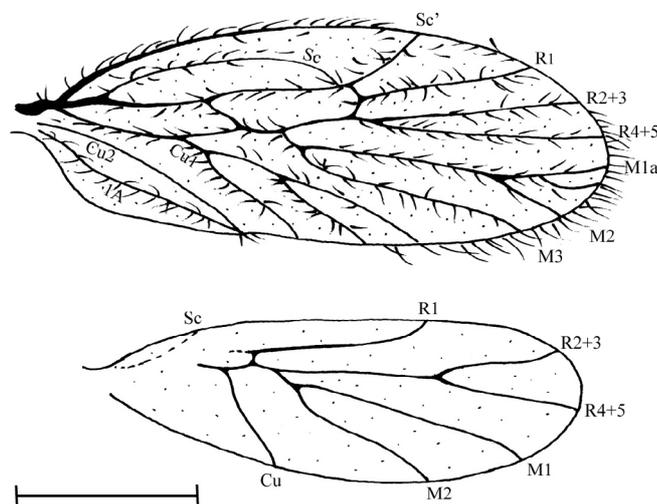


Fig. 34. *Prospelleketor albianensis* gen. n., sp. n., MNHN ARC 186.10. Reconstitution des ailes antérieure et postérieure (échelle: 1 mm).

Discussion. La nervation des ailes antérieures et postérieures de ce fossile est similaire à celle de *Propionoglaris* gen. n., les principales différences étant l'absence de veine transverse entre Sc et la marge antérieure de l'aile, une fusion entre Sc et R courte; la terminaison distale

de Sc ne ressemblant pas à une veine perpendiculaire à R. Ces différences justifient une séparation au moins générique.

Comme pour *Parapsyllipsocus* gen. n., l'absence d'informations concernant les antennes et les palpes maxillaires rend difficile l'attribution de *Prospeleketor albianensis* à un sous-ordre précis. Néanmoins les affinités avec les Psocomorpha sont peu probables vu l'absence de ptérostigma sclérotisé et la présence d'une veine Sc bien développée. La grande ressemblance dans la nervation alaire avec les représentants des Atropetae (Empheriidae et Archaeatropidae) et des Psocatropetae (Psyllipsocidae et Prionoglaridae) suggère que *Prospeleketor* pourrait être apparenté à ces groupes. Chez les Atropetae, *Prospeleketor* serait proche des Empheriidae et des Archaeatropidae, d'après la définition de Baz et Ortuño (2000). Les Empheriidae n'ont pas de nodulus, au contraire de *Prospeleketor*. Les Archaeatropidae ont une veine Sc' dirigée vers la base de l'aile, une fusion longue de Sc avec R et Rs ressemblant à une veine perpendiculaire à M à sa base. Chez les Psocatropetae, les Psyllipsocidae peuvent être exclus car Sc est courte et non fusionnée distalement avec R.

Parmi les trois genres modernes de Prionoglaridae, *Prospeleketor* gen. n., sp. n., partage avec *Speleketor* une Sc' allongée et dirigée vers la partie distale de l'aile, mais partage avec *Sensitibilla* la base nettement oblique, la partie basale assez courte, et la partie basale de la fourche de Rs, ainsi que la partie distale de la veine 'n'. Les trois genres modernes de Prionoglaridae ont des cellules radiales plus courtes que celles de *Prospeleketor*. La valeur exacte de ces caractères restant inconnue impose la prudence et des spécimens supplémentaires seront nécessaires avant l'attribution familiale de *Prospeleketor* gen. n., sp. n.

Sous-ordre Trogiomorpha (?)

Famille indéterminée (Psyllipsocidae?)

Genre *Parapsyllipsocus* gen. n., Perrichot *et al.*, 2003

Étymologie. Combinaison du préfixe "para-" et du nom de genre moderne *Psyllipsocus*.

Espèce type. *Parapsyllipsocus vergereaui*, Perrichot *et al.*

Diagnose. Principalement connue par les caractères alaires. Aile antérieure: Sc longue rejoignant la marge antérieure de l'aile mais non connectée à R; Sc' assez longue et dirigée vers l'apex de l'aile; cellule radiale ouverte distalement (pas de veine transverse 'n'); un nodulus. Cellule basi-radiale de l'aile antérieure à 3 angles; Rs simple; M joignant R (pas Rs); R1 légèrement sigmoïdale et allongée.

Parapsyllipsocus vergereau gen. n., sp. n., Perrichot *et al.*, 2003

(fig. 35)

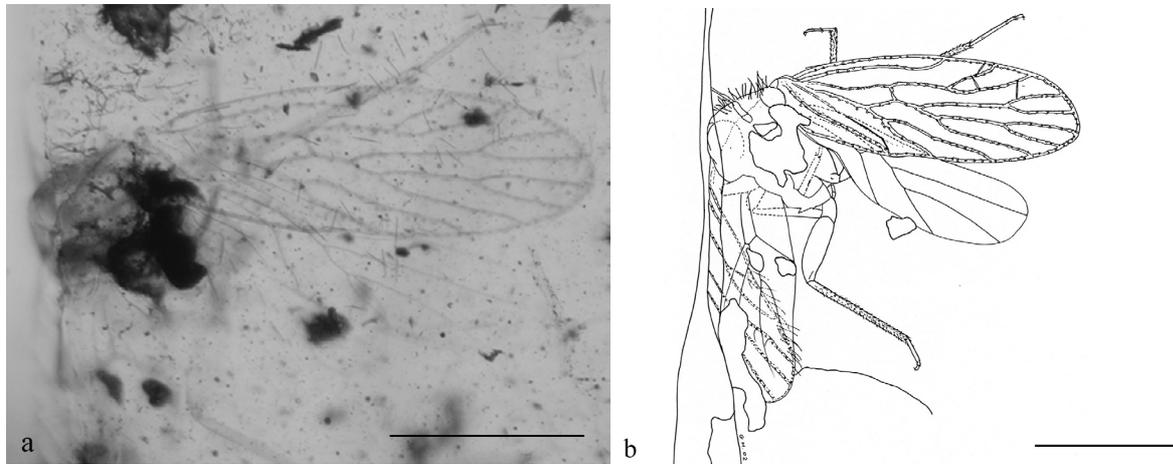


Fig. 35. *Parapsyllipsocus vergereau* gen. n., sp. n.. Holotype MNHN ARC 59.1 (échelles: 0,5 mm). a - aile antérieure; b - reconstitution de la forme générale.

Holotype. MNHN ARC 59.1. Déposé au laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien terminal, niveaux A1c/A1d (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Etymologie. Dédié à la journaliste Pascale Vergereau, pour l'intérêt qu'elle a porté à ce travail de thèse et sa contribution à la diffusion scientifique auprès du public.

Diagnose. Celle du genre.

Description. Le corps est mal préservé et inutilisable.

Ailes bien conservées, hyalines. Aile antérieure: 2.76 mm de long, 0.92 mm de large; veines des ailes antérieures avec une rangée simple de longues soies, exceptée Cu2 imberbe; pas de ptérostigma sclérotisé; Sc longue non incurvée et ne joignant pas R1, pas de contact et pas de veine transverse entre Sc et R; Sc se terminant sur la marge antérieure de l'aile, à 1.40 mm de la base de l'aile; veine Sc' *sensu* Lienhard (1998) émergeant de R1 et dirigée vers l'apex de l'aile; cellule radiale étroite et ouverte distalement (pas de veine transverse 'n' *sensu* Lienhard, 1998); Rs dirigée vers l'apex de l'aile mais sub-verticale à sa base; veine Rs+M 0.26 mm de long; embranchement de Rs au même niveau que la base de M1-M2; M avec 3 branches; veines Cu2 et 1A moins sclérotisées que les autres; présence d'un nodulus bien distinct.

Aile postérieure: longues soies marginales; veines imberbes; Sc courte; cellule basi-radiale à 3 angles, fermée sur une aile postérieure mais ouverte distalement sur l'autre car la veine M entre M+Cu et R est incomplète et ne rejoint pas R; Rs simple, partie distale de M fourchue; R1 légèrement sigmoïdale et allongée;

Tarses 3-segmentés.

Discussion. La nervation des ailes antérieures et postérieures de ce fossile est similaire à celle de *Prionoglaris*, les principales différences étant l'absence de fusion entre Sc et R, l'absence de veine transverse 'n' (aile antérieure), une cellule basale triangulaire et une veine Rs simple (aile postérieure). Ces différences justifient une séparation au moins générique.

A cause du manque d'informations concernant les antennes et les palpes maxillaires, l'attribution de ce fossile à un sous-ordre précis est discutable. Cependant les affinités avec les Psocomorpha sont peu probables du fait de l'absence de ptérostigma sclérotisé et de la présence d'une veine Sc bien développée. La grande ressemblance dans la nervation alaire avec les représentants des Atropetae (*Empheriidae* et *Archaeatropidae*) et des Psocatropetae (*Psyllipsocidae* et *Prionoglaridae*) suggère que *Parapsyllipsocus* pourrait être apparenté à ces groupes. Chez les Atropetae, *Parapsyllipsocus* diffère des *Lepidopsocidae* par l'apex arrondi de ses ailes; il diffère des *Trogiidae* par la présence de veines développées sur ses ailes et des *Empheriidae* et des *Archaeatropidae* par l'absence de veine 'n' et une veine Sc ne joignant pas R sur l'aile postérieure. Il diffère des *Psoquillidae* actuels par la présence d'un nodulus distinct. Au sein des Psocatropetae, *Parapsyllipsocus* diffère des *Prionoglaridae* par sa veine Sc non fusionnée avec R, comme chez les *Psyllipsocidae* modernes. Mais cette veine est nettement plus courte et ne rejoint pas la marge antérieure de l'aile chez les *Psyllipsocidae* modernes, au contraire de *Parapsyllipsocus* (Smithers, 1972, Garcia-Aldrete, 1984). Cependant, *Parapsyllipsocus* partage avec l'espèce actuelle *Psyllipsocus ramburii* Selys-Longchamps, 1872 l'absence de veine 'n' et une cellule basi-radiale triangulaire sur l'aile postérieure. Les autres différences avec *Psyllipsocus* sont: une veine Rs simple sur l'aile antérieure, une veine R1 allongée sur l'aile antérieure, une veine Sc' allongée sur l'aile postérieure. *Parapsyllipsocus* diffère du psyllipsocidé crétacé supérieur, genre *Khatangia* Vishnyakova, 1975, par sa Sc longue et par la présence d'un nodulus (Vishnyakova, 1975). Même s'il ne peut être attribué avec certitude à une famille précise, *Parapsyllipsocus* diffère de tous les genres modernes et fossiles. Il pourrait être apparenté aux *Psyllipsocidae*.

Sous-ordre Trogiomorpha

Famille indéterminée (*Prionoglaridae* ou *Archaeatropidae*?)

Genre *Libanoglaris* Azar *et al.* in Perrichot *et al.*, 2003

Libanoglaris mouawadi Azar *et al.* in Perrichot *et al.*, 2003

Holotype. Az420 (mâle), collection Dany Azar.

Allotype. Az58 (femelle), collection Dany Azar.

Paratypes. Az 713A (mâle), Az 714 (genitalia non préservé), Az 423 (genitalia non préservé) et Az 378 (femelle), collection Dany Azar. Tous sont provisoirement déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Localité type. Hammana/Mdeirij, Caza Baada, Mouhafazit Jabal Libnen, Liban.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Hauterivien / Aptien inférieur.

Seule la diagnose de ce genre décrit par Azar *et al.* dans Perrichot *et al.* (2003) est énoncée ci-après. La comparaison est ensuite faite avec les nouveaux spécimens français décrits auparavant, afin de clarifier l'analyse phylogénétique qui suit.

Diagnose. Antennes avec 22 flagellomères sans annulation secondaire; palpes maxillaires avec 4 palpomères; mx2 avec sensilles coniques; mx4 plus longues mx2; lacinia présente; palpes labiaux 2-segmentés; ailes sans écailles ni ptérostigma sclérotisé; aile antérieure avec un nodulus; Sc joignant R et longuement fusionné avec lui; Sc' à peu près perpendiculaire à la marge antérieure de l'aile; pas de veine transverse entre Sc et la marge de l'aile; cellule radiale fermée, allongée; Rs oblique à sa base; cellule basi-radiale de l'aile antérieure à 4 angles; pas de longues sensilles aux fémurs et tibias médians et postérieurs; tarses 3-segmentés; griffes des tarses avec une dent pré-apicale; ovipositeur femelle long avec valvules v3 longues.

Comparaison avec les Psocoptera décrits dans l'ambre crétacé de Charente-Maritime. *Libanoglaris* diffère du genre crétacé inférieur *Proprioglaris* gen. n. décrit précédemment par l'absence d'une veine transverse entre la partie distale de Sc et la marge antérieure de l'aile, la veine Sc' perpendiculaire à cette marge, la présence d'un "spur sensillum" sur mx2, et l'absence de longues sensilles sur les tibias médians et postérieurs.

Parapsyllipsocus gen. n. diffère de *Libanoglaris* par la veine Sc joignant la marge antérieure de l'aile mais non connectée à R, la veine Sc' assez longue et dirigée vers l'apex de l'aile, la cellule radiale ouverte distalement (pas de veine transverse 'n'), la cellule basi-radiale de l'aile postérieure à 3 angles et la veine Rs simple.

Le genre *Prospeleketor* gen. n. diffère de *Libanoglaris* par la veine Sc' longue et dirigée vers l'apex de l'aile antérieure. En conclusion, *Libanoglaris* diffère de tous les autres genres décrits de Prionoglaridae et d'Archaeatropidae.

Relations phylogénétiques des familles de trogiomorphes. L'analyse est basée sur l'ensemble des caractères utilisés couramment dans les classifications (Smithers, 1972; Mockford, 1993; Baz et Ortuño, 2000, 2001b), dans le but de tester leur capacité à délivrer un message phylogénétique clair. Vingt caractères ont été utilisés, tous concernant des structures morphologiques adultes (cf. annexe 8). Les caractères ne sont ni hiérarchisés ni pondérés. Les groupes pris en compte sont les Lepidopsocidae, Trogiidae, Psoquillidae, Empheriidae, Psyllipsocidae, Prionoglaridae et les trois genres crétacés *Archaeatropos*, *Libanoglaris*, et *Proprioglaris*. *Parapsyllipsocus* et *Prospeleketor* n'ont pu être inclus du fait de leur trop faible préservation. Les deux autres groupes de Psocoptera couramment acceptés, Psocomorpha et Troctomorpha, sont utilisés comme groupe externe (tab. 6). L'analyse de type 'branch and bound' a été opérée sous le logiciel Paup 4.0b.10.

Taxons / character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Psocomorpha	0/1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0/1	0	0	0	0	1	0/1
Troctomorpha	1	0	1	0	0	0/1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0/1	0/1	0	0/1	1
Lepidopsocidae	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
Trogiidae	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	1	1	0	?	1
Psoquillidae	1	1	0	1	0/1	1	0	1	1	0/1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0
Empheriidae	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1
Psyllipsocidae	1	0	0	1	0/1	1	0	1	0	0/1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Prionoglaridae	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0/1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Libanoglaris</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Archaeatropos</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	0	1	1	1	0	0	0
<i>Proprioglaris</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	?	0	0	0	?

Tableau 6. Matrice utilisée pour l'analyse phylogénétique. Cf. liste des caractères en annexe 8.

Les résultats restent inchangés si les deux groupes Psocomorpha et Troctomorpha sont utilisés seuls ou ensemble comme groupe externe: 18 cladogrammes minoritaires équivalents ont été obtenus (longueur = 27, indice de robustesse CI = 0.6667, indice de robustesse excluant les caractères non informatifs = 0.5714, indice de rétention RI = 0.6538, RC = 0.4359). Une recherche de l'indice de Bremer montre que tous les clades sont faiblement supportés, alors que l'addition d'un step donne un arbre de consensus strict non résolu. L'arbre de consensus strict de ces 18 arbres respecte la monophylie des Trogiomorpha (fig. 36), mais ce clade est seulement supporté par le caractère '3 (état 0)'. La division des

Trogiomorpha en Atropetae et Psocatropetae n'est pas relevée dans l'arbre de consensus strict, puisqu'il y a une polytomie entre *Proprionoglaris*, *Libanoglaris*, et les diverses familles de Trogiomorpha, excepté pour le clade (Trogiidae + Empheriidae). Le principal caractère (caractère '14', concernant le développement de l'ovipositeur femelle) généralement utilisé pour dissocier les Atropetae des Psocatropetae (cf. Baz et Ortuño, 2000) n'est pas suffisant à lui seul pour séparer les deux groupes et apparaît homoplasique dans cette analyse. Le clade (Trogiidae + Empheriidae) est supporté par le caractère '6 (état 0)', mais celui-ci est présent à la fois chez *Proprionoglaris*, *Libanoglaris*, et chez les Prionoglaridae et Archaeatropidae.

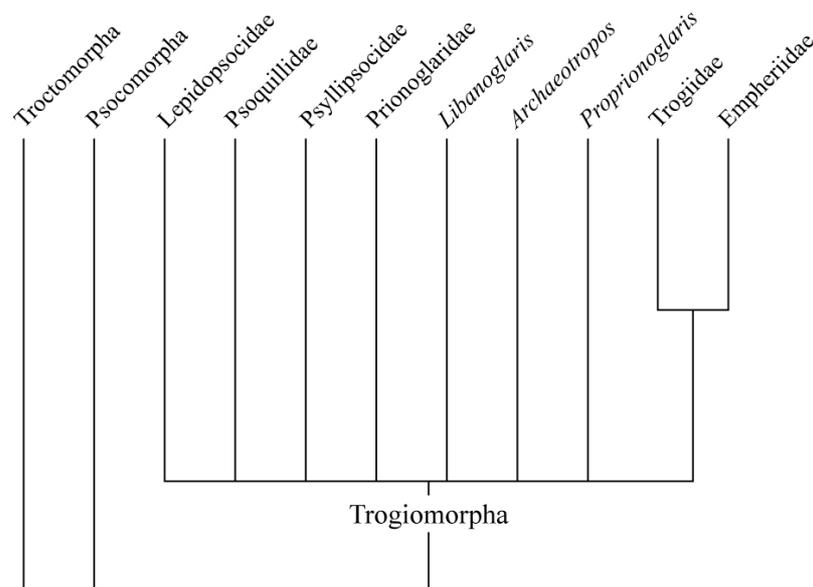


Fig. 36. Relations phylogénétiques des psocoptères trogiomorphes. Arbre de consensus strict des 18 cladogrammes minoritaires.

En conclusion, cette analyse montre que la classification actuelle des Trogiomorpha utilisée couramment est faiblement supportée par le jeu de caractères pris en compte. Les relations de parenté exactes entre les familles de trogiomorphes restent incertaines et nécessiteraient des investigations ultérieures, basées sur de nouveaux caractères. Enfin, la présente analyse confirme que les relations de parenté entre *Proprionoglaris*, *Libanoglaris*, *Archaeatropos* et les Prionoglaridae actuels demeurent très incertaines. Pour cette raison, il est préférable de conserver *Proprionoglaris* et *Libanoglaris* parmi les *Trogiomorpha incertae familiae*. La création avec *Archaeatropos* de la nouvelle famille fossile Archaeatropidae chez les Atropetae est elle aussi faiblement supportée.

Note. La présence d'antennomères annelés est généralement considérée comme l'un des principaux caractères typiques des Troctomorpha (Smithers, 1972; Mockford, 1993).

Cependant si ce caractère est confirmé chez *Archaeatropos*, sa présence dans ce genre et chez *Prionoglaris* implique qu'il est homoplasique.

4.2.6. Hétéroptères Gerridés (Perrichot *et al.*, sous presse)

Ordre Heteroptera Latreille, 1810

Sous-ordre Gerromorpha Popov, 1971

Famille *incertae sedis*

Genre et espèce indéterminés

Matériel. Spécimen MNHN ARC 226.13, fossilisé dans un morceau d'ambre avec 83 autres arthropodes (table 1). Déposé au Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, SW France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, Albien terminal, niveau A1d (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Description. Spécimen presque complet mais avec la tête et le thorax partiellement disloqués; corps 1.12 mm de long, couvert de petites soies de 0.05 mm de long, tête plus longue que large, 0.29 mm de long, environ 0.2 mm de large; un sillon ou ligne médiane sur la surface dorsale de la tête; partie antérieure de la tête proéminente; pas d'ocelles visibles; yeux globuleux ne s'étendant pas postérieurement, 0.12 mm de diamètre, séparés l'un de l'autre de 0.12 mm; soies oculaires non visibles; trois paires de longues trichobothries céphaliques sur la surface dorsale de la tête, 0.05 mm de long, disposées en deux rangées le long de la marge interne des deux yeux; apex du rostre dépassant de 0.29 mm la marge prosternale postérieure; 4 segments labiaux dont le troisième très long (tab. 7); pas de sclérites intercalaires entre les segments labiaux 3 et 4; tubercules antennaires insérés en avant des yeux et visibles du dessus, dirigés vers l'avant; quatre segments antennaires couverts de soies mais sans trichobothries, premier et quatrième segment incomplets; tous les segments sont droits et cylindriques; lobes ventraux de la tête non proéminents et masquant la base du rostre.

Thorax allongé; séparation entre le pronotum et le mésonotum mal préservée, pas de lobe pronotal s'étendant de façon médiane; pas de traces de structures alaires, probablement aptère; structures sternales peu visibles; griffes à l'apex des tarsi; arolia dorsales et ventrales visibles mais non différenciées, au moins sur une patte prothoracique, similaires à des 'trichobothries'

incurvées et robustes; tous les fémurs portent une longue soie sur le quart externe de l'apex; un seul tarse par patte; fémurs, tibias et tarses de toutes les pattes droits et subcylindriques, allongés et minces; patte métathoracique: six grosses soies sur le tibia, une grosse soie apicale sur le tarse; soies sur les pattes mais sans rangées de poils épineux.

Abdomen allongé; structure génitale non visible si présente.

	Longueur des segments labiaux				Longueur des segments antennaires				Patte prothoracique			
	1	2	3	4	1	2	3	4	Fé.	Ti.	T1	T2
Gerromorpha indét.	0.06	0.05	0.41	0.14		0.18	0.23		0.44/0.06	0.36/0.04	0.14	–
<i>Cretogerris</i>	0.12	0.07	0.18	0.13	0.16	0.22	0.24	0.21	0.68/0.07	0.52/0.04	0.04	0.15
	Patte mésothoracique				Patte métathoracique				Thorax	Abdomen		
	Fé.	Ti.	T1	T2	Fé.	Ti.	T1	T2				
Gerromorpha indét.	0.49/ 0.06	0.5/ 0.04	0.05	–	0.72/ 0.09	0.92/ 0.04	0.07	–	0.37/0.44	0.55/0.34		
<i>Cretogerris</i>	1.44/ 0.09	0.92/ 0.03	0.25	0.54	1.52/ 0.09	1.20/ 0.04	0.75	0.34	0.84/1.0	0.45/0.82		

Tableau 7. Tableau des mesures (longueur/largeur) chez le Gerromorpha indét. et *Cretogerris* gen. n.

Discussion. La petite taille, l'absence de structures génitales et alaires pourraient indiquer que le spécimen est une larve. Ce fossile montre deux des principales synapomorphies des Gerromorpha, d'après Andersen (1982) et Schuh et Slater (1995): la présence de trois paires de trichobothries céphaliques insérées dans des renforcements cuticulaires le long de la marge interne des yeux, et les prétarses avec arolia dorsale et ventrale indifférenciées. Sa position reste difficile à établir au sein du sous-ordre des Gerromorpha. Les caractères couramment utilisés pour séparer les familles (Andersen, 1982, pp. 255-257) ne sont pas visibles ici. En conclusion, l'état de préservation incomplet interdit de préciser les relations phylogénétiques de ce fossile et nous préférons le maintenir en tant Gerromorpha *incertae sedis*.

Famille Gerridae Leach, 1815

Genre *Cretogerris* gen. n., Perrichot et Nel

Etymologie. Combinaison de Crétacé et du genre moderne *Gerris*.

Espèce type. *Cretogerris albianus* Perrichot et Nel.

Diagnose. Corps en forme de goutte; lobes ventraux de la tête réduits; pas de sillon médian en surface dorsale; soies oculaires plus longues que quatre facettes oculaires; trois paires de longues trichobothries céphaliques en surface dorsale de la tête; pas d'épines subapicales sur le premier segment antennaire; tubercule antennaire non situé sur le front; absence de

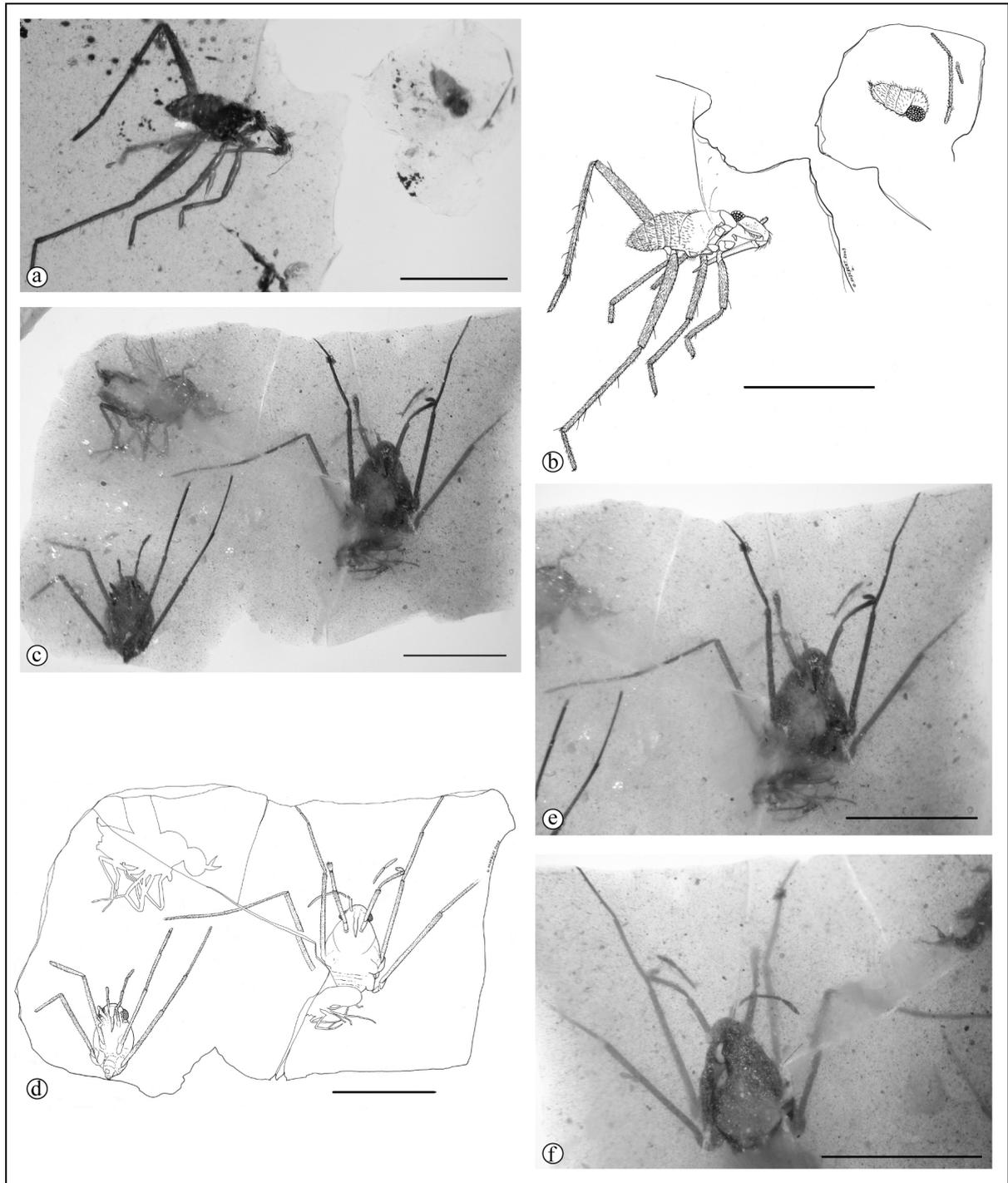


Fig. 37. a-b: *Gerromorpha* gen. et sp. indet., MNHN ARC 226.13 (échelles: 1 mm). a - forme générale, vue dorsale; b - reconstitution de la forme générale, vue dorsale; c-f: *Cretogerris albianus* gen. n., sp. n., holotype MNHN ARC 262.1 (grand spécimen) et paratype MNHN ARC 262.2 (petit spécimen) (échelles: 2 mm). c - formes générales, vue ventrale; d - reconstitution des formes générales, vue ventrale; e - holotype MNHN ARC 262.1, vue ventrale; f - holotype MNHN ARC 262.1, vue dorsale.

trichobothries sur le second segment antennaire; rostre dépassant la marge prosternale postérieure; premier segment du tarse prothoracique plus court que le tiers de la longueur du second segment; fémur mésothoracique plus long que le tibia; pattes méso- et métathoraciques longues et minces; hanches (coxae) méso- et métathoraciques insérées latéralement sur le thorax; pronotum petit et étroit; mésonotum très grand; abdomen très réduit.

Cretogerris albianus gen. n., sp. n., Perrichot et Nel

(figs. 37c-f)

Matériel. Holotype MNHN ARC 262.1 (grand spécimen), paratype MNHN ARC 262.2 (petit spécimen), fossilisés dans le même morceau d'ambre et déposés au Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Localité type. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, SW France.

Horizon stratigraphique. Crétacé inférieur, albien terminal, niveau A1d (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002).

Étymologie. D'après l'âge albien de ces fossiles.

Diagnose. Celle du genre.

Description. Petit spécimen 1.52 mm de long, avec un seul tarse méso- et métathoracique, correspondant probablement au dernier stade larvaire; spécimen plus grand adulte, 1.84 mm de long, avec tarse métathoracique 2-segmentés et appendices génitaux présents. Sauf indication contraire, les dimensions dans la description suivante et le tableau 7 sont basées sur le spécimen adulte. Tête 0.2 mm de long et 0.6 mm de large; pas de sillon médian sur la surface dorsale; partie antérieure de la tête incurvée régulièrement mais pas très proéminente; pas d'ocelles; yeux globuleux non prolongés postérieurement, 0.15 mm de long et 0.13 mm de large, séparés de 0.36 mm; soies oculaires 0.05 mm de long, plus longues que quatre facettes des yeux; trois paires de longues trichobothries céphaliques sur la surface dorsale de la tête, disposées en deux lignes le long de la marge interne des yeux; apex du rostre dépassant la marge prosternale postérieure de 0.06 mm; 4 segments labiaux (table 7); tubercules antennaires situés en dessous des yeux et invisibles du dessus, mais dirigés vers l'avant; quatre segments antennaires (table 7); second et troisième segments légèrement incurvés, sans soies de type trichobothries; quatrième segment fusiforme mais pas incurvé; segments tous cylindriques; lobes ventraux de la tête non proéminents devant la base du rostre.

Thorax pas très allongé mais très large, avec la partie la plus large à l'opposé des hanches mésothoraciques; séparation entre pronotum et mésonotum non préservée bien qu'il n'y ait apparemment pas de lobe pronotal étendu en partie médiane, mais une structure avec deux extensions latérales postérieures correspondant probablement à un très grand mésonotum; pas de traces de structures alaires; structures sternales peu visibles chez les deux spécimens mais il y a apparemment une grande structure triangulaire occupant à peu près toute la surface du thorax, correspondant probablement au sternite mésothoracique; tarsi 2-segmentés (spécimen adulte); fémur prothoracique droit, tibia incurvé, second segment des tarsi plus de trois fois plus long que le premier; griffes prothoraciques assez courtes mais fortes, légèrement plus courtes que la largeur du segment, arolia non visibles; fémurs, tibias et tarsi méso- et métathoraciques subcylindriques, allongés et minces; coxas méso- et métathoraciques insérées latéralement sur le thorax, avec les axes sub-horizontaux; fémur mésothoracique plus long que le tibia médian; suture entre les premiers et seconds segments méso- et métathoraciques nettement visible; griffe visible à l'apex du second tarse métathoracique ; fémurs, tibias et tarsi méso- et métathoraciques couverts de soies mais sans rangées de soies épineuses.

Abdomen très court, s'étendant seulement 0.22 mm après les coxas métathoraciques, largement triangulaire, avec segments pré-génitaux réduits, particulièrement en partie ventrale; il est impossible de déterminer si les premiers latérotergites abdominaux sont fusionnés au sternum ou non; structure génitale peu visible, mais présente au moins chez le spécimen adulte.

Le spécimen plus petit diffère par ses tarsi méso- et métathoraciques 1-segmentés. La suture entre les premiers et seconds segments mésothoraciques n'est pas visible chez le petit spécimen, mais la partie préservée du tarse est plus longue que le premier tarse du grand spécimen; un seul tarse métathoracique, 1.02 mm de long, avec griffe apicale visible; tarse prothoracique non préservé.

Relations phylogénétiques. La forme très particulière en goutte, les pattes longues et minces, un grand mésothorax et un abdomen réduit sont caractéristiques de plusieurs taxons dans les familles Hermatobatidae Coutière et Martin, 1901, Veliidae Amyot et Serville, 1843 et Gerridae Leach, 1815. Les affinités avec les Hermatobatidae, groupe frère des (Veliidae + Gerridae), peuvent être exclues car le spécimen adulte de *Cretogerris* gen. n. a des tarsi 2-segmentés et une tête assez allongée (Andersen, 1982: 249). Suivant les clés des familles de gerromorphes et le cladogramme des sous-familles des gerridés proposés par Andersen (1982:

p. 416, 1998: pp. 110-111, 2000a: pp. 258-259), *Cretogerris* diffère des Veliidae et serait un Gerridae par l'absence d'un sillon médian sur la surface dorsale de la tête, l'insertion latérale des coxas méso- et métathoraciques, le mésothorax prolongé, plus long que le métathorax, le fémur métathoracique long et mince, et les tarse 2-segmentés. Il partage aussi avec les Gerridae l'absence d'ocelles (Andersen, 1982: p. 233), mais il a trois paires de trichobothries céphaliques disposées de façon similaire au genre moderne *Eurymetra* Esaki, 1926, contrairement à de nombreux autres Gerridae.

Il est plus délicat de préciser ses relations au sein des Gerridae du fait du manque d'informations sur quelques structures thoraciques et abdominales. Il peut néanmoins être attribué au clade Gerridae *nec* Rhagadotarsinae Lundblad, 1933 (fig. 38), d'après le caractère apomorphe suivant: lobes ventraux de la tête réduits (Andersen, 1982: pp. 234-235, 1998; Andersen et Poinar, 1992: pp. 262-263). Les soies oculaires plus longues que quatre facettes oculaires, l'absence de soies de type trichobothries sur le second segment antennaire, et le rostre dépassant la marge prosternale postérieure, sont des caractères plésiomorphes qui excluent les affinités avec le clade [Charmatometrinae + ((Gerrinae + Eotrechinae) + (Cylindrostethinae + (Ptilomerinae + Halobatinae)))] (fig. 38). De même, le premier segment du tarse prothoracique plus court que le tiers de la longueur du second segment est un caractère plésiomorphe de *Cretogerris*, présent également chez les Rhagadotarsinae et les Trepobatinae, qui l'exclue du clade [Electrobatinae + (Charmatometrinae + ((Gerrinae + Eotrechinae) + (Cylindrostethinae + (Ptilomerinae + Halobatinae)))] (fig. 38). *Electrobates* Andersen et Poinar, 1992 a aussi de longues épines subapicales sur le premier segment antennaire, des tubercules antennaires insérés en avant, et un grand pronotum, au contraire de *Cretogerris* gen. n. Néanmoins, une tête avec trois paires de trichobothries est une apomorphie des (Ptilomerinae + Halobatinae), présente chez *Cretogerris* gen. n. mais aussi chez *Electrobates* (Andersen, 1982, 2000a).

Les Trepobatinae peuvent aussi être exclus car *Cretogerris* gen. n. a un fémur mésothoracique plus long que le tibia (plésiomorphie, Andersen, 1982: p. 241, 2000b: pp. 412-413; Andersen et Poinar, 1992). Enfin, toutes les sous-familles, exceptées la sous-famille fossile Electrobatinae et les Halobatinae actuels et fossiles, ont généralement un abdomen allongé, contrairement à *Cretogerris* gen. n.

En conclusion, les relations phylogénétiques de *Cretogerris* gen. n. au sein des Gerridae restent en partie incertaines. *Cretogerris* gen. n. pourrait être en position basale du clade des Gerridae *nec* Rhagadotarsinae ou en position basale du clade Gerridae *nec* [Rhagadotarsinae + Trepobatinae]. Cela suggère aussi qu'il n'est pas apparenté aux Halobatinae, bien que sa forme

générale soit très proche de celle de certaines espèces actuelles de cette sous-famille (*Halobates* ou *Eurymetra*). Aucun de ces taxons ne vole et ils ont tous un corps court et large, avec un abdomen réduit et un thorax grand et large.

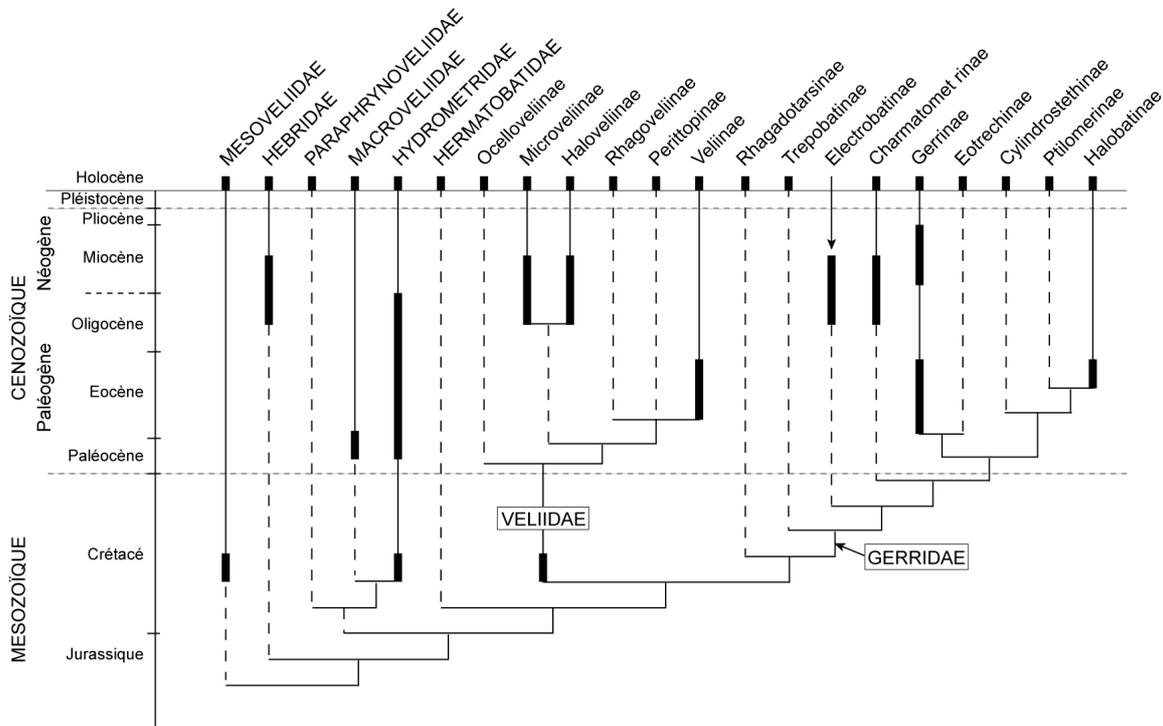


Fig. 38. Relations phylogénétiques des familles de Gerromorpha et des sous-familles de Veliidae et Gerridae (d'après Andersen, 2000b). La distribution temporelle des fossiles est indiquée par les branches épaisses.

Considérations paléoécologiques. La présence de Gerridae dans l'ambre est surprenante, si l'on considère leur comportement aquatique et le caractère hydrophobe de la résine. Andersen (2000b: p. 429) a proposé deux explications: l'aggrégation post-mortem de spécimens sur un rivage suivie d'un recouvrement de résine produite par des arbres poussant en bordure; ou bien des punaises vivant dans des mares ou des cours d'eau s'asséchant par période et qui pourraient arpenter les alentours et ainsi approcher des gouttes de résine tombées au sol et s'y engluer (voir aussi Weitschat *et al.*, 2002). Ici, la présence de deux spécimens dans un même morceau d'ambre semble peu fortuite et supporte plutôt la première hypothèse.

Certains Gerridae modernes des régions tropicales indo-pacifiques sont présents dans des environnements marins. Ce sont les seuls insectes à avoir colonisé le milieu marin franc avec succès. Ils se répartissent dans les trois sous-familles Rhagadotarsinae, Trepobatinae et Halobatinae (Andersen, 1995). Dans le cas de *Cretogerris* gen. n., il est impossible d'inférer sur un habitat marin plutôt que dulçaquicole du fait de l'incertitude concernant sa position

phylogénétique. Néanmoins la forme générale de *Cretogerris* gen. n. est très similaire à celle des Halobatinae marins fossiles et actuels (Andersen, 1982; Andersen *et al.*, 1994). Les adaptations à cet environnement semblent être la perte des ailes, un mésothorax prolongé, des pattes longues et minces, et un raccourcissement de l'abdomen, bien qu'ils soient également présents chez quelques Halobatinae vivant en eau douce (Andersen, 1999: p. 239). La présence de ces caractères chez *Cretogerris* gen. n. pourraient traduire une possible adaptation marine de ces punaises aquatiques.

Le Gerromorphe indéterminé fossilisé dans le même gisement d'Archingeay/Les-Nouillers (spécimen MNHN ARC 226.13) a des pattes non spécialisées (griffes apicales, pas de soies spécialisées), suggérant que cet animal était plutôt adapté à la 'marche' sur terre et en surface de l'eau à proximité du rivage (Andersen, 1995).

Les découvertes présentes confortent ainsi l'hypothèse d'un piégeage sélectif au niveau du sol ou tout près du sol pour la plupart des arthropodes inclus dans cet ambre de Charente-Maritime. Les deux spécimens de *Cretogerris* ont d'ailleurs été emprisonnés avec deux diptères Dolichopodidae, dont les larves sont des habitants potentiels de la litière en milieu forestier humide (Evenhuis, 1994; Borkent, 1995); Le Gerromorphe indéterminé a également été piégé dans le même morceau d'ambre que plusieurs autres arthropodes vivant potentiellement dans la litière du sol: des acariens, des blattes, des orthoptères Grylloidea, des psocoptères, et des diptères Dolichopodidae et Ceratopogonidae (table 1).

Origine et affinités phylogénétiques des Gerridae. *Cretogerris* gen. n. possède les principales spécialisations des Gerridae modernes plus évolués pour la locomotion en surface de l'eau. Cela suggère une grande ancienneté du groupe des Gerridae qui pourrait être apparu durant le Crétacé inférieur ou même le Jurassique supérieur. Cela confirme aussi la présence incontestable du clade [Veliidae + Gerridae] durant le Crétacé inférieur, où jusqu'ici la seule punaise précédemment attribuée aux Veliidae était basée sur deux empreintes faiblement préservées dans l'Aptien de la formation Koonwarra (Australie) (Jell et Duncan, 1986). La grande rareté ou l'absence apparente de ces deux familles dans d'autres gisements du Crétacé est donc surprenante.

Les Polyneoptera: Chresmodidae, autres insectes aquatiques du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur vivant en surface de l'eau, étaient très différents. Certains vivaient probablement dans des environnements marins mais d'autres en milieu lacustre. Ils étaient probablement carnivores comme les Gerridae, mangeant de petits animaux nectoniques. Le plus récent Chresmodidae a récemment été découvert dans le Cénomaniens moyen du Liban

(Nel *et al.*, 2004d). Il apparaît donc que Gerridae et Chresmodidae furent contemporains durant au moins deux millions d'années, rendant caduque l'hypothèse du remplacement des Chresmodidae par les Gerridae comme explication de l'extinction des premiers.

4.3. DISCUSSION

Le spectre faunique d'Archingeay reflète un cachet incontestablement crétacé. La présence de taxons communs dans les ambres du Liban, d'Espagne, et du Myanmar, indique plus particulièrement un âge Crétacé inférieur (fig. 39), confirmant donc la datation albienne fournie par l'étude palynologique du sédiment encaissant (cf. II.2.1 et Néraudeau *et al.*, 2002). Ainsi le genre *Eophlebotomus* est décrit dans l'ambre Berriasien/Aptien du Liban et dans l'ambre du Myanmar (Azar et Nel, 2002 ; Duckhouse, 2000), que les travaux récents datent de l'Albien supérieur ou du Cénomanién inférieur (Cruickshank et Ko, 2003; Grimaldi *et al.*, 2002). Les ambres de France et du Myanmar ont également en commun les genres *Microphorites* et *Haidomyrmex*, ainsi que la famille fossile Hilarimorphidae également connue dans le Turonien du New Jersey. Un autre taxon commun avec ce dernier gisement est le genre *Protorhyssalus*, unique spécimen de Braconidae précédemment décrit pour la sous-famille fossile Protorhyssalinae (Basibuyuk *et al.*, 1999; Perrichot *et al.*, en prép.). Enfin, les psocoptères décrits à Archingeay sont très proches des Archaeotropidae de l'ambre espagnol. Finalement, d'un point de vue composition faunistique, c'est de l'ambre birman que se rapproche le plus l'ambre de Charente-Maritime.

La diversité exprimée dans les différents gisements est variable. Ainsi les ambres d'Espagne, de Sibérie, et du Canada, comptent de 16 à 17 ordres d'arthropodes pour une moyenne de 1500 inclusions, tandis que les autres ambres sont plus diversifiés, avec 23 ordres pour 1258 inclusions dans l'ambre du Liban, 25 ordres pour 1045 inclusions dans l'ambre du New Jersey, et 33 ordres pour 4210 inclusions dans l'ambre du Myanmar. Avec 22 ordres d'arthropodes pour 759 inclusions, l'ambre albien de Charente-Maritime est donc l'un des plus diversifiés du Crétacé, malgré un nombre de spécimens répertoriés encore inférieur (fig. 40). Ces nouvelles données sur l'entomofaune crétacée de France laissent entrevoir une diversité insoupçonnée lors des précédents travaux de Schlüter (1978, 1983, 1989), qui avait déterminé 9 ordres pour environ 70 inclusions. Il reste beaucoup de matériel à examiner dans le gisement d'Archingeay; la diversité devrait donc encore augmenter et pourrait rapidement atteindre celles observées dans les gisements du Liban ou du New Jersey, et peut-être même du Myanmar si le nombre d'inclusions devenait suffisamment conséquent. La découverte de

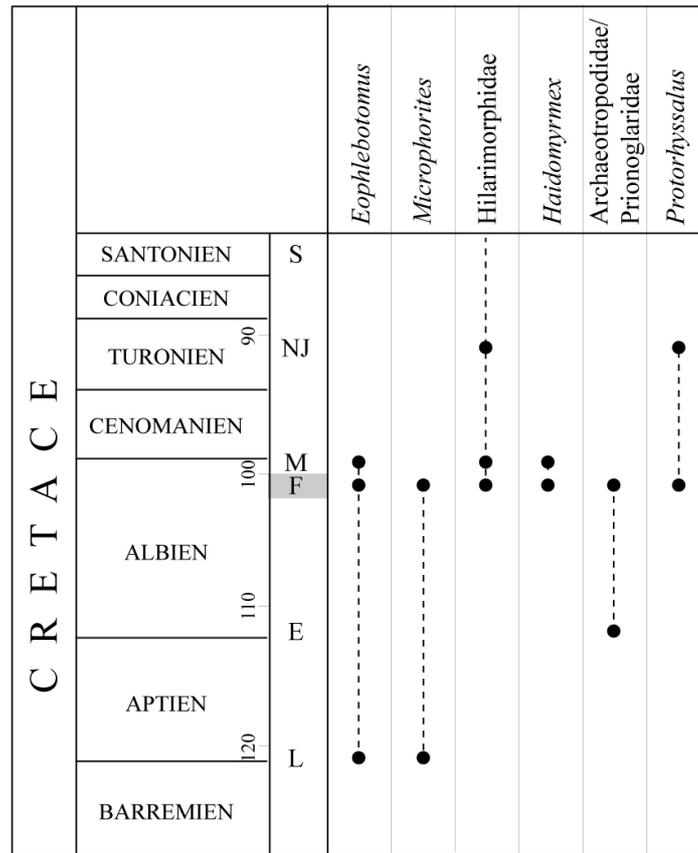


Fig. 39. Répartition stratigraphique de quelques taxons marqueurs du Crétacé dans les principaux ambres fossilifères (L: Liban; E: Espagne; F: France; M: Myanmar; NJ: New Jersey; S: Sibérie).

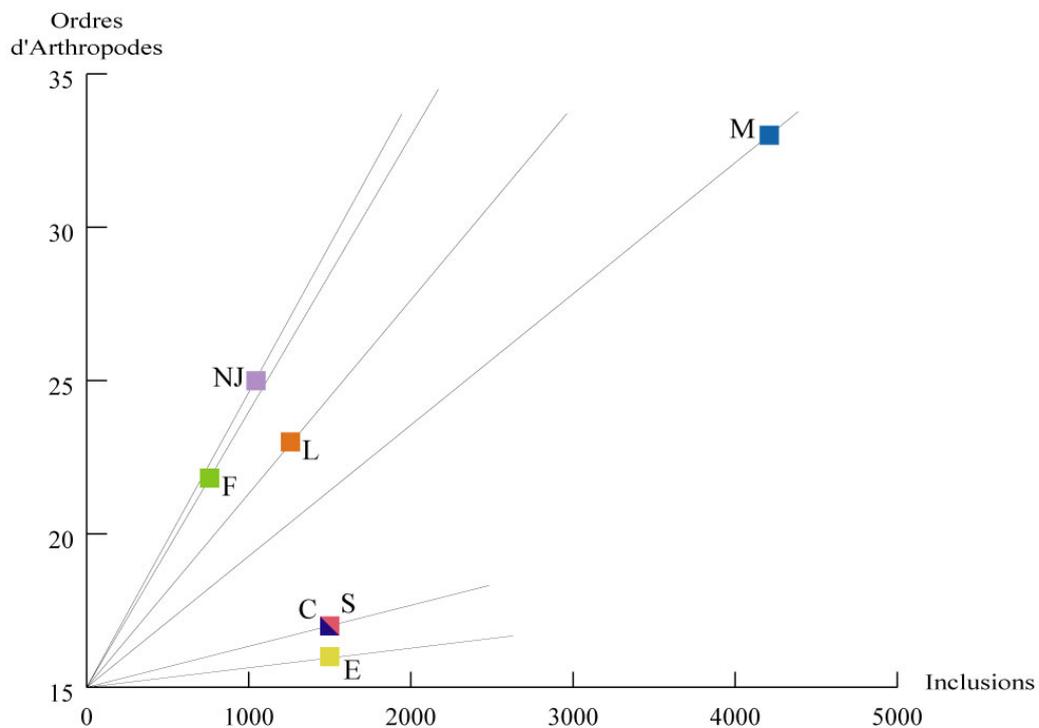


Fig. 40. Diversité des ordres d'arthropodes observée dans les principaux gisements crétacés fossilifères ((L: Liban; E: Espagne; F: France; M: Myanmar; NJ: New Jersey; S: Sibérie; C: Canada).

nouveaux morceaux d'ambre de litière y contribuerait largement, vu l'abondance et la diversité de leurs inclusions. On peut espérer 4 à 8 ordres supplémentaires d'insectes, avec notamment des Trichoptera, Mantodea, Ephemeroptera, ou Thysanura, qui sont présents dans les ambres contemporains espagnol et birman, mais encore absents en Charente-Maritime.

Le Crétacé est une période clé dans l'histoire évolutive des insectes. Parmi la multitude de groupes étudiés, de nombreux paléontologistes et biologistes s'intéressent aux origines et à l'évolution des diptères et des hyménoptères qui jouent un rôle prépondérant dans les écosystèmes terrestres, notamment en tant que vecteurs de maladies. Les fossiles décrits dans l'ambre crétacé sont essentiels à la reconstitution de cette histoire. Une étude détaillée de l'ensemble des diptères et hyménoptères est encore nécessaire dans l'ambre d'Archingeay, mais quelques spécimens d'hyménoptères, ajoutés aux données des autres gisements, apportent déjà des éléments dans l'histoire crétacée de ce groupe (fig. 41). Les parasites, en particulier, sont déjà abondants dans les ambres libanais et espagnols, et ils connaissent une grande phase de diversification tout au long du Crétacé où ils deviennent le groupe dominant, avec notamment les Scelionidae, Mymarommatidae, Serphitidae, Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Cynipoidea, et Ichneumonoidea bien représentés à partir de l'Albien. L'ambre français livre quelques spécimens remarquables, parmi les plus anciens représentants des Trigonalidae, Ceraphronoidea, Ibalidae et Protorhyssalinae. Une étude détaillée des Chalcidoidea, Platygastroidea, et Proctotrupoidea, devrait permettre d'augmenter significativement cette diversité. A ce jour, aucun spécimen de Stigmaphronidae n'est présent dans l'ambre d'Archingeay. C'est surprenant compte tenu de l'existence uniquement crétacée de cette famille, et de sa présence dans tous les autres ambres de cette période. De même, la famille fossile Falsiformicidae est absente en France, en Espagne, et au Myanmar, bien que des spécimens connus des ambres du Liban et du New Jersey attestent de sa présence à l'Albien. Parmi les rares Symphyta, les Orussidae et Anaxyelidae n'apparaissent que dans l'ambre espagnol, et un spécimen unique de Siricidae est répertorié à Archingeay. Enfin chez les Aculeata, la diversité est faible dans l'ambre français, comparée aux autres ambres, avec un spécimen unique de Chrysidoidea dans le gisement de Cadeuil. Le point le plus remarquable est l'apparition des premiers Formicidae de façon contemporaine en France et au Myanmar. Si le seul genre *Haidomyrmex* est commun aux deux gisements (Dlussky, 1996; Perrichot *et al.*, soumis), une diversité déjà importante est observée dans l'ambre français, avec le genre *Gerontoformica* (Nel *et al.*, 2004b) et d'autres spécimens encore indéterminés

mais appartenant probablement aux Formicidae; ceci supporte l'hypothèse d'une origine des fourmis à la fin du Jurassique ou au début du Crétacé.

Enfin, parmi l'ensemble des inclusions fossilisées dans l'ambre d'Archingeay sont représentés quelques ordres inédits ou rares: des orthoptères exceptionnellement abondants, quelques crustacés isopodes, ou des insectes aquatiques comme les hétéroptères Gerridae sont préservés. Ceci est largement dû au fait qu'une partie de la résine piège la faune au niveau du sol. Cette spécificité de l'ambre de Charente-Maritime pourrait trouver son origine dans la composition de la forêt productrice de la résine. Dans le chapitre suivant, l'étude des nombreux restes végétaux associés fournit des indications sur cette flore.

		C R E T A C E										
		130	BARREMIEN	120	APTIEN	110	ALBIEN	100	CENOMANIEN	TURONIEN	90	CONIACIEN
			L		E		F	M		NJ		
SYMPHYTA	①	Anaxyelidae			+							
		Siricidae						+				
		Orussidae			+						+	
APOCRITA	PARASITICA	②	Trigonalidae			+		+				
			Megalyridae	+					+		+	
			Stigmaphronidae †	+		+			+		+	
			Megaspilidae	+		+			+		+	
			Maimetshidae									
			Famille <i>incertae sedis</i>						+			
			Aulacidae						+			
			③	Gasteruptiidae	+				+			
			Evaniidae	+		+						
			Chalcidoidea indet.	+					+	+		+
		Serphitidae	+		+			+		+		
		Mymarommatidae	+		+			+		+		
		Platygastridae									+	
		④	Scelionidae	+		+		+	+		+	
		Tetracampidae	+								+	
		Pteromalidae									+	
		Torymidae									+	
		Proctotrupoidea indet.						+	?		+	
		⑤	Pelecinidae						+		+	
		Diapriidae							+			
		Cynipoidea indet.							+			
		⑥	Ibaliidae						+			
		Cynipidae									+	
		⑦	Braconidae			+			+	+	+	
		Ichneumonidae							+		+	
	ACULEATA	⑧	Embolemidae						+			
			Bethylidae	+		+			+		+	
Chrysididae			+		+					+		
Scolybethidae			+									
⑨		Plumariidae									+	
		Sphecidae			+			+	+		+	
		Pompilidae							+			
⑩		Tiphiidae							+			
		Scolioidea									+	
		Mutillidae									+	
		Sierolomorphidae							+		+	
		Falsiformicidae †	+								+	
		Formicidae							+	+	+	
		Vespidae									+	

1: Siricoidea; 2: Ceraphronoidea; 3: Evanioidea; 4: Platygastridae; 5: Proctotrupoidea; 6: Cynipoidea; 7: Ichneumonoidea; 8: Chryridoidea; 9: Apoidea; 10: Scolioidea

Fig. 41. Diversité des familles d'hyménoptères observée dans les différents gisements d'ambre crétacés (classification d'après Rasnitsyn, 2002).

V.

Eléments floristiques
associés

5.1. FLORE CRÉTACÉE DE CHARENTE-MARITIME

5.1.1. Historique

Le Crétacé de Charente-Maritime est riche en restes végétaux, et notamment en bois fossiles. Il n'a pourtant fait l'objet que de rares études paléobotaniques.

Coquand (1860) a été le premier à citer des végétaux fossiles sur l'île d'Aix, dans un niveau qu'il a décrit comme le premier d'âge crétacé dans la région et qu'il a nommé Gardonien. Ce niveau est constitué "de grès glauconieux alternant avec des argiles à lignite, à bois silicifiés et à succin (*i. e.* de l'ambre)". Cela semble correspondre au niveau biodétritique glauconieux B2c, et au niveau sous-jacent d'argile à lignite, visibles à l'ouest de l'île sur la plage de Bois-Joly. Dans ce cas, il ne s'agit pas du premier niveau crétacé de l'île, et encore moins de la région, puisque l'on continue à descendre dans la série cénomaniennne en longeant la côte depuis Bois-Joly jusqu'à la pointe St-Eulard. Coquand a cité la présence de *Brachyphyllum orbigny* Brongniart, dont le morphogène peut correspondre à différentes familles de conifères, dont les Araucariaceae, les Cheirolepidiaceae et les Podocarpaceae (Barale, 1981). Il a également cité de nombreux *Zosterites* et *Rhodomelites* à la position systématique incertaine.

Crié (1890) a ensuite publié une description de bois fossiles provenant également de l'île d'Aix, apparemment issus du même niveau que celui décrit par Coquand. En outre, il a signalé l'extension régionale de ce niveau, mentionnant des bois fossiles silicifiés ou lignitisés à Fouras, aux alentours de Rochefort, et sur l'île d'Oléron. Il a décrit deux espèces nouvelles de conifères à Aix, *Araucarioxylon gardoniense* Crié 1890 et *Cedroxylon gardoniense* Crié 1890. Selon lui, ces deux espèces montrent respectivement un plan ligneux proche de ceux des genres actuels *Araucaria* (Araucariaceae) et *Abies* (Pinaceae).

Plus récemment, Koeniguer (1980) a illustré de grands troncs silicifiés provenant de l'île d'Aix, découverts à marée basse sur l'estran de la plage du Tridou, et qu'il rattache au Céno-manien inférieur. Il n'a alors donné aucune précision sur la position systématique de ces bois. Il a plus tard (Koeniguer, 1981) attribué l'ensemble des bois de l'île d'Aix, qu'ils soient silicifiés ou lignitisés, à l'espèce *Araucarioxylon gardoniense*. Il a aussi mentionné d'autres bois similaires à Fouras et dans la région de Rochefort, notamment dans les sablières d'Archingeay et des Renardières. Si les argiles céno-manienne de la côte occidentale de l'île d'Aix contiennent bien des fragments de troncs lignitisés, c'est en vain que j'y ai recherché les troncs et les souches silicifiés mentionnés par l'auteur sur les plages du Tridou et de Bois-Joly. En fait, seuls les niveaux tertiaires fournissent du bois silicifié dans la région. Ces bois sont en général remaniés des niveaux crétacés, comme l'atteste la présence d'*Agathoxylon* (=

Araucarioxylon) dans les altérites tertiaires de Moragne et de l'île Madame près de Rochefort (Philippe, comm. pers.), alors que ce genre ne dépasse pas le Crétacé en Europe. Les troncs décrits par Koeniguer à l'île d'Aix sont donc probablement issus de remaniements tertiaires des couches cénomaniennes affleurant au large, ensuite rejetés sur estran par la mer.

Outre ces rares mentions de bois fossiles, peu d'études palynologiques ont été menées dans les niveaux crétacés de la région. Deák et Combaz (1967) ont étudié les palynoflores de deux niveaux argileux au cachet albien supérieur à cénomanien inférieur (tab. 8), provenant d'un sondage de St-Romain-de-Benêt. La coupe schématique de ce sondage est très proche de celle observée dans la carrière de Cadeuil et montre les faciès argilo-gréseux typiques du Crétacé inférieur. Moreau (1993c) a présenté un ensemble de palynomorphes issus des niveaux argileux des sous-unités A1 et A2. La palynoflore y est comparable à celle trouvée par Deák et Combaz (1967). Bien diversifiée, elle est composée d'une Bryophyte, de Ptéridophytes, de Gymnospermes et d'Angiospermes (tab. 8). Les taxons les plus abondants sont des fougères (*Appendicisporites*, *Camarazonosporites*, *Cicatricosisporites*, *Cyathitides*, *Gleicheniidites*) et des Gymnospermes (*Classopollis*, *Inaperturopollenites*). Ces mêmes taxons ont également été signalés par Doyle *et al.* (1982) à Piédemont, près de l'île Madame, à la base du niveau B1 *sensu* Moreau (1976) et dans le niveau argileux sous-jacent (tab. 8). Ces auteurs y indiquent en outre la présence d'Angiospermes (*Afropollis* et *Stellatopollis*).

En résumé, les quelques études paléobotaniques du Crétacé de Charente-Maritime ont jusqu'à présent mis en évidence l'existence d'une flore à dominante de conifères et de fougères. Comme c'est généralement le cas, la palynologie révèle une diversité supérieure à celle indiquée par les mégarestes végétaux. Ainsi, les bois fossiles n'indiquent que trois taxons et montrent une flore exclusivement composée de Gymnospermes, parmi lesquels une Araucariacée semble dominante. En revanche, les palynomorphes indiquent 11 taxons pour les Gymnospermes, et attestent de la présence d'Angiospermes et de nombreuses fougères.

Enfin, il est notable que nulle part dans la littérature n'avait été mentionnée la présence de mésorestes végétaux dans la région, que ce soit des feuilles en compression ou bien des empreintes. Cette troisième composante de la paléobotanique apporte pourtant de précieux renseignements, tant sur la composition de la flore que sur les conditions environnementales ayant précédé la fossilisation. Les nombreuses empreintes et cuticules trouvées dans les différents gisements évoqués dans le présent manuscrit sont actuellement en cours d'étude par B. Gomez et C. Coiffard au laboratoire de Paléobotanique de l'Université Claude Bernard à Lyon.

	Localisation stratigraphique		Références
	Sous-unité A1	Sous-unité A2	
Bryophytes			
<i>Stereisporites</i> sp.	•	•	(1)
Ptéridophytes			
<i>Appendicisporites fucosus</i>	•	•	(1)
<i>Appendicisporites tricornitatus</i>	•	•	(1) (3)
<i>Appendicisporites</i> sp.	•	•	(2) (4)
<i>Callialasporites dampieri</i>		•	(1)
<i>Camarazonosporites</i> cf. <i>hammenii</i>	•		(1)
<i>Camarazonosporites insignis</i>	•	•	(1)
<i>Camarazonosporites</i> sp.		•	(2)
<i>Cicatricosporites dorogenensis</i>	•	•	(1) (2) (3)
<i>Cyathitides australis</i>	•	•	(1)
<i>Cyathitides minor</i>	•	•	(1)
<i>Foveotriletes subtriangularis</i>	•		(1) (3)
<i>Gleicheniidites senonicus</i>	•	•	(1) (2) (3)
<i>Retitriletes anulatus</i>	•	•	(1)
<i>Sestrosporites</i> sp.		•	(1) (2)
<i>Striatriletes striatus</i>	•	•	(1)
<i>Uvaesporites</i> sp.	•	•	(1)
<i>Vadaszisorites</i> cf. <i>urkuticus</i>	•		(1) (3)
<i>Vadaszisorites</i> sp.	•	•	(2) (4)
Gymnospermes			
<i>Classopollis</i> sp.	•	•	(1) (4)
<i>Classopollis</i> cf. <i>classoides</i>	•		(1)
<i>Classopollis torosus</i>	•	•	(1) (3)
<i>Classopollis</i> cf. <i>torosus</i>	•		(1)
<i>Cycadopites</i> sp.	•	•	(1)
<i>Inaperturopollenites hiatus</i>	•	•	(1)
<i>Inaperturopollenites limbatus</i>	•	•	(1) (3)
<i>Klausipollenites</i> sp.	•	•	(1)
<i>Monosulcites</i> sp.	•		(1)
<i>Parvisaccites radiatus</i>	•	•	(1)
<i>Pinuspollenites minimus</i>		•	(1)
<i>Pityosporites microalatus</i>	•		(1)
<i>Podocarpidites</i> sp.	•		(1)
<i>Tsuga</i> sp.	•	•	(1) (3)
<i>Taxodiaceapollenites</i> sp.	•	•	(2) (3)
<i>Araucariacites</i> sp.		•	(2)
Angiospermes			
<i>Clavatricolpites</i> sp.	•	•	(1)
<i>Eucommiidites stuartii</i>	•	•	(1)
<i>Monocolpopollenites</i> sp.	•	•	(1)
<i>Tricolpopollenites</i> sp.	•	•	(1)
<i>Afropollis jardinus</i>		•	(2)
<i>Afropollis</i> sp.	•		(4)
<i>Stellatopollis</i> sp.		•	(2)
<i>Stellatopollis barghoornii</i>	•		(4)

Tableau 8. Liste des palynomorphes végétaux relevés dans les niveaux argileux des sous-unités A1 et A2 de Charente-Maritime, d'après (1) Moreau, 1993c; (2) Doyle *et al.*, 1982; (3) Deák et Combaz, 1967; (4) Dejax, étude en cours.

Dans ce qui suit sont présentés les données et les résultats d'une nouvelle étude xylologique menée sur l'ensemble des niveaux successifs de l'Albien et du Cénomaniens dans la région de Rochefort.

5.1.2. Préalable nomenclatural

Les échantillons de bois récoltés sur le terrain sont constitués de xylèmes secondaires isolés, ou trachéidoxyles, fossilisés sous forme de lignite ou de fusain. Il s'agit de fragments de branches, de troncs, et plus rarement de petites souches. Leur longueur varie de quelques centimètres à 3-4 m pour quelques troncs. Dans ce dernier cas, les échantillons ont été mesurés sur place, puis des fragments ont été prélevés pour analyse. Pour les bois de nature gymnospermienne, les principaux caractères diagnostiques concernent la morphologie et l'arrangement des ponctuations situées dans le plan radial, sur les fibres trachéides d'une part, et dans les champs de croisement d'autre part (fig. 42).

Les ponctuations de la face radiale des trachéides, ou ponctuations aréolées, se caractérisent, en résumant de manière la plus simple, par l'existence d'un décollement de la paroi secondaire, ce qui constitue l'aréole. Les décollements sont symétriques de chaque côté de la paroi primaire. Selon la disposition de ces ponctuations sur les fibres trachéides, on parle de ponctuation abiétinée ou araucarienne:

- ponctuation radiale abiétinée: ponctuation aréolée ronde et espacée de ses voisines axiales d'au moins un quart de son rayon; en cas de plurisériation ces ponctuations radiales sont opposées (fig. 43a);
- ponctuation radiale araucarienne: ponctuation aréolée déformée de part et d'autre par le contact avec ses voisines, ou ronde et espacée de moins d'un quart de son rayon de ses voisines axiales; en cas de plurisériation ces ponctuations radiales sont alternes (fig. 43b).

Dans le plan transversal, les principales observations concernent l'arrangement des fibres trachéides et la présence ou non de cernes. Trois types de cernes sont distingués: (1) les vrais cernes qui sont asymétriques, continus tout autour de l'axe; ils seront simplement dénommés cernes; (2) les faux-cernes de type 1 qui sont symétriques, continus tout autour de l'axe ou non; (3) les faux-cernes de type 2 qui sont asymétriques, mais discontinus (ils disparaissent latéralement en suivant la courbure de l'axe).

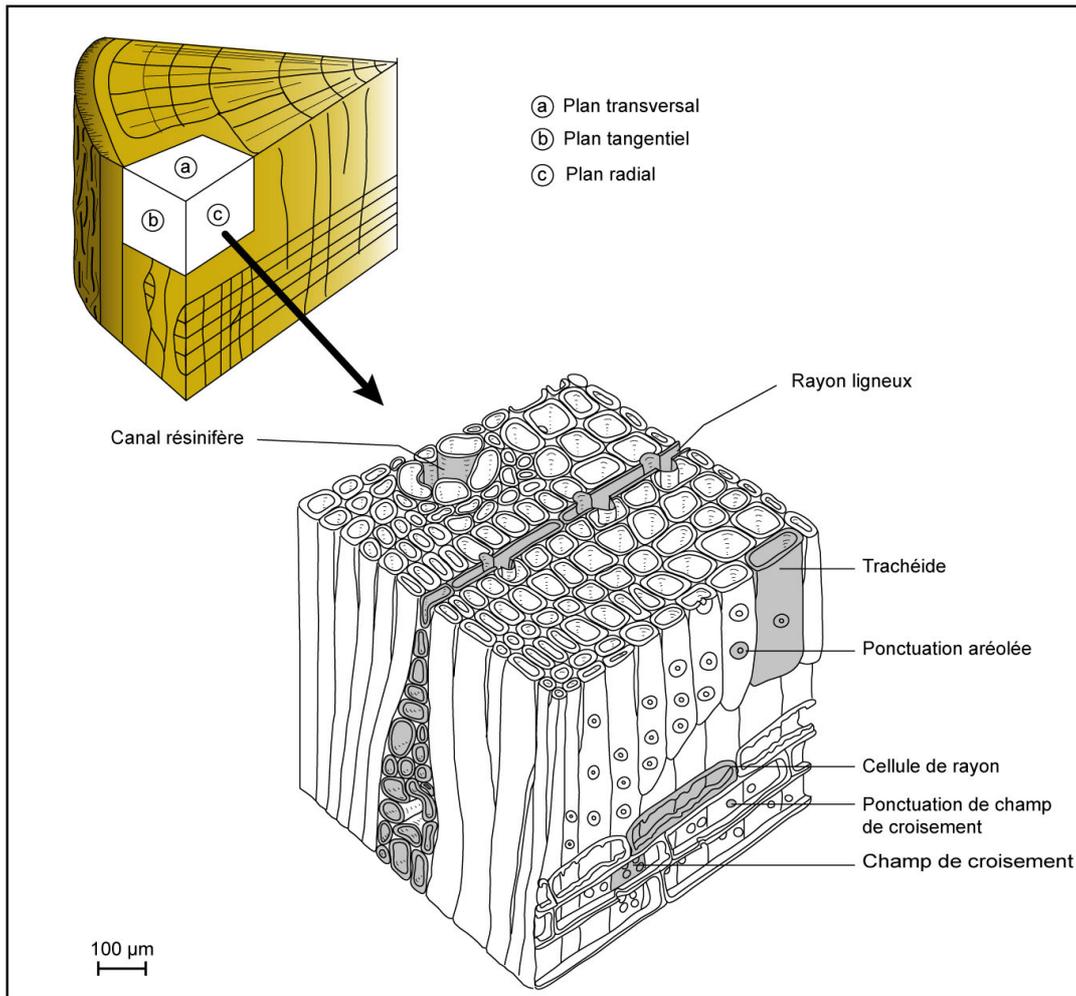


Fig. 42. Structure anatomique générale d'un bois secondaire de conifère, ici le pin maritime (*Pinus pinaster* Seland.) (modifié d'après Gaussen *et al.*, 1982).

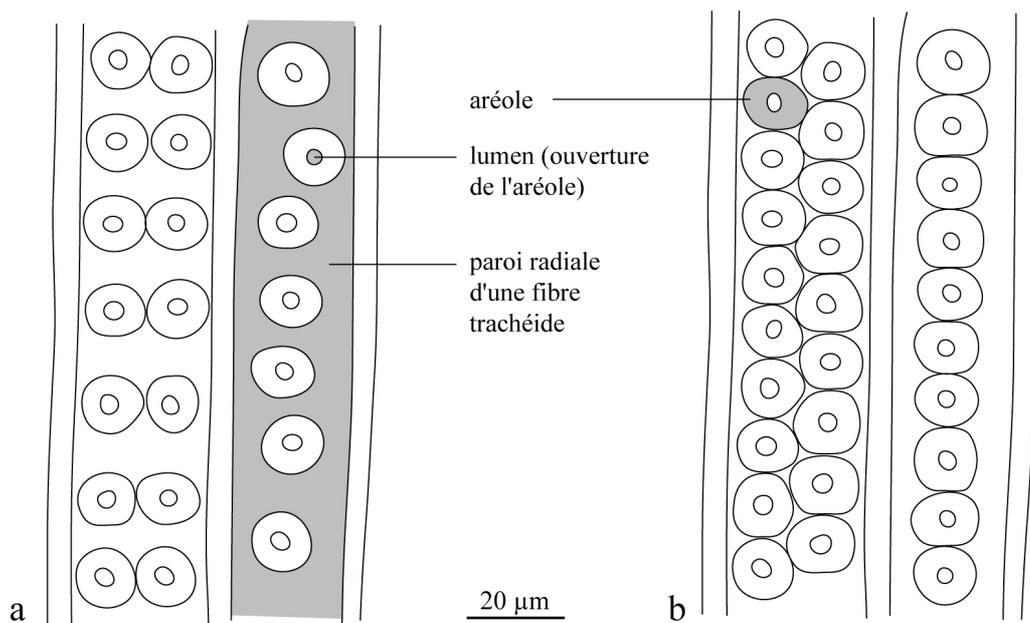


Fig. 43. Fibres trachéides, vue radiale (d'après Philippe, 1995). a - ponctuation abiétinée; b- ponctuation araucarienne.

Au contact cellule de rayon/trachéides (= champ de croisement), il y a un autre type de ponctuations, asymétriques puisque sans paroi secondaire côté rayon. Les différents types de ponctuations de champs se déterminent par rapport aux relations entre la ponctuation simple côté rayon et l'aréole de la demi ponctuation du côté trachéide. Pour ces ponctuations de champ, on utilise entre autres le terme d'oculipores, dont il existe quatre types principaux:

- oculipore cupressoïde: ponctuation semi-aréolée à ouverture elliptique nettement comprise dans les limites de l'aréole, de largeur inférieure à celle-ci, oblique le plus souvent; aréole circulaire ou obovale (fig. 44a);
- oculipore podocarpoïde: ponctuation à ouverture elliptique, redressée, tangente à l'aréole en au moins un point, au plus aussi large que celle-ci (il existe des intermédiaires avec les types taxodioïdes et cupressoïdes); aréole circulaire ou obovale, relativement grande (fig.44b);
- oculipore taxodioïde: ponctuation circulaire ou elliptique dont l'ouverture est plus large que l'aréole, souvent tangente et généralement horizontale à peu oblique (fig. 44c);
- oculipore dacrydioïde: ponctuation circulaire ou légèrement elliptique, faiblement aréolée, à ouverture non ou peu tangente (fig. 44d).

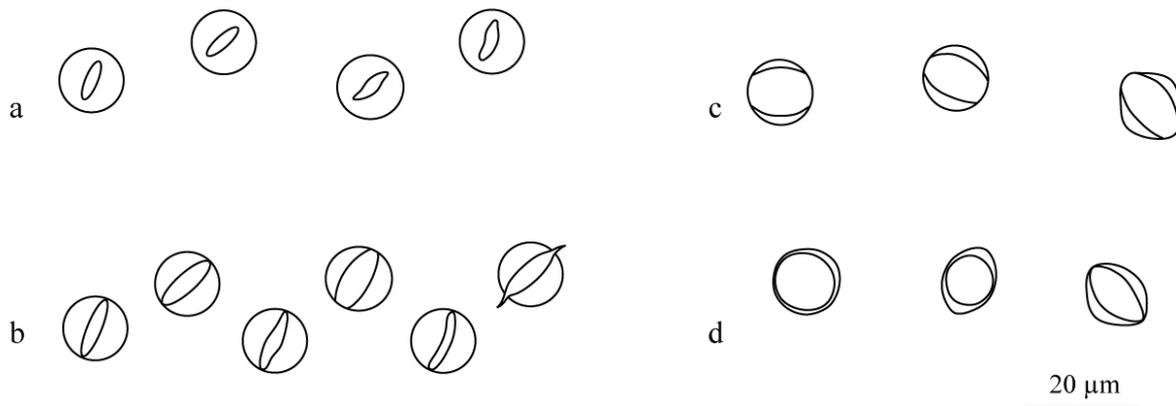


Fig. 44. Ponctuations de champs ou oculipores (Philippe, 1995). a- cupressoïdes; b- podocarpoïdes; c- taxodioïdes; d- dacrydioïdes.

Le nombre et la disposition de ces ponctuations déterminent différents types de champs:

- champ araucarioïde: champ de croisement à oculipores cupressoïdes ou podocarpoïdes contigus, en nombre normalement supérieur à quatre, généralement imbriqués sans ordre; les oculipores sont relativement petits, plus ou moins déformés au contact des voisins, à pore oblique;
- champ cupressoïde: champ à oculipores cupressoïdes espacés, au nombre d'1, 2 (rarement 3), ou de 2 (rarement 3) paires, fréquemment ordonnés suivant des lignes ou des colonnes (disposition étagée);

- champ podocarpoïde: champ à 1, 2, voire rarement 3-4 oculipores podocarpoïdes;
- champ dacrydioïde: champ à 1-2 oculipore(s) dacrydioïdes, occupant au moins les 4/5 de la hauteur du champ;
- champ taxodioïde: champ à au moins 2 oculipores taxodioïdes, le plus souvent moins de 5, ordonnés en ligne.

5.1.3. Etude systématique des bois associés à l'ambre

Ces descriptions sont basées sur l'observation de nombreux fragments de xylèmes secondaires isolés, et conservés sous forme de lignite. Ils ont été étudiés au microscope électronique à balayage (MEB) ou en lames minces au microscope optique, et sont tous déposés au laboratoire de paléontologie de Géosciences, Université Rennes 1.

L'ensemble des caractères diagnostiques énoncés précédemment a permis d'identifier 5 taxons dans les différents gisements charentais étudiés. Il est important de préciser qu'un taxon fossile désigne un plan ligneux et non un taxon au sens linnéen du terme. Il n'est pas impossible que des taxons distincts représentent une même espèce linnéenne, et inversement que différentes espèces linnéennes ne soient pas différenciables par leur bois (ex. chez les Araucariacées actuelles: *Araucaria*, *Agathis* et *Wollemia* ne sont pas distinguables xylologiquement). Il existe en effet une variabilité importante dans les structures du bois secondaire, selon que les échantillons déterminés proviennent d'un axe primaire ou secondaire de l'arbre, ou bien encore du cœur ou de la périphérie de cet axe. En outre pour Boureau (1956), les plans ligneux des conifères fossiles seraient plus variés que ceux décrits dans les espèces actuelles.

Classe Gymnospermae

Ordre Coniferales

Famille Araucariaceae Henkel & Hochst, 1865

Genre *Agathoxylon* Hartig, 1848

Type. *Agathoxylon cordaianum* Hartig, 1848.

Synonymes taxonomiques. *Araucarioxylon* Kraus in Schimper, 1870; *Dadoxylon* Endlicher, 1847. Ces noms sont illégitimes car invalidement publiés (Philippe, 1993).

Diagnose (d'après Hartig, 1848, traduite en français et reformulée par Philippe, 1995). Trachéidoxyles dépourvus de canaux résinifères; ponctuations radiales araucariennes, le plus souvent unisériées ou bisériées alternes, déformées par le contact avec les ponctuations voisines; champs de croisement araucarioïdes à oculipores cupressoïdes ou podocarpoïdes, en

nombre généralement supérieur à six; rayons principalement unisériés, pouvant être assez hauts; parois horizontales et tangentiellles des cellules des rayons intègres; parenchyme axial présent ou non.

Agathoxylon gardoniense (Crié) Philippe in Néraudeau *et al.*, 2002

(figs. 45-46; tab. 9)

Basionyme. *Araucarioxylon gardoniense* Crié, 1890.

Matériel. Un matériel abondant a pu être rattaché à ce taxon, présent dans chacun des sept gisements étudiés ici. Chaque échantillon ne sera donc pas décrit individuellement. La description est ainsi principalement basée sur l'échantillon n°ARC 322, portoir MEB n° VP 128, lames minces n° 322 TR, 322 TA et 322 RA. Certains caractères sont précisés *via* les échantillons MEB n° VP 13, VP 51, VP 52, VP 111, et VP 149.

Localités. Archingeay-Les Nouillers; les Renardières; Puy-Puy; Cadeuil; Fouras-BoisVert; Pointe St Eulard et plage de Bois Joly, île d'Aix; île Madame; tous en Charente-Maritime, France.

Age. Albien terminal à Cénomaniens supérieur.

Description. En coupe transversale, les cernes sont bien marqués, le bois final est réduit à 4-5 assises; aucune structure résinifère (canaux sécréteurs) n'est visible, mais la résine est généralement abondante dans les trachéides comme dans les rayons ligneux. Les fibres trachéides ont une section quadrangulaire à hexagonale de diamètre variable; les parois sont épaisses, et les trachéides sont généralement alternes d'une file à l'autre, bien que parfois subopposées. Le parenchyme axial est absent. La distance moyenne entre deux rayons est de 5,5 trachéides (n = 24) (fig. 45c-d).

En vue tangentielle, les trachéides sont assez courtes (2,7 mm en moyenne), avec une terminaison effilée, et les parois sont dépourvues de ponctuations tangentiellles; les rayons ligneux (n= 58) sont en majorité unisériés, 8% sont bisériés sur 1 à 2 cellules; leur hauteur varie de 1 à 25 cellules, pour une moyenne de 4,8 cellules (fig. 45e).

Dans le plan radial, les parois des trachéides sont ornées d'une ponctuation de type araucarien; 80% des ponctuations radiales (n = 30) sont unisériées, 10% sont bisériées alternes; l'aréole est plus ou moins déformée au contact de ses voisines, avec un coefficient d'écrasement ε (= \varnothing vertical/ \varnothing horizontal) variant de 0,7 à 1 (n = 20). Les ponctuations, d'un diamètre horizontal moyen de 18 μ m, n'occupent pas toute la largeur des trachéides (35,5 μ m de large pour l'échantillon VP 51), et ménagent toujours une marge de part et d'autre. Les

parois horizontales et tangentielles des cellules des rayons sont intègres, non épaissies. Les champs de croisement, généralement plus larges que hauts, sont typiquement araucarioïdes: ils présentent de 6 à 12 oculipores de type cupressoïde (15 pour les échantillons VP 111 et VP 149, et 18 pour l'échantillon VP 52), à lumen elliptique largement compris à l'intérieur de l'aréole, et généralement oblique. Leur taille moyenne est de 5 μm , et ils sont imbriqués sans ordre (fig. 45a-b, f).

Détermination et discussion. La ponctuation radiale araucarienne des trachéides, associée à des champs de croisement de type araucarioïde (fig. 46), permet d'attribuer l'ensemble de ces échantillons au genre *Agathoxylon* Hartig. Ils ne sont pas différenciables de l'*Araucarioxylon gardoniense* décrit par Crié (1890) dans les niveaux cénomaniens de l'île d'Aix en Charente-Maritime (table 9). *Araucarioxylon* étant illégitime (Philippe, 1993), la combinaison *Agathoxylon gardoniense* (Crié) Philippe in Néraudeau *et al.*, 2002 a été proposée. Le genre *Agathoxylon* présente un plan ligneux proche de celui des Araucariaceae actuelles.

	Lectotype n° 115010	Arc 322
Origine et Age	Ile d'Aix, Charente-Maritime, France Cénomaniens	Archingey, Charente-Maritime, France Albien
Coupe transversale		
Cernes annuels nets	oui	oui
Trachéides	quadrangulaires, peu uniformes	quadrangulaires à hexagonales, peu uniformes
Parois	épaisses	épaisses
Méats	oui	oui
Canaux sécréteurs	non	non
Coupe radiale		
Ponctuations	unisériées ou bisériées alternes, déformées par le contact avec les ponctuations voisines	unisériées ou bisériées alternes, déformées par le contact avec les ponctuations voisines
\varnothing horizontal	16 μ	18 μ
Lumen	circulaire	circulaire
Cellules des rayons	parois horizontales et tangentielles minces et intègres	parois horizontales et tangentielles minces et intègres
Ponctuations de champs	cupressoïdes, 6 à 12 par champ, disposées sans ordre	cupressoïdes, 6 à 18 par champ, le plus souvent 9-12, disposées sans ordre
\varnothing	aréole circulaire à elliptique, 6 μ	aréole circulaire à elliptique, 5 μ
Lumen	elliptique, petit, oblique	elliptique, petit, oblique
Coupe tangentielle		
Ponctuations	non	non
Parenchyme	non	non
Rayons ligneux	unisériés	unisériés, rarement bisériés
Hauteur des rayons	2 à 15 cellules	1 à 25 cellules

Tableau 9. Comparaison du lectotype d'*Agathoxylon gardoniense* décrit par Crié (1890), conservé au laboratoire de géologie de l'Université Rennes 1 sous le n° 115010, et de l'échantillon n° ARC 322 décrit ici.

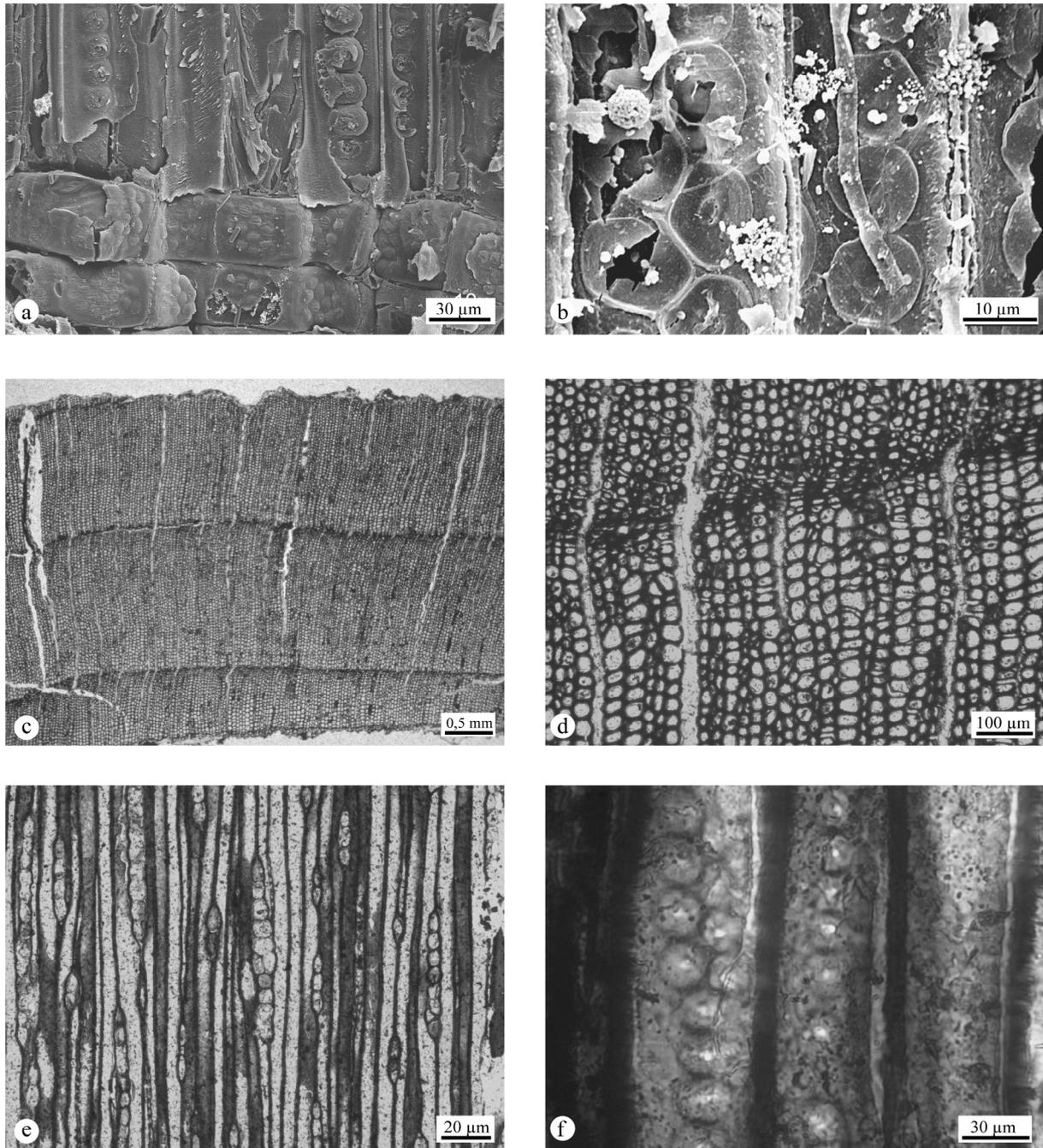


Fig. 45. *Agathoxylon gardoniense* (Crié) Philippe in Néraudeau *et al.*, 2002. a - Portoir MEB VP 13, plan radial; vue d'ensemble; b - portoir MEB VP 52, plan radial; ponctuations radiales araucariennes unisériées et bisériées, déformées; c - lame mince ARC 322 Tr, plan transversal; vue d'ensemble; noter les cernes distincts; d - lame mince ARC 322 Tr, plan transversal; noter le diamètre variable des trachéides; e - lame mince ARC 322 Ta, plan tangential; noter la terminaison effilée de quelques trachéides, et un rayon bisérié; f - lame mince ARC 322 Ra, plan radial; ponctuations aréolées uni- et bisériées contiguës.

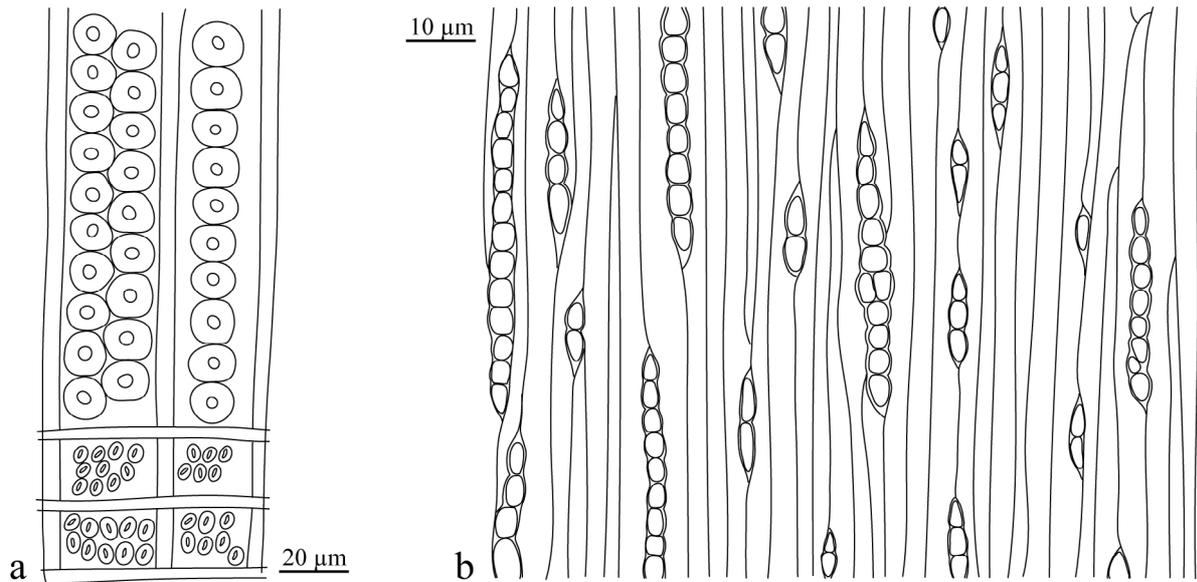


Fig. 46. *Agathoxylon gardoniense* (Crié) Philippe, schéma synthétique. a - vue radiale; b - vue tangentielle.

Famille *incertae sedis*

Genre *Brachyoxyton* Hollick et Jeffrey, 1909

Type. *Brachyoxyton notabile* Hollick et Jeffrey, 1909

Synonymes taxonomiques (Philippe, 1993). *Paracedroxylon* Sinott, 1909; *Voltzioxyton* Torrey, 1923.

Diagnose (d'après Hollick et Jeffrey, 1909, traduite en français et précisée par Philippe, 1995). Trachéïdoxyles sans canaux sécréteurs normaux, à ponctuation radiale mixte: mélange de ponctuations rondes et distantes, opposées si bisériées, et de ponctuations plus ou moins aplaties en contact, alternes si bisériées; rayons à champs de croisement araucarioïdes, les autres parois intègres; présence de canaux résinifères traumatiques possible.

Brachyoxyton sp.

(figs. 47-48)

Matériel. De nombreux échantillons sont rapportés à ce genre. La description est principalement basée sur l'échantillon n° FRS 31, portoir MEB n° VP 156.

Localité. Bois Vert, Presqu'île de Fouras, Charente-Maritime, France.

Age. Cénomaniens inférieur, niveau B2c (B2ms *sensu* Néraudeau *et al.*, 2003).

Description. En coupe transversale, des faux cernes sont limités par 2 à 3 assises de cellules; aucune structure résinifère n'est visible, mais la résine est généralement abondante dans les trachéides comme dans les rayons ligneux. Les fibres trachéides, de section quadrangulaire, ont un diamètre faible variant de 13 à 34 μm ; les parois sont assez fines, et les trachéides sont généralement alternes d'une file à l'autre, bien que parfois subopposées. Le parenchyme axial est absent. La distance moyenne entre deux rayons est de 5 trachéides ($n = 28$).

En vue tangentielle, les trachéides ont une longueur variable (1,2 à 3,6 mm), leur terminaison est effilée, et les parois sont dépourvues de ponctuations; les rayons ligneux sont unisériés, et leur hauteur varie de 2 à 13 cellules, pour une moyenne de 5-6 cellules.

Dans le plan radial, les parois des trachéides sont ornées d'une ponctuation mixte avec un mélange de ponctuations abiétinées et de ponctuations araucariennes aréolées, à lumen circulaire à elliptique plus ou moins oblique; 83% des ponctuations radiales ($n = 96$) sont unisériées rondes et espacées, 6% sont unisériées en contact, plus ou moins aplaties, et 11% sont bisériées opposées. Les ponctuations, d'un diamètre variant de 8 à 12 μm ($n = 58$), n'occupent pas toute la largeur des trachéides, et ménagent toujours une marge de part et d'autre. Les parois horizontales et tangentielles des cellules des rayons sont intègres, non épaissies. Les champs de croisement, généralement plus larges que hauts, présentent le plus souvent de 6 à 12 ponctuations, plus rarement 2, 3 ou 4, imbriquées sans ordre; d'une taille moyenne de 5 μm , ces ponctuations ont une ouverture plus ou moins visible, elliptique généralement oblique et comprise à l'intérieur de l'aréole.

Les échantillons suivants sont attribuables au même taxon mais présentent quelques variations dans leur structure:

- n° RND 3, portoir MEB VP 25, Albien terminal, niveau A1sl *sensu* Néraudeau *et al.* (2002), Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France: les trachéides ont une ponctuation radiale mixte à tendance abiétinée, avec 59% de ponctuations unisériées rondes et espacées, 7% de ponctuations unisériées en contact, plus ou moins déformées par le contact avec leurs voisines, 32% de ponctuations bisériées rondes et opposées, et 2% de ponctuations bisériées alternes, en contact ($n = 88$); les ponctuations de champs sont au nombre de 6-12 (fig. 48b); la hauteur des rayons varie de 1 à 3 cellules;
- n° ARC 14, portoir MEB VP 37, Albien terminal, niveau A1sl *sensu* Néraudeau *et al.* (2002), Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France: les trachéides ont une ponctuation radiale légèrement plus araucarienne, avec 66% de ponctuations unisériées rondes et espacées, 29% de ponctuations unisériées contiguës, plus ou moins déformées,

- et 5% de ponctuations bisériées rondes et opposées (n = 90) (fig. 48a); les champs de croisement montrent le plus souvent 2 à 4 oculipores cupressoïdes, plus rarement 6-9;
- n° FRS 25, portoir MEB VP 118, Cénomaniens inférieur, niveau B2ms *sensu* Néraudeau *et al.* (2003), Bois-Vert, Presqu'île de Fouras, Charente-Maritime, France: les trachéides ont une ponctuation radiale principalement araucarienne, avec 74% de ponctuations unisériées en contact, plus ou moins déformées par le contact avec leurs voisines, 12% de ponctuations unisériées rondes et espacées, 8% de ponctuations bisériées rondes et opposées, et 6% de ponctuations bisériées alternes, en contact (n = 153); on compte le plus souvent de 6 à 12 ponctuations par champ de croisement, plus rarement 4; la hauteur des rayons varie de 3 à 39 cellules (fig. 48c-f).

Détermination et discussion. Parmi les bois à ponctuation de champs araucarioïde, ceux présentant une ponctuation mixte sur la paroi radiale des trachéides peuvent être attribués au genre *Brachyoxylon* (Philippe, 1993). Les bois correspondant à ce type ont été placés dans plusieurs genres, selon que l'on considérait la présence de canaux résinifères traumatiques comme diagnostiques ou non, selon que l'on accordait plus d'importance à l'obliquité du pore des ponctuations de champs, ou selon la définition que l'on donnait de "ponctuations de champs podocarpoïdes" (Philippe, 1995).

Ces échantillons n'ayant pu être comparés avec précision au matériel décrit dans la littérature, leur attribution spécifique demeure pour l'instant inconnue. Ils seront donc regroupés sous le terme *Brachyoxylon* sp.

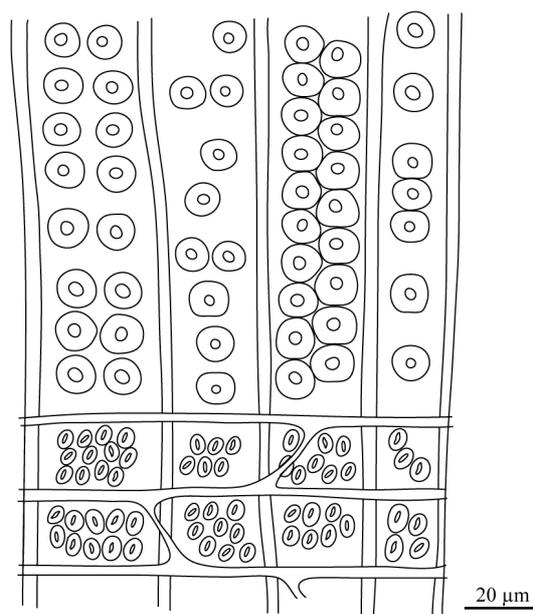


Fig. 47. *Brachyoxylon* sp., schéma synthétique, vue radiale.

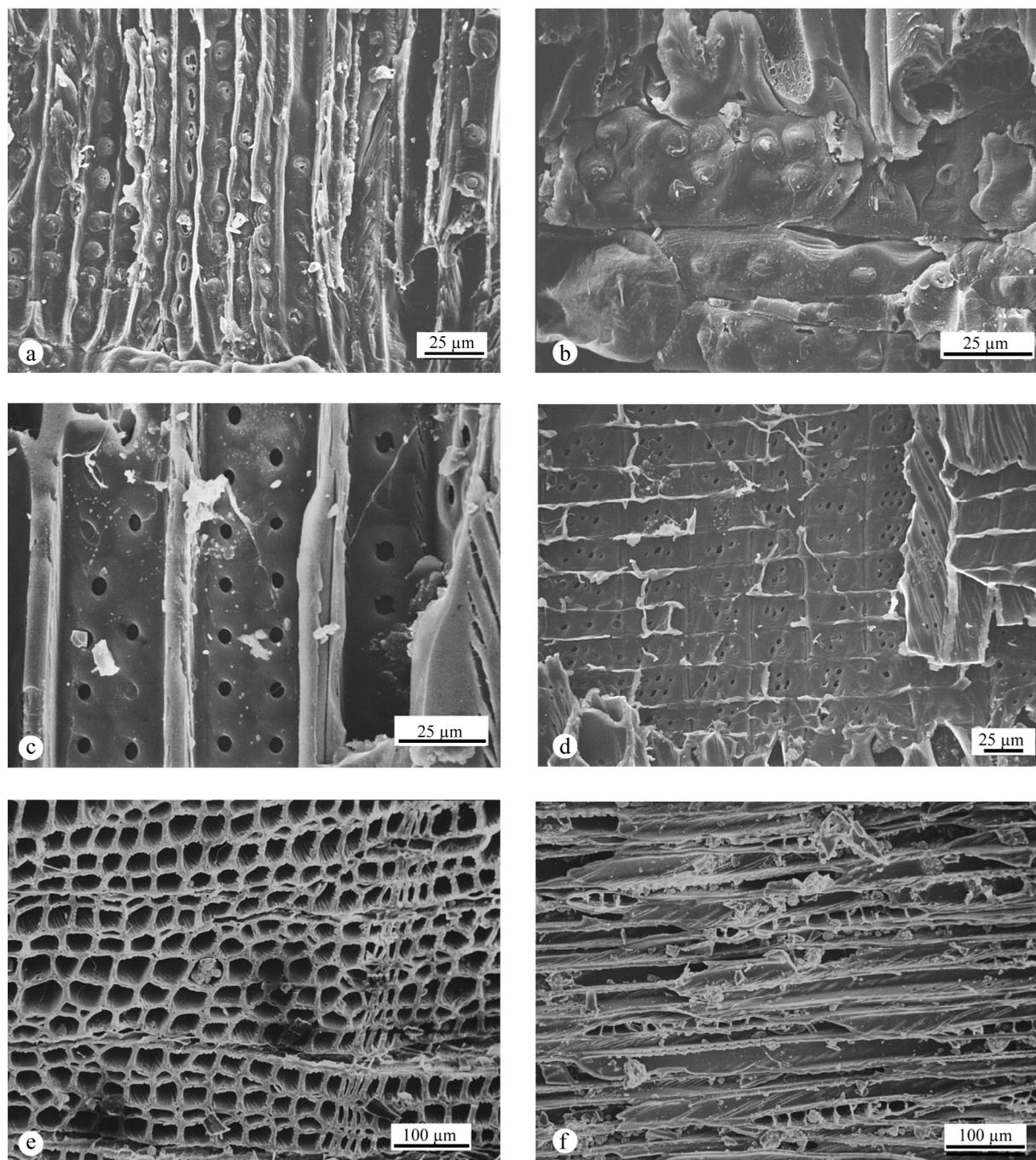


Fig. 48. *Brachyoxylon* sp. a - portoir MEB VP 156, plan radial, punctuations unisériées plus ou moins espacées; b - portoir MEB VP 37, plan radial, punctuations des champs de croisement; c-f: portoir MEB VP 118; c - plan radial, punctuations mixtes des trachéides, unisériées contiguës ou bisériées opposées à alternées, à aréoles peu visibles; d - plan radial; vue générale d'un rayon, avec une punctuation araucarioïde des champs de croisement; e - plan transversal montrant un faux cerne; noter le diamètre variable des trachéides; f - plan tangentiel, noter les rayons unisériés.

Famille Podocarpaceae Endlicher, 1847

Genre *Podocarpoxyton* Gothan, 1905

Type. *Podocarpoxyton juniperoides* Gothan in Gagel, 1907

Synonyme taxonomique. *Mesembrioxylon* Seward, 1919.

Diagnose (traduite d'après Seward, 1919). Trachéidoxyles sans canaux résinifères, à ponctuation radiale abiétinée. Rayons généralement unisériés, parfois bisériés, pouvant être hauts (de 2 à 35 cellules); parois tangentiellles et horizontales des cellules des rayons fines, lisses, et ne présentant pas de ponctuations; champs de croisement typiquement podocarpoïdes, à oculipores légèrement aréolés de type podocarpoïde: 1 seule ponctuation de champ, rarement 2, à pore elliptique oblique ou plus ou moins vertical.

Remarque. Ce plan ligneux se rapproche de celui des *Podocarpus* actuels (Podocarpaceés), mais également de certaines Taxodiaceés.

Podocarpoxyton sp. (figs. 49-50)

Matériel. La description est principalement basée sur l'échantillon n° Puy 3, portoir MEB n° VP 159.

Localité. Carrière de Puy-Puy, Tonnay-Charente, Charente-Maritime, France.

Horizon stratigraphique. Cénomaniens inférieur, niveau A2a.

Description. En coupe transversale, il n'y a pas de cernes nets; aucune structure résinifère (canaux sécréteurs) n'est visible, mais la résine est généralement abondante dans les trachéides comme dans les rayons ligneux. Les fibres trachéides, de section quadrangulaire, ont un diamètre faible variant de 11 à 33 μm ; les parois sont assez fines, et les trachéides sont alternes d'une file à l'autre, parfois subopposées. Le parenchyme axial est absent. La distance entre deux rayons est de 3 à 5 files de trachéides ($n = 72$).

En vue tangentielle, les parois des trachéides sont dépourvues de ponctuations; les rayons ligneux sont unisériés, et de hauteur variant entre 2 et 25 cellules, pour une moyenne de 9 cellules ($n = 80$).

Dans le plan radial, les parois des trachéides sont ornées d'une ponctuation abiétinée; 100% des ponctuations ($n = 96$) sont unisériées rondes et espacées. Les ponctuations, d'un diamètre variant de 8 à 12 μm ($n = 58$), n'occupent pas toute la largeur des trachéides, et ménagent toujours une marge de part et d'autre. Les parois horizontales et tangentiellles des cellules des rayons sont intègres, non épaissies. Les champs de croisement sont généralement plus larges que hauts et présentent 1 ponctuation, rarement 2, occupant une grande partie de la

hauteur du champ, et surtout visibles du côté interne des trachéides (fig. 50a-b); ces ponctuations sont de type oculipores podocarpoïdes, avec une ouverture elliptique oblique à verticale, comprise à l'intérieur de l'aréole, et de taille moyenne 7 μm .

Dans les différents gisements étudiés, d'autres échantillons montrent des caractères similaires, mais présentent quelques variations dans leur structure:

- échantillon n° RND 12, portoir MEB MP 274, Albien terminal, niveau A1sl *sensu* Néraudeau *et al.* (2002), Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France: les trachéides ont une ponctuation radiale abiétinée uniquement unisériée, et les champs de croisement montrent 1 oculipore podocarpoïde, plus rarement 2 (fig. 50c);
- échantillon n° ARC 11, portoir MEB VP 35, Albien terminal, niveau A1sl *sensu* Néraudeau *et al.* (2002), Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, France: la paroi radiale des trachéides montre 89% de ponctuations unisériées rondes et espacées, et 11% de ponctuations bisériées rondes et opposées; il y a le plus souvent 2 oculipores podocarpoïdes par champ de croisement, plus rarement 1, à pore vertical (fig. 50d-f).

Détermination et discussion. Les bois correspondant à ce type de plan ligneux (fig. 49: ponctuation radiale abiétinée des trachéides, et champs de croisement de type podocarpoïde) se rapprochent des *Podocarpus* actuels. Ces échantillons doivent être rapportés au genre *Podocarpoxylon*. Dans l'attente d'une comparaison précise avec les trachéidoxyles les plus proches décrits dans la littérature, ils seront regroupés sous le terme *Podocarpoxylon* sp.

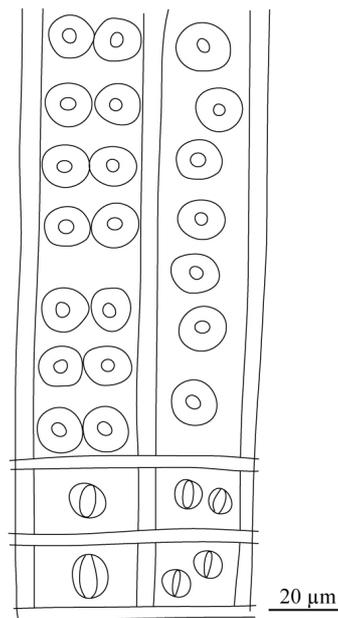


Fig. 49. *Podocarpoxylon* sp., schéma synthétique, vue radiale.

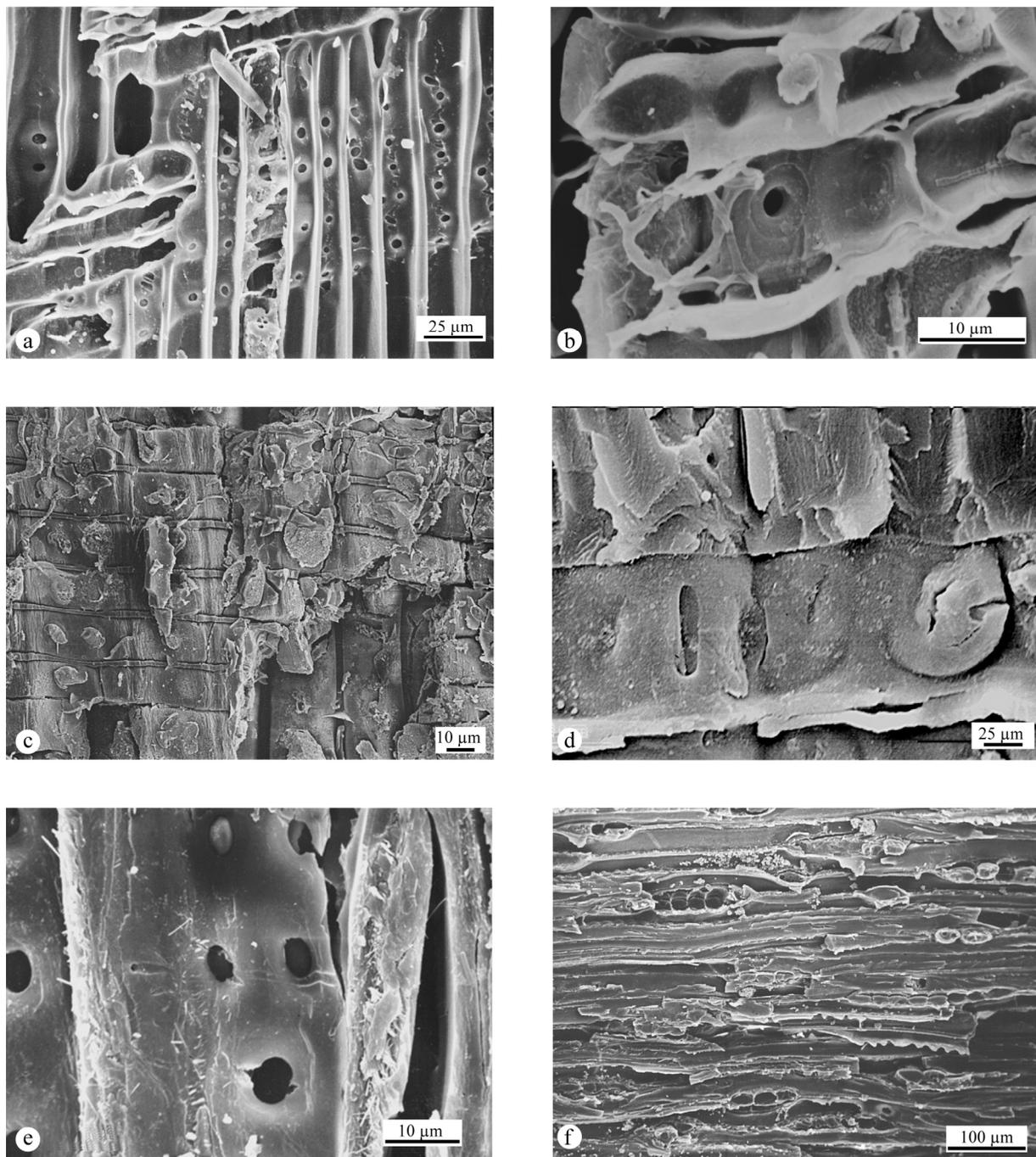


Fig. 50. *Podocarpoxylon* sp. a-b - Portoir MEB VP 159, plan radial; a - ponctuation podocarpoïde des champs de croisement, vue du côté interne des trachéïdes; b - cellule d'un rayon montrant une ponctuation de champ de croisement; c - Portoir MEB MP 274, plan radial; champs de croisement podocarpoïde, à 1 ou 2 ponctuations; d-f - Portoir MEB VP 35; d - plan radial, champs de croisement à 2 oculipores podocarpoïdes; e - plan radial, une trachéïde à ponctuations abiétinéenne, unisériées ou bisériées opposées; f - plan tangentiel, paroi des trachéïdes lisses et rayons unisériés.

Genre *Protopodocarpoxyton* Eckhold emend. Vogellehner, 1968

Type. *Protopodocarpoxyton bedfordense* (Stopes) Kräusel, 1949 (d'après Philippe *et al.*, 2002).

Diagnose (traduite, d'après Müller-Stoll et Schultze-Motel, 1989; d'abord proposée par Eckhold, 1922, puis Kräusel, 1949, et précisée par Vogellehner, 1968). Trachéidoxyles sans canaux résinifères; cernes annuels peu visibles; parois radiales des trachéides à ponctuation unisériée ou bisériée mixte, présentant un caractère beaucoup plus araucarioïde que les *Podocarpoxyton* et les *Podocarpus* actuels; parois tangentielles pouvant présenter de petites ponctuations rondes; rayons généralement unisériés, jusqu'à 14 cellules de haut; parois tangentielles et horizontales des cellules des rayons fines et lisses, ne présentant pas de ponctuations; champs de croisement typiquement podocarpoïdes, à 1-2 oculipores, rarement 3-4, assez grands, largement aréolés, de type podocarpoïde, à pore elliptique plus ou moins vertical; parenchyme ligneux pouvant être présent.

Protopodocarpoxyton sp.

(figs. 51-52; tab. 10)

Matériel. Echantillons n° RND 5, portoir MEB n° VP 29; n° RND 7, portoir MEB n° VP 31; n° RND 30, portoir MEB n° VP 59; n° CDL 1, portoir MEB n° VP 80. Tous sont déposés au laboratoire de paléontologie de Géosciences, Université Rennes 1.

Localités et horizons stratigraphiques. Les Renardières, Albien supérieur, niveau A1b (A1sl *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002); Cadeuil, Albien supérieur, niveau A1d; Bois Vert, Presqu'île de Fouras, Cénomaniens inférieur, niveau B2c (B2ms *sensu* Néraudeau *et al.*, 2003); toutes du département de la Charente-Maritime, France.

Description. Elle est principalement basée sur l'échantillon n° VP 29. Des compléments sont apportés par les autres échantillons quand cela est nécessaire, et les principales caractéristiques sont résumées dans le tableau 10.

En coupe transversale, les cernes sont peu marqués; les canaux sécréteurs sont absents, mais la résine est généralement abondante dans les rayons ligneux; les fibres trachéides ont une section circulaire à polygonale de diamètre variable; les parois sont épaisses, et elles sont alternes d'une file à l'autre. Il n'y a pas de parenchyme axial visible. La distance entre deux rayons varie de 4 à 11 files de trachéides (n = 50).

En vue tangentielle, les parois des trachéides sont dépourvues de ponctuations; les rayons ligneux sont unisériés (n = 37), et leur hauteur varie de 2 à 18 cellules.

Dans le plan radial, les parois des trachéides sont ornées d'une ponctuation mixte, avec des îlots typiquement araucariens de ponctuations aréolées en contact, déformées, et des zones plus abiétinées avec des ponctuations aréolées plus ou moins espacées, circulaires; 55% des ponctuations radiales (n = 58) sont unisériées espacées, 27% sont unisériées en contact, 18% sont bisériées opposées; les ponctuations araucariennes ont un coefficient d'écrasement ε variant de 0,92 à 0,96 (n = 15). Le recouvrement des trachéides est incomplet (\emptyset moyen des ponctuations = 16 μm , largeur moyenne des trachéides = 32 μm). Les parois horizontales et tangentielles des cellules des rayons sont intègres, non épaissies. Les champs de croisement, généralement plus larges que hauts, sont typiquement podocarpoïdes: 73 % présentent 1 seule ponctuation, 27% en présentent deux disposées en ligne verticale (n = 161); l'échantillon n° VP 123 diffère par un nombre supérieur de ponctuations de champs (tab. 10): 33% des champs ont une ponctuation unique, 37% en montrent 2 disposées en ligne verticale, 8% en montrent 3, et 22% en montrent 4 disposées sur 2 rangs (n = 46); les ponctuations sont de type oculipores podocarpoïdes, plus ou moins circulaires, à lumen elliptique vertical, et d'un diamètre moyen de 7 μm .

Détermination et discussion. Les caractères décrits ci-dessus, à savoir une ponctuation radiale mixte et une ponctuation de champs le plus souvent à 1-2 oculipores podocarpoïdes, permettent d'attribuer ces échantillons au genre *Protopodocarpoxyton* Eckhold emend. Vogellehner, 1968. L'échantillon n° VP 123 diffère légèrement des 4 autres mais peut être attribué au même genre.

Parmi les bois décrits dans la littérature, ces échantillons ont de fortes affinités avec les espèces suivantes: (1) *P. araucarioides* Müller-Stoll et Schultze-Motel, 1989, du Jurassique supérieur d'Allemagne, mais chez celui-ci les parois tangentielles des trachéides sont ponctuées et du parenchyme est présent. (2) *P. bedfordense* (Stopes) Kräusel, 1949, de l'Aptien d'Angleterre, mais ce bois compte une seule ponctuation par champ et du parenchyme est présent; (3) *P. fontainei* Serra, 1966, du Mésozoïque du Cambodge, mais une ponctuation tangentielle est présente sur les trachéides; (4) *P. rochii* Boureau, 1952, du Cénomaniens du Tchad, mais ce bois compte 2 à 4 ponctuations par champ de croisement, disposées sur 1 à 2 rangs, et du parenchyme est présent.

Les autres *Protopodocarpoxyton* diffèrent plus nettement par une ponctuation radiale plus araucarienne, et un nombre supérieur de ponctuations de champs: (5) *P. dantzii* (Potonié) Attims, 1969, du Sénonien du Maroc, a des ponctuations radiales elliptiques et alternes si bisériées, et ce bois compte de 1 à 6 ponctuations par champ; (6) *P. feugueuri* Boureau et Veillet-Bartoszewska, 1955, du Cénomaniens de France, a une ponctuation radiale des

trachéides nettement plus araucarienne, et du parenchyme est présent; (7) *P. orientale* Serra, 1969, du Mésozoïque de Thaïlande, montre de 4 à 6 ponctuations par champ, et du parenchyme est présent; (8) *P. paraorientale* Serra, 1969, du Mésozoïque de Thaïlande, a de 5 à 10 ponctuations par champ; (9) *P. pedrotii* Biondi, 1978, de l'Albien d'Italie, montre une ponctuation tangentielle sur les trachéides, et il y a de 1 à 6 ponctuations par champ; (10) *P. quinhonense* Vozenin-Serra, 1971, du Mésozoïque du Cambodge, présente une ponctuation tangentielle sur les trachéides, et les ponctuations de champs sont le plus souvent au nombre de 5; (11) *P. solignacii* Giraud, 1973, du Jurassique de Tunisie, a les parois tangentielles des trachéides ponctuées et jusqu'à 10 ponctuations par champ; (12) *P. subdantzii* Koeniguer, 1970, du Crétacé moyen du Tchad, a des ponctuations radiales elliptiques, et de 8 à 10 ponctuations par champ; (13) *P. subbrochii* Attims, 1965, du Jurassique du Maroc, compte de 6 à 12 oculipores par champ de croisement; (14) *P. teixeirae* Boureau, 1957, du Barrémien du Portugal, montre une ponctuation radiale plus araucarienne et les ponctuations de champs sont plus nombreuses.

En conclusion, les échantillons de Charente-Maritime ne correspondent à aucune des espèces citées ci-dessus. Compte-tenu de la variabilité des structures ligneuses qui peut être observée au niveau spécifique (cf. p. 125), la validité d'une nouvelle espèce apparaît incertaine dans le cas présent. Ces échantillons sont donc attribués à *Protopodocarpoxylon* sp. Il faut cependant signaler que l'échantillon n° VP 123 diffère des 4 autres par certaines structures (tab. 10), mais ces différences ne remettent pas en question son attribution à *Protopodocarpoxylon* sp.

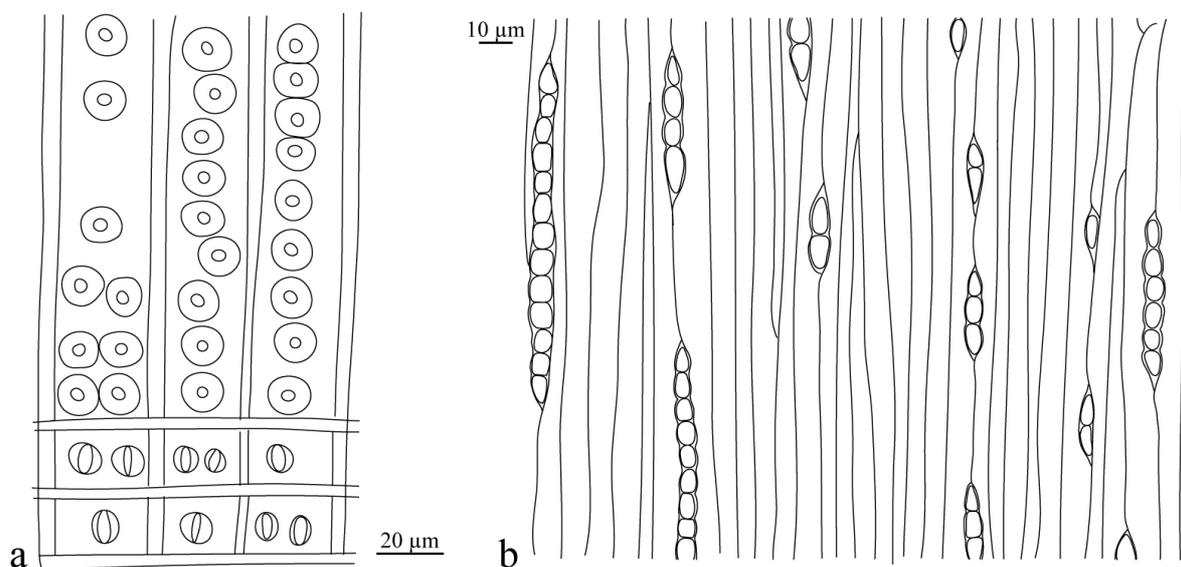


Fig. 51. *Protopodocarpoxylon* sp., schéma synthétique. a - vue radiale; b - vue tangentielle.

ECHANTILLONS		RND 5	RND 7	RND 30	CDL 1	FRS 27
Origine et Age		Charente-Maritime Albien	Charente- Maritime Albien	Charente- Maritime Albien	Charente- Maritime Albien	Charente- Maritime Cénomaniien
Plan transversal	Cernes nets	non	non	non	non	non
	Trachéides	polygonales à subcirculaires, Ø 21 à 32 µ	polygonales à subcirculaires	polygonales	polygonales, Ø 23 à 30 µ	polygonales
	Parois	épaisses	épaisses	épaisses	épaisses	épaisses
	Méats	non	oui	oui	oui	parfois visibles
Coupe radiale	Ponctuations radiales	surtout unisériées, circulaires espacées, ou déformées en contact en courtes chaînes, rarement bisériée opposées	surtout unisériées, contiguës quadrangulaires, disposées en chaînes, parfois circulaires, un peu espacées	surtout unisériées, circulaires espacées, parfois en contact rarement bisériées opposées	surtout unisériées, circulaires espacées, parfois contiguës	surtout unisériées, circulaires espacées, parfois en contact rarement bisériées opposées
	Dimensions	15 à 16 µ	14 à 18 µ	15 à 18 µ	13 à 16 µ	14 à 16µ
	Lumen	circulaire	circulaire	circulaire	circulaire	circulaire, parfois en fente oblique
	Cellules des rayons	parois horizontales et tangentielles minces et intègres	parois minces et intègres	parois horizontales minces tangentielles épaissies, intègres	parois minces et intègres	parois minces et intègres
	Ponctuations de champs	1 à 2 par champ, disposées en ligne verticale	1 à 2 par champ, disposées en ligne verticale	1 par champ	1 à 2 disposées en ligne verticale	1 à 2 disposées en ligne verticale ou 3 à 4 disposées sur 2 rangs
	Dimensions	aréole circulaire, 8 à 9 µ	aréole circulaire, 7 µ	aréole circulaire, 5 à 6 µ	aréole en amande, 4 à 6 µ	aréole circulaire, 7 à 8 µ
	Lumen	elliptique, à tendance verticale	elliptique, à tendance verticale	elliptique, vertical	elliptique, vertical	non visible, altéré
Plan tangential	Parenchyme	non	non	non	non	non
	Hauteur des rayons	2 à 11 cellules	2 à 18 cellules, le plus souvent 11	1 à 16 cellules	2 à 15 cellules	2 à 12 cellules

Tableau 10. Structures comparées des cinq échantillons de *Protopodocarpoxylon* sp.

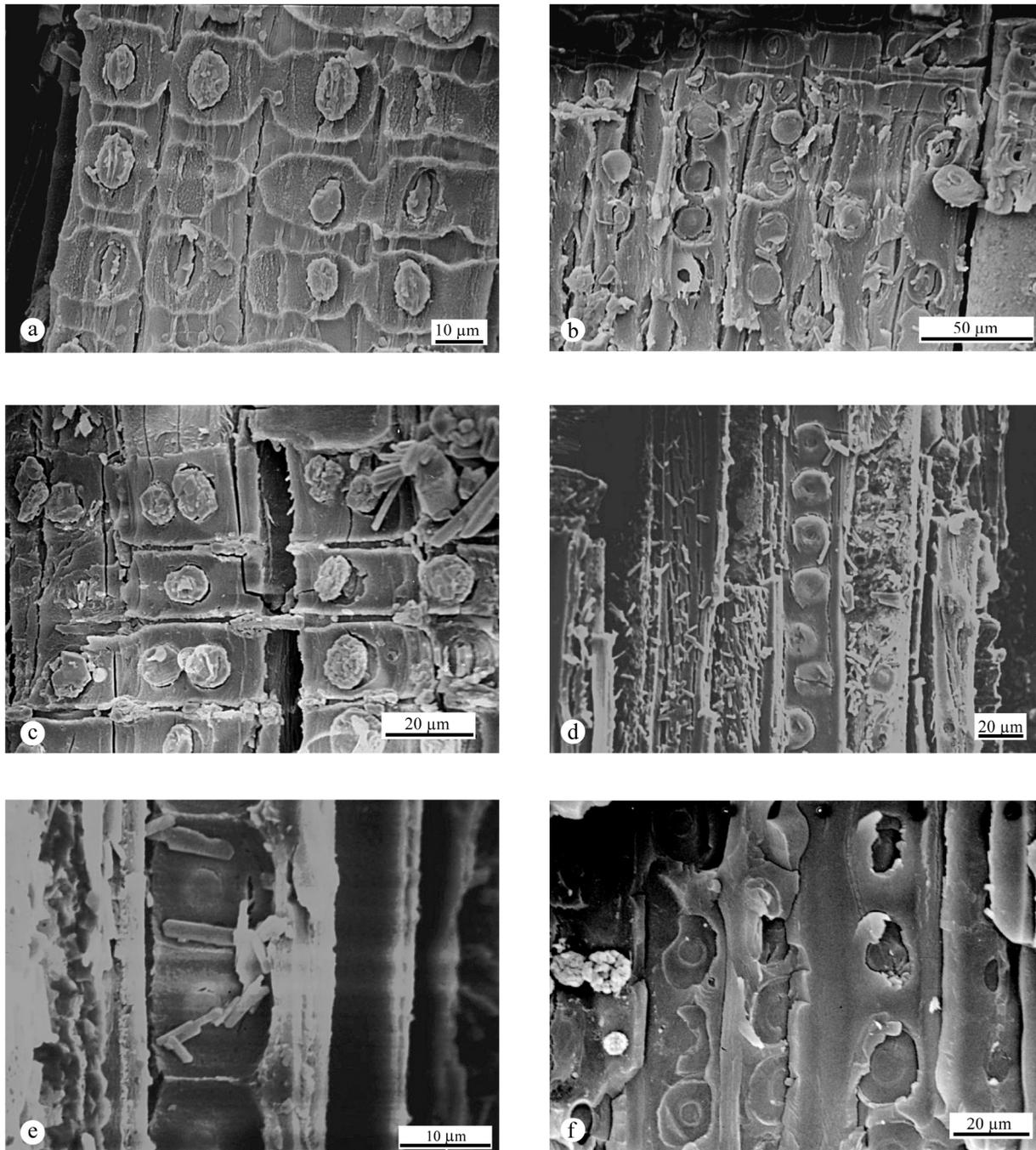


Fig. 52. *Protopodocarpoxyton* sp. a-b. Portoir MEB VP 29, plan radial; a - champs de croisement à ponctuation podocarpoïde unique; b - trachéides à ponctuations unisériées mixtes, le plus souvent espacées, parfois contiguës; c-e. Portoir MEB VP 31, plan radial; c - champs de croisement à 1 ou 2 ponctuations podocarpoïdes; d - ponctuations radiales unisériées espacées, pouvant alterner; e - une chaînette de ponctuations radiales unisériées en contact, aplaties; f - portoir MEB VP 59, plan radial; ponctuations des trachéides unisériées plus ou moins espacées.

Famille Ginkgoaceae Engler, 1897

Genre *Ginkgoxylon* Andreánszky, 1952

Type. *Ginkgoxylon bihariense* Andreánszky, 1952.

Diagnose (d'après Pons et Vozenin-Serra, 1992). Bois secondaire homoxylé dépourvu de canaux sécréteurs. Trachéides à ponctuations radiales aréolées de type abiétinéen, généralement unisériées espacées, plus rarement bisériées opposées. Rayons ligneux unisériés, localement bisériés, pouvant être assez hauts. Champs de croisement de type araucarioïde, à oculipores cupressoïdes plutôt petits. Parois horizontales et tangentielles des cellules des rayons intègres. Parenchyme ligneux vertical abondant, souvent bulliforme et associé aux rayons.

Ginkgoxylon cf. *gruetii*

(figs. 53-54)

Matériel. Echantillon n° FRS 1, portoir MEB n° VP 2.

Localité. Bois Vert, Presqu'île de Fouras, Charente-Maritime, France.

Age. Cénomaniens inférieur, niveau B2c (B2ms *sensu* Néraudeau *et al.*, 2003).

Description. L'échantillon est une petite souche lignitisée d'environ 65 mm de hauteur, et d'un diamètre de 40 mm, représentant donc une plante arbustive de petite taille. Les structures sont vitrifiées en périphérie mais elles sont bien conservées dans la partie plus interne de l'axe.

La coupe transversale est mal préservée. Il n'y a pas de canaux sécréteurs. Les trachéides ont une section quadrangulaire à hexagonale de diamètre variable; elles sont alternes d'une file à l'autre, parfois subopposées; des cellules dilatées de parenchyme axial sont présentes.

En vue tangentielle, les trachéides ont une terminaison effilée, et leurs parois sont dépourvues de ponctuations; leur longueur est variable (1,5 à 4 mm). Les rayons ligneux sont uniquement unisériés; leur hauteur varie de 1 à 25 cellules, avec le plus souvent 15-18 cellules (n = 54). Le parenchyme ligneux vertical est abondant; il est formé de files de 2 à 3 cellules dilatées, bulliformes; ce parenchyme est associé aux rayons (fig. 54f), les parois transversales sont lisses à légèrement noduleuses.

Dans le plan radial, les parois des trachéides sont ornées de ponctuations circulaires aréolées plus ou moins espacées, à lumen circulaire à elliptique plus ou moins oblique; 28% des ponctuations sont unisériées, et 72% sont bisériées plutôt opposées mais tendant parfois

vers alternes ($n = 83$) (fig. 54a-c). Certaines punctuations apparaissent trisériées mais sont en fait disposées sur deux facettes radiales des fibres trachéides alternes (fig. 54b). Le recouvrement des trachéides par les punctuations est incomplet. Des cellules de parenchyme axial s'intercalent parfois entre les trachéides (fig. 54d). Les parois horizontales et tangentiels des cellules des rayons sont intègres, non épaissies. Les champs de croisement, généralement plus hauts que larges, sont araucarioïdes: ils présentent de 2 à 9 punctuations de type oculipores cupressoïdes, circulaires à ovales, à lumen elliptique oblique compris à l'intérieur de l'aréole, et d'un diamètre moyen de $6 \mu\text{m}$.

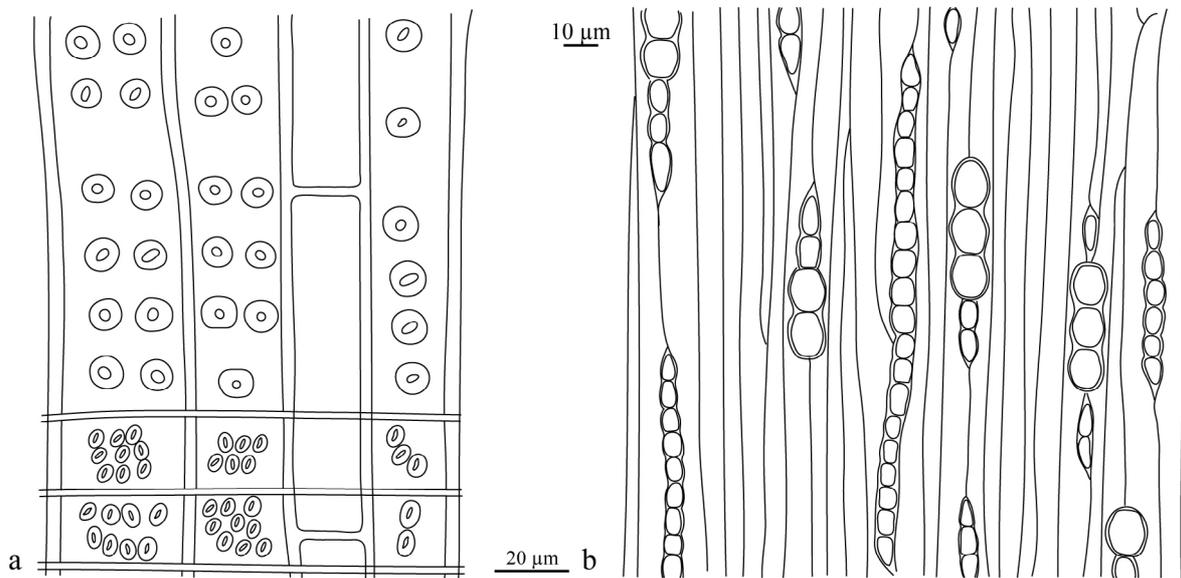


Fig. 53. *Ginkgoxylon* cf. *gruetii*, schéma synthétique. a - vue radiale; b - vue tangentielle.

Détermination et discussion. Ce plan ligneux à punctuation radiale abiétinée, associée à des champs de croisement de type araucarioïde, et à cellules de parenchyme "bulliforme" (fig. 53) est typique des Ginkgoales. Les bois fossiles attribués avec certitude aux Ginkgoales sont peu nombreux: (1) *Ginkgo beckii* et *Ginkgo bonesii* Scott, Barghoorn et Prakash, 1962, respectivement du Miocène de Vantage de l'Eocène de l'Orégon (Etats-Unis), ont des fibres trachéides à punctuations radiales uni- à trisériées, et des rayons moins hauts que l'échantillon FRS 1 décrit ici; (2) *Ginkgo asiae-mediae* (Khudajberdyev 1962) Khudajberdyev, 1971, du Crétacé supérieur de l'Ouzbékistan, a des punctuations radiales unisériées espacées à contiguës et les rayons ne dépassent pas 12 cellules de hauteur; (3) *Ginkgoxylon quangnamense* Serra, 1967, du Jurassique du Vietnam, présente des punctuations radiales à tendance araucarienne séparées par des crassules, et des rayons assez bas; (4) *Ginkgoxylon gruetii* Pons et Vozenin-Serra, 1992, du Cénomaniens du Maine-et-Loire (France), a des

ponctuations radiales des fibres trachéides principalement unisériées, parfois bisériées opposées, des rayons unisériés localement bisériés, et 1 à 6 ponctuations par champ de croisement.

Finalement, parmi l'ensemble des Ginkgoales fossiles connues jusqu'à présent, c'est de *Ginkgoxylon gruetii* que l'échantillon de Charente-Maritime est le plus affine. Il en diffère cependant par des ponctuations radiales des fibres trachéides majoritairement bisériées et des rayons toujours unisériés. Ces différences ne justifient pas l'emploi d'une espèce nouvelle, et en l'absence de matériel supplémentaire pour compléter les observations, l'échantillon de Fouras-Bois Vert est attribué à *Ginkgoxylon cf. gruetii*.

Remarque. Ce trachéidoxyle est le seul échantillon xylogologique rapporté à une Ginkgoale dans l'ensemble des gisements étudiés. En revanche, de nombreuses feuilles de Ginkgoale (*Nehvidzia andegavense* (Pons *et al.*) Gomez, 2000) ont été trouvées, à la fois sous forme de cuticules dans les gisements d'Archingeay-Les Nouillers et des Renardières, et sous forme d'empreintes à Puy-Puy (Gomez *et al.*, 2004; cf. tab. 11).

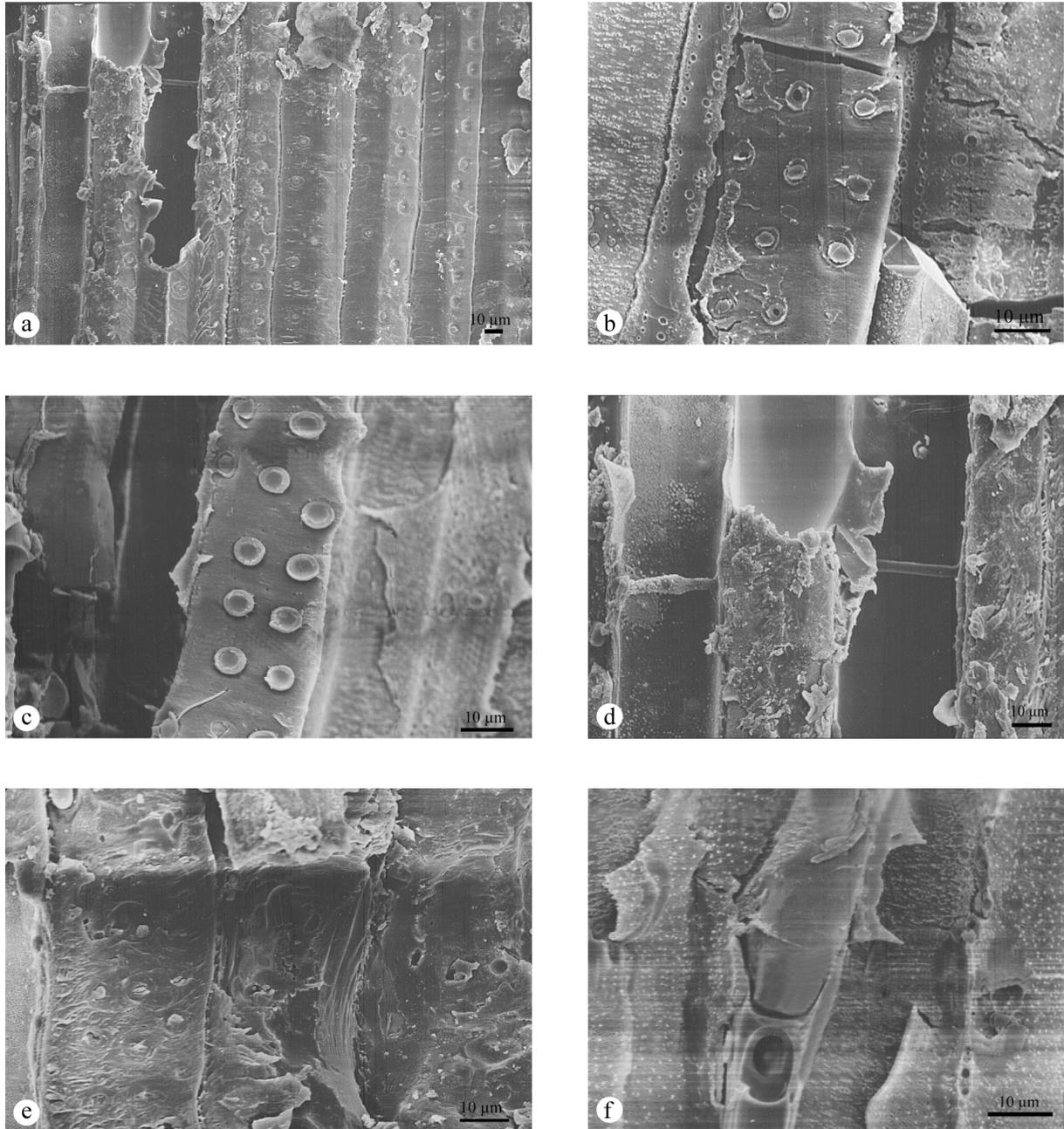


Fig. 54. *Ginkgoxylon* cf. *gruetii*, portoir MEB VP 2. a - plan radial; vue d'ensemble de fibres trachéides à ponctuations bisériées espacées, et de parenchyme axial; b - plan radial; ponctuations trisériées opposées; c - plan radial; ponctuations bisériées opposées tendant vers alternes; d - plan radial; cellules de parenchyme axial de part et d'autre d'une fibre trachéide; e - plan radial; ponctuation araucarioïde d'un champ de croisement; f - plan tangential; cellule dilatée du parenchyme vertical, dit parenchyme bulliforme, associée à un rayon.

5.1.4. Aspects taphonomiques

Il existe un important hiatus entre les données xylologiques et les autres données paléobotaniques. Quatre taxons répertoriés par l'étude des bois sont des Conifères, le cinquième est une Ginkgoale. L'étude des mésorestes et microrestes est encore en cours (B. Gomez/C. Coiffard, Université Lyon 1, et J. Dejax, Université Paris VI, respectivement), mais elle révèle déjà une végétation beaucoup plus diversifiée, avec l'existence de Ptéridophytes, de Cycadales, de Bennettiales, et d'Angiospermes (tab. 11).

	A1	A1	A2	B2	B2
	Archangeay	Les Renardières	Puy-Puy	Bois Vert (Fouras)	Bois Joly (Ile d'Aix)
Ptéridophytes					
cf. <i>Osmunda cretacea</i>			+		
Ptéridophytes type 2, type 3			+		
<i>Appendicisporites</i> sp.	+				
<i>Vadaszisporites</i> sp.	+				
Coniférales					
<i>Frenelopsis alata</i>	+	+		+	+
<i>Glenrosa</i> sp.	+	+		+	+
? <i>Geinitzia reichenbachii</i>			+		
écaille femelle					+
<i>Classopollis</i> sp.	+				
Conifères type 1, type 2	+				
<i>Classostrobus</i> sp.			+		
Conites ?			+		
Ginkgoale					
<i>Nehvizdya andegavense</i>	+	+	+		
Cycadale ?		+			
Bennettiales					
<i>Zamites</i> sp.			+		
Angiospermes					
<i>Myrtophyllum</i> cf. <i>angustum</i>	+		+		
Eudicotylédones type 2, 3, 4, 5			+		
cf. <i>Debeya coriacea</i>			+		
cf. <i>Grevillea dvoraki</i>			+		
Eudicot. type 8: Aceraceae ?			+		
Eudicot. type 9: Araliaceae ?			+		
cf. <i>Pseudoasterophyllites cretaceus</i>		+			
<i>Stellatopollis barghoornii</i>	+				
<i>Afropollis</i> sp.	+				
fleurs			+		
graines ailées			+		

Tableau 11. Liste des mésorestes et microrestes végétaux représentés en Charente-Maritime sous forme d'empreintes, de compressions, et de spores ou pollen (d'après Gomez *et al.*, 2004, et Dejax, étude en cours, comm. pers.).

Par ailleurs, l'affinité des bois demeure parfois incertaine. La relation avec les autres restes végétaux n'est donc pas évidente quand ils ne sont pas trouvés en connexion. Ainsi, le taxon dominant chez les bois est affine des Araucariaceae (*Agathoxylon*), alors que c'est une Cheirolepidiaceae qui domine les méso- et microrestes (*Frenelopsis* et le pollen correspondant *Classopollis*). Ce biais qui affecte notre perception de la flore est accentué par l'existence uniquement fossile de la famille Cheirolepidiaceae.

Ce hiatus paléobotanique s'illustre également en Charente-Maritime au travers des Angiospermes et des Taxodiaceae/Cupressaceae, qui ne sont présentes que dans les

palynomorphes ou sous forme de feuilles (tab. 8, 11). L'absence de bois d'Angiospermes pourrait s'expliquer par un port principalement buissonnant qui prévalait encore au Crétacé moyen chez ces plantes (Hickey et Doyle, 1977). L'absence de bois de Taxodiaceae ou de Cupressaceae reste plus inexpliquée; des feuilles du genre *Glenrosa*, considéré comme appartenant à l'une de ces familles (Srinivasan, 1992), sont pourtant présentes dans la plupart des gisements. De même, les Ginkgoales sont représentées par de nombreuses feuilles dans les argiles albiennes d'Archingeay, des Renardières, et de Puy-Puy (tab. 11), tandis que c'est par un unique bois (*Ginkgoxylon* cf. *gruetii*) qu'elles sont signalées au Cénomaniens à Fouras-Bois Vert. Le bois de *Ginkgoxylon* indique une plante de petite taille plutôt arbustive (1m au maximum). En Anjou, les feuilles associées au *Ginkgoxylon gruetii* et attribuées à *Eretmophyllum andegavense* (= *Nehvidzia andegavense*) suggèrent également une plante buissonnante ou arbustive (Nguyen Tu *et al.*, 1999). Ce port arbustif pourrait refléter une tendance générale des représentants de ce groupe pour la région au Crétacé moyen, ce qui aurait limité les possibilités de fossilisation de leur bois. A cette période, les Ginkgoales connaissaient d'ailleurs un déclin après leur apogée, en termes de distribution et de diversité, durant le Jurassique supérieur (Vakhrameev, 1991; Stewart et Rothwell, 1993).

Les gisements d'Archingeay et des Renardières sont contemporains et présentent de grandes similitudes. La quantité de bois fossilisé est nettement plus importante à Archingeay, mais la diversité et les proportions exprimées sont voisines. Si *Protopodocarpoxyton* n'est signalé qu'aux Renardières, *Agathoxyton*, *Podocarpoxyton* et *Brachyoxylon* sont globalement représentés de manière identique (fig. 55). A l'instar des coulées d'ambre qui leur sont associées, les bois accumulés en masse à Archingeay montrent deux modes de préservation distincts. Indépendamment de leur taille très variable, certains ont conservé une morphologie intègre, tandis que d'autres ont un aspect beaucoup plus roulé indiquant une exposition prolongée à un hydrodynamisme marqué. Chez ces derniers, un séjour dans une eau sous influence marine est également visible au travers de perforations par des organismes xylophages de type tarets et par l'incrustation en surface de coquilles d'huîtres pyritisées. En ce qui concerne les feuilles fossilisées en compression dans le niveau d'argile feuilletée A1b, plusieurs taxons sont communs aux deux gisements (tab. 11). L'enfouissement a été rapide puisqu'il y a assez peu de fragmentation et que la préservation de cuticule témoigne de la mise en place rapide de conditions anaérobies empêchant la dégradation biochimique des éléments. Les feuilles sont toutefois légèrement moins fragmentées aux Renardières, tout comme le sont les coulées d'ambre fossilisées dans le même niveau.

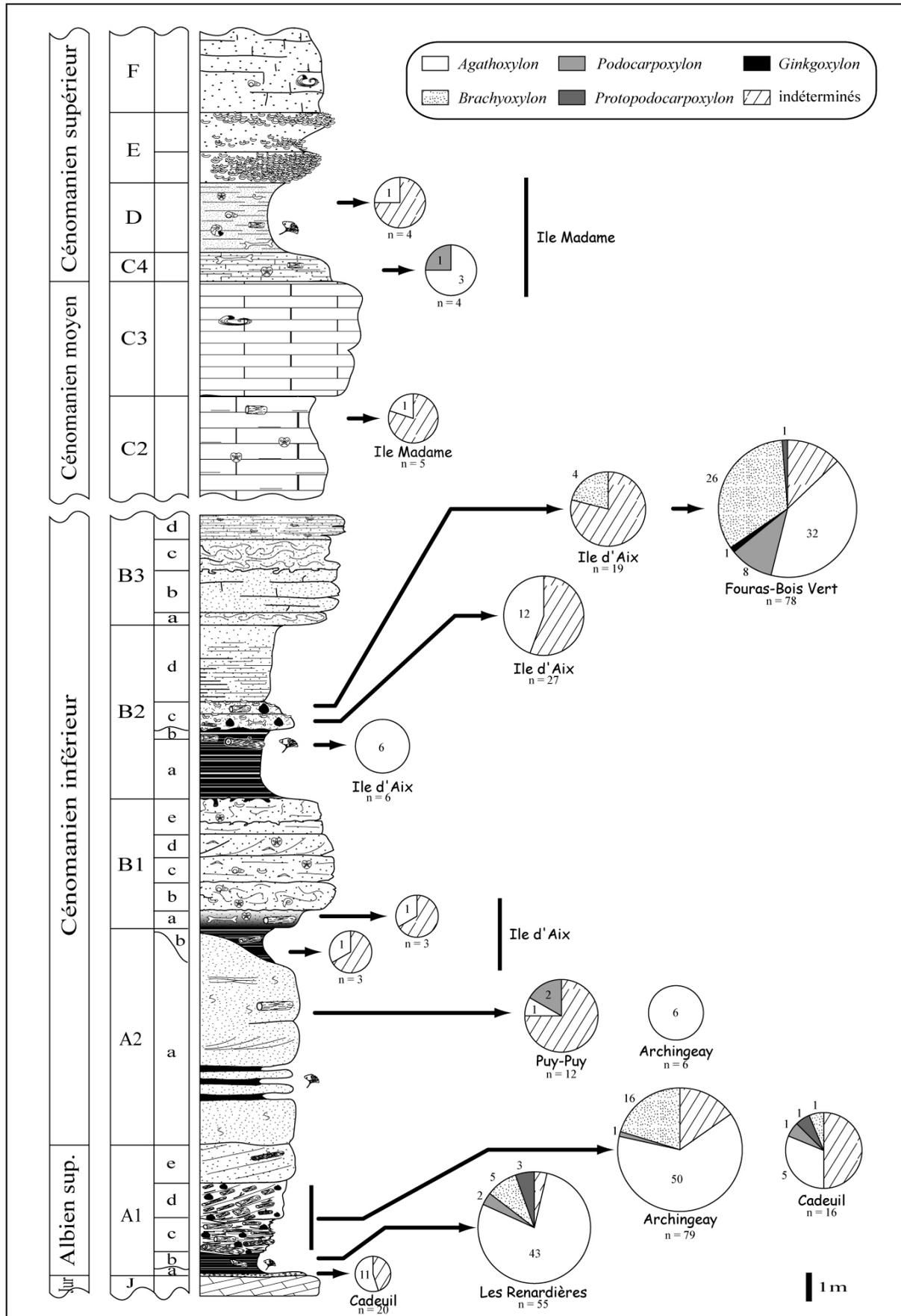


Fig. 55. Proportions xylogiques observées dans les différents gisements albo-cénomanien de Charente-Maritime (n = nombre d'échantillons analysés; le nombre d'échantillons déterminés figure dans chaque portion).

L'ensemble de ces éléments reflète un même type de végétation source pour ces deux milieux de dépôt, avec une dominante de Gymnospermes arborescentes à arbustives (Coniférales, Ginkgoales) et une composante herbacée à base de Ptéridophytes et d'Angiospermes. Les végétaux ont été enfouis très près de leur site de croissance aux Renardières. À Archingeay, les plantes immédiatement environnantes ont été mélangées aux plantes transportées par l'eau, depuis un milieu d'origine en amont, avant d'être ensevelies.

Le bois est curieusement beaucoup plus rare dans le gisement de Puy-Puy, pourtant contemporain et présentant des faciès très similaires à ceux d'Archingeay et des Renardières. La diversité végétale exprimée au travers des empreintes de feuilles est pourtant nettement plus importante que dans les autres sites, notamment en ce qui concerne les Angiospermes (tab. 11). Ces feuilles sont pour la plupart complètes ou peu fragmentées, ce qui indique un transport *quasi* nul et un enfouissement rapide. Leur préservation sous forme d'empreintes résulte de processus de dégradation biochimiques, parmi lesquels l'oxydation de la matière organique et la percolation de fluides oxydants qui peuvent se poursuivre après le recouvrement par les sédiments (Gomez, 2000). Des conditions aérobies ont donc prévalu dans ce gisement autochtone, contrairement aux autres gisements où les feuilles sont conservées en compressions avec leurs cuticules. La présence de nombreuses feuilles d'Angiospermes, et l'absence de bois et d'ambre, plaident en faveur d'une paléoflore sensiblement différente de celles des autres sites. La végétation arborescente à dominante de conifères apparaît plus réduite au profit des plantes buissonnantes ou herbacées de type fougères et Angiospermes.

Malgré une position géographique plus méridionale que les autres affleurements, le site de Cadeuil ne montre pas de xyloflore taxonomiquement distincte. *Podocarpoxyton* et *Protopodocarpoxyton* y sont néanmoins mieux représentés au détriment d'*Agathoxyton* (fig. 55).

La taphocénose observée à Fouras-Bois Vert marque un dépôt consécutif à un ou des événements catastrophiques de type crue ou tempête, avec une accumulation de débris végétaux, d'ambre, et de fragments osseux (Néraudeau *et al.*, 2003). L'essentiel du bois est fossilisé sous forme de lignite dans trois lentilles consécutives L1, L2, et L3, dans lesquelles la taille des éléments fossilisés est sensiblement différente. De taille généralement décimétrique, avec un maximum d'environ 400 mm de long, les fragments contenus dans L1 sont pour la plupart légèrement compactés, mais leur morphologie bien conservée n'indique

pas un transport important depuis la source végétale jusqu'au lieu d'accumulation et d'enfouissement. Les lentilles 2 et 3 présentent des fragments de taille inférieure, d'ordre centimétrique à décimétrique, et d'aspect plus roulé. La diversité et les proportions taxonomiques sont sensiblement équivalentes dans les trois lentilles, avec près de 50% d'*Agathoxylon*, 40 % de *Brachyoxylon*, et 3% de *Protopodocarpoxyton* (fig. 55). L'unique *Ginkgoxyton* a été trouvé dans la première lentille.

Des macrorestes végétaux sont également présents de façon éparsée dans l'argile glauconieuse B2c, notamment un tronc lignitisé d'environ 3m de long, en position horizontale. Les autres éléments représentent des axes secondaires (branches). Les structures internes, bien conservées, ont permis d'attribuer l'ensemble au genre *Agathoxylon*. La disposition de ces axes montre une orientation préférentielle bimodale, avec deux directions orthogonales l'une à l'autre (fig. 56a). Souvent dans les chenaux où l'hydrodynamisme est assez marqué, les bois sont soit parallèles soit perpendiculaires au courant (Philippe, comm. pers.). Dans le cas présent, les deux modes observés indiquent une direction d'écoulement NE-SW ou bien NW-SE. Louail et Moreau (1979) ont indiqué une provenance NW des apports terrigènes au Cénomaniens inférieur. La position des mégarestes végétaux et des restes de vertébrés fossilisés dans le même niveau plaident en faveur de cette même direction: ils ont en effet été trouvés sur le côté NW du grand tronc qui est orienté N60. Ceci suggère que le tronc était disposé perpendiculairement au courant, et qu'il aurait fait obstacle aux os alors restés accumulés contre lui (fig. 56b).

Cette même orientation bimodale est observée sur d'autres fragments de troncs ou de branches fossilisés à Bois Joly sur l'île d'Aix, dans le niveau d'argile B2a. Les bois présents dans les niveaux B2a et B2c de l'île, attribuables aux genres *Agathoxylon* et *Brachyoxylon* (fig. 55), sont fortement perforés par des organismes xylophages marins.

Enfin, des restes cuticulaires de petite taille, très fragmentés, sont également fossilisés dans les feuillettes argileux du niveau B2a de l'île d'Aix, et du niveau B2c de Fouras-Bois Vert, avec une fragmentation légèrement moins marquée dans ce dernier cas. Ils sont constitués du genre *Glenrosa* et de conifères Cheirolepidiaceae du genre *Frenelopsis* (tab. 11).

C'est sur l'île Madame que l'on trouve les restes végétaux lignitisés les plus récents de la série cénomaniens. Seuls quelques fragments isolés ont pu être déterminés dans des niveaux allant du Cénomaniens moyen jusqu'à la base du Cénomaniens supérieur (figs. 2, 55). Ils montrent la persistance des taxons *Agathoxylon* et *Podocarpoxyton* en Charentes durant toute

la période médio-crétacée. Des rameaux de *Frenelopsis* ont également été trouvés dans le niveau D.

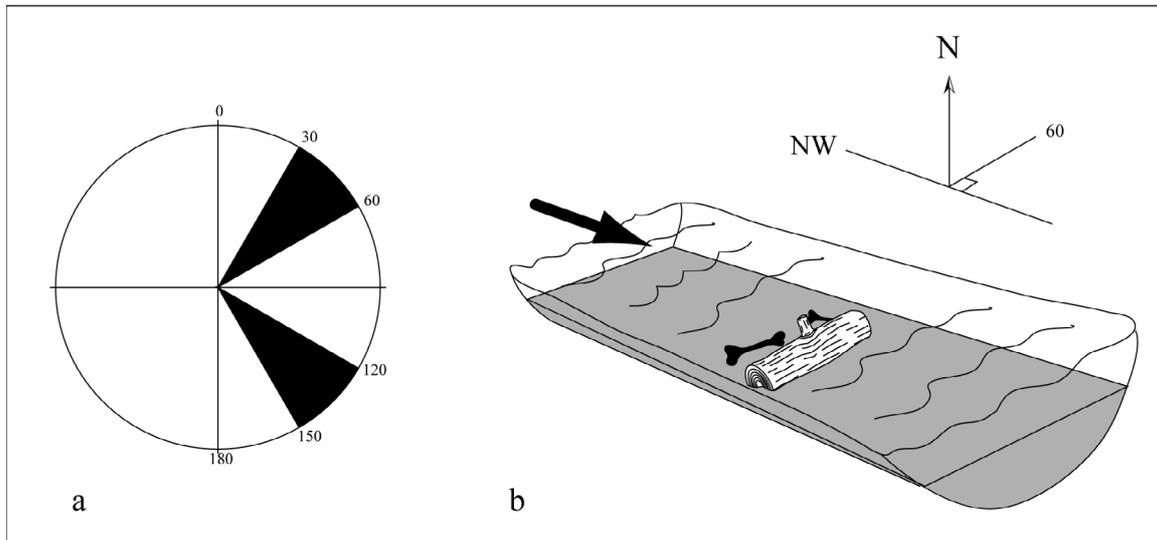


Fig. 56. Direction des apports terrigènes pour le niveau B2c de Fouras-Bois Vert. a - Diagramme d'orientation des mégarestes végétaux; b - interprétation de la direction du paléocourant.

5.2. COMPARAISON AVEC LES FLORES OUEST-EUROPÉENNES DE L'ALBO-CÉNOMANIEN

Les hiatus évoqués précédemment entre les données xylologiques, palynologiques, et cuticulaires, montrent clairement la nécessité de prendre en compte l'ensemble de ces données si l'on veut une comparaison des flores la plus représentative possible.

Les flores décrites à l'Albien et au Cénomaniens en Europe occidentale étaient essentiellement composées de Ptéridophytes et de Gymnospermes. Chez ces dernières, les Cycadales et Bennettiales étaient fréquentes, mais les Coniférales, et plus particulièrement la famille fossile des Cheirolepidiaceae et la famille des Araucariaceae, semblent avoir été prépondérantes (Krassilov, 1978; Doyle *et al.*, 1982; Vakhrameev, 1991). Un changement s'est malgré tout opéré progressivement dans la composition de la flore depuis le Barrémien et surtout à l'Aptien-Albien, avec l'extension rapide des Angiospermes sur toutes les terres émergées (Lemoigne, 1988).

Les Cycadales étaient des plantes bien représentées aux basses et moyennes latitudes. Les Bennettiales formaient une partie de la végétation des zones arides et/ou semi-arides. *Zamites* était un genre largement distribué (Krassilov, 1981). Contrairement à la plupart des communautés végétales ouest-européennes, il semble que ces plantes aient été rares en Charente-Maritime (tab. 11, 12).

Age	Localité	Flore	Références
Aptien sup. /Albien	Alava, Espagne	- Bryophytes - Ptéridophytes - Cycadales - Bennettitales - Coniférales: • Cheirolepidiaceae • Araucariaceae - Gnétales	Alonso <i>et al.</i> , 2000
	Caixarias, Portugal	- Coniférales: - Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i>	Saporta, 1884 Romariz, 1946 Heer, 1881
Albien inf.	Hongrie	- Filicales: <i>Cladophlebis</i> , <i>Sphenopteris</i> - Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Pseudofrenelopsis</i> , <i>Geinitzia</i> , <i>Sphenolepis</i> • <i>Agathoxylon</i> , <i>Podocarpoxyton</i> - Dicotylédone	Barale <i>et al.</i> , 2002
Albien	Rubielos de Mora, Espagne	- Bennettitales: <i>Pseudocycas</i> - Cycadales: <i>Turolia</i> - Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i> , <i>Classostrobus</i> • Miroviaceae: <i>Mirovia</i> • <i>Pagiophyllum</i> , <i>Brachyphyllum</i> , <i>Agathoxylon</i> - Ginkgoales: <i>Nehvizdya</i> , <i>Pseudotorellia</i> - Angiospermes (pollen)	Gomez <i>et al.</i> , 1999, 2000, 2002c Gomez, 2000, 2002
	Normandie, France	- Bennettitales: <i>Cycadeoidea</i> - Coniférales: • <i>Araucarioxylon</i> , <i>Cupressinoxylon</i> , <i>Protopodocarpoxyton</i>	Rioult, 1966
Albien/ Cénomanién	Argonne, France	- Filicales - Bennettitales - Cycadales - Coniférales: • Araucariaceae • Pinaceae: <i>Cedrus</i> , <i>Abietites</i> , <i>Tsugites</i> , <i>Pinus</i> - Monocotylédones: • Arecaceae - Dicotylédones: • <i>Laurus</i> • Crusiaceae?	Fliche, 1896
Cénomanién	Sarthe, France	- Filicales - Cycadales - Bennettitales - Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Classopollis</i> • Araucariaceae • Pinaceae • Taxodiaceae - Ginkgoales - Monocotylédones: <i>Liliacidites</i> - Dicotylédones: • <i>Magnolia</i> , <i>Carpolithes</i> , <i>Phyllites</i>	Crié, 1884 Juignet et Médus, 1971 Azema <i>et al.</i> , 1972 Laing, 1975
	Anjou, France	- Filicales - Lycopodiales (Lycopodes, Sélaginelles) - Coniférales: • Araucariaceae • Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i> , <i>Geinitzia</i> , <i>Classopollis</i> • Cupressaceae • <i>Protopodocarpoxyton</i> - Ginkgoales: <i>Ginkgoxylon</i> , <i>Eretmophyllum</i> = <i>Nehvizdya</i> - Cycadales - Bennettitales - Angiospermes	Boureau et Veillet- Bartoszewska, 1955 Broutin et Pons, 1975 Pons, 1979 Pons <i>et al.</i> , 1980 Pons et Vozenin-Serra, 1992 Berthelin et Pons, 1999
	Vienne, France	- Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i>	Lecointre et Carpentier, 1938

Tableau 12. Les principales paléoflores de l'Albo-Cénomanién d'Europe occidentale.

Age	Localité	Flore	Références
Cénomanien	Normandie, France	- Dicotylédones: • <i>Salicinoxylon biradiatum</i> , <i>Hammamelidoxylon renaultii</i>	Lignier, 1907
	Vendée, France	- Filicales - Coniférales: • Taxodiaceae: <i>Taxodium</i> • Pinaceae: <i>Pinus</i>	Durand et Ters, 1958
	Dordogne, France	- Coniférales: • Taxodiaceae: <i>Sequoia</i> - Dicotylédones	Zeiller, 1887
	Gard, France	- Coniférales: • Taxodiaceae • Araucariaceae • <i>Podocarpoxyton</i> - Dicotylédones: • Lauraceae • ? <i>Aptiana radiata</i> • pollen	Ducreux et Gaillard, 1986 Philippe, comm. pers.
	Provence, France	- Coniférales: • Araucariaceae: <i>Agathoxyton</i> • <i>Podocarpoxyton</i> - Angiospermes	Depape, 1960 Philippe, comm. pers.
	Portugal	- Filicales - Bennettitales: <i>Pseudocycas</i> - Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i> , <i>Manica</i> - Dicotylédones: <i>Magnolia</i>	Teixeira, 1948 Alvin, 1977 Alvin et Pais, 1978
	Bohème, République Tchèque	- Filicales: <i>Gleichenites</i> - Cycadales: <i>Jirusia</i> , <i>Nilsonia</i> , <i>Pecopteris</i> - Bennettitales: <i>Nilssoniopteris</i> - Ginkgoales: <i>Nehvizdya</i> - Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i> , <i>Alvinia</i> , <i>Sphenolepis</i> • Taxodiaceae: <i>Sequoia</i> , <i>Cunninghamites</i> • Pinaceae: <i>Pinuxylon</i> • <i>Cupressinoxylon</i> , <i>Cyparissidium</i> - Dicotylédones: • Lauraceae: <i>Myrtophyllum</i> , <i>Grevilleophyllum</i> , <i>Paraphyllanthoxyton</i> • Platanaceae? <i>Icacinoxylon</i> • <i>Proteophyllum</i> , <i>Araliophyllum</i> , <i>Cocculophyllum</i> , <i>Myricanthium</i>	Kvaček, 1991, 1995, 2000 Hluštík, 1972, 1986 Falcon-Lang <i>et al.</i> , 2001
Albien/ Cénomanien	Charente-Maritime, France	- Ptéridophytes: cf. <i>Osmunda cretacea</i> , <i>Appendicisporites</i> sp. - Cycadale? - Bennettitales: <i>Zamites</i> sp. - Ginkgoales: <i>Nehvizdya andegavense</i> , <i>Ginkgoxylon gruetii</i> - Coniférales: • Cheirolepidiaceae: <i>Frenelopsis</i> , <i>Geinitzia reichenbachii</i> , <i>Classostrobus</i> , <i>Classopollis</i> • Taxodiaceae/Cupressaceae: <i>Glenrosa</i> sp. • Araucariaceae: <i>Agathoxyton gardoniense</i> • <i>Brachyoxylon</i> , <i>Podocarpoxyton</i> , <i>Protopodocarpoxyton</i> - Dicotylédones: • Lauraceae: ? <i>Myrtophyllum</i> cf. <i>angustum</i> • cf. <i>Debeya coriacea</i> , cf. <i>Grevillea dvoraki</i> , cf. <i>Pseudoastrophyllites cretaceous</i> • Eudicotyledones type 2, 3, 4, 5 • Aceraceae? • Araliaceae? • <i>Afropollis</i> , <i>Stellatopollis</i>	Gomez <i>et al.</i> , 2004 Néraudeau <i>et al.</i> , 2002 + cette étude

Tableau 12. (suite). Les principales paléoflores de l'Albo-Cénomanien d'Europe occidentale.

Les Cheirolepidiaceae sont principalement connues sous forme de cuticules, de cônes reproducteurs, et de pollen. Si ces trois éléments sont parfois trouvés associés (*Frenelopsis*, *Classostrobus* et *Classopollis* respectivement), la correspondance avec les bois demeurent très incertaine: Harris (1957) a décrit le genre *Hirmeriella* en association avec un bois de type *Protocupressinoxylon*; Lauerjat et Pons (1978) ont décrit un *Frenelopsis* associé à un *Protopodocarpoxyton*; enfin, un bois associé à *Pseudofrenelopsis* a été comparé à *Protopodocarpoxyton* (Alvin *et al.*, 1981). Ces derniers auteurs ont conclu que les Cheirolepidiaceae possédaient un plan ligneux de type Protopinaceae, avec une ponctuation radiale des trachéides mixte et des champs de croisement à ponctuations podocarpoïdes à cupressoïdes. Les bois de *Brachyoxylon* et *Protopodocarpoxyton* présents en Charente-Maritime pourraient ainsi correspondre à cette famille, et éventuellement être rattachés aux restes végétaux abondants mis en évidence par les autres études paléobotaniques (*Frenelopsis alata*, *Geinitzia reichenbachii*, *Classopollis*, *Classostrobus*) (tab. 11, 12). Fréquent tout au long du Crétacé en Europe, *Frenelopsis* est signalé au Crétacé moyen dans l'Albien d'Espagne (Gomez *et al.*, 1999, 2002c), ainsi que dans le Cénomaniens de France (Pons, 1979) et de République Tchèque (Hlušík, 1972). *Geinitzia* est signalé dans le Cénomaniens d'Anjou (Pons *et al.*, 1980) et le Crétacé inférieur de Hongrie (Barale *et al.*, 2002).

Les Taxodiaceae et Cupressaceae sont assez peu représentées dans les flores européennes du milieu du Crétacé, comparé au Crétacé supérieur. Quelques unes sont signalées au Cénomaniens en France (Sarthe, Anjou, Vendée, Dordogne, et Gard) et en Bohême (tab. 12). Elles sont représentées en Charente-Maritime dans la plupart des gisements albiens et cénomaniens par des feuilles du genre *Glenrosa* (tab. 5.4). Ce genre est rare et n'avait été décrit, jusqu'à présent, que dans le Crétacé inférieur des Etats-Unis (Watson et Fisher, 1984; Srinivasan, 1992), le Crétacé moyen de Chine (Zhou *et al.*, 2000), et en Europe dans le Barrémien d'Espagne (Gomez *et al.*, 2001).

Dominantes aux basses latitudes (15-20°) durant la majeure partie du Crétacé, les Araucariaceae étaient également fréquentes aux moyennes latitudes, avec une limite nord aux alentours de 50° (Krassilov, 1978). D'abondants restes de cônes typiques d'Araucariaceae indiquent leur présence durant l'Albien et le Cénomaniens en France (Depape, 1960). Plus généralement, l'ensemble des données paléobotaniques montre qu'elles ont été une composante importante des flores albo-cénomaniennes de France et d'Espagne (tab. 12).

Les Ginkgoales étaient plus rares dans la province européenne, du fait de l'aridité croissante des périodes Jurassique supérieur et Berriasien-Aptien ayant conduit à une réduction accrue des plantes mésophiles au Crétacé moyen (Vakhrameev, 1991). Gomez *et al.*

(2000) ont décrit dans l'Albien d'Espagne des cuticules rapportées aux genres *Nehvizdya* et *Pseudotorellia*; *Nehvizdya* a également été signalé au Cénomani en République Tchèque (Hlušík, 1986) et en France (Pons *et al.*, 1976). Un seul bois proche des Ginkgoales avait été signalé jusqu'à présent en Europe, *Ginkgoxylon gruetii*, associé dans le Cénomani d'Anjou à des cuticules rapportées à *Eretmophyllum andegavense* (= *Nehvizdya andegavense*) (Pons et Vozenin-Serra, 1992). Les Ginkgoales fossiles trouvées en Charente-Maritime présentent la même association, avec des cuticules et empreintes de *Nehvizdya andegavense*, et un bois de *Ginkgoxylon* cf. *gruetii* (tab. 11, 12). On peut logiquement penser que ces deux éléments pouvaient représenter les parties distinctes d'une même Ginkgoale. Ces éléments ne sont cependant pas associés directement, puisque les cuticules sont présentes dans les niveaux albiens d'Archingeay-Les Nouillers, de Puy Puy, et des Renardières, tandis que le bois a été trouvé dans le Cénomani de Fouras.

Si les Angiospermes étaient bien représentées dans les palynoflores des basses latitudes du Crétacé inférieur, elles ont été lentes à dominer les moyennes et hautes latitudes (Lidgard et Crane, 1990). Aux moyennes latitudes, elles sont devenues une composante importante des communautés végétales durant l'Aptien-Albien, mais elles n'ont pas développé de ports arborescents ou arbustifs avant le Cénomani (Hickey et Doyle, 1977). Les bois d'Angiospermes étaient donc encore très rares au Crétacé moyen (Crawley, 2001). Pour l'Albien, Stopes (1912) a décrit un bois de Dicotylédone (*Aptiana radiata*) du "Lower Greensand" d'Angleterre; les autres bois ont été décrits aux Etats-Unis dans les niveaux albiens du Texas, du Colorado, et de l'Utah (Serlin, 1982; Thayn *et al.*, 1985); au Cénomani, des bois de Dicotylédones sont signalés en République Tchèque (Falcon-Lang *et al.*, 2001) et en France, dans les régions Normandie (Lignier, 1907) et Gard (Ducreux et Gaillard, 1986; Philippe, comm. pers.) (tab. 12). C'est généralement plutôt sous forme d'empreintes et de pollen que les Angiospermes ont été signalées dans les flores cénomaniennes (tab. 12): en France, elles ont ainsi été répertoriées en Argonne dans la Meuse (Fliche, 1896), dans la Sarthe (Crié, 1884; Laing, 1975), en Anjou (Pons *et al.*, 1980), en Dordogne (Zeiller, 1887), en Provence (Depape, 1960), et dans le Gard (Ducreux et Gaillard, 1986). Leur présence en Charente-Maritime est attestée dès l'Albien par le pollen, les empreintes, et les cuticules. Le gisement de Puy-Puy livre notamment une flore abondante et variée (tab. 11) (Doyle *et al.*, 1982; Moreau, 1993c).

En résumé, la flore observée en Charente-Maritime est nettement différente des flores cénomaniennes d'Argonne, de Dordogne, et de Vendée. Celles-ci sont composées majoritairement de Conifères Pinaceae et Taxodiaceae, de Cycadales, et de Bennettitales,

ainsi que de quelques Angiospermes (tab. 12). La flore albienne de Hongrie montre plus de similitudes malgré des données encore limitées, avec une prédominance des Conifères Cheirolepidiaceae et Araucariaceae (*Pseudofrenelopsis*, *Geinitzia*, *Agathoxylon*); les Ginkgoales, Cycadales et Bennettiales, sont néanmoins absentes en Hongrie. C'est avec les paléoflores du Cénomaniens d'Anjou, et dans une moindre mesure avec celles de l'Albien d'Espagne et du Cénomaniens de la Sarthe et de Bohême que la flore de Charente-Maritime partage le plus d'affinités. Les Conifères Cheirolepidiaceae y sont chaque fois abondantes, avec en particulier *Frenelopsis* et *Geinitzia*; les Ginkgoales sont également bien représentées, avec le genre *Nehvizdya* commun à toutes ces régions excepté la Sarthe; les Araucariaceae ne sont absentes qu'en Bohême; enfin les Cycadales et Bennettiales sont partout présentes bien que faiblement représentées en Charente. La flore albienne d'Espagne diffère de celle de Charente-Maritime par la présence d'une Coniférale Miroviaceae, et l'absence notable d'Angiospermes. Celle de la Sarthe diffère par la présence de Pinaceae, mais les palynoflores sont très proches (Juignet et Médus, 1971). La flore de Bohême diffère par une plus grande variété de Conifères Taxodiaceae et de Cycadales, la présence de Pinaceae et l'absence d'Araucariaceae; mais elle pourrait être la plus proche pour la composition des Angiospermes. Enfin, seules l'absence de Cupressaceae et une diversité nettement supérieure des Angiospermes différencient la flore de Charente-Maritime de celle d'Anjou.

5.3. SOURCE(S) BOTANIQUE(S) DE LA RÉSINE

L'une des préoccupations récurrentes dans l'étude des résines fossiles est l'identification de leur origine botanique. Les affinités familiales sont généralement précisées *via* la composition élémentaire des résines, déterminée en spectroscopie par résonance magnétique nucléaire (RMN), par chromatographie gazeuse (GC-MS), ou infrarouge (IR). Les spectres ainsi obtenus sur les résines fossiles sont ensuite comparés aux spectres des familles de plantes actuelles.

Si au sein des Gymnospermes tous les conifères sont résinifères, la famille des Araucariacées reste la plus souvent évoquée comme source de la plupart des ambres mésozoïques. Différentes études ont en particulier associé le genre *Agathis* Salisbury 1807 aux ambres du Proche-Orient, du Canada, de l'Alaska, de France, et d'Espagne (Langenheim, 1969; Schlüter, 1978; Bandel et Vavra, 1981; Lambert *et al.*, 1996; Alonso *et al.*, 2000). Bien que beaucoup d'Araucariacées du Mésozoïque de Laurasia pourraient être des *Agathis*, le genre y est pourtant inconnu jusqu'à présent. Comme les deux autres genres actuels, *Araucaria* Jussieu 1789 et *Wollemia* Jones, Hill & Allen 1995, il est actuellement confiné

dans l'hémisphère Sud (*Agathis* et *Araucaria* en Nouvelle-Zélande, en Nouvelle-Calédonie, en Australie, en Nouvelle Guinée, en Indonésie et en Asie du Sud-Est, *Araucaria* également au Chili, en Argentine et au Brésil, *Wollemia* seulement en Australie) (Kershaw et Wagstaff, 2001). Seul *Araucaria* est mentionné en hémisphère Nord du Jurassique au Tertiaire, les autres genres d'Araucariacées cités étant uniquement fossiles.

Les études spectroscopiques indiquent une origine araucarienne pour l'ambre du Liban, mais Azar (2000) a proposé une Cheirolepidiaceae en se basant sur l'étude du bois fossile associé. Les structures anatomiques qu'il décrit semblent cependant plutôt correspondre à une Araucariaceae de type *Agathoxylon* (M. Philippe, comm. pers.). L'origine de l'ambre du New Jersey est plus controversée: alors que les études spectroscopiques suggèrent également une origine araucarienne (Langenheim, 1969; Lambert *et al.*, 1996), les bois associés à l'ambre indiquent une Pinaceae (*Pityoxylon*) tandis que les cônes et les feuilles indiquent une Taxodiaceae (*Dammara*) (Grimaldi *et al.*, 2000b). De même au Tertiaire pour l'ambre de la Baltique, les restes végétaux associés indiquent une Pinaceae (*Pinites succinifera* Goeppert 1836), tandis que les analyses chimiques donnent encore un spectre de type *Agathis* (Langenheim, 1995; Lambert *et al.*, 1996). Les Araucariaceae n'existent pourtant plus en Europe au Tertiaire. En outre, l'hypothèse d'une Pinaceae comme arbre producteur semble se confirmer après avoir été longtemps contredite, car on pensait que l'acide succinique, qui entre dans la composition de cet ambre, n'était pas synthétisé dans la résine des Pinaceae. Mais cet acide a récemment été mis en évidence dans la résine de *Pseudolarix* Gordon 1858, un genre actuellement restreint dans certaines régions asiatiques dont l'habitat semble très proche de celui suggéré au Tertiaire en Scandinavie. *Pseudolarix* a d'ailleurs été trouvé associé avec de l'ambre dans l'Eocène d'Axel Heiburg en région Arctique (Grimaldi, 1996).

Outre les conifères, de nombreuses familles d'Angiospermes secrètent de la résine et il semblerait qu'elles soient à l'origine de tous les ambres cénozoïques, excepté l'ambre balte: *Terminalia* (Combretaceae) pour l'ambre français de l'Oise (Cavagnetto, 2000; Nel *et al.*, 1999), *Shorea* (Dipterocarpaceae) pour les résines d'Australie, d'Indonésie et d'Arkansas, et *Hymenaea* (Leguminosae) pour les ambres de la République Dominicaine et du Mexique (Lambert et Poinar, 2002). Les spectres de ces derniers sont d'ailleurs proches de ceux des résines africaines sub-actuelles (copals de Madagascar et de Tanzanie), sécrétées par le même genre *Hymenaea*.

Le cas de l'ambre du Myanmar ("Burmite") reste plus ambigu: de même que son âge est régulièrement modifié (d'abord Tertiaire, puis Crétacé supérieur et enfin Crétacé inférieur), son attribution botanique reste indéfinie. Certains auteurs plaident en faveur d'un conifère de

type *Metasequoia* Miki 1941, de la famille des Taxodiaceae (Grimaldi *et al.*, 2002), ou bien d'une Araucariaceae (Cruickshank et Ko, 2003). Lambert et Poinar (2002) l'attribuent en revanche à une Angiosperme de type *Shorea*, en se basant sur le spectre RMN.

Deux approches distinctes ont été menées pour tenter de déterminer la ou les sources botaniques de l'ambre de Charente-Maritime: une analyse des différentes variétés d'ambre en spectroscopie IR d'une part, et l'étude du matériel xylologique fossilisé avec l'ambre d'autre part.

5.3.1. Données physico-chimiques

Les variétés de couleur observées suivant les morceaux d'ambre pourraient correspondre à différents producteurs. Ainsi les variétés jaunes et brunes observées dans les différents gisements de Charente-Maritime pourraient provenir d'arbres distincts. Cette hypothèse a été testée *via* l'analyse de la composition chimique élémentaire de l'ambre en spectroscopie infrarouge, qui a été réalisée à l'Université de Barcelone (Espagne) avec la collaboration de Xavier Martínez-Delclòs. Des échantillons des deux variétés ont été analysés pour chacun des gisements d'Archingeay (fig. 2: niveaux A1c/d), des Renardières (fig. 2: niveau A1b), et de Fouras (fig. 2: niveau B2c); pour l'île d'Aix, la variété jaune étant absente, deux échantillons bruns ont été analysés, l'un brun clair et l'autre brun foncé opaque; l'ambre rouge constitue une variété oxydée et n'a donc pas été pris en compte dans les analyses.

Avec la diffraction aux rayons X et la résonance magnétique nucléaire, la spectroscopie IR est l'une des méthodes les plus utilisées pour caractériser la composition élémentaire de l'ambre et des résines (Beck *et al.*, 1964; Langenheim et Beck, 1965; Langenheim, 1969; Grimalt *et al.*, 1988; Carlsen *et al.*, 1997). Ces différentes techniques ne permettent cependant pas d'identifier les composants chimiques constitutifs de la résine, contrairement à la spectroscopie en chromatographie gazeuse (GC-MS). Pour l'infrarouge, les pics d'absorption observés correspondent à des groupements fonctionnels de molécules élémentaires; les spectres sont donc globalement similaires d'un ambre à l'autre. Ainsi quels que soient l'âge et l'origine de la résine, on retrouve toujours des bandes d'absorption vers 3500 cm^{-1} (groupement hydroxyles H-O), 2950 cm^{-1} (groupement C-H), 1700 cm^{-1} (groupement carbonyle C=O), ainsi qu'un doublet entre 1470 et 1380 cm^{-1} (groupement C-H) (figs. 57-58).

Les ambres mésozoïques se distinguent néanmoins des ambres cénozoïques moins matures par l'absence de certains pics, en particulier ceux à 3070 , 1640 , et 880 cm^{-1} , qui correspondent à des groupements méthylènes exocycliques. La présence ou l'absence de ces pics d'absorption constitue donc un bon indicateur de l'âge de la résine, soit cénozoïque ou

mésozoïque respectivement. Ces pics sont effectivement absents ou très réduits pour chacun des spectres de Charente-Maritime, toutes variétés confondues (figs. 57-58).

Les pics situés entre 1250 et 625 cm^{-1} sont les plus variables d'une résine à l'autre; ils constituent ainsi une sorte d'empreinte pour chaque résine (Langenheim, 1969; Kosmoswka-Ceranowicz, 1999), qui peut permettre la comparaison avec les résines actuelles dont l'origine botanique est connue. Les comparaisons demeurent toutefois très limitées car dans l'ambre, de nombreuses macromolécules sont des polymères insolubles qui ne sont donc pas visibles sur les spectres, au contraire des résines actuelles. L'identification des composés terpéniques propres à un groupe végétal distinct est donc impossible. Par ailleurs, les processus diagénétiques ont pu induire des transformations moléculaires. Les profils sont ainsi plus lisses pour les ambres anciens que pour les ambres ou les résines plus récents (Grimalt *et al.*, 1988). L'analyse des spectres de Charente-Maritime montre cependant deux différences distinguant les variétés jaunes et brunes: l'intensité des pics à 3500 et à 1027 cm^{-1} est en effet plus faible pour les échantillons jaunes (figs. 57-58; tab. 13).

Ces différences demeurent trop ténues pour confirmer l'hypothèse de sources botaniques distinctes. Elles pourraient aussi bien refléter un degré d'altération moins important pour l'ambre jaune que pour les variétés brunes. Par contre, la grande similitude des variétés brun clair et brun opaque montre que celles-ci ont une probable origine botanique commune. La variation de teinte est sans doute due à une plus forte concentration de microbulles dans les coulées opaques par rapport aux coulées plus translucides.

Echantillon	Couleur	3500 cm^{-1}	2950 cm^{-1}	1700 cm^{-1}	1450 cm^{-1}	1030 cm^{-1}
Archingeay 3	jaune	0,70	1,72	1,72	1,5	0,85
Archingeay 4	jaune	0,48	1,45	0,88	0,82	0,47
Renardières 2	jaune	0,56	1,24	1,15	0,96	0,45
Fouras 1	jaune	0,35	1,14	0,83	0,56	0,27
Fouras 3	jaune	0,61	1,88	1,39	1,04	0,53
moyenne		0,54	1,48	1,19	0,97	0,51
Archingeay 1	brun	0,73	1,29	0,85	0,89	0,79
Archingeay 2	brun	0,98	1,74	1,34	1,34	1,10
Fouras 2	brun	0,8	1,80	1,1	1,07	0,89
Aix 1	brun	0,90	1,98	1,08	1,24	1,07
Aix 2	brun opaque	0,99	1,71	1,26	1,26	1,11
Renardières 1	brun	0,96	2,42	1,05	1,31	1,13
moyenne		0,89	1,82	1,11	1,18	1,01

Tableau 13. Intensité relative des principaux pics d'absorption pour les variétés jaunes et brunes de Charente-Maritime.

5.3.2. Données xylogiques

Si dans un premier temps la résine produite par un arbre reste solidaire de celui-ci, ces deux éléments sont généralement séparés mécaniquement par la suite. C'est notamment le cas

lorsqu'ils subissent un transport et une éventuelle fragmentation. Ils peuvent malgré tout être fossilisés ensemble dans un même milieu de dépôt; l'ambre est alors mêlé au bois producteur, mais il peut aussi être mêlé à d'autres types de bois composant à la fois le paysage végétal aux alentours de l'arbre résinifère, à la fois le paysage végétal immédiatement voisin du milieu de dépôt, et à la fois le paysage végétal plus régional. Quand il n'y a pas eu de transport et que le gisement est autochtone, les deux premiers sont confondus. En Charente-Maritime, l'ambre est associé aux cinq taxons décrits précédemment dans ce chapitre. Dans ce contexte, il est difficile d'identifier la ou les sources botaniques avec certitude, d'autant que ces taxons représentent des plans ligneux dont l'affinité exacte demeure souvent incertaine. Trois associations particulières de bois et d'ambre fournissent toutefois des indices probants sur cette source potentielle:

(1) l'ambre contient des tissus végétaux en inclusions, constitués de fragments cuticulaires et de petites fibres le plus souvent indéterminables, mais aussi de fragments de bois. Ce bois, fossilisé sous forme de lignite plus ou moins pyritisé, montre souvent des structures anatomiques bien conservées. Parfois les tissus végétaux ont été en grande partie dégradés et ne sont plus présents, mais la résine a parfaitement conservé leurs structures par moulage interne. Elles subsistent alors sous forme d'empreintes dans l'ambre. Ces deux types d'inclusions végétales traversant souvent la coulée de résine de part en part, elles induisent au sein du morceau des fractures qui permettent d'ouvrir celui-ci selon un plan préférentiel le long de l'inclusion. On peut alors métalliser la surface du morceau d'ambre afin d'analyser les structures du bois au MEB. Des moulages internes de bois secondaire, provenant des morceaux d'ambre de litière MNHN ARC 115, MNHN ARC 226, et MNHN ARC 263 ont ainsi été analysés (fig. 59); du bois lignitisé, issu du morceau d'ambre de litière MNHN ARC 149 (fig. 60a), et de plusieurs morceaux d'ambre plus classiques, ont aussi pu être détachés de leur gangue d'ambre et examinés. Tous les échantillons sont rapportés au genre *Agathoxylon*. Ce type d'association indique avec certitude la présence d'*Agathoxylon* dans la zone de production de la résine, mais n'atteste pas qu'il soit l'arbre producteur;

(2) parallèlement, des coulées d'ambre encore incrustées *in situ* sur des fragments de bois sont parfois trouvées (fig. 60b); c'est notamment le cas d'une coulée translucide de couleur jaune trouvée fixée sur un fragment de tronc de grande taille (2,7 m) dans les sables d'Archingey, dont une partie remplissait visiblement une cavité d'origine traumatique à la surface du bois. Les structures bien conservées de ce tronc ont permis là encore de l'identifier à *Agathoxylon*. Dans ce cas précis, l'arbre producteur de cette coulée est donc établi avec certitude;

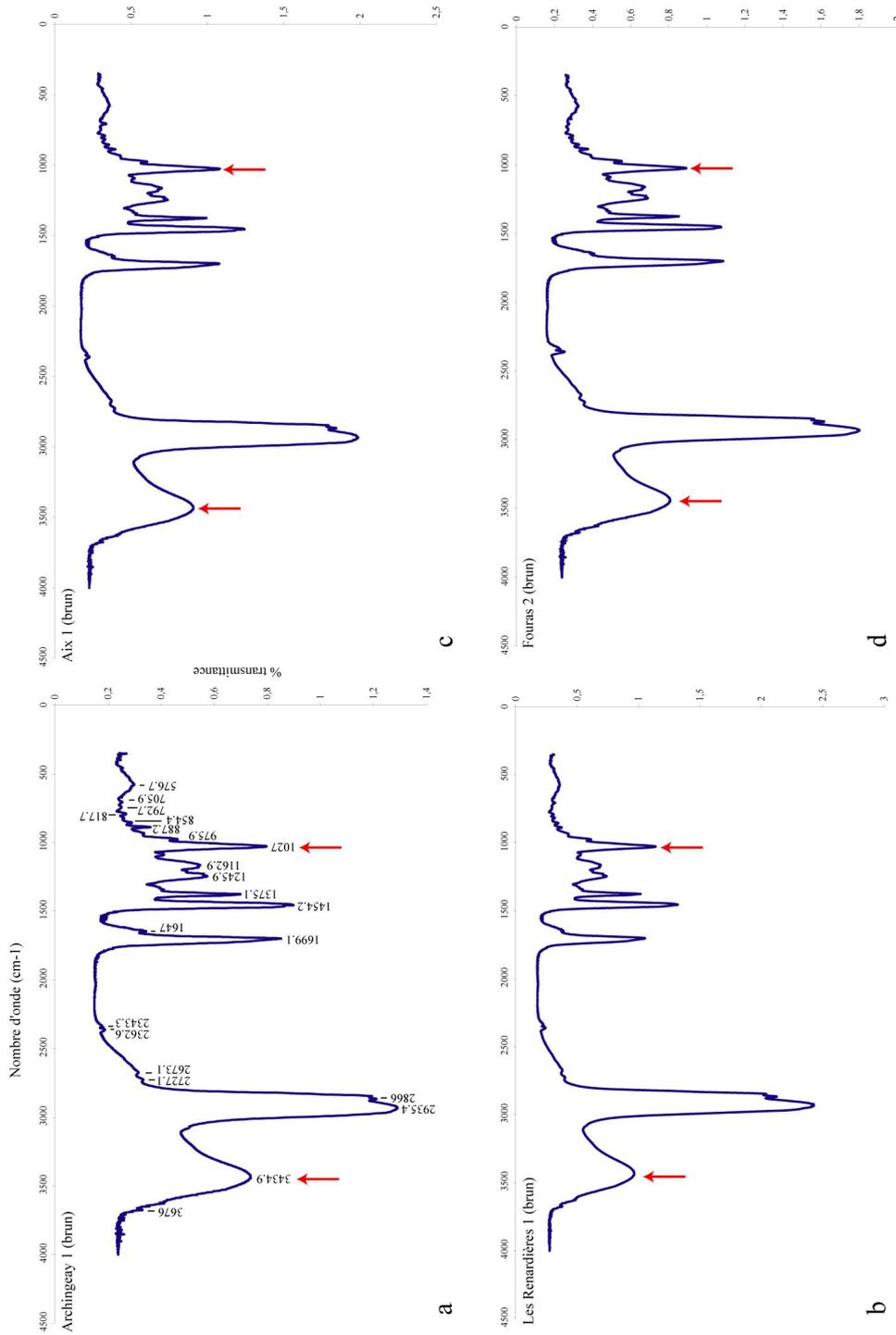


Fig. 57. Spectres IR de quatre échantillons d'ambre brun provenant des gisements créacés de Charente-Maritime. a - Archingeay; b - les Renardières; c - Ile d'Aix; d - Fouras. Les flèches indiquent les pics d'absorption à 1027 et 3500 cm⁻¹.

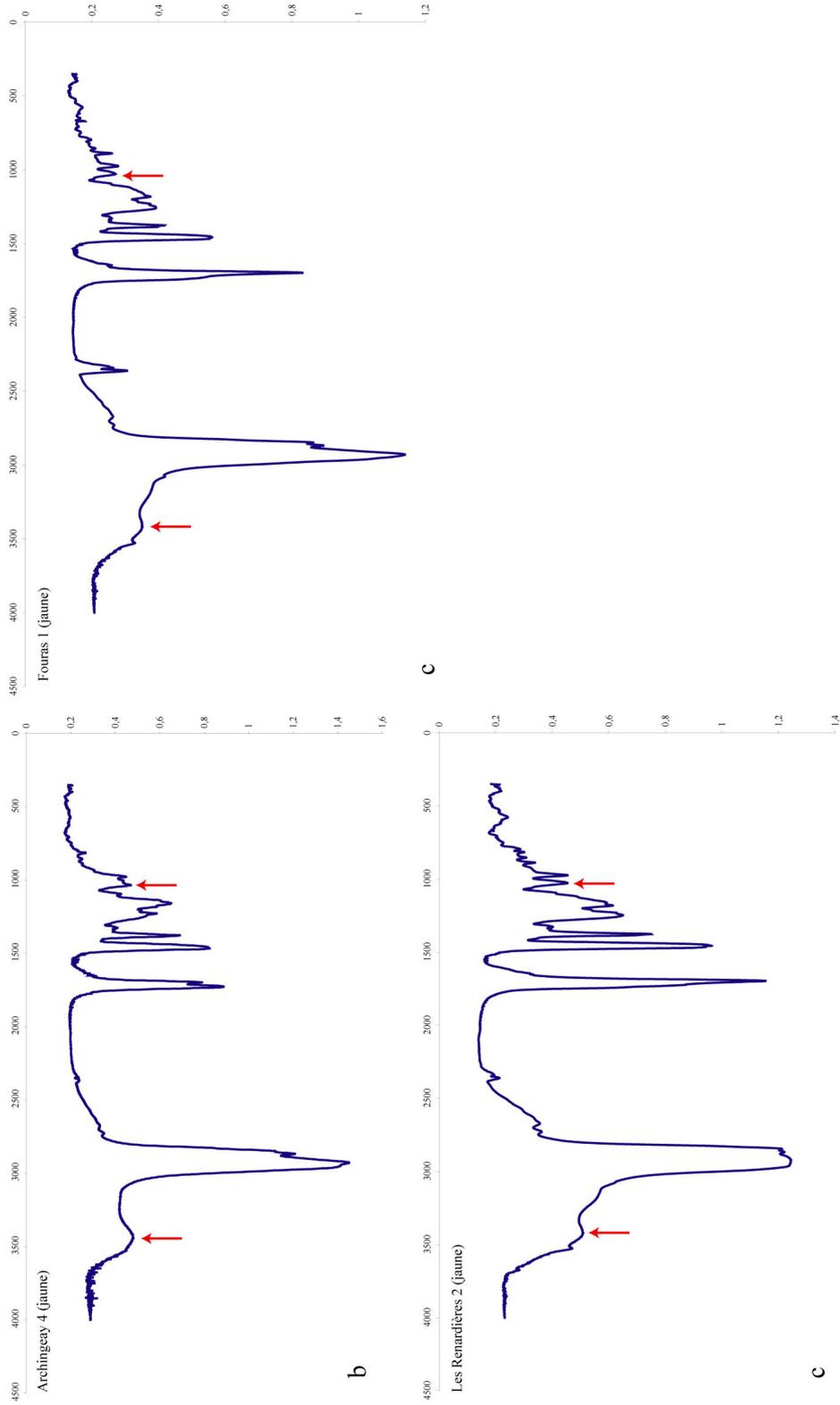


Fig. 58. Spectres IR de trois échantillons d'ambre jaune provenant des gisements crétacés de Charente-Maritime. a - Archingeay; b - les Renardières; c - Fouras. Les flèches indiquent les pics d'absorption à 1027 et 3500 cm⁻¹.

(3) enfin, comme il est mentionné dans la description systématique des taxons, les échantillons d'*Agathoxylon*, de *Brachyoxylon*, de *Protopodocarpoxyton* et de *Podocarpoxyton* ne montrent pas de canaux résinifères mais peuvent contenir de la résine en quantité plus ou moins abondante au niveau des fibres trachéides et/ou des rayons ligneux (fig. 60c, d).

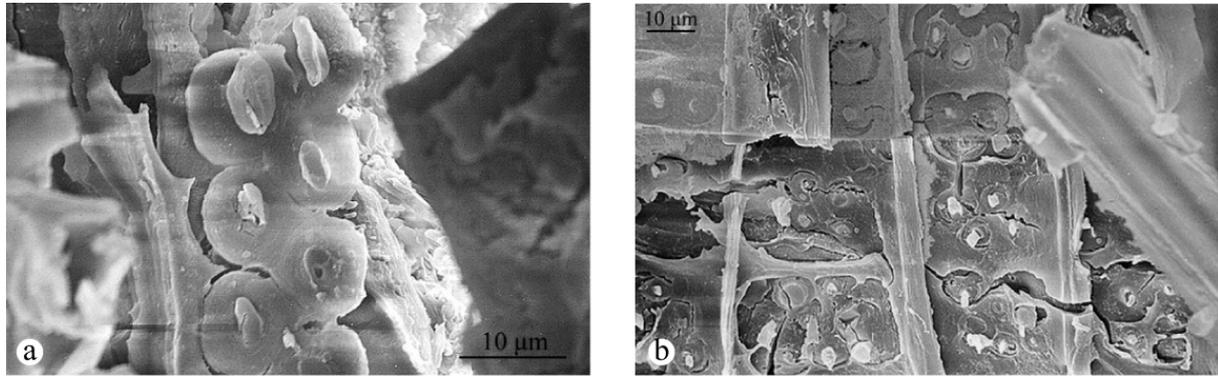


Fig. 59. Moulage interne des structures d'*Agathoxylon* dans l'ambre de litière MNHN ARC 226. Portoir MEB VP 121, plan radial. a - Punctuations radiales araucariennes, bisériées alternes et déformées par le contact avec les punctuations voisines; b - punctuations de champs de croisement araucarioïdes, à 6-9 oculipores cupressoides.

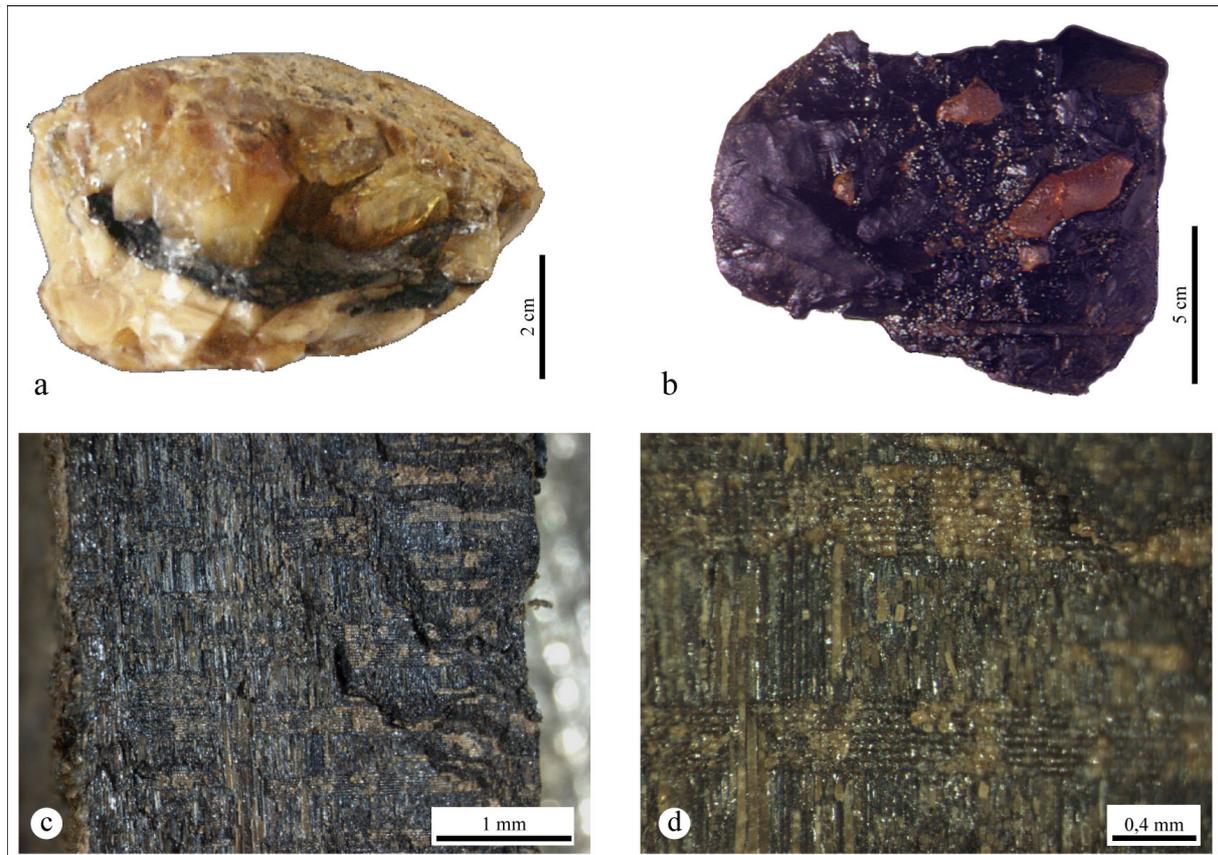


Fig. 60. Différentes formes d'association entre bois et ambre. a - ambre de litière (MNHN ARC 149) montrant du bois lignifié en inclusion; b - ambre incrusté *in situ* sur un fragment de bois; c, d - coupe radiale d'un bois montrant des fibres trachéides et des rayons ligneux remplis de résine.

Les données xylogologiques établissent donc *Agathoxylon*, bois affine des Araucariacées actuelles, comme l'une des sources de l'ambre de Charente-Maritime. Cependant, il n'est pas exclu que d'autres conifères aient participé à la production de résine. Ce pourrait être le cas des bois affines des Podocarpacees, dont les représentants actuels sécrètent de la résine en petite quantité (Page, 1990a).

En l'absence de certitudes concernant les bois de Cheirolépidiacées, on peut aussi s'interroger sur la capacité de celles-ci à sécréter de la résine. Si l'hypothèse de Alvin *et al.* (1981) concernant leur affinité avec le plan ligneux de type *Protopodocarpoxyylon/Brachyoxylon* est exacte, alors cette famille pourrait avoir produit de la résine en quantité non négligeable. Les Cheirolépidiacées sont d'ailleurs associées à de nombreux gisements d'ambre crétacés en Europe, outre ceux de Charente-Maritime: *Frenelopsis* et *Geinitzia* en Anjou dans la carrière du Brouillard, Cénomaniens (Schlüter, 1978; Pons, 1978); *Classopollis* à Ecommoy dans le Cénomaniens de la Sarthe (Juignet et Médus, 1971; Azema *et al.*, 1972); *Frenelopsis* dans la formation Escucha de Rubielos de Mora en Espagne, Albien (Gomez, 2000); *Classopollis* à Álava en Espagne, Aptien-Albien (Alonso *et al.*, 2000); *Pseudofrenelopsis* sur l'île de Wight en Angleterre, Wealdien (Alvin *et al.*, 1981; Nicholas *et al.*, 1993); *Classopollis* à Schliersee en Allemagne, Cénomaniens (Schmidt *et al.*, 2001).

Araucariacées et Cheirolépidiacées pourraient donc être à l'origine de l'ambre crétacé de Charente-Maritime. Cette double origine expliquerait la distinction de deux variétés tant d'un point de vue qualitatif (la couleur) que d'un point de vue physico-chimique. Cette hypothèse ne pourrait néanmoins être validée que par les découvertes futures de rameaux de *Frenelopsis* en connexion avec du bois, et parallèlement de morceaux d'ambre en association avec du bois de ce même taxon. En outre, si une coulée de variété jaune a pu être clairement identifiée au genre *Agathoxylon* (cf. 5.3.2, p. 159), cette seule observation ne suffit pas et la relation entre ambre jaune et Araucariacées devra être confirmée par la découverte récurrente de cette même association.

VI.

Implications
paléoenvironnementales

6.1. APPORTS DE L'ENTOMOFAUNE

6.1.1. Apports stratigraphiques

Les insectes fossiles sont-ils de bons marqueurs stratigraphiques? Il est souvent difficile de déterminer l'âge de l'ambre avec précision. En domaine continental, cette datation se fait généralement de manière indirecte, par l'étude palynologique du sédiment encaissant. Mais de nombreux gisements sont allochtones et l'ambre peut être remanié d'un premier dépôt avant son enfouissement définitif (gisement allochtone secondaire). Distinguer l'âge de l'ambre de l'âge du sédiment encaissant est alors peu aisé. Dans certains cas, cette distinction peut toutefois se faire par l'étude des inclusions de l'ambre. Ainsi à Archingeay-Les Nouillers, les dinoflagellés identifiés dans les palynomorphes de l'argile lignitifère, qui sont les éléments déterminants dans la datation albienne de ce niveau (Néraudeau *et al.*, 2002), sont aussi exceptionnellement préservés en inclusion dans l'ambre (Dejax et Masure, comm. pers.), ce qui indique qu'il n'a pas été remanié auparavant et que la production de la résine a été contemporaine du dépôt albien.

La confusion qui a régné jusqu'à récemment autour de l'ambre birman illustre également la difficulté de ces datations. Longtemps cet ambre est demeuré daté du Miocène ou de l'Eocène, voire du Crétacé terminal, avant qu'une étude géologique ne lui attribue finalement un âge Albien supérieur à Cénomaniens inférieur (Cruikshank et Ko, 2003); néanmoins l'étude détaillée de la faune d'insectes avait auparavant montré un cachet plutôt Crétacé supérieur (Zherikhin et Ross, 2000; Grimaldi *et al.*, 2002). Cet exemple montre qu'une datation par l'ensemble de l'entomofaune incluse dans l'ambre fournit un âge encore très vague, mais certains taxons particuliers pourraient constituer des marqueurs stratigraphiques plus précis. Ainsi, la présence dans l'ambre d'Archingeay du genre *Haidomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) (Perrichot *et al.*, soumis), décrit auparavant dans l'ambre birman (Dlussky, 1996), fournit un nouvel argument pour l'âge albien terminal de ce dernier. Dans le même ordre d'idée, le genre *Eophlebotomus* (Diptera: Psychodidae) est connu par seulement quelques espèces, décrites dans les ambres du Liban (Azar et Nel, 2001), du Myanmar (Duckhouse, 2000) et de France (Azar *et al.*, 2003); *Microphorites* (Diptera: Dolichopodidae) est signalé uniquement dans les ambres du Liban (Grimaldi et Cumming, 1999) et de France (Nel *et al.*, 2004a). Ces deux familles de diptères sont présentes dans l'ambre du New Jersey, mais un examen des collections du Muséum d'Histoire Naturelle américain (AMNH) a montré l'absence de spécimens appartenant à ces deux genres (Azar, comm. pers.). Le grand nombre d'inclusions répertoriées à ce jour exclu la possibilité d'un biais taphonomique. Les deux genres sont ainsi présents entre l'Aptien basal et l'Albien terminal, soit durant un intervalle de

temps d'environ 20 Ma seulement (fig. 39). La découverte ultérieure d'*Eophlebotomus*, de *Microphorites* ou de *Haidomyrmex* dans un nouveau gisement d'ambre pourrait donc raisonnablement être interprétée en terme de datation, respectivement comme marqueurs de l'Aptien/Albien pour les deux diptères, et de l'Albien terminal pour la fourmi. Il faut malgré tout demeurer critique dans l'application de ce type de datation, car les insectes fossiles sont encore trop peu connus au Crétacé, et la découverte de nouveaux gisements pourrait révéler l'existence des mêmes genres à d'autres étages du Crétacé. Ainsi, *Microphorites* n'était connu qu'à l'Aptien inférieur au Liban, avant d'être trouvé à l'Albien en Charente-Maritime.

6.1.2. Données paléoenvironnementales

L'omniprésence des insectes dans tous les milieux, terrestres ou aquatiques, et sous tous les climats, polaires, tempérés, tropicaux ou désertiques, en fait de bons indicateurs des environnements passés, car les spécimens fossiles, morphologiquement très proches des espèces modernes, avaient probablement une biologie semblable et devaient vivre sous des conditions environnementales similaires. C'est en partant de ce constat que les paléontologistes se sont penchés depuis quelques années sur les données paléoenvironnementales et paléoclimatiques que peut fournir l'étude des insectes fossiles.

La plupart des familles représentées dans l'ambre de Charente-Maritime sont aujourd'hui cosmopolites, à l'exception des régions polaires, mais c'est dans les régions chaudes intertropicales à subtropicales qu'elles montrent un maximum d'abondance et de diversité (fig. 61a). Quelques familles ont une distribution essentiellement intertropicale, comme les Hétéroptères Schizopteridae, les Homoptères Coccidae et les Strepsiptères. En revanche, les taxons dont les représentants sont actuellement plus abondants dans les milieux tempérés sont rares: ainsi la faible proportion de diptères Chironomidae et Tipulidae s'accorde bien avec un climat chaud tropical à subtropical, alors que ces deux familles sont abondantes dans les ambres du New Jersey, de Sibérie et du Canada, dont les faunes marquent un climat plus tempéré (Grimaldi *et al.*, 2000b).

La presque totalité des arthropodes de Charente-Maritime a de fortes affinités pour les milieux humides, et beaucoup sont des taxons plutôt forestiers (Fig. 61b-c). Les Diptères Psychodidae craignent la lumière et demeurent le plus souvent abrités sous le couvert végétal de forêts denses humides. Les Rhagionidae, Mycetophilidae et Cecidomyiidae affectionnent également ces milieux forestiers, comme les Hyménoptères Trigonalidae, les Coléoptères Buprestidae, les Collembolés, les Homoptères Coccoidea, les Neuroptères Neuropterygidae et les Pseudoscorpions. Les Dolichopodidae, nombreux, vivent dans les litières humides des

forêts à l'état larvaire, et les femelles possèdent un ovipositeur adapté à la ponte dans le sable, en bordure des cours d'eau. Les Hétéroptères Schizopteridae vivent également dans les litières humides des forêts et certains dans les mangroves. D'autres insectes sont plus particulièrement inféodés aux berges des cours d'eau, des marécages ou des étangs, comme les Diptères Tipuloidea, Chironomidae et Ceratopogonidae, les larves de Neuroptères Myrmeleontidae ou les Orthoptères Gryllotalpidae et Tridactylidae. Ces derniers sont même semi-aquatiques. Les Hétéroptères Gerromorphes sont les seuls taxons strictement aquatiques trouvés jusqu'à présent. *Cretogerris* gen. nov. pourrait avoir vécu en milieu marin littoral.

Les taxons indicateurs de milieux chauds mais plus secs sont rares. Les Neuroptères Rhachiberotidae sont aujourd'hui restreints à quelques environnements forestiers ouverts d'Afrique de l'Est et du Sud; chez les Arachnides, les Zodariidae et les Scorpions actuels se trouvent principalement dans les régions intertropicales, mais aussi dans les zones chaudes et sèches des régions tempérées, comme dans les régions méditerranéennes pour les espèces européennes.

En résumé, la faune d'arthropodes piégée dans l'ambre d'Archingeay-Les Nouillers indique un environnement forestier probablement assez dense, sous un climat globalement chaud et humide de type tropical à subtropical. De nombreux taxons suggèrent l'omniprésence de l'eau à proximité des arbres producteurs de l'ambre. Certains ont pour habitat les litières humides et les berges sableuses ou boueuses de cours d'eau, de marécages ou d'étangs; d'autres sont semi-aquatiques voire aquatiques. L'analyse sédimentologique des milieux de dépôt a indiqué un environnement côtier assez peu influencé par le domaine marin, et l'analyse taphonomique de l'ambre et du bois a montré une association mixte d'éléments accumulés non loin de leur environnement source ainsi que d'éléments transportés depuis l'amont. L'ensemble suggère donc un milieu forestier parcouru par un vaste réseau hydrographique à l'embouchure d'un estuaire, pouvant localement passer à des zones de mangrove ou de marécage côtier. La forêt globalement dense devait ménager quelques zones plus ouvertes et pouvant être asséchées régulièrement. Dans ce contexte environnemental, des niches écologiques variées ont permis une importante diversité de la faune d'arthropodes tant au niveau du sol que des arbres. Cette diversité s'exprime notamment au travers de comportements alimentaires distincts, avec semble-t-il une légère prédominance de spécimens prédateurs et parasites, par rapport aux omnivores et aux phytophages, xylophages et mycophages (fig. 61d).

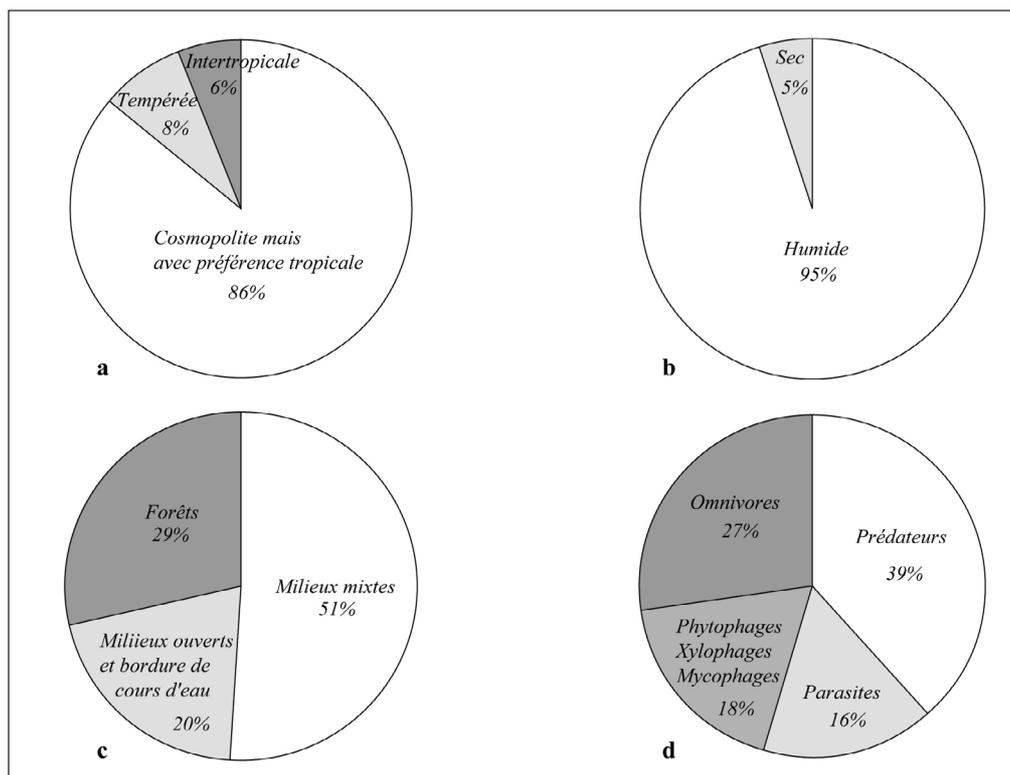


Fig. 61. Préférences écologiques présumées des arthropodes de l'ambre d'Archingeay-Les Nouillers. a - zones climatiques; b - humidité; c - couvert végétal; d - comportements alimentaires.

6.2. APPORTS DES VÉGÉTAUX À LA RECONSTITUTION DES PAYSAGES

6.2.1. Contexte paléogéographique

Si les tolérances climatiques des plantes fossiles pouvaient être plus larges que celles de leurs descendantes actuelles, les changements climatiques ont néanmoins fortement pesé dans l'évolution des flores du Crétacé. La partie centrale de la Laurasia, qui constitue actuellement l'Europe occidentale, occupait les latitudes moyennes de l'hémisphère nord durant le Crétacé inférieur (figs. 5, 62). Si l'expression "province subtropicale à tropicale humide" (Vakhrameev, 1991) résume bien la tendance climatique globale de l'époque, des variations ont tout de même existé. Une phase d'aridité a marqué la période Barrémien-Aptien inférieur (Ruffell et Batten, 1990). Le climat a ensuite évolué graduellement vers des conditions chaudes et humides, avec un accroissement de l'influence marine à partir de l'Aptien moyen, pour atteindre un paroxysme à l'Albien-Cénomaniens (Francis et Frakes, 1993; Frakes *et al.*, 1994; Jenkyns *et al.*, 1994).

Dans ce contexte climatique global, des zones de transitions devaient exister entre les grandes provinces floristiques, avec des influences sur la composition et la distribution des végétations (Batten, 1984). Occupant une position centrale de la Laurasia, et donc soumises à

une forte influence marine de la Téthys occidentale et de l'Atlantique nord, les terres émergées alors insulaires correspondant à l'actuel Sud-Ouest de la France (fig. 62) pouvaient constituer l'une de ces zones de transition.

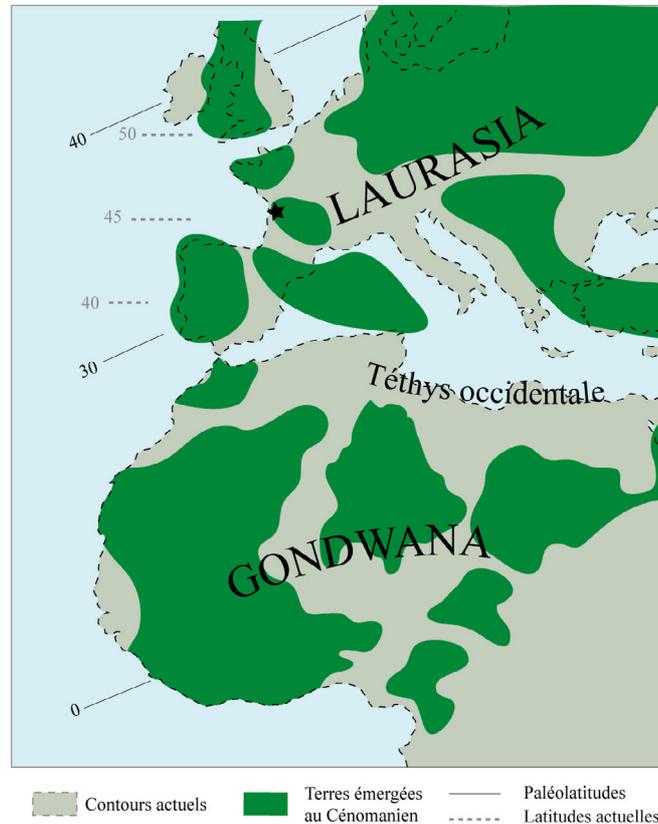


Fig. 62. Carte paléogéographique de l'Europe occidentale au Crétacé moyen (d'après Dercourt *et al.*, 1993; Scotese, 2001).

6.2.2. Distribution des flores en Charente-Maritime

La transgression marine qui a accompagné le réchauffement climatique de l'Albien et du Cénomaniens a modifié de façon significative les paysages côtiers, ennoyant les parties les plus basses des terres émergées. Les milieux de dépôt paraliques de Charente-Maritime traduisent bien cet ennoiment progressif au travers d'une influence marine de plus en plus marquée, avec le passage d'un environnement estuarien interne durant l'Albien à un environnement de type lagunaire au cours du Cénomaniens. Autant le changement climatique que le recul des terres émergées ont eu des conséquences sur la composition et la distribution de la végétation littorale. Les restes végétaux fossilisés tout au long de cette période autorisent des précisions d'ordre climatique pour la région considérée et permettent une reconstitution des paysages qui se sont succédés.

Le premier niveau albien livrant des végétaux (niveau A1b) montre une composition mixte de Conifères, de Ginkgoales, et de plus rares Angiospermes et Ptéridophytes. A Archingeay comme aux Renardières, les Conifères semblent dominants, notamment les Cheirolepidiaceae (*Frenelopsis*) et les Taxodiaceae/Cupressaceae (*Glenrosa*). Les bois fossilisés sont affines des Araucariaceae (*Agathoxylon*), des Podocarpaceae (*Podocarpoxyton*) et sans doute des Cheirolepidiaceae (*Protopodocarpoxyton*, *Brachyoxylon*). Les Ginkgoales, représentées par le genre *Nehvizdya*, semblent également bien développées. Une Cycadale est signalée dans le gisement des Renardières. Les Angiospermes sont présentes mais semblent assez rares. Les Ptéridophytes sont peu représentées bien que leur présence soit attestée par les analyses palynologiques.

Les genres *Frenelopsis*, *Glenrosa* et *Nehvizdya* possèdent des caractères xéromorphes qui, chez les plantes actuelles, sont destinés à prévenir une forte évapotranspiration dans des environnements soumis à un stress hydrique (diminution de la disponibilité en eau) ou osmotique (accroissement de la salinité) marqué. Au Crétacé inférieur, *Frenelopsis* est distribuée essentiellement dans les basses et moyennes latitudes, avec des formes arborescentes principalement côtières halophytes (Alvin, 1982), mais quelques espèces sont situées dans des environnements arides dulçaquicoles ou plus oligohalins (Upchurch et Doyle, 1981; Gomez *et al.*, 2002c). L'autécologie de *Glenrosa* est moins bien établie mais paraît assez proche de celle des *Frenelopsis* avec qui elle est généralement associée dans les gisements. Le genre, rare, est signalé dans des milieux à taux de salinité élevés aux Etats-Unis et en Chine (Watson et Fisher, 1984; Srinivasan, 1992; Zhou *et al.*, 2000), et dans un environnement plus oligohalin mais aride en Espagne (Gomez *et al.*, 2001). *Frenelopsis* et *Glenrosa* semblent donc adaptés à des habitats variés mais secs ou à salinité élevée. *Nehvizdya* est également une plante xéromorphe. Uličný *et al.* (1997) ont proposé que le *Nehvizdya obtusa* de République Tchèque ait été une plante halophyte buissonnante poussant dans la zone supratidale marécageuse. Selon Nguyen Tu *et al.* (1999), *N. andegavense* du Cénomaniens de l'Anjou poussait dans des habitats côtiers avec une large gamme de salinité. Enfin, *N. penalveri* devait pousser dans les marais de plaine deltaïque d'eau saumâtre (Gomez *et al.*, 2000). Parmi les rares Angiospermes, la présence du genre *Afropollis* dans les palynomorphes d'Archingeay pourrait également marquer une certaine aridité. Ce genre est principalement associé aux flores tropicales arides nord-gondwaniennes, qui sont caractérisées par une dominante de Cheirolépidiacées (*Classopollis*), peu de Fougères et une assez faible diversité (Doyle *et al.*, 1982). Selon l'analyse sédimentologique, les argiles à plantes traduisent un milieu de dépôt abrité de type marécage, sous faible influence marine

(cf. II.2.3). La prépondérance de plantes xéromorphes dans cet assemblage végétal plaide cependant en faveur d'un environnement marécageux côtier, sous des conditions de salinité marquée. Il pourrait s'agir d'un marécage situé dans la plus haute zone de battement des marées (zone supratidale), et pouvant être asséché périodiquement à la faveur d'une aridité momentanée. Le taux de salinité du sol et cette aridité pourraient expliquer la faible abondance locale de Ptéridophytes, alors que partout en Europe l'humidité croissante au cours de l'Albien et du Cénomaniens a bénéficié aux Fougères, abondantes et bien diversifiées aux moyennes latitudes (Vakhrameev, 1991). La présence d'Araucariacées et de Podocarpacées indiquerait un climat globalement chaud de type tropical à subtropical humide (Page, 1990a, 1990b), mais qui pouvait être plus sec de façon saisonnière. Les formes arborescentes comme *Frenelopsis*, diverses Conifères et quelques Cycadales devaient alterner avec des plantes plus buissonnantes telles que *Glenrosa*, *Nehvizdya* et de plus rares Angiospermes ou Ptéridophytes (fig. 63). Le bon état de préservation des feuilles indique un transport nul ou faible avant un enfouissement rapide sous des conditions anoxiques. En conséquence, la faible proportion d'ambre fossilisé dans ce niveau n'est sans doute pas due à une dégradation par oxydation ou à un non-dépôt à cet endroit, mais elle traduit plutôt un faible taux de sécrétion de résine pour les plantes halophytes de cet habitat.

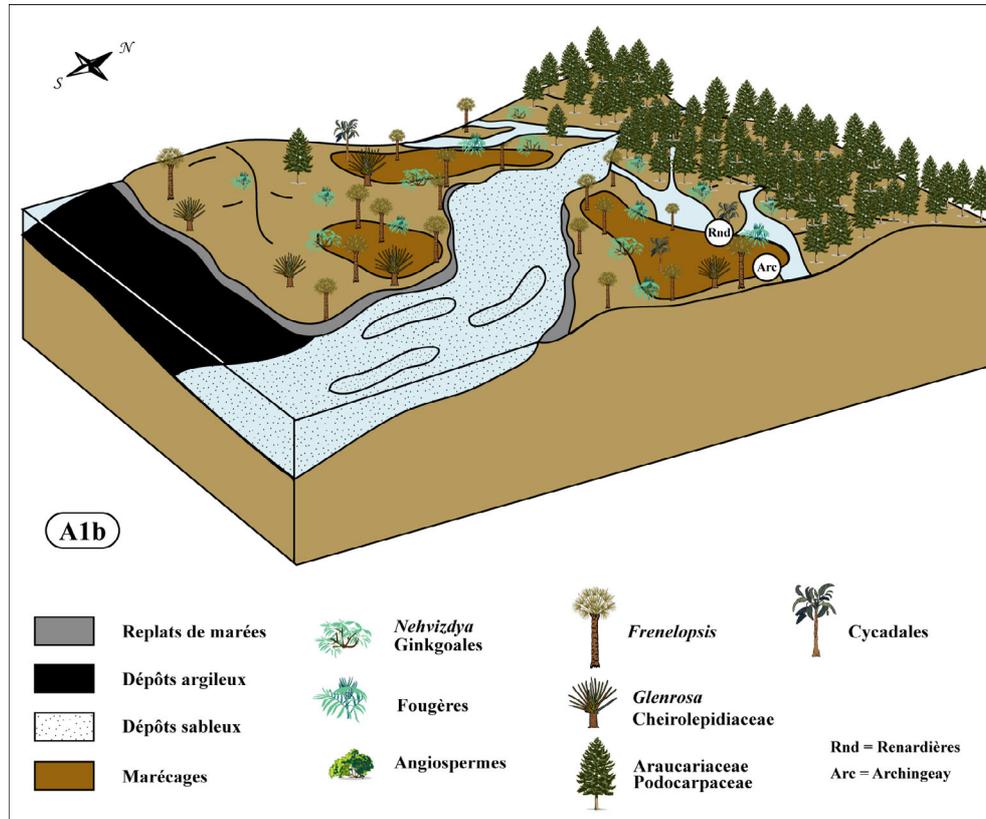


Fig. 63. Reconstitution paléoenvironnementale extrapolée à partir des données sédimentologiques, taphonomiques et paléobotaniques du niveau A1b (Albien supérieur).

Un peu plus tard au cours de l'Albien (niveau A1c), l'influence marine se fait plus présente. Le milieu de dépôt indiqué par le lithofaciès correspond à un marécage côtier probablement soumis à une double influence d'apports continentaux et marins, à proximité de l'embouchure d'un estuaire. La connexion au domaine marin a permis le développement de conditions saumâtres, comme l'indique la présence d'huîtres fixées sur certains bois (Plaziat, 1970). Le bois et l'ambre transportés depuis l'amont de l'estuaire se sont accumulés dans ce marécage avec les végétaux croissant *in situ*. La préservation des seuls éléments ligneux sous-estime certainement la diversité végétale de ce milieu qui devait être assez proche de celle observée précédemment, cependant l'influence plus grande des marées a pu précipiter le recul des plantes moins halophytes. Les taxons identifiés à Archingeay-Les Nouillers et à Cadeuil sont ainsi identiques à ceux déterminés auparavant. Si leur affinité pour les Cheirolépidiacées était avérée, les genres *Brachyoxylon* et *Protopodocarpoxyton* pourraient représenter les formes arborescentes les plus autochtones. En revanche, *Agathoxyton* et *Podocarpoxyton* pourraient refléter une végétation plus interne mais drainée par l'estuaire, compte tenu de leur affinité pour les Araucariacées et les Podocarpacees qui sont moins tolérantes aux conditions halines. Dans l'hypothèse où *Agathoxyton* est le principal producteur de résine, la majeure partie de cet ambre a également dû être transportée, et l'entomofaune fossilisée représente essentiellement un habitat forestier un peu plus interne le long de l'estuaire (fig. 64).

A l'Albien terminal (niveau A1d), les apports de végétaux et d'ambre continuent depuis l'amont, mais l'hydrodynamisme s'accroît et c'est un milieu plus estuarien qui se développe à Archingeay-Les Nouillers. L'accumulation du bois et de l'ambre se fait plus à l'embouchure de l'estuaire, au niveau de barres sableuses constituant localement des obstacles et des zones de concentration d'éléments. Ces barres d'embouchure sont marquées dans les lithofaciès par les cortèges sableux à stratifications obliques, et les drapages argileux intercalés qui traduisent l'influence des marées. La prépondérance du genre *Agathoxyton* dans ce niveau souligne l'importance de ce taxon, et par la même des Araucariacées, dans les flores en place à l'intérieur des terres (fig. 65). Là encore, l'entomofaune préservée dans l'ambre est principalement issue de ces habitats forestiers plus internes situés en bordure de l'estuaire.

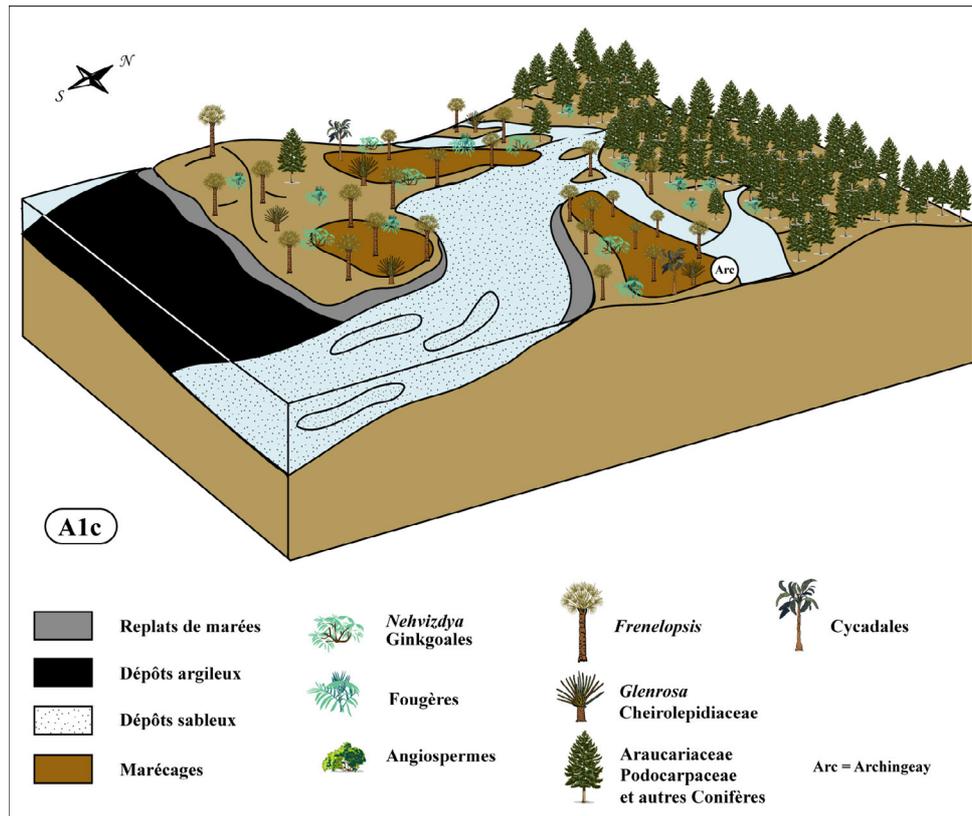


Fig. 64. Reconstitution paléoenvironnementale proposée pour le niveau A1c (Albien supérieur) à partir des données sédimentologiques, taphonomiques et paléobotaniques.

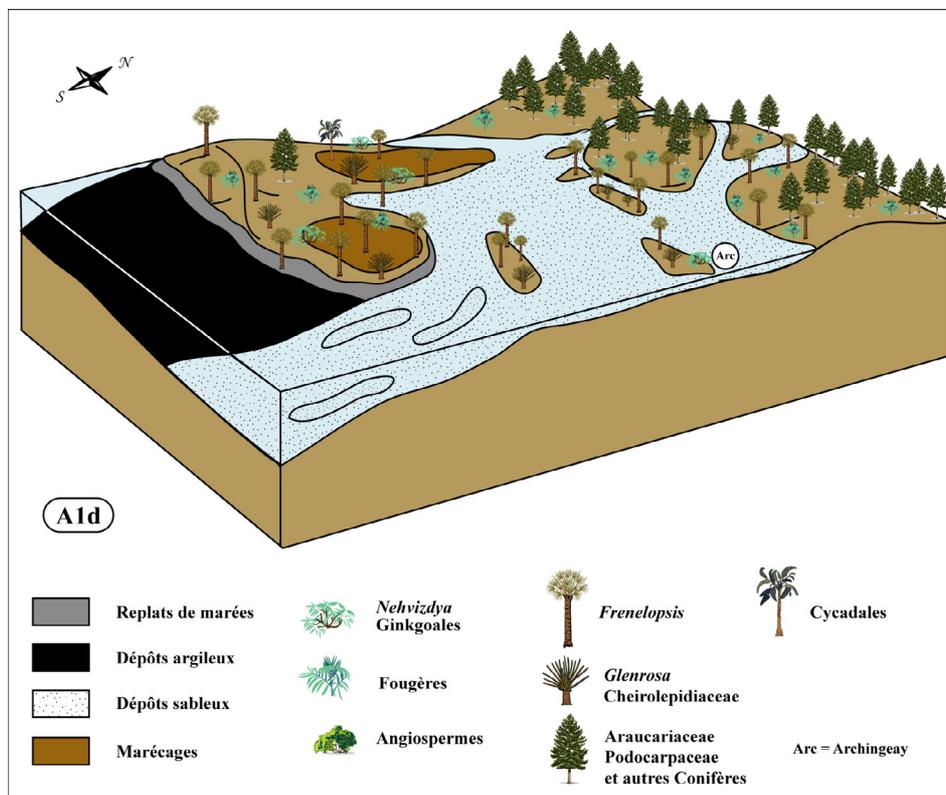


Fig. 65. Reconstitution paléoenvironnementale proposée pour le niveau A1d (Albien supérieur) à partir des données sédimentologiques, taphonomiques et paléobotaniques.

Au cours du Cénomanién basal (niveau A2a), une vaste zone intertidale se développe dans la région. Des cortèges sableux à litages obliques arqués et sigmoïdes, soulignés de drapages argileux, se retrouvent dans tout le domaine occidental des Charentes. Ils marquent un système estuarien à deltaïque à la croisée des influences fluviales et marines, avec de nombreuses barres sableuses d'embouchure. Le granoclassement observé dans ces corps sableux indique un hydrodynamisme marqué, peu propice au dépôt et à la sédimentation de végétaux ou d'ambre. Seuls des fragments de bois et d'ambre millimétriques et d'aspect très roulé sont déposés dans les drapages argileux à la faveur des marées. Des zones plus abritées devaient néanmoins exister entre les affluents de l'estuaire, et l'ensemble devait fluctuer latéralement au gré des contraintes hydrodynamiques. Ainsi à Puy-Puy, quelques niveaux argileux sans traces d'influence marine et formés sous conditions aérobies (cf. V: 5.2.3) traduisent l'existence locale d'un milieu lacustre peu ou pas connecté au domaine marin. Les plantes poussant à proximité immédiate des berges de ce lac "éphémère" ont été fossilisées presque *in situ* sous forme d'empreintes à la morphologie bien conservée. Il s'agit le plus souvent de feuilles mais aussi de quelques organes reproducteurs, exprimant une importante diversité. Sont représentées des Ptéridophytes, quelques Conifères Cheirolépidiacées (*Geinitzia*, *Classostrobus*), de plus rares Ginkgoales (*Nehvizdya*) et Bennettitales (*Zamites*), mais surtout de nombreuses Angiospermes (table 11). Les conditions aérobies qui ont prévalu dans ce milieu n'ont pas permis la préservation de bois, mais la composition de la flore paraît différente de celles des milieux précédemment décrits. Les plantes buissonnantes de type Angiospermes et Fougères semblent plutôt dominer au détriment des Conifères et de la végétation arborescente (fig. 66). Des conditions plus dulçaquicoles pourraient expliquer cette différence (Coiffard, 2003). Une faible influence marine est toutefois suggérée par la présence de *Nehvizdya* et d'une Cheirolépidiacée. Parmi les Angiospermes, il faut d'ailleurs noter la présence de *Myrtophyllum* qui marquerait plutôt un milieu oligohalin (Uličný *et al.*, 1997). Puy-Puy correspondrait donc à un environnement lacustre situé en marge de l'estuaire et soumis à des entrées d'eau douce mais aussi d'eau saumâtre. Le genre *Geinitzia* serait ainsi une Cheirolépidiacée adaptée à des habitats moins salins que *Frenelopsis*.

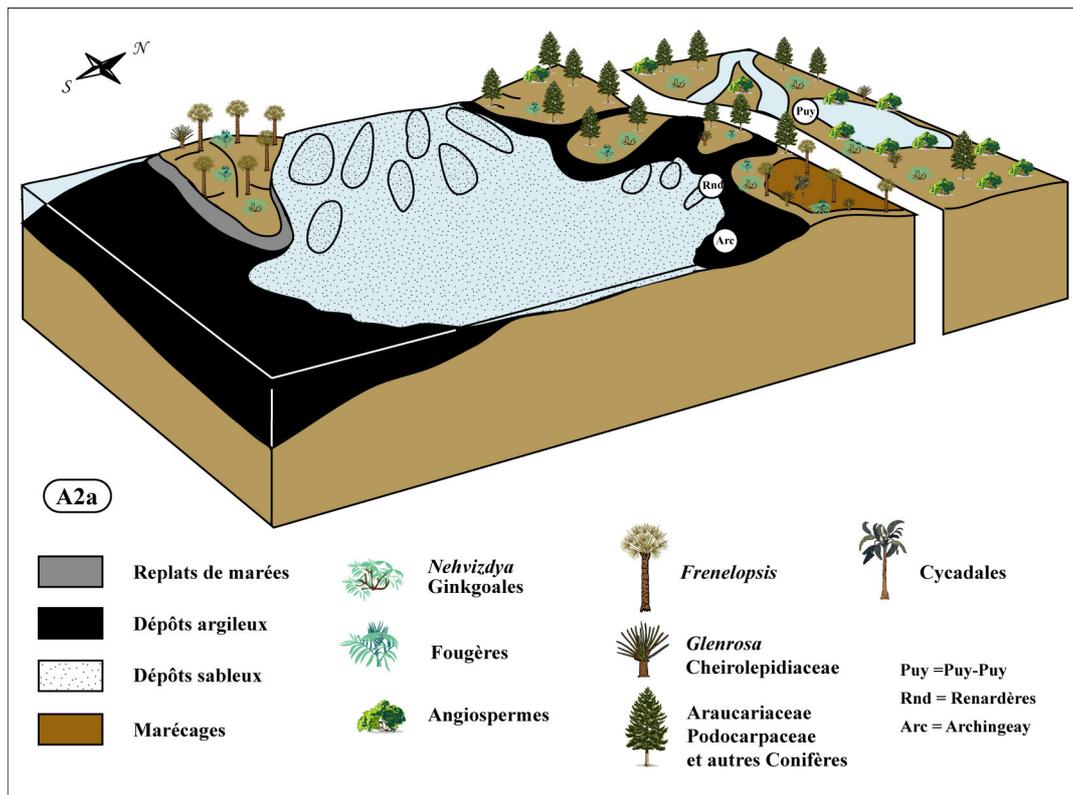


Fig. 66. Reconstitution paléoenvironnementale proposée pour le niveau A2a (Cénomanien inférieur) à partir des données sédimentologiques, taphonomiques et paléobotaniques.

Par la suite, c'est un régime à dominante marine qui se met en place durant tout le Cénomanien en Charente-Maritime. Les opportunités de trouver de l'ambre et des végétaux fossilisés se font plus rares. Des apports fluviaux se sont néanmoins concentrés dans certaines zones lagunaires, où deux milieux de dépôt peuvent être distingués. L'un est argileux et contient des bois de grande taille exclusivement rapportés au genre *Agathoxylon*, et des compressions de feuilles très fragmentaires appartenant aux genres *Frenelopsis* et *Glenrosa* (niveaux B2a de l'île d'Aix/Bois Joly et B2b/B2c de Fouras-Bois Vert). Tous ces restes végétaux montrent des évidences de sélection par la taille au cours de leur transport dans l'eau. A Bois Joly, le toit de la couche argileuse est fortement bioturbé. Ce faciès indique un milieu littoral peu profond mais abrité des courants, probablement le fond d'une lagune ou d'une anse située latéralement à l'embouchure d'un estuaire. L'autre milieu de dépôt est exposé à un hydrodynamisme plus important, et pourrait être situé plus près de la zone d'apports estuariens ou bien dans une zone plus ouverte vers le large. Le lithofaciès correspondant est constitué de grès argileux où de l'ambre et des fragments de bois sont associés avec des organismes marins littoraux tels que bivalves, oursins et vertébrés marins (niveaux B1a et B2b/B2c de l'île d'Aix). Le bois est cette fois composé d'*Agathoxylon* mais aussi de *Brachyoxylon*.

Malgré leur allochtonie, la monotonie de ces assemblages suggère que l'estuaire alimentant la lagune a été majoritairement enrichi en restes d'*Agathoxylon*, de *Brachyoxylon*, de *Frenelopsis* et de *Glenrosa*, et donc que ces plantes formaient des populations paucispécifiques autour de la lagune et en amont de l'estuaire (fig. 67).

A Fouras-Bois Vert, des accumulations plus locales se sont faites à la faveur de crues ou de tempêtes, qui se composent de nombreux restes de vertébrés terrestres et marins littoraux, ou bien d'ambre et de bois (niveaux B2b et B2c). Dans ce dernier cas, la composition xylogologique n'est plus monospécifique, mais *Agathoxylon* et *Brachyoxylon* dominent une fois encore cet assemblage où *Podocarpoxylon*, *Protopodocarpoxylon* et *Ginkgoxylon* sont aussi présents mais rares. Les Angiospermes semblent absentes des zones les plus littorales de l'estuaire, ce qui confirmerait leurs préférences écologiques plus dulçaquicoles suggérées par le gisement de Puy-Puy. Un biais de préservation affecte cependant la perception de cette flore, comme le montre la présence de *Ginkgoxylon* alors que *Nehvizdyia* n'apparaît pas parmi les feuilles fossilisées.

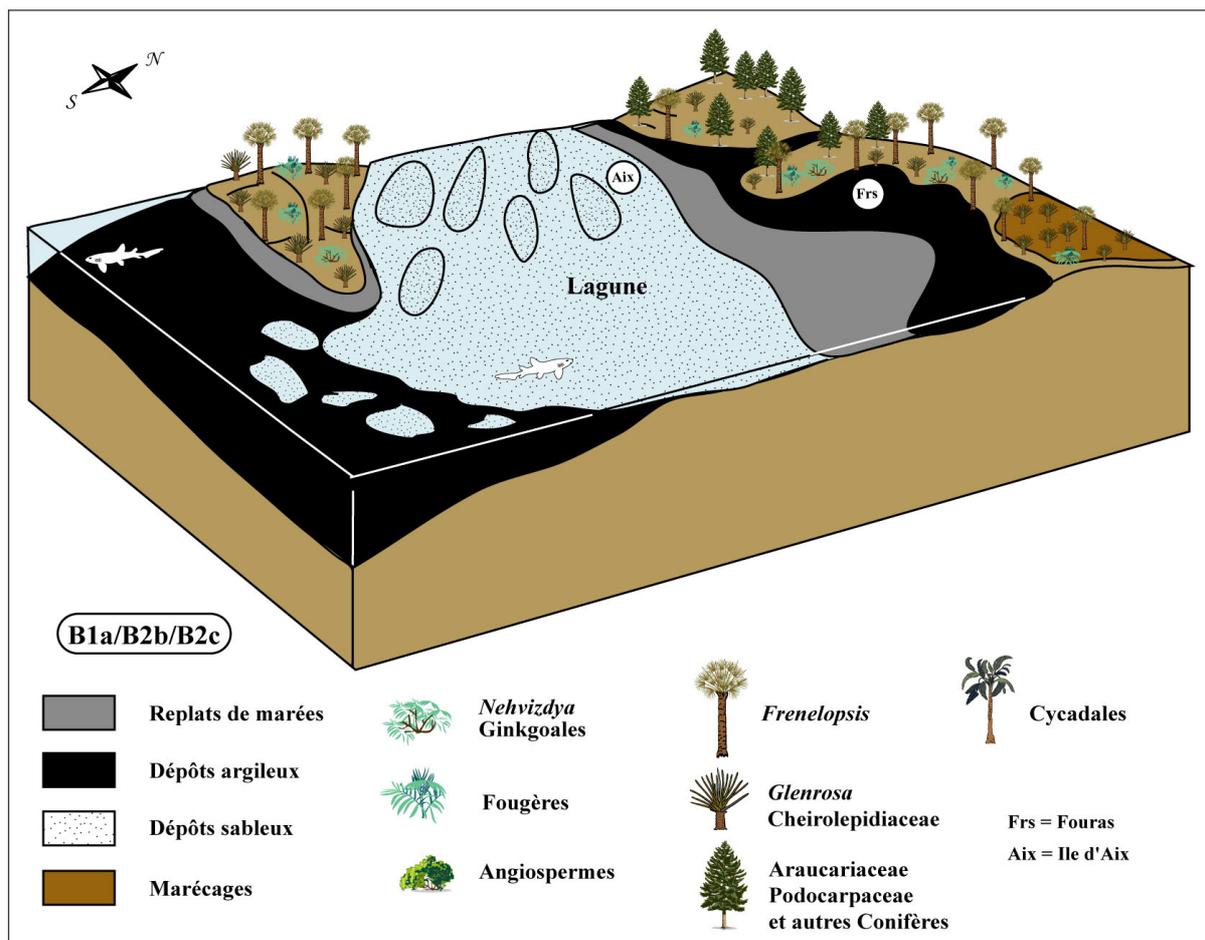


Fig. 67. Reconstitution paléoenvironnementale proposée pour les niveaux B2a à B2c (Cénomanién inférieur) à partir des données sédimentologiques, taphonomiques et paléobotaniques.

C'est plus tard, au Cénomaniens moyen et au début du Cénomaniens supérieur, que les derniers restes végétaux du Crétacé de Charente-Maritime sont préservés sous forme soit de petits fragments de bois soit de cuticules. Ils sont fossilisés de manière ponctuelle dans des niveaux marins francs de l'île Madame (niveaux C2, C4 et D), dont le faciès calcaréo-silteux riche en invertébrés et vertébrés marins marque un milieu de type lagon (Néraudeau, 1991; Rage et Néraudeau, 2004). Les quelques bois identifiables appartiennent à nouveau aux genres *Agathoxylon* et *Podocarpoxyton*. Les cuticules sont celles de rameaux de *Frenelopsis* pouvant être encore en connexion. Cet état de préservation est exceptionnel compte tenu du milieu de dépôt. Il traduit un milieu calme sans doute protégé du large par des îles ou des récifs barrières, ou bien la dérive de radeaux plus ou moins compacts de matériel mort aggloméré. Mais il démontre surtout que certains *Frenelopsis* au moins poussaient directement sur les rivages du lagon, et peut être même les racines dans l'eau sur les replats de marées. La présence à l'Albien et au moins jusqu'au Cénomaniens supérieur des genres *Agathoxylon* et *Frenelopsis* témoigne d'une capacité de résistance ou d'adaptation aux changements environnementaux qui se sont produits en Charente-Maritime.

VII.

Conclusion

Interpréter un assemblage fossile en terme de paléoenvironnement nécessite la confrontation d'approches multidisciplinaires. La présente étude a montré que les sédiments paraliques crétacés de Charente-Maritime recèlent de riches niveaux à ambre, végétaux et invertébrés qui sont autant de témoins privilégiés des écosystèmes terrestres côtiers de l'époque. La reconstitution de ces écosystèmes a été abordée par une triple approche taphonomique, systématique et paléoécologique.

Ambre et végétaux se sont concentrés dans différents milieux de dépôts sédimentaires le long d'un profil côtier estuarien. L'analyse taphonomique de ces éléments a toutefois permis de distinguer entre milieu de fossilisation et milieu d'origine, et une interprétation sur la proximité ou l'éloignement des communautés végétales sources a pu être proposée. Il apparaît que l'ambre et donc le ou les arbres producteurs correspondants n'étaient pas localisés dans les zones les plus littorales, mais que des restes ont été drainés depuis l'amont d'un estuaire puis se sont mélangés à la végétation côtière avant leur fossilisation.

Tous les éléments constitutifs d'un biotope n'entrent pas dans le registre fossile. Une dégradation biologique, mécanique ou chimique peut en effet intervenir auparavant. En terme de diversité taxonomique, la composition d'un assemblage fossile n'est donc jamais parfaitement révélatrice d'une réalité historique mais elle résulte généralement d'un biais de préservation qui entache notre perception de la biodiversité. Le paléontologue doit composer avec ces contraintes afin d'établir une interprétation environnementale *a priori* la plus proche de la réalité. Finalement, c'est en recoupant les données de plusieurs gisements sub-contemporains et géographiquement proches que la vision des écosystèmes crétacés de Charente-Maritime a pu être affinée.

La diversité végétale exprimée est importante, mais des différences notables sont visibles selon la nature des éléments fossilisés. Les Angiospermes sont essentiellement représentées sous forme de feuilles et les Ptéridophytes dans les palynomorphes, tandis que les bois sont presque exclusivement des Conifères. Ces derniers sont les seuls à être présents sous toutes les formes, mais il reste difficile d'établir leur diversité réelle. Des taxons identifiés parmi les bois et les feuilles pourraient en effet correspondre à une même plante, mais seuls des éléments en connexion pourraient permettre la distinction. Les végétaux se sont fossilisés dans des niveaux stratigraphiques allant de l'Albien terminal jusqu'au début du Cénomani supérieur, soit un intervalle de temps d'environ 6 millions d'années. Il n'apparaît pas de changements significatifs dans la composition globale de la flore pour la durée considérée. Les différences observées d'un gisement à l'autre ou d'un niveau stratigraphique à

l'autre sont le fait d'environnements distincts plus que de modifications de la composition floristique. Les Conifères demeurent ainsi omniprésents alors que les plantes à fleurs semblent encore minoritaires, restreintes à des environnements plus confinés. C'est finalement l'influence marine qui semble avoir le plus fortement pesé dans la distribution des communautés végétales. Les zones les plus littorales ont été majoritairement colonisées par les plantes halophytes, tandis que les autres plantes étaient prépondérantes dans les parties plus internes de l'estuaire, soumises à un moindre taux de salinité. Cette distribution et les adaptations autécologiques mises en évidence chez certaines plantes traduisent un environnement globalement chaud où régnait une forte évapo-transpiration et où saisons sèches et saisons humides devaient alterner.

Différentes analyses taphonomiques et xylologiques indiquent *Agathoxylon gardoniense* comme source principale de l'ambre, mais une seconde source pourrait avoir existé parmi les *Brachyoxylon*, *Podocarpoxyton* et *Protopodocarpoxyton* identifiés. Deux variétés d'ambre sont d'ailleurs révélées par analyse physico-chimique, sans pouvoir encore attester d'une origine végétale distincte. Il faudra pour cela trouver les deux variétés associées de manière récurrente à un taxon respectif.

Dans l'ambre, c'est une entomofaune déjà bien diversifiée qui a été mise en évidence. Malgré un inventaire encore principalement limité au niveau ordinal ou familial, près de 800 inclusions ont ainsi été répertoriées avec 22 ordres et plus de 50 familles d'arthropodes. A ce jour, 75 spécimens ont fait l'objet d'une détermination générique et spécifique ayant abouti à la création de 16 taxons nouveaux (table 3). L'étude systématique ne fait donc que commencer mais déjà de nombreuses informations sont disponibles, relatives à la composition du biotope mais aussi à l'histoire évolutive des insectes. Plusieurs spécimens sont les plus anciens représentants connus de leur groupe: orthoptères Gryllotalpidae et Tridactylidae, hétéroptères Gerridae et Tingidae, coléoptère Ripiphoridae, hyménoptères Formicidae, araignées Zodariidae... Leur intégration dans une analyse cladistique, lorsque c'est possible, bouleverse généralement les relations phylogénétiques établies jusqu'à présent. Elle démontre aussi la nécessité de prendre en compte les spécimens fossiles sous peine de fausser ces analyses. Mais l'ambre de Charente-Maritime est surtout remarquable pour la préservation exceptionnelle de la faune de litière: orthoptères Gryllotalpidae, Tridactylidae, hétéroptères Gerridae, scorpion, isopodes, larves de neuroptères... sont ainsi les témoins d'un biotope peu commun dans le registre fossile. L'extraordinaire richesse de l'ambre de litière tient à la fois au nombre de spécimens emprisonnés dans chaque morceau mais aussi à la grande diversité

de taxons qui y sont représentés. Beaucoup de matériel reste à examiner et la découverte ultérieure de nouveaux morceaux d'ambre de litière devrait permettre d'augmenter cette diversité de façon significative.

Les gisements à ambre de Charente-Maritime marquent-ils un environnement particulier comparé aux gisements birmanais, espagnols et libanais les plus contemporains ? Les données paléontologiques et paléobotaniques de Charente traduisent un milieu margino-littoral sous influence estuarienne saumâtre, et sous climat subtropical à saison sèche marquée. L'étude des gisements néocomiens du Liban suggère un paléoenvironnement continental fluvial ou margino-littoral, au couvert végétal dense sous climat tropical chaud et humide (Azar, 2000). Ces différences environnementales, ajoutées à la position nord-gondwanienne du Liban et une plus grande ancienneté des gisements, ont probablement limité les connexions avec le domaine Laurasien. Les premières comparaisons montrent des entomofaunes significativement différentes, par exemple chez les Neuroptères Rhachiberothidae et Coniopterygidae (cf. annexes 5, 6 et 7). Des connexions ont malgré tout existé, comme l'attestent les genres *Eophlebotomus* et *Microphorites* communs aux deux régions.

Au Myanmar, l'association d'une entomofaune variée et de végétaux xéromorphes indique également un climat tropical, mais où régnait un fort stress évaporitique (Grimaldi *et al.*, 2002). Contemporains et présentant des conditions environnementales assez proches, les biotopes français et birmanais pourraient donc montrer de fortes similitudes. L'isolement paléobiogéographique de l'Asie du Sud-Est entre le Jurassique moyen et l'Aptien (Buffetaut et Suteethorn, 1999) a toutefois pu générer une entomofaune particulière au Myanmar, comme le suggèrent Grimaldi *et al.* (2002). Cependant, de nouvelles connexions biogéographiques ont dû s'établir à partir de l'Aptien, indiquées par des taxons communs avec d'autres gisements d'ambre au Crétacé inférieur: *Alavesia* en Espagne, *Chimeromyia* en Espagne et au Liban (Grimaldi *et al.*, 2002), *Eophlebotomus* au Liban et en France, et *Haidomyrmex* en France.

En Espagne, le gisement d'Álava traduit un milieu de type plaine côtière deltaïque, à dominante fluviale, et localement marécageux (Alonso *et al.*, 2000). Les conditions climatiques présumées ne sont pas discutées, mais la flore associée et la position paléogéographique de l'Espagne à l'Aptien supérieur (30°N) suggèrent un climat aride subtropical. De nombreux points communs devraient donc exister entre les biotopes français et espagnols. Une comparaison détaillée des inventaires sera nécessaire, mais quelques indices

confortent déjà cette hypothèse, à savoir la similitude des Psocoptères (Perrichot *et al.*, 2003) et des hyménoptères majoritairement parasites (Valle Garcia, 1999).

L'inventaire de l'entomofaune de Charente-Maritime est encore loin d'être exhaustif et de nombreuses données taxonomiques et paléoécologiques devraient s'ajouter à l'avenir, qui permettront une comparaison plus fine avec les différents gisements créacés fossilifères. Les restes végétaux indéterminés sont encore abondants, notamment dans les gisements de Puy-Puy et de Fouras. Des études paléobotaniques complémentaires devraient donc permettre d'apporter davantage de précisions d'ordre paléoenvironnemental et paléoclimatique. Dans cette optique, des comparaisons pourront être faites avec les flores wealdiennes d'Europe, dont la composition et les adaptations à des environnements paraliques halophytes sont assez bien établies.

Références
bibliographiques

- Alonso J., Arillo A., Barrón E., Corral C. J., Grimalt J., Lopez J. F., Lopez R., Martínez-Delclòs X., Ortuño V. M., Peñalver E. et Trincao P. R. 2000. A new fossil resin with biological inclusions in Lower Cretaceous deposits from Alava (Northern Spain, Basque-Cantabrian Basin). *Journal of Paleontology*, 74(1): 158-178.
- Alvin K. L. 1977. The Conifers *Frenelopsis* and *Manica* in the Cretaceous of Portugal. *Palaeontology*, 20(2): 387-404.
- Alvin K. L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 37(1/2): 71-98.
- Alvin K. L., Fraser C. J. et Spicer R. A. 1981. Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. *Palaeontology*, 24: 759-778.
- Alvin K. L., Spicer R. A. et Watson J. 1978. A *Classopollis*-containing male cone associated with *Pseudofrenelopsis*. *Palaeontology*, 21(4): 847-856.
- Andersen N. M. 1982. The semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerromorpha): phylogeny, adaptations, biogeography and classification. *Entomonograph*, 3: 445 pp.
- Andersen N. M. 1995. Cladistic inference and evolutionary scenarios: locomotory structure, function, and performance in water striders. *Cladistics*, 11: 279-295.
- Andersen N. M. 1998. Water striders from the Paleogene of Denmark with a review of the fossil record and evolution of semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha). *Biologiske Skrifter*, 50: 1-157.
- Andersen N. M. 1999. The evolution of marine insects: phylogenetic, ecological and geographical aspects of species diversity in marine water striders. *Ecography*, 22: 98-111.
- Andersen N. M. 2000a. Fossil water striders in the Eocene Baltic amber (Hemiptera, Gerromorpha). *Insect Systematics and Evolution*, 31: 257-284.
- Andersen N. M. 2000b. Fossil water striders in the Oligocene/Miocene Dominican amber (Hemiptera: Gerromorpha). *Insect Systematics and Evolution*, 31: 411-431.
- Andersen N. M., Farma A., Minelli A. et Piccoli G. 1994. A fossil *Halobates* from the Mediterranean and the origin of sea skaters (Hemiptera, Gerridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112: 479-489.
- Andersen N. M. et Poinar G. O. Jr. 1992. Phylogeny and classification of an extinct water strider genus (Hemiptera, Gerridae) from Dominican amber, with evidence of mate guarding in a fossil insect. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 30(4): 256-267.
- Ansorge J. 1996. Insekten aus dem Oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). *Neue Paläontologische Abhandlungen*, 2: 1-132.
- Antropov A. V. 2000a. Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) in Burmese amber. *Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology)*, 56(1): 59-77.
- Antropov A. V. 2000b. A new digger wasp (Hymenoptera, Sphecidae, Pemphredoninae) from New Jersey amber. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 339-343.
- Arbizu M., Bernárdez E., Peñalver E. et Prieto M. A. 1999. El ámbar de Asturias (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(Núm Espec. 2): 245-254.
- Archiac J. A. d'. 1837. Mémoire sur la formation crétacée du Sud-Ouest de la France. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 1(I, 7): 157-193.
- Arillo A. et Mostovski M. B. 1999. A new genus of Prioriphorinae (Diptera, Phoridae) from the Lower Cretaceous amber of Alava (Spain). *Studia Dipterologica*, 6(2): 251-255.
- Arnaud H. 1877. Mémoire sur le terrain crétacé du Sud-Ouest. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 10: 1-110.
- Arnold E. N., Azar D., Ineich I. et Nel A. 2002. The oldest reptile in amber: a 120 million year old lizard from Lebanon. *Journal of Zoology*, 258: 7-10.

- Aspöck U. et Aspöck H. 1997. Studies on new and poorly known Rachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien (B)*, 99: 1-20.
- Aspöck H. 1998. Distribution and biogeography of the order Raphidioptera: updated facts and a new hypothesis. *Acta Zoologica Fennica*, 209: 33-44.
- Astruc C., Julien J. F., Errard C. et Lenoir A. 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(3): 880-893.
- Azar D. 2000. Les ambres mésozoïques du Liban. Thèse Universitaire, Paris XI Orsay, Paris, 164 pp.
- Azar D. et Nel A. 2002. New Cretaceous psychodid flies from Lebanese amber and Santana Formation (Chapada do Araripe, Brazil) (Diptera). *Annales de la Société Entomologique de France*, 38(3): 253-262.
- Azar D., Nel A. et Solignac M. 2000. A new Coniopterygidae from Lebanese amber. *Acta Geologica Hispanica*, 35(1-2): 31-36.
- Azar D., Nel A., Solignac M., Paicheler J.-C. et Bouchet F. 1999. New genera and species of Psychodoid flies from the Lower Cretaceous amber of Lebanon. *Palaeontology*, 42(6): 1101-1136.
- Azar D., Perrichot V., Néraudeau D. et Nel A. 2003. New psychodids from the Cretaceous ambers of Lebanon and France, with a discussion of *Eophlebotomus connectens* Cockerell, 1920 (Diptera, Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96(2): 117-126.
- Azema C., Durand S. et Médus J. 1972. Des miospores du Cénomaniens moyen. *Paléobiologie Continentale*, 3: 1-54.
- Bachofen-Echt A. 1949. *Der Bernstein und seine Einschlüsse*. Springer-Verlag, Wien, 204 pp.
- Badonnel A. 1943. *Psocoptères*. Faune de France, 42. Lechevalier, Paris, 164 pp.
- Baltazar C. R. 1961. *Etchellsia philippinensis* sp. nov. (Dinapsidae, Megalyridae, Hymenoptera). *Philippines Journal of Science*, 90(2): 219-220.
- Bandel K., Shinaq R. et Weitschat W. 1997. First insect inclusions from the amber of Jordan (Mid Cretaceous). *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, 80: 213-223.
- Bandel K. et Vavra N. 1981. Ein fossiles harz aus der unterkreide Jordaniens. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1: 19-33.
- Barale G. 1981. La paléoflore jurassique du Jura français. Etudes systématiques, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 81: 467 pp.
- Barale G., Barbacka M. et Philippe M. 2002. Early Cretaceous flora of Hungary and its palaeoecological significance. *Acta Palaeobotanica*, 42(1): 13-27.
- Baroni Urbani C. 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion on the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1: 137-168.
- Baroni Urbani C., Bolton B. et Ward P. S. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 17: 301-329.
- Basibuyuk H. H., Rasnitsyn A. P., van Achterberg K., Fitton M. G. et Quicke D. L. J. 1999. A new, putatively primitive Cretaceous fossil braconid subfamily from New Jersey amber (Hymenoptera, Braconidae). *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 211-214.
- Basibuyuk H. H., Rasnitsyn A. P., Fitton M. G. et Quicke D. L. J. 2002. The limits of the family Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and a new genus from Lebanese amber. *Insect Systematics and Evolution*, 33: 23-34.

- Batten D. J. 1984. Palynology, climate and the development of floral provinces in the northern hemisphere. A review. In: Brenchley P.J. (Ed.), *Fossils and climate*. Wiley & Sons, London, pp 127-164.
- Baz A. et Ortuño V. M. 2000. Archaeatropidae, a new Family of Psocoptera from the Cretaceous amber of Alava, Northern Spain. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(3): 367-373.
- Baz A. et Ortuño V. M. 2001a. A new electrentomoid psocid (Psocoptera) from the Cretaceous amber of Alava (Northern Spain). *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Dtsch. entomol. Z.*, 48(1): 27-32.
- Baz A. et Ortuño V. M. 2001b. New genera and species of empheriids (Psocoptera: Empheriidae) from the Cretaceous amber of Alava (Northern Spain). *Cretaceous Research*, 22(5): 575-584.
- Beck C. W., Wilbur E. et Meret S. 1964. Infrared spectra and the origin of amber. *Nature*, 201: 256-257.
- Berthelin M. et Pons D. 1999. Signification des caractères partagés entre Bennettiales et Cycadales. Implications de la découverte d'une Cycadale nouvelle du Cénomaniens de l'Anjou (France). *Annales de Paléontologie*, 85(4): 227-239.
- Besuchet C. 1956. Biologie, morphologie et systématique des *Rhipidus* (Coleoptera: Ripiphoridae). *Bulletin de la Société Entomologique de Suisse*, 29(2): 73-144.
- Bethoux O., Nel A., Lapeyrie J., Gand G. et Galtier J. 2002. *Raphogla rubra* gen. n., sp. n., the oldest representative of the clade of modern Ensifera (Orthoptera: Tettigoniidea & Gryllidea) (Lodève Permian basin, France). *European Journal of Entomology*, 99: 111-116.
- Bolton B. 1990a. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 24: 1339-1364.
- Bolton B. 1990b. Abdominal characters and status of the cerapachyne ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 24: 53-68.
- Bolton B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71: 1-370.
- Borkent A. 1995. *Biting midges in the Cretaceous amber of North America (Diptera: Ceratopogonidae)*. Backhuys Publishers, Leiden, 237 pp.
- Borkent A. 1996. Biting midges from Upper Cretaceous New Jersey amber (Ceratopogonidae: Diptera). *American Museum Novitates*, 3159: 29 pp.
- Borkent A. 1997. Upper and Lower Cretaceous biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Hungarian and Austrian amber and the Koonwarra Fossil Bed of Australia. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (B) Geologie und Paläontologie*, 249: 1-10.
- Borkent A. 2000a. Biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber with a discussion of the diversity and patterns found in other ambers. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 355-451.
- Borkent A. 2000b. Further biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Upper Cretaceous New Jersey amber. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 453-472.
- Borkent A. 2001. *Leptoconops* (Diptera: Ceratopogonidae), the earliest extant lineage of biting midge, discovered in 120-122 million-year-old Lebanese amber. *American Museum Novitates*, 3328: 11 pp.
- Boureau E. 1956. *Anatomie végétale. 2. Bois secondaires de conifères vivants et fossiles*. Presses Universitaires de France, Paris, pp 390-521.
- Boureau E. et Veillet-Bartoszewska M. 1955. Etude paléoxylologique des couches mésozoïques de France: sur un *Protopodocarpoxylon feugueuri* n. sp., du Cénomaniens

- angevin. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 27: 105-115.
- Brandão C. R. F., Martins-Neto R. G. et Vulcano M. A. 1989. The Earliest known fossil ant (first Southern Hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Psyche*, 96(3-4): 195-208.
- Brothers D. J. 1975. Phylogeny and classification of the Aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin*, 50(11): 483-648.
- Brothers D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 233-250.
- Brothers D. J. et Carpenter J. M. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 2(1): 227-302.
- Brothers S. O. 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae. *Systematic Entomology*, 17: 199-206.
- Broutin J. et Pons D. 1975. Nouvelles précisions sur la morphologie et la phytodermologie de quelques rameaux du genre *Frenelopsis* Schenk. *Compte-Rendu du 100^e Congrès national des Sociétés savantes*. Paris, pp. 29-46.
- Brown B. V. et Pike E. M. 1990. Three new fossil phorid flies (Diptera: Phoridae) from Canadian Late Cretaceous amber. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 27: 845-848.
- Brues C. T. 1923. A fossil genus of Dinapsidae from Baltic amber (Hymenoptera). *Psyche*, 27: 31-35.
- Brues C. T. 1933. The parasitic Hymenoptera of the Baltic amber. *American Naturalist*, 67: 385-406.
- Budrys E. R. 1993. Digger wasps of the subfamily Pemphredoninae (Hymenoptera, Sphecidae) from the Baltic and Taimyr amber. *Acta Entomologica Lithuanica*, 11: 34-55.
- Buffetaut E. et Suteethorn V. 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 150: 13-23.
- Cardoso A. H., Saraiva A. A. F., Nuvens P. C. et Andrade J. A. F. G. 2000. Ocorrência de resina fóssil na formação Santana. *Boletim de Resumos XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia*. pp. 32.
- Carlsen L., Feldthus A., Klarskov T. et Shedrinsky A. M. 1997. Geographical classification of amber based on pyrolysis and infra-red spectroscopy data. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 43: 71-81.
- Carpenter F. M. 1992. Superclass Hexapoda. In: Moore R. C. et Kaesler R. L. (Eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda*. Lawrence, pp 1-655.
- Carpenter F. M., Folsom J. W., Essig E. O., Kinsey A. C., Brues C. T., Boesel M. W. et Ewing H. E. 1937. Insects and arachnids from Canadian amber. *University of Toronto Studies, Geological Series*, 40: 7-62.
- Carpentier F. 1936. Le thorax et ses appendices chez les vrais et chez les faux Gryllotalpides. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 2(4): 1-86.
- Castro de C., Menor E. A. et Campanha V. A. 1970. Descoberta de resina fóssil na Chapada do Araripe, Município de Porteira - Ceara; Notas Previas. *Universidade Federal de Pernambuco - Instituto Geocincias*, 1: 1-12.
- Cavagnetto C. 2000. La palynoflore d'un gisement d'ambre de l'Eocène basal du Bassin Parisien (Le Quesnoy, France). *Palaeontographica B*, 255(4-6): 147-171.
- Cerling T. E. 1989. Does the gas content of amber reveal the composition of palaeoatmospheres? *Nature*, 339: 695-696.
- Chamberlain C. K. 1975. Recent Lebensspuren in nonmarine aquatic environments. In: Frey R. W. (Ed.), *The study of trace fossils. A synthesis of principles, problems and procedures in ichnology*. Springer Verlag, New York, pp i-xiv + 1-562.
- Chauffin J. 1963. Les résines cénomaniennes d'Ecommoy (Sarthe). *Bulletin mensuel de la*

- Société Linnéenne de Lyon*, 32(4): 103-105.
- Chopard L. 1968. Gryllites. Fam. Gryllidae: Subfam. Mogoplistinae, Myrmecophilinae, Scleropterinae, Cachoplistinae, Pteroplistinae, Pentacentrinae, Phalangopsinae, Trigonidiinae, Eneopterinae; Fam. Oecanthidae, Gryllotalpidae. *Orthopterorum Catalogus*, 12: 215-500.
- Christiansen K. et Pike E. M. 2002. Cretaceous Collembola (Arthropoda: Hexapoda) from the Upper Cretaceous of Canada. *Cretaceous Research*, 23: 165-188.
- Cockerell T. D. A. 1917. Arthropods in Burmese amber. *American Journal of Science*, 44: 135-138.
- Cockerell T. D. A. 1921. Fossil arthropods in the British Museum. 6. Oligocene insects from Gurnet Bay, Isle of Wight. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(7): 453-480.
- Coiffard C. 2003. Applications de la parcimonie de Wagner à l'étude paléosynécologique de flores de l'Albien et du Cénomaniens d'Europe. DEA inédit "Analyse et modélisation des systèmes biologiques", Université Lyon 1, 26 pp.
- Coquand H. 1856. Notice sur la formation crétacée du département de la Charente. *Bulletin de la Société géologique de France*, 14: 55-98.
- Coquand H. 1860. *Catalogue raisonné ou synopsis des fossiles observés dans les formations secondaires des deux Charentes et de la Dordogne*, Marseille, 138 pp.
- Corral C. J., Lopez Del Valle R. et Alonso J. 1999. El ambar Cretácico de Alava (Cuenca Vasco-cantabrica, Norte de España) su colecta y preparación. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(2): 7-21.
- Crawley M. 2001. Angiosperm woods from British Lower Cretaceous and Palaeogene deposits. *Palaeontology*, Special papers n°66: 100 pp.
- Crié L. 1884. Contribution à l'étude de la flore crétacée de l'Ouest de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, t. 99: 511-513.
- Crié L. 1890. Recherches sur les végétaux fossiles de l'île d'Aix (Charente-Inférieure). *Annales de la Société des Sciences naturelles de Charente-inférieure (La Rochelle)*, 26: 231-237.
- Crowson R. A. 1967. The natural classification of the families of Coleoptera. In: Classey E. W. (Ed.). Oxford, Middlesex, England, pp 1-214.
- Cruickshank R. D. et Ko K. 2003. Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, Northern Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21(5): 441-455.
- Dall W. H. 1870. *Alaska and its resources*. Sampson Lawson et Marston, London, 625 pp.
- Dalrymple R. W., Zaitlin B. A. et Boyd R. 1992. Estuarine facies models: conceptual basis and stratigraphic implications. *Journal of Sedimentary Petrology*, 62(6): 1130-1146.
- Darling D. C. et Sharkey M. J. 1990. Hymenoptera, pp. 123-153. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Insects from the Santana formation, Lower Cretaceous, of Brazil*. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York, pp 1-191.
- De Franceschi D., Dejax J. et De Ploëg G. 2000. Extraction du pollen inclus dans l'ambre (Sparnacien du Quesnoy (Oise), bassin de Paris): vers une nouvelle spécialité de la palaeo-palynologie. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série IIa*, 330(3): 227-233.
- De Queiroz K., Chu L.-R. et Losos J. B. 1998. A second *Anolis* lizard in Dominican amber and the systematics and ecological morphology of Dominican amber Anoles. *American Museum Novitates*, 3249: 23 pp.
- Deak M. H. et Combaz A. 1967. "Microfossiles organiques" du Wealdien et du Cénomaniens dans un sondage de Charente-Maritime. *Revue de Micropaléontologie*, 10(2): 69-96.
- Depape G. 1960. Les flores fossiles du Crétacé supérieur en France. *Comptes Rendus du 84e congrès national des Sociétés Savantes, 1959*: 61-84.
- Dercourt J., Ricou L. E. et Vrielynck B. (Eds). 1993. Atlas Tethys Palaeoenvironmental

- Maps. 307 pp, 14 maps.
- Desutter L. 1987. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres néotropicaux de Grylloidea. 1. *Annales de la Société Entomologique de France*, 23: 213-239.
- Desutter L. 1988. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres néotropicaux de Grylloidea. 2. *Annales de la Société Entomologique de France*, 24: 343-373.
- Dlussky G. M. 1975. Superfamily Formicoidea Latreille, 1802. Family Formicidae Latreille, 1802. In: Rasnitsyn A. P. (Ed.), *Hymenoptera Apocrita of Mesozoic. Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR*, 147: pp 114-122 (in Russian).
- Dlussky G. M. 1983. A new family of Upper Cretaceous Hymenoptera: an "intermediate link" between the ants and the scolioids. *Paleontological Journal*, 17(3): 63-76.
- Dlussky G. M. 1987. New Formicoidea (Hymenoptera) from the Late Cretaceous. *Paleontological Journal*, 21(1): 131-135.
- Dlussky G. M. 1996. Ants (Hymenoptera: Formicidae) from Burmese Amber. *Paleontological Journal*, 30(4): 449-454.
- Dlussky G. M. 1999a. The first find of the Formicoidea (Hymenoptera) in the Lower Cretaceous of the Northern Hemisphere. *Paleontological Journal*, 33(3): 274-277.
- Dlussky G. M. 1999b. New Ants (Hymenoptera, Formicidae) from Canadian Amber. *Paleontological Journal*, 33(4): 409-412.
- Dlussky G. M., Brothers D. J. et Rasnitsyn A. P. 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera : Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. *Insect Systematics and Evolution*, 35(1): 1-13.
- Doyle J. A., Jardiné S. et Doerenkamp A. 1982. *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and palaeoenvironments of northern Gondwana. *Bulletin des Centres de Recherches et d'Exploration-Production Elf Aquitaine*, 6: 39-117.
- Ducreux J.-L. et Gaillard M. G. 1986. Le Cénomaniens moyen à lignite de Saint-Laurent-de-Carnols (Gard). Données palynologiques et sédimentologiques. Implications paléoécologiques. *Géologie de la France*, 2: 189-196.
- Durand S. et Ters M. 1958. L'analyse pollinique d'argiles des environs de Challans (Vendée) révèle l'existence d'une flore cénomaniens. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série IIa*, 247: 684-686.
- Durham J. W. 1956. Insect bearing amber in Indonesia and the Philippine Islands. *Pan-Pacific Entomologist*, 32: 51-53.
- Eckhold W. 1922. Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen. *Jb. preuss. geol. Landesanst.*, 42: 472-505.
- Engel M. S. 2000. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera, Apidae). *American Museum Novitates*, 3296: 11 pp.
- Engel M. S. 2002a. A new dustywing (Neuroptera: Coniopterygidae) in Turonian amber from New Jersey, with a reassessment of *Glaesoconis* in Neocomian amber from Libanon. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75(1): 38-42.
- Engel M. S. 2002b. The smallest snakefly (Raphidioptera: Mesoraphidiidae): a new species in Cretaceous amber from Myanmar, with a catalog of fossil snakeflies. *American Museum Novitates*, 3363: 22 pp.
- Engel M. S. 2004. Arthropods in Mexican amber. In: Bousquets J. L., Morrone J. J., Ordóñez O. Y. et Fernández I. V. (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México, IV: pp 175-186.
- Eskov K. Y., 2002. Appendix: Alphabetic list of selected insect fossil sites. 4.2. Fossil resins.

- In: Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (Eds.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 444-446.
- Eskov K. Y. et Wunderlich J. 1994. On the spiders from Taymir ambers, Siberia, with the description of a new family and with general notes on the spiders from the Cretaceous resins. *Beiträge zur Araneologie*, 4: 95-107.
- Eskov K. Y. et Zonshtein S. 1990. First Mesozoic mygalomorph spiders from the Lower Cretaceous of Siberia and Mongolia, with notes on the system and evolution of the infraorder Mygalomorphae (Chelicerata: Araneae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 178: 325-368.
- Evans H. E. 1969. Three new Cretaceous aculeate wasps (Hymenoptera). *Psyche*, 76: 251-261.
- Evans H. E. 1973. Cretaceous aculeate wasps from Taimyr, Siberia (Hymenoptera). *Psyche*, 80: 166-178.
- Evenhuis N. L. 1994. *Catalogue of the fossil flies of the World (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden, 600 pp.
- Falcon-Lang H. J., Kvacek J. et Ulicny D. 2001. Fine-prone plant communities and palaeoclimate of a Late Cretaceous fluvial to estuarine environment, Pecinov quarry, Czech Republic. *Geological Magazine*, 138(5): 563-576.
- Falin Z. H., Arneson L. C. et Wcislo W. T. 2000. Night-flying sweat bees *Megalopta genalis* and *M. Ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae) as hosts of the parasitoid beetle *Macrosiagon gracilis* (Coleoptera: Ripiphoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 73: 183-185.
- Flexer A. 1969. On the occurrence of coal and amber in the Lower Cretaceous of Qiryat Shemona, northern Israel. *Israel Journal of Earth Sciences*, 18: 160.
- Fliche M. P. 1896. Etude de la flore fossile de l'Argonne, Albien-Cénomaniens. *Bulletin mensuel de la Société des Sciences de Nancy*, 30: 114-306.
- Frakes L. A., Probst J.-L. et Ludwig W. 1994. Latitudinal distribution of paleotemperature on land and sea from early Cretaceous to middle Miocene. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série IIa*, 318: 1209-1218.
- Francis J. et Frakes L. A. 1993. Cretaceous climates. In: Wright V. P. (Ed.), *Sedimentology Review*. Blackwell Scientific Publications, pp 17-30.
- Fujiyama J. 1994. Two parasitic wasps from Aptian (Lower Cretaceous) Choshi amber. *Natural History Research*, 3(1): 35-55.
- Garcia-Aldrete A. N. 1984. The Trogiomorpha (Psocoptera), of Chamela, Jalisco, Mexico. *Folia Entomologica Mexicana*, 59: 25-69.
- Gauld I. D. et Bolton B. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Oxford, 452 pp.
- Gaussen H., Leroy J. F. et Ozenda P. 1982. *Précis de Botanique, II. Végétaux supérieurs*. Editions Masson, Paris, 579 pp.
- Gelhaus J. K. et Johnson R. 1996. First record of crane flies (Tipulidae: Limoniinae) in Upper Cretaceous amber from New Jersey, U.S.A. *Transactions of the American Entomological Society*, 122(1): 55-65.
- Gianolla P., Ragazzi E. et Roghi G. 1998. Upper Triassic amber from the Dolomites (Northern Italy). A paleoclimatic indicator? *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 104(3): 381-390.
- Golub V. B. et Popov Y. A. 2000. A remarkable fossil lace bug from Upper Cretaceous New Jersey amber (Heteroptera: Tingoidea: Vianaididae), with some phylogenetic commentary. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden: pp 231-239.
- Golub V. B. et Popov Y. A. 2003. The new fossil genus of Vianaididae (Heteroptera: Tingoidea) from the Cretaceous amber of New Jersey; evolution of the family in the Late

- Cretaceous. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46(Suppl.- Fossil insects): 109-116.
- Gomez B., Barale G., Martin-Closas C., Thévenard F. et Philippe M. 1999. Découverte d'une flore à Ginkgoales, Bennettitales et Coniférales dans le Crétacé inférieur de la Formation Escucha (Chaîne Ibérique Orientale, Teruel, Espagne). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 11: 661-675.
- Gomez B. 2000. Paléoenvironnements de la marge occidentale de la Téthys au Crétacé inférieur: apports taxonomiques et taphonomiques de gisements espagnols. Thèse de l'Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon, 218 pp.
- Gomez B., Martin-Closas C., Barale G. et Thévenard F. 2000. A new species of *Nehvizdya* (Ginkgoales) from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 111: 49-70.
- Gomez B., Martin-Closas C., Méon H., Thévenard F. et Barale G. 2001. Plant taphonomy and palaeoecology in the lacustrine Una delta (Late Barremian, Iberian Ranges, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 170: 133-148.
- Gomez B. 2002. A new species of *Mirovia* (Coniferales, Miroviaceae) from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). *Cretaceous Research*, 23(6): 761-773.
- Gomez B., Bamford M. et Martínez-Delclòs X. 2002a. Lower Cretaceous plant cuticles and amber (Kirkwood Formation, South Africa). *Comptes Rendus Palevol*, 1: 1-5.
- Gomez B., Martínez-Delclòs X., Bamford M. et Philippe M. 2002b. Taphonomy and palaeoecology of plant remains from the oldest African Early Cretaceous amber locality. *Lethaia*, 35: 300-308.
- Gomez B., Martin-Closas C., Barale G., Solé de Porta N., Thévenard F. et Guignard G. 2002c. *Frenelopsis* (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain. *Palaeontology*, 45(5): 997-1036.
- Gomez B., Thévenard F., Perrichot V., Daviero-Gomez V., Coiffard C. et Néraudeau D. 2002d. Le conifère *Glenrosa* dans l'Albien-Cénomanien de Charente-Maritime (France): marqueur d'un climat à saison sèche. *Colloque Eclipse: environnement et climat du Passé: histoire et évolution*. 21-22 octobre 2002, CNRS, Paris.
- Gomez B., Barale G., Saad D. et Perrichot V. 2003. Santonian Angiosperm-dominated leaf-assembly from Piolenc (Vaucluse, SE France). *Comptes Rendus Palevol*, 2(3): 197-204.
- Gomez B., Daviero-Gomez V., Perrichot V., Thévenard F., Coiffard C., Philippe M. et Néraudeau D. 2004. Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie*, 90(3): 147-159.
- Gorochov A. V. 1984. A contribution to the taxonomy of modern Grylloidea (Orthoptera) with a description of new taxa. *Zoologicheskii Zhurnal*, 63: 1641-1651.
- Gorochov A. V. 1992. New and little known fossil Grylloidea (Orthoptera) from Eurasia. *Paleontological Journal*, 26: 96-102.
- Gorochov A. V. 1995. System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera). Parts 1 and 2. *Russian Academy of Sciences, Proceedings of the Zoological Institute*, 260: 3-212.
- Grimaldi D. A. 1996. *Amber: window to the Past*. Harry N. Abrams, Inc., New York, 216 pp.
- Grimaldi D. A. 2000a. *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, 498 pp.
- Grimaldi D. A. 2000b. A diverse fauna of Neuropterodea in amber from the Cretaceous of New Jersey. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 259-303.
- Grimaldi D. A. et Agosti D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 97(25): 13678-13683.
- Grimaldi D. A. et Agosti D. 2000. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: comment. *The*

- Canadian Entomologist*, 132(5): 691-693.
- Grimaldi D. A., Agosti D. et Carpenter J. M. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetics relationships. *American Museum Novitates*, 3208: 43 pp.
- Grimaldi D. A., Beck C. W. et Boon J. J. 1989. Occurrence, chemical characteristics, and paleontology of the fossil resins from New Jersey. *American Museum Novitates*, 2948: 28 pp.
- Grimaldi D. A. et Case G. R. 1995. A feather in amber from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates*, 3126: 6 pp.
- Grimaldi D. A. et Cumming J. 1999. Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 239: 124 pp.
- Grimaldi D. A., Engel M. S. et Nascimbene P. C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *American Museum Novitates*, 3361: 71 pp.
- Grimaldi D. A., Lillegraven J. A., Wampler T. W., Bookwalter D. et Shedrinsky A. M. 2000a. Amber from Upper Cretaceous through Paleocene strata of the Hanna Basin, Wyoming, with evidence for source and taphonomy of fossil resins. *Rocky Mountain Geology*, 35(2): 163-204.
- Grimaldi D. A., Shedrinsky A. M. et Wampler T. P. 2000b. A remarkable deposit of fossiliferous amber from the Upper Cretaceous (Turonian) of New Jersey. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 1-76.
- Grimalt J. O., Simoneit B. R. T., Hatcher P. G. et Nissenbaum A. 1988. The molecular composition of ambers. *Organic Geochemistry*, 13: 677-690.
- Guillocheau F. 1995. Nature, rank and origin of Phanerozoic sedimentary cycles. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série IIA*, 320: 1141-1157.
- Gurney A. B. 1943. A synopsis of the psocids of the tribe Psyllipsocini, including the description of an unusual new genus from Arizona. *Annals of the Entomological Society of America*, 36: 195-220.
- Harris T. M. 1957. A Liasso-Rhaetic flora in South Wales. *Proceedings of the Royal Society, London, series B*, 147: 289-308.
- Hartig T. 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der Norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Botanische Zeitung*, 6: 122-190.
- Hedquist K. J. 1967. Notes on Megalyridae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) and definition of new species from Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France*, N. S. 3(1): 239-246.
- Heer O. 1881. Contributions à la flore fossile du Portugal. *Comm. Trab. Geol. Portugal*, 4: 1-51.
- Henwood A. A. 1992a. Exceptional preservation of dipteran flight muscle and the taphonomy of insects in amber. *Palaios*, 7(2): 203-212.
- Henwood A. A. 1992b. Soft-part preservation of beetles in Tertiary amber from the Dominican Republic. *Palaeontology*, 35(4): 901-912.
- Henwood A. A. 1993a. Ecology and taphonomy of Dominican Republic amber and its inclusions. *Lethaia*, 26(3): 237-245.
- Henwood A. A. 1993b. Recent plant resins and the taphonomy of organisms in amber: a review. *Modern Geology*, 19: 35-59.
- Hickey L. J. et Doyle J. A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Botanical Review*, 43: 3-104.
- Hillmer G., Weitschat W. et Vávra N. 1992. Bernstein aus dem Miozän von Borneo.

- Naturwissenschaftliche Rundschau*, 45(2): 72-74.
- Hluščík A. 1972. *Frenelopsis alata* (Cupress. fossil). *Taxon*, 21: 210.
- Hluščík A. 1986. Eretmophyllous Ginkgoales from the Cenomanian. *Sbornik Národního Muzea v Praze*, 42B: 99-120.
- Hölldobler B. et Wilson E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp.
- Hollick A. et Jeffrey E. C. 1909. Studies of coniferous Cretaceous remains from Kreischerville (New-York). *Memoirs of the New-York Botanical Garden*, 3: 1-137.
- Jarzembowski E. A. 1995. The first insects in Cretaceous (Wealdien) amber from the UK. *Geology Today*, 11: 41-42.
- Jarzembowski E. A. 1999. British amber: a little-known resource. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(2): 133-140.
- Jell P. A. et Duncan P. M. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra fossil bed, (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria, pp. 111-205. In: Jell P. W. et Roberts J. (Eds.), *Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra fossil bed, South Gippsland, Victoria*. Memoirs of the Association of the Australasian Palaeontologists, Sydney, pp x + 205 pp.
- Jenkyns H. C., Gale A. S. et Corfield R. M. 1994. Carbon- and oxygen-isotope stratigraphy of the English Chalk and Italian Scaglia and its palaeoclimatic significance. *Geological Magazine*, 131(1): 1-34.
- Jocque R. 1991. A generic revision of the spider family Zodariidae (Araneae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 201: 160 pp.
- Juignet P. et Médus J. 1971. Les argiles noires d'Ecommoy (Sarthe): précisions sédimentologiques et palynologiques. *Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, fasc. 6: 310-312.
- Kershaw P. et Wagstaff B. 2001. The Southern conifer family Araucariaceae: history, status, and value for paleoenvironmental reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 397-414.
- Kevan McE. D. K. 1977. The higher classification of the orthopteroid insects. A general view. *Memoirs of the Lyman Entomological Museum and Research Laboratory*, 4: 1-31.
- Koeniguer J.-C. 1980. Essai de reconstitution de quelques environnements forestiers, du Dogger au Crétacé, en Europe occidentale et au Sahara. *Mémoires de la Société Géologique de France*, Num. Spé.139: 117-122.
- Koeniguer J.-C. 1981. Les milieux forestiers littoraux du Cénomanien inférieur des Charentes in " Les végétaux (macrofossiles) du Crétacé moyen de l'Europe Occidentale et du Sahara- Végétations et paléoclimats". *Cretaceous Research*, 2: 351-352.
- Komatsu T. 1999. Sedimentology and sequence stratigraphy of a tide- and wave-dominated coastal succession: the Cretaceous Goshoura Group, Kyushu, southwest Japan. *Cretaceous Research*, 20: 327-342.
- Kosmowska-Ceranowicz B. 1999. Succinite and some other fossil resins in Poland and Europe (deposits, finds, features and differences in IRS). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(Num. Espec. 2): 73-117.
- Koteja J. 2000a. Scale insects (Homoptera, Coccinea) from Upper Cretaceous New Jersey amber. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 147-229.
- Koteja J. 2000b. Advances in the study of fossil coccids (Hemiptera: Coccinea). *Polish Journal of Entomology*, 69(2): 187-218.
- Kozlov M. V., Ivanov V. D. et Rasnitsyn A. P. 2002. Order Lepidoptera: 220-227. In: Rasnitsyn A. P. et Quicke D. L. J. (Eds.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 517.

- Krassilov V. A. 1978. Araucariaceae as indicators of climate and paleolatitudes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 26(1-4): 113-124.
- Krassilov V. A. 1981. Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 34: 207-224.
- Kräusel R. 1949. Die fossilen Koniferen-Hölzer (unter Ausschluß von *Araucarioxylon* Kraus). 2. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Hölzer. *Palaeontographica B*, 89: 83-203.
- Krishna K. et Grimaldi D. A. 2000. A new subfamily, genus, and species of termite (Isoptera) from New-Jersey Cretaceous amber. In: Grimaldi D. A. (Ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 498.
- Krishna K. et Grimaldi D. A. 2003. The first Cretaceous Rhinotermitidae (Isoptera): a new species, genus, and subfamily in Burmese amber. *American Museum Novitates*, 3390: 10 pp.
- Krumbiegel G. et Krumbiegel B. 1994. Bernstein-fossile Harze aus aller Welt. *Fossilien Sonderband(7)*: 1-110.
- Lacroix A. 1910. Résines fossiles. In, *Minéralogie de la France*. Paris, pp 637-645.
- Laing J. F. 1975. Mid-Cretaceous angiosperm pollen from southern Europe and northern France. *Palaeontology*, 18: 775-808.
- Lambert J. B., Jonhson S. C. et Poinar G. O. Jr. 1996. Nuclear Magnetic Resonance characterization of Cretaceous amber. *Archaeometry*, 38(2): 325-335.
- Lambert J. B., Jonhson S. C., Poinar G. O. Jr. et Frye J. S. 1993. Recent and fossil resins from New Zealand and Australia. *Geoarchaeology*, 8(2): 141-155.
- Lambert J. B. et Poinar G. O. Jr. 2002. Amber: the organic gemstone. *Accounts of Chemical Research*, 35(8): 628-636.
- Langenheim J. H. 1969. Amber: a botanical inquiry. *Science*, 163: 1157-1169.
- Langenheim J. H. et Beck C. W. 1965. Infrared spectra as a means of determining botanical sources of amber. *Science*, 149: 52-55.
- Langenheim R. L. Jr., Buddhue J. D. et Jelinik G. 1965. Age and occurrence of the fossil resins bacalite, kansasite, and jelinite. *Journal of Paleontology*, 39: 283-287.
- Langenheim R. L. Jr., Smiley C. J. et Gray J. 1960. Cretaceous amber from the Arctic coastal plain of Alaska. *Bulletin of the Geological Society of America*, 71: 1345-1356.
- Larsson S. G. 1978. Baltic amber – A paleobiological study. *Entomonograph*, 1: 192 pp.
- Lauverjat J. et Pons D. 1978. Le gisement Sénonien d'Esgueira (Portugal): stratigraphie et flore fossile. *Comptes Rendus du 103e congrès national des Sociétés Savantes, Nancy*, 2: 119-137.
- Lawrence J. F. et Britton E. B. 1991. Coleoptera (Beetles). In, *The insects of Australia. A textbook for students and research workers*. CSIRO, Division of Entomology, Melbourne University Press, pp 543-683.
- Lecointre G. et Carpentier F. 1938. Sur des empreintes de *Frenelopsis* du Cénomaniens provenant du forage de Monts-sur-Guesnes (Vienne). *Bulletin de la Société géologique de France*, 8: 583-586.
- Lemoigne Y. 1988. La flore au cours des temps géologiques. *Geobios*, mém. spéc. n°10(2): 296p.
- Lidgard S. et Crane P. R. 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology*, 16(1): 77-93.
- Lienhard C. 1998. *Psocoptères euro-méditerranéens*. Faune de France, 83, Paris, 517 pp.
- Lienhard C. 2000. A new genus of Prionoglarididae from a Namibian cave (Insecta: Psocoptera). *Revue Suisse de Zoologie*, 107(4): 871-882.
- Lienhard C. et Smithers C. N. 2002. Psocoptera world catalogue and bibliography.

- Instrumenta Biodiversitatis*, 5: 745 pp.
- Lignier O. 1907. Végétaux fossiles de Normandie. IV. Bois divers. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, 1ère série*, 22: 237-333.
- Lin Q.-B. 1976. The Jurassic fossil insects from western Liaoning. *Acta Palaeontologica Sinica*, 15(1): 97-121.
- Linsley E. G., Swain J. W. et Smith R. F. 1952. The life history and development of *Rhipiphorus smithi* with notes on their phylogenetic significance. *University of California Publications in Entomology*, 9: 291-314.
- Louail J. 1984. La transgression crétacée au sud du Massif Armoricain. Cénomaniens de l'Anjou et du Poitou Crétacé supérieur de Vendée. *Mémoire de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 29: 333 pp.
- Louail J. et Moreau P. 1979. La signification des dépôts crétacés vendéens dans la paléogéographie nord-aquitaine. *Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes, Bordeaux 1979*, fasc. III: 19-30.
- Lourenço W. R. 2001. A remarkable scorpion fossil from the amber of Lebanon. Implications for the phylogeny of Buthoidea. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série IIa*, 332: 641-646.
- Lourenço W. R. 2002. The first scorpion fossil from the Cretaceous amber of Myanmar (Burma). New implications for the phylogeny of Buthoidea. *Comptes Rendus Palevol*, 1: 97-101.
- Lourenço W. R. 2003. The first scorpion fossil from the Cretaceous amber of France. New implications for the phylogeny of Chactioidea. *Comptes Rendus Palevol*, 2(3): 213-219.
- Manum S. B., Van Konijnenburg-Van Cittert J. H. A. et Wilde V. 2000. *Tritaenia* Maegdefrau et Rudolf, Mesozoic 'Sciadopitys-like' leaves in mass accumulations. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 109: 255-269.
- Martínez-Delclòs X. et Martinell J. 1995. The oldest known record of social insects. *Journal of Paleontology*, 69(3): 594-599.
- Martins-Neto R. G. 1991. Sistemática dos Ensifera Insecta, (Orthopteroidea) da Formação Santana (Crétáceo inferior do Nordeste do Brasil). *Estudos Tecnológicos 14 and Acta Geologica Leopoldensia*, 32: 5-160.
- Martins-Neto R. G. 1995. Complementos ao estudo sobre os Ensifera (Insecta, Orthopteroida) da Formação Santana, Crétáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 39: 321-345.
- Matile L. 1981. Description d'un Keroplatidae du Crétacé moyen et données morphologiques et taxonomiques sur les Mycetophiloidea (Diptera). *Annales de la Société Entomologique de France*, 17(1): 99-123.
- McAlpine J. F. et Martin J. E. H. 1969. Canadian amber: a palaeontological treasure chest. *The Canadian Entomologist*, 101: 819-838.
- Meinander M. 1990. The Coniopterygidae (Neuroptera: Planipennia). A check-list of the species of the World, description of new species and other new data. *Acta Zoologica Fennica*, 189: 1-95.
- Meinander M. 1998. Coniopterygidae (Neuroptera) in amber from the Dominican Republic. *Journal of Neuropterology*, 1: 33-36.
- Mills J. S., White R. et Gough L. J. 1984. The chemical composition of Baltic amber. *Chemical Geology*, 47(1): 15-39.
- Mockford E. L. 1984. Two new species of *Speleketor* from southern California with comments on the taxonomic position of the genus (Psocoptera: Prionoglaridae). *Southwestern Naturalist*, 29(2): 169-179.
- Mockford E. L. 1993. North American Psocoptera (Insecta). *Flora & Fauna Handbook*. pp. 455.

- Moreau P. 1993a. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. I. Analyse stratigraphique et identification des milieux. Thèse d'Etat, Poitiers, 505 pp.
- Moreau P. 1993b. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. II. La sédimentation terrigène et glauconieuse: caractérisation et distribution des éléments. Thèse d'Etat, Poitiers, 672 pp.
- Moreau P. 1993c. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. III. Paléontologie stratigraphique et biochronologique. Paléogéographie et structure. Thèse d'Etat, Poitiers, 322 pp.
- Moreau P. 1996. Analyse de la transgression cénomaniennne sur la bordure nord-occidentale du Bassin de l'Aquitaine. *Géologie de la France*, 1: 3-16.
- Mostovski M. B. 1999. On an interesting find of a brachycerous fly (Diptera, Brachycera) in the Jurassic of Kazakhstan. *Paleontological Journal*, 33: 406-408.
- Mostovski M. B., Ross A. J., Szadziewski R. et Krzeminski W. 2003. Redescription of *Simulidium priscum* Westwood and *Pseudosimulium humidum* (Brodie) (Insecta: Diptera: Rhagionidae) from the Purbeck Limestone Group (Lower Cretaceous) of England. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1(1): 59-64.
- Müller-Stoll W. R. et Schultze-Motel J. 1989. Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 2 : Die Protopinoiden Hölzer. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 140(1): 53-71.
- Naumann I. D. 1993. The supposed Cretaceous ant *Cretacoformica explicata* Jell and Duncan. *Journal of Australian Entomological Society*, 32(4): 353-356.
- Nel A. 1991. Nouveaux insectes neuropteroïdes fossiles de l'Oligocène de France (Neuroptera et Megaloptera). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (C)*, 12(3-4): 327-349.
- Nel A. 1996. The first fossil *Ibalia* from the Upper Miocene of Cantal (France) (Hymenoptera, Cynipoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 101: 141-143.
- Nel A., De Ploëg G., Dejans J., Dutheil D., De Franceschi D., Gheerbrant E., Godinot M., Hervet S., Menier J.-J., Auge M., Bignot G., Cavagnetto C., Duffaud S., Gaudant J., Hua S., Jossang A., De Lapparent De Broin F., Pozzi J.-P., Paicheler J.-C., Beuchet F. et Rage J.-C. 1999. Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Eocène basal, MP7): Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série IIa*, 329(1): 65-72.
- Nel A., Perrichot V. et Néraudeau D. 2003a. The oldest trigonalid wasp in the Late Albian amber of Charente-Maritime (SW France) (Hymenoptera: Trigonalidae). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 96(3): 503-508.
- Nel A., Waller A., Albouy V., Menier J.-J. et De Ploëg G. 2003b. New fossil earwigs from the Lowermost Eocene amber of Paris basin (France) (Insecta, Dermaptera, family *incertae sedis*). *Geodiversitas*, 25(1): 119-129.
- Nel A. et De Ploëg G. 2004. New fossil bee flies in the Lowermost Eocene amber of the Paris basin (Diptera: Bombylioidea). *Geologica Acta*, 2(1): 57-65.
- Nel A., Perrichot V., Dageron C. et Néraudeau D. 2004a. A new *Microphorites* in the Lower Cretaceous amber of the Southwest of France (Insecta: Diptera: Dolichopodidae:

- 'Microphorinae'). *Annales de la Société Entomologique de France*, 40(1): 23-29.
- Nel A., Perrault G., Perrichot V. et Néraudeau D. 2004b. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta*, 2(1): 23-29.
- Nel A., Waller A. et De Ploëg G. 2004c. The oldest fossil Tingidae from the Lowermost Eocene amber of the Paris basin (Heteroptera: Cimicomorpha: Tingioidea). *Geologica Acta*, 2(1): 37-43.
- Nel A., Azar D., Martínez-Delclòs X. et Makhoul E. 2004d. A new Upper Cretaceous species of *Chresmoda* from Lebanon – a latest representative of Chresmodidae (Insecta: Polyneoptera inc. sed.): first record of homeotic mutations in the fossil record of insects. *European Journal of Entomology*, 101(1): 145-151.
- Nel A., Perrichot V., Azar D. et Néraudeau D. 2005a. New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Early Eocene ambers from France and Lebanon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 235(1): 51-85.
- Nel A., Perrichot V., Azar D. et Néraudeau D. 2005b. A replacement name for the neuropteran genus *Eorhachiberotha* Nel et al., 2005 (Neuroptera: Rhachiberothidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 110(2): 128.
- Nel A., Perrichot V. et Azar D. 2005c. New and poorly known fossil Coniopterygidae in Cretaceous and Cenozoic ambers (Insecta: Neuroptera). *Annales Zoologici*, 55(1): 1-7.
- Néraudeau D. 1991. Lateral variations of size-frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance. *Lethaia*, 24: 299-309.
- Néraudeau D., Allain R., Perrichot V., Videt B., De Broin F., Guillocheau F., Philippe M., Rage J.-C. et Vullo R. 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanién inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol*, 2(3): 221-230.
- Néraudeau D. et Moreau P. 1989. Paléoécologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomanién nord-aquitain (Charente-Maritime, France). *Geobios*, 22(3): 293-324.
- Néraudeau D., Perrichot V., Dejoux J., Masure E., Nel A., Philippe M., Moreau P., Guillocheau F. et Guyot T. 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios*, 35(2): 233-240.
- Néraudeau D., Thierry J. et Moreau P. 1997. Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian-Early Turonian transgressive episode in Charentes. *Bulletin de la Société géologique de France*, 168: 51-61.
- Nguyen Tu T. T., Bocherens H., Mariotti A., Baudin F., Pons D., Broutin J., Derenne S. et Largeau C. 1999. Ecological distribution of Cenomanian terrestrial plants based on $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145: 79-93.
- Nguyen Tu T. T., Kvacek J., Ulicny D., Bocherens H., Mariotti A. et Broutin J. 2002. Isotope reconstruction of plant palaeoecology. Case study of Cenomanian floras from Bohemia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 183(1-2): 43-70.
- Nicholas C. J., Henwood A. A. et Simpson M. 1993. A new discovery of early Cretaceous (Wealden) amber from the Isle of Wight. *Geological Magazine*, 130(6): 847-850.
- Nissenbaum A. 1975. Lower Cretaceous amber from Israel. *Naturwissenschaften*, 62: 341-342.
- Nissenbaum A. et Horowitz A. 1992. The Levantine amber belt. *Journal of African Earth Sciences*, 14(2): 295-300.
- Noetling F. 1893. On the occurrence of Burmite, a new fossil resin from Upper Burma. *Records of the Geological Survey of India*, 26: 31-40.
- Ohnishi H., Imai H.T. et Yamamoto M.-T. 2003. Molecular phylogenetic analysis of ant subfamily relationship inferred from rDNA sequences. *Genes and Genetic Systems*,

- 78(6): 419-425.
- Otto A., Simoneit B. R. T., Wilde V., Kunzmann L. et Püttmann W. 2002. Terpenoid composition of three fossil resins from Cretaceous and Tertiary conifers. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120: 203-215.
- Page C. N. 1990a. Podocarpaceae. In: Kramer K. U. et Green P. S. (Eds.), *The Families and Genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag, Berlin, pp 332-346.
- Page C. N. 1990b. Araucariaceae. In: Kramer K. U. et Green P. S. (Eds.), *The Families and Genera of vascular plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag, Berlin, pp 294-299.
- Pekár S. et Král J. 2002. Mimicry complex in two central European zodariid spiders (Araneae: Zodariidae): how *Zodarion* deceives ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 517-532.
- Penney D. 2002. Spiders in Upper Cretaceous amber from New Jersey (Arthropoda: Araneae). *Palaeontology*, 45(4): 709-724.
- Penney D. 2003a. A new deinopoid spider from Cretaceous Lebanese amber. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48(4): 569-574.
- Penney D. 2003b. *Afrarchaea grimaldii*, a new species of Archaeidae (Araneae) in Cretaceous Burmese amber. *Journal of Arachnology*, 31(1): 122-130.
- Penney D. 2004a. New spiders in Upper Cretaceous amber from New Jersey in the American Museum of Natural History (Arthropoda, Araneae). *Palaeontology*, 47(2): 367-375.
- Penney D. 2004b. Cretaceous Canadian amber spider and the palpimanoidean nature of lagonomegopids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49(4): 579-584.
- Penney D. et Selden P. A. 2002. The oldest linyphiid spider, in Lower Cretaceous Lebanese amber (Araneae, Linyphiidae, Linyphiinae). *Journal of Arachnology*, 30(3): 487-493.
- Perrichot V. 2000. L'ambre insectifère de l'Albo-cénomannien charentais: caractéristiques sédimentaires, floristiques et faunistiques. *DEA inédit, Paléontologie, Paléobiologie et Phylogénie, Université Rennes 1*: 30 pp.
- Perrichot V. 2004. Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna. *Geologica Acta*, 2(1): 9-22.
- Perrichot V., Azar D., Néraudeau D. et Nel A. 2003. New Psocoptera in the Early Cretaceous ambers of SW France and Lebanon (Insecta: Psocoptera: Trogiomorpha). *Geological Magazine*, 140(6): 669-683.
- Perrichot V., Nel A. et Néraudeau D. 2004a. A new, enigmatic, evaniomorph wasp in the Albian amber of France (Insecta, Hymenoptera). *Journal of Systematic Palaeontology*, 2(2): 159-162.
- Perrichot V., Nel A. et Néraudeau D. 2004b. Two new wedge-shaped beetles in Albo-Cenomanian ambers of France (Coleoptera: Ripiphoridae: Ripiphorinae). *European Journal of Entomology*, 101(4): 583-589.
- Perrichot V., Nel A. et Néraudeau D. Gerromorphans from the Lower Cretaceous amber of France (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha): description of the first representative of Gerridae, phylogenetic and paleoecological remarks. *Cretaceous Research*: sous presse.
- Perrichot V., Nel A., Néraudeau D. et Guyot T. A formicid in the Cretaceous amber of France and implications for the origin of ants. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*: soumis.
- Perrichot V., Néraudeau D., Azar D., Menier J.-J. et Nel A. 2002. A new genus and species of fossil mole cricket in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime, SW France (Insecta: Orthoptera: Grylotalpidae). *Cretaceous Research*, 23(3): 307-314.
- Perrichot V. et Néraudeau D. 2005. Reptile skin remains in the Cretaceous amber of France. *Comptes Rendus Palevol*, 4(1-2): 47-51.

- Philippe M. 1993. Nomenclature générique des trachéïdoxyles mésozoïques à champ araucarioïdes. *Taxonomy*, 42(1): 74-80.
- Philippe M. 1995. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (N.E. France). *Palaeontographica B*, 236: 45-103.
- Philippe M., Bamford M. et Zijlstra G. 2002. Proposal to conserve the name *Protopodocarpoxyton* (fossil *Gymnospermae*, *Coniferales*) with a conserved type. *Taxonomy*, 51: 207-208.
- Pike E. M. 1993. Amber taphonomy and collecting biases. *Palaios*, 8(5): 411-419.
- Pike E. M. 1994. Historical changes in insect community structure as indicated by hexapods of Upper Cretaceous Alberta (Grassy Lake) amber. *The Canadian Entomologist*, 126: 695-702.
- Plaziat J.-C. 1970. Huîtres de mangrove et peuplements littoraux de l'Eocène inférieur des Corbières. *Geobios*, 3: 7-27.
- Poinar G. O. Jr. 1992. *Life in amber*. Stanford University Press, 350 pp.
- Poinar G. O. Jr. 1994. Fossil in amber. *Current Science*, 66(6): 417-420.
- Poinar G. O. Jr. 1999. Cenozoic fauna and flora in amber. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14 (Número especial 2): 151-154.
- Poinar G. O. Jr. et Milki R. 2001. *Lebanese amber. The oldest insect ecosystem in fossilized resin*. Oregon State University Press, Corvallis, 96 pp.
- Poinar G. O. Jr. et Poinar R. 1999. *The amber forest: a reconstruction of a vanished world*. Princeton University Press, 239 pp.
- Poinar G. O. Jr., Waggoner B. M. et Bauer U.-C. 1993. Terrestrial soft-bodied protists and other micro-organisms in Triassic amber. *Science*, 259: 222-224.
- Pons D. 1979. Les organes reproducteurs de *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch, Cheirolepidiaceae du Cénomaniens de l'Anjou, France. *Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes, Bordeaux 1979*, 1: 209-231.
- Pons D., Boureau E. et Broutin J. 1976. Nouvelles études paléobotaniques des environs d'Angers. I. *Eretmophyllum andegavense* nov. sp., Ginkgoale fossile du Cénomaniens. *Comptes Rendus du 97e congrès national des Sociétés Savantes, Nantes 1972*, 4: 357-369.
- Pons D., Lauverjat J. et Broutin J. 1980. Paléoclimatologie comparée de deux gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N.S. 139: 151-158.
- Pons D. et Vozenin-Serra C. 1992. Un nouveau bois de Ginkgoales du Cénomaniens de l'Anjou, France. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 147: 199-213.
- Rage J.-C. et Néraudeau D. 2004. A new pachyostotic squamate reptile from the Cenomanian. *Palaeontology*, 47(5): 1195-1210.
- Ragazzi E., Fedele P., Gianolla P. et Roghi G. 2003. L'ambra triassica delle Dolomiti. *Rivista Mineralogica Italiana*, 1: 21-22.
- Ragge D. R. 1955. *The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria with notes on dictyopteran wing-venation*. British Museum (Natural History), London, 1-159 pp.
- Rasnitsyn A. P. 1975. [Hymenoptera Apocrita of Mesozoic]. In, *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR*, Moscow, pp 1-134 (en russe).
- Rasnitsyn A. P. 1977. [New Hymenoptera from the Jurassic and Cretaceous of Asia]. *Paleontologicheskij Zhurnal*, 1977(3): 98-108. (en russe, traduction anglaise en 1978, *Paleontological Journal*, 11(3): 349-357).
- Rasnitsyn A. P. 1986. Pereponchatokrylyie. Vespida (= Hymenoptera) [Insecta Vespida (= Hymenoptera)]. In: Tatarinov L. P. et al. (Ed.), *Nasekomye v rannemelovykh ekosistemakh Zapadnoy Mongolii [Insects in the Early Cretaceous ecosystems of the West Mongolia]*. *Trudy Sovmestnaya Sovetsko-Mongol'skaya Paleontologicheskaya*

- Ekspeditsiya*. Moscow, pp 154-164.
- Rasnitsyn A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order vespida). *Oriental Insects*, 22: 115-145.
- Rasnitsyn A. P. 1990. [Hymenoptera]. In: Rasnitsyn A. P. (Ed.), *Pozdnemezozoyskie nasekomye Vostochnogo Zabaykal'ya [Late Mesozoic insects of Eastern Transbaikalia]*. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR*. Moscow, pp 1-123 (in Russian).
- Rasnitsyn A. P. 2002. Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linné, 1758 (= Vespida Laicharting, 1781). In: Rasnitsyn A. P. et J. Q.D.L. (Eds.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 242-254.
- Rasnitsyn A. P., Jarzembowski E. A. et Ross A. J. 1998. Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of southern England and their biostratigraphical and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, 19(3-4): 329-391.
- Rasnitsyn A. P. et Quicke D. L. J. 2002. Order Orthoptera: 294-301. In: Rasnitsyn A. P. et Quicke D. L. J. (Eds.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 517.
- Rasnitsyn A. P. et Ross A. J. 2000. A preliminary list of arthropod families present in the Burmese amber collection at the Natural History Museum, London. *Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology)*, 56(1): 21-24.
- Rasnitsyn A. P. et Zherikhin V. V. 2002. Alphabetic list of selected insect fossil sites. 4.1. Impression fossils. In: Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (Eds.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 437-444.
- Ren D. 1998. Flower-associated brachycera flies as fossil evidence for Jurassic Angiosperms origins. *Science*, 280: 85-88.
- Ren D., Lü L.-W., Guo Z.-G. et Ji S.-A. 1995. [Fauna and stratigraphy of Jurassic-Cretaceous in Beijing and the adjacent areas]. *Seismic Publishing House Beijing*: 222 pp (in Chinese, with English summary).
- Rieppel O. 1980. Green anole in Dominican amber. *Nature*, 286: 486-487.
- Riout M. 1966. Sur l'âge Albien de *Cycadeoidea micromyela* Morière (Bennettitineé). *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 7: 9-18.
- Rivnay E. 1929. Revision of the Rhipiphoridae of North and Central America. *Memoirs of the American Entomological Society*, 6: 1-67.
- Romariz C. 1946. Estudo e revisão das formas portuguesas de *Frenelopsis*. *Boletim Museu Laboratório de Mineralogia e Geologia da Universidade de Lisboa*, 4(14): 135-150.
- Ronquist F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 139-164.
- Ronquist F., Rasnitsyn A. P., Roy A., Eriksson K. et Lindgren M. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta*, 28: 13-50.
- Ross A. J. 1998. *Amber: the natural time capsule*, London, 73 pp.
- Ross A. J. et York P. V. 2000. A list of type and figured specimens of insects and other inclusions in Burmese amber. *Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology)*, 56(1): 11-20.
- Ruffell A. H. et Batten D. J. 1990. The Barremian-Aptian arid phase in western Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80: 197-212.
- Saporta (de) G. 1894. *Flore fossile du Portugal: nouvelles contributions à la flore mésozoïque*. Direction des Travaux géologiques du Portugal, Lisbonne, 228-288.
- Saux C., Fisher B. L. et Spicer G. S. 2004. Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28S rDNA sequences and implications for ant systematics (Hymenoptera: Formicidae:

- Amblyoponinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(2): 457-468.
- Savkevitch S. S. 1974. State of investigations and prospects for amber in the USSR. *Geological Review*, 17: 919-924.
- Savkevitch S. S. et Popkova T. N. 1978. Données nouvelles dans l'étude minéralogique de résines fossiles de France. *Bulletin de Minéralogie*, 101: 442-447.
- Savkevitch S. S., Skalski A. W. et Veggiani A. 1990. Fossil resin in deep deposits of the Persian Gulf. *Prace Muzeum Ziemi*, 41: 51-52.
- Schawaller W. 1991. The first Mesozoic pseudoscorpion, from Cretaceous Canadian amber. *Palaeontology*, 34(4): 971-976.
- Schlee D. 1973. Harzkonservierte fossile Vogelfedern aus untersten Kreide. *Journal of Ornithology*, 114: 207-219.
- Schlee D. 1990. Das Bernstein-Kabinett. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (C)*, 28: 100 pp.
- Schlee D. et Dietrich H.-G. 1970. Insektenführender Bernstein aus der Unterkreide des Libanon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1: 40-50.
- Schlee D. et Phen H. C. 1992. Riesenbernsteine in Sarawak, Nord-Borneo. *Lapis*, 17(9): 13-23.
- Schlüter T. 1978. Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 9: 1-150.
- Schlüter T. 1983. A fossiliferous resin from the Cenomanian of the Paris and Aquitanian Basin of Northwestern France. *Cretaceous Research*, 4: 265-269.
- Schlüter T. 1989. Neue daten über harzkonservierte arthropoden aus dem Cenomanium NW-Frankreichs. *Documenta Naturae*, 56: 59-70.
- Schlüter T. et Stürmer W. 1982. X-ray examination of fossil insects in Cretaceous amber North-West France. *Annales de la Société Entomologique de France*, 18(4): 527-529.
- Schmidt A. R., Von Eynatten H. et Wagneich M. 2001. The Mesozoic amber of Schliersee (southern Germany) is Cretaceous in age. *Cretaceous Research*, 22(4): 423-428.
- Schuh R. T. et Slater J. A. 1995. *True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, 336 pp.
- Schulz W. A. 1907. Hymenoptera family Trigonalidae. In: Wystman P. (Ed.), *Genera Insectorum*. pp 1-24.
- Scotese C. R. 2001. Atlas of Earth History, PALEOMAP Project, Airlington, Texas. 52 pp.
- Selander R. B. 1957. The systematic position of the genus *Nephrites* and the phylogenetic relationships of the higher groups of Rhipiphoridae (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 50: 88-103.
- Selden P. A. 1990. Lower Cretaceous spiders from the Sierra de Montsech, North-East Spain. *Palaeontology*, 33(2): 257-285.
- Selden P. A. 2002. First British Mesozoic spider, from Cretaceous amber of the Isle of Wight, Southern England. *Palaeontology*, 45(5): 973-983.
- Serlin B. S. 1982. An Early Cretaceous fossil flora from northwest Texas, its composition and implications. *Palaeontographica B*, 182: 52-86.
- Seward A. C. 1919. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. In: Hafner (Ed.), *Fossil plants, IV*. New York, London, pp
- Sharov A. G. 1971. Phylogeny of the Orthopteroidea. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk S.S.S.R.*, 118: 1-251.
- Shattuck S. O. 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae, and Formicinae. *Systematic Entomology*, 17: 199-206.
- Shaw S. R. 1987. Three new megalyrids from South America (Hymenoptera : Megalyridae). *Psyche*, 94(1-2): 189-199.

- Shaw S. R. 1988. *Carminator*, a new genus of Megalyridae (Hymenoptera) from the Oriental and Australian regions, with a commentary on the definition of the family. *Systematic Entomology*, 13(1): 101-113.
- Shaw S. R. 1990. Phylogeny and biogeography of the parasitoid wasp family Megalyridae (Hymenoptera). *Journal of Biogeography*, 17(6): 569-581.
- Smithers C. N. 1972. Classification and phylogeny of Psocoptera. *Australian Museum Memories*. Sydney, pp. 1-351.
- Smithers C. N. 1990. Keys to the families and genera of Psocoptera. *Technical Reports of the Australian Museum*, 2: 1-82.
- Spahr U. 1992. Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien - Klasse Insecta (Ausgenommen: „Apterygota“, Hemipteroidea, Coleoptera, Hymenoptera, Mecopteroidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (B)*, 182: 1-102.
- Srinivasan V. 1992. Two new species of the conifer *Glenrosa* from the Lower Cretaceous of North America. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 72: 245-255.
- Srivastava C. N., Baijal H. N. et Khan B. A. 1983. The feeding appendages of *Gryllotalpa gryllotalpa* (Linn.) (Orthoptera: Gryllotalpidae). *Journal of Entomological Research*, 7: 63-67.
- Statz G. 1938. Neue funde parasitischer Hymenopteren aus dem Tertiär von Rott am Siebengebirge. *Decheniana (A)*, 98(1): 71-154.
- Stewart W. N. et Rothwell G. W. 1993. The record of a living fossil: *Ginkgo*. In: Stewart W. N. et Rothwell G. W. (Eds.), *Paleobotany and the evolution of plants - 2d edition*. Cambridge University Press, pp 385-392.
- Stopes M. C. 1912. Petrifications of the earliest European angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 203: 75-100.
- Szadziewski R. 1996. Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera: Ceratopogonidae). *Studia Dipterologica* 3, 1: 23-86.
- Szadziewski R. et Arillo A. 1998. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Lower Cretaceous amber from Alava, Spain. *Polish Journal of Entomology*, 67: 291-298.
- Szadziewski R. et Schlüter T. 1992. Biting midges (Diptera: Ceratopogonida) from Upper Cretaceous (Cenomanian) amber of France. *Annales de la Société Entomologique de France*, 28(1): 73-81.
- Taylor R. W. 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living fossil-ant rediscovered. *Science*, 201: 979-985.
- Teixeira C. 1948. *Flora Mesozóica Portuguesa. Parte I*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 118 pp pp.
- Thayn G. F., Tidwell W. D. et Stockes W. L. 1985. Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of Utah and Colorado. Part III: *Icacinoxylon pittense* n. sp. *American Journal of Botany*, 72: 175-180.
- Tindale N. B. 1928. Australasian mole-crickets of the family Gryllotalpidae (Orthoptera). *Records of the South-Australian Museum*, 4: 1-42.
- Townsend B. C. 1983. A revision of the Afrotropical mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology)*, 46: 175-203.
- Twitchett R. J. 1994. A new Lower Cretaceous insect fauna from the Vectis Formation (Wealden Group) of the Isle of Wight. *Proceedings of the Geologists Association*, 106: 47-51.
- Tyrrell J. B. 1893. Summary report on the operations of the Geological Survey, for the year 1890. *Annual Reports of the Geological Survey of Canada*, 5(30A-31A).

- Ulicný D., Kvacek J., Svobodová M. et Špicáková L. 1997. High-frequency sea-level fluctuations and plant habitats in Cenomanian fluvial to estuarine succession: Pecínov quarry, Bohemia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 136: 165-197.
- Upchurch G. R. et Doyle J. A. 1981. Palaeoecology of the conifers *Frenelopsis* and *Pseudofrenelopsis* (Cheirolepidiaceae) from the Cretaceous Potomac Group of Maryland and Virginia. In: Romans R. C. (Ed.), *Geobotany II*. Plenum Publishing Corporation, New York, pp 167-202.
- Usinger R. L. et Smith R. F. 1957. Arctic amber. *Pacific Discovery*, 10: 15-19.
- Vakhrameev V. A. 1991. *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*. Cambridge University Press.
- Valle Garcia D. 1999. Tafonomia dels arthropodes en ambre del Cretaci inferior d'Alaba (Pais Basc), Universitat de Barcelona, 94 pp.
- Vickery V. R. 1977. Taxon ranking in Grylloidea and Gryllotalpoidea. *Memoirs of the Lyman Entomological Museum and Research Laboratory*, 4: 32-43.
- Vishnyakova V. N. 1975. Psocoptera in Late Cretaceous insect-bearing resins from the Taymir. *Entomological Review of the USSR*, 54: 63-75.
- Vogellehner D. 1968. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer, 7: Prodrum zu einer Monographie der Protopinaceae. II. Die Protopinoiden Hölzer des Jura. *Palaeontographica B*, 124: 125-162.
- Vullo R., Néraudeau D. et Videt B. 2003. Un faciès de type falun dans le Cénomanién basal de Charente-Maritime. *Annales de Paléontologie*, 89: 171-189.
- Wagensberg J. et Brandão C. R. F. 1998. Criteria for a taphonomy of amber inclusions. *World Congress on Amber Inclusions, 20th-23th Oct. 1998*. Vittoria-Gasteiz, Alava, Basque Country, pp. 105.
- Waggoner B. M. 1994. Fossil microorganisms from Upper Cretaceous amber of Mississippi. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 80: 75-84.
- Wappler T. et Andersen N. M. 2004. Fossil water striders from the Middle Eocene fossil sites Eckfeld and Messel, Germany (Hemiptera, Gerromorpha). *Paläontologische Zeitschrift*, 78: 41-52.
- Ward P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Formicidae): generic revision and relationship to other Formicidae. *Systematic Entomology*, 15: 449-489.
- Ward P. S. et Brady S. G. 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Systematics*, 17(3): 361-386.
- Waterlot G. et Polvêche J. 1958. Carte géologique au 1/80000e: La Rochelle n° 152 (2ème édition).
- Waterston J. 1922. A new family of Hymenoptera from South Africa. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(10): 418-420.
- Watson J. et Fisher H. L. 1984. A new conifer genus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation, Texas. *Palaeontology*, 27(4): 719-727.
- Watson J., Lydon S. J. et Harrison N. A. 2001. A revision of the English Wealden Flora, III: Czekanowskiales, Ginkgoales and allied Coniferales. *Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology)*, 57: 29-82.
- Weitschat W. et Wichard W. 1998. *Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein*, Munich, Germany: Dr. Friedrich Pfeil Publishing, 256 pp.
- Weitschat W., Brandt A., Coleman C. O., Andersen N. M., Myers A. A. et Wichard W. 2002. Taphocoenosis of an extraordinary arthropod community in Baltic amber. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, 86: 189-210.
- Whalley P. E. S. 1980. Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, 33(2): 157-164.
- Wilson E. O. 1985. Ants from the Cretaceous and Eocene amber of North America. *Psyche*,

- 92: 205-216.
- Wilson E. O., Carpenter F. M. et Brown W. L. Jr. 1967. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily. *Psyche*, 74: 1-19.
- Wunderlich J. 1995. Über "Ameisenspinnen" in Mitteleuropa (Arachnida: Araneae). *Beiträge zur Araneologie*, 4: 447-470.
- Yamane S. et Yamane S. 1975. A new trigonalid parasite (Hymenoptera, Trigonalidae) obtained from *Vespula* nests in Taiwan. *Kontyu*, 43(4): 456-462.
- Zeiller R. 1887. Note sur la flore des lignites de Simeyrols. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3e série, t. 15: 882-884.
- Zeuner F. E. 1937. Descriptions of new genera and species of fossil Saltatoria. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)*, 6: 154-159.
- Zeuner F. E. 1938. Die Insektenfauna des Mainzer Hydrobienkalks. *Paläontologische Zeitschrift*, 20: 104-159.
- Zeuner F. E. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. *British Museum (Natural History), London*: 1-309.
- Zhang J.-F. 1985. [New data of the Mesozoic fossil insects from Laiyang in Shandong.]. *Geology of Shandong*, 1(2): 23-39 (in Chinese, with abstract in English).
- Zherikhin V. V. 2002. Fossil resins. In: Rasnitsyn A. P. et Quicke D. L. J. (Eds.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 40-50.
- Zherikhin V. V. et Eskov K. Y. 1999. Mesozoic and Lower Tertiary resins in former USSR. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(Num. Espec. 2): 119-131.
- Zherikhin V. V. et Ross A. J. 2000. A review of the history, geology and age of Burmese amber (Burmite). *Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology)*, 56(1): 3-10.
- Zhou Z., Thévenard F., Barale G. et Guignard G. 2000. A new xeromorphic conifer from the Cretaceous of East China. *Palaeontology*, 43(3): 561-572.
- Ziegler A. M. et Rowley D. B. 1998. The vanishing record of epeiric seas with emphasis on the Late Cretaceous "Hudson Seaway". In: Crowley T. J. et Burke K. (Eds.), *Tectonic Boundary Conditions for Climate Reconstructions*. Oxford University Press, Oxford, pp 147-165.

Annexes

- Annexe 1:** liste des articles publiés, sous presse ou soumis directement relatifs au travail de thèse.
- Annexe 2:** Nel A., Perrichot V., Dauterive C., Néraudeau D. 2004. A new *Microphorites* in the Lower Cretaceous amber of the Southwest of France (Insecta: Diptera: Dolichopodidae: 'Microphorinae'). *Annales de la Société Entomologique de France*, 40(1): 23-29.
- Annexe 3:** Nel A., Perrault G., Perrichot V., Néraudeau D. 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta*, 2(1): 23-29.
- Annexe 4:** Nel A., Perrichot V., Néraudeau D. 2003. The oldest trigonalid wasp in the Late Albian amber of Charente-Maritime (SW France) (Hymenoptera: Trigonalidae). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 96(3): 503-508.
- Annexe 5:** Nel A., Perrichot V., Azar D., Néraudeau D. 2005. New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Early Eocene ambers from France and Lebanon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 235(1): 51-85.
- Annexe 6:** Nel A., Perrichot V., Azar D., Néraudeau D. 2005. A replacement name for the neuropteran genus *Eorhachiberotha* Nel *et al.*, 2005 (Neuroptera: Rhachiberothidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 110(2): 128.
- Annexe 7:** Nel A., Perrichot V., Azar D. 2005. New and poorly known fossil Coniopterygidae in Cretaceous and Cenozoic ambers (Insecta: Neuroptera). *Annales Zoologici*, 55(1): 1-7.
- Annexe 8:** liste des caractères utilisés pour l'analyse phylogénétique des psocoptères trogiomorphes.

Annexe 1

Liste des articles publiés, sous presse ou soumis directement relatifs au travail de thèse.

- 1- **Perrichot V.**, Néraudeau D., Azar D., Menier J.-J. et Nel A. 2002. A new genus and species of fossil mole cricket in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime, SW France (Insecta: Orthoptera: Gryllotalpidae). *Cretaceous Research*, 23(3): 307-314.
- 2- Néraudeau D., **Perrichot V.**, Dejax J., Masure E., Nel A., Philippe M., Moreau P., Guillocheau F., Guyot T. 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios*, 35(2): 233-240.
- 3- Azar D., **Perrichot V.**, Néraudeau D., Nel A. 2003. New psychodids from the Cretaceous ambers of Lebanon and France, with a discussion about *Eophlebotomus connectens* Cockerell, 1920 (Diptera, Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96(2): 117-126.
- 4- Néraudeau D., Allain R., **Perrichot V.**, Videt B., De Broin F., Guillocheau F., Philippe M., Rage J.-C., Vullo R. 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, sud-ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol*, 2(3): 221-230.
- 5- **Perrichot V.**, Azar D., Néraudeau D., Nel A. 2003. New Psocoptera in the Early Cretaceous amber of SW France and Lebanon (Insecta: Psocoptera: Trogiomorpha). *Geological Magazine*, 140(6): 669-683.
- 6- Nel A., **Perrichot V.**, Néraudeau D. 2003. The oldest trigonalid wasp in the Late Albian amber of Charente-Maritime (SW France) (Hymenoptera: Trigonalidae). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 96(3): 503-508.
- 7- **Perrichot V.** 2004. Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna. *Geologica Acta*, 2(1): 9-22.
- 8- Nel A., Perrault G., **Perrichot V.**, Néraudeau D. 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta*, 2(1): 23-29.
- 9- Nel A., **Perrichot V.**, Daugeron C., Néraudeau D. 2004. A new *Microphorites* in the Lower Cretaceous amber of the Southwest of France (Diptera: Dolichopodidae: 'Microphorinae'). *Annales de la Société Entomologique de France*, 40(1): 23-29.
- 10- **Perrichot V.**, Nel A., Néraudeau D. 2004. A new, enigmatic, evaniomorphan wasp in the Albian amber of France (Insecta: Hymenoptera). *Journal of Systematic Palaeontology*, 2(2): 159-162.
- 11- **Perrichot V.**, Nel A., Néraudeau D. 2004. Two new wedge-shaped beetles in Albo-Cenomanian ambers of France (Coleoptera: Ripiphoridae: Ripiphorinae). *European Journal of Entomology*, 101(4): 583-589.
- 12- Gomez B., Daviero-Gomez V., **Perrichot V.**, Thévenard F., Coiffard C., Philippe M., Néraudeau D. 2004. Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomaniens de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie*, 90(3): 147-159.
- 13- Nel A., **Perrichot V.**, Azar D., Néraudeau D. 2005. New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Early Eocene ambers from France and Lebanon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 235(1): 51-85.
- 14- Nel A., **Perrichot V.**, Azar D. et Néraudeau D. 2005. A replacement name for the neuropteran genus *Eorhachiberotha* Nel et al., 2005 (Neuroptera: Rhachiberothidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 110(2): 128.
- 15- Nel A., **Perrichot V.**, Azar D. 2005. New and poorly know fossil Coniopterygidae in Cretaceous and Cenozoic ambers (Insecta: Neuroptera). *Annales Zoologici*, 55(1): 1-7.
- 16- **Perrichot V.**, Nel A., Néraudeau D. Gerromorphan bugs from the Early Cretaceous amber of France (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha): description of the first representative of Gerridae, phylogenetic and paleoecological remarks. *Cretaceous Research*: sous presse.
- 17- **Perrichot V.**, Nel A., Néraudeau D. A formicid in the Cretaceous amber of France and implications for the origin of ants. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*: soumis.

Annexe 2

A new *Microphorites* in the Lower Cretaceous amber of the Southwest of France (Diptera: Dolichopodidae: ‘Microphorinae’)

André Nel, Vincent Perrichot, Christophe Daugeron and Didier Néraudeau

Annales de la Société Entomologique de France, 2004, 40(1): 23-29.

Abstract. A new Lower Cretaceous amber deposit, found in Charente-Maritime (SW France), has yielded an important entomofauna with numerous arthropod associations characteristic of moist ground. We describe a new species of Dolichopodidae: ‘Microphorinae’ (Diptera: Empidoidea), *Microphorites deploegi* sp. nov. on the basis of seven male and female specimens of exceptional state of preservation. This genus was previously only known from Lebanese amber of the Lower Cretaceous. The present discovery supports a reconstruction of the palaeoenvironment as a sandy beach along the sea, under a warm climate.

Keywords. Insecta; Diptera; Empidoidea; Dolichopodidae; ‘Microphorinae’; *Microphorites deploegi* sp. nov.; Albian; amber; France.

Résumé. Un nouveau *Microphorites* dans de l'ambre crétaé inférieur du sud-ouest de la France (Diptera: Dolichopodidae: ‘Microphorinae’). Un nouveau gisement d'ambre crétaé inférieur, découvert en Charente-Maritime (France), a livré une entomofaune importante avec des associations d'arthropodes caractéristiques des sols humides. Nous décrivons une nouvelle espèce de Dolichopodidae: ‘Microphorinae’ (Diptera: Empidoidea), *Microphorites deploegi* sp. nov., sur la base de sept mâles et femelles à la conservation exceptionnelle. Ce genre n'était connu que de l'ambre du Crétaé inférieur du Liban. Cette découverte étaye une reconstitution d'un paléoenvironnement de plage sableuse le long d'une mer, sous un climat chaud.

Mots-clés. Insecta; Diptera; Empidoidea; Dolichopodidae; ‘Microphorinae’; *Microphorites deploegi* sp. nov.; Albien; ambre; France.

A new *Microphorites* in the Lower Cretaceous amber of the Southwest of France (Diptera: Dolichopodidae, "Microphorinae")

André NEL ^{* (1)}, Vincent PERRICHOT ⁽²⁾, Christophe DAUGERON ⁽³⁾ & Didier NÉRAUDEAU ⁽²⁾

(1) Entomologie and CNRS UMR 8569, Muséum National d'Histoire Naturelle,
45 rue Buffon, F-75005, Paris, France.

(2) Géosciences Rennes and UMR 6118, Campus de Beaulieu,
bâtiment 15, 263 avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes Cedex, France.

(3) Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Department of Entomology,
rue Vautier, 29, B-1000 Brussels, Belgium.

Résumé – Un nouveau *Microphorites* dans l'ambre du Crétacé inférieur du Sud-Ouest de la France (Insecta: Diptera: Dolichopodidae, "Microphorinae"). – Un nouveau gisement d'ambre crétacé inférieure, découvert en Charente-maritime (France) a livré une entomofaune importante avec des associations d'arthropodes caractéristiques des sols humides. Nous décrivons une nouvelle espèce de Dolichopodidae: "Microphorinae" (Diptera: Empidoidea), *Microphorites deploegi* n. sp., sur la base de sept mâles et femelles à la conservation exceptionnelle. Ce genre n'était connu que de l'ambre du Crétacé inférieur du Liban. Cette découverte étaye une reconstitution d'un paléoenvironnement de plage sableuse le long d'une mer, sous un climat chaud.

Abstract – A new deposit of Lower Cretaceous amber, found in Charente-Maritime (SW France) has yielded an important entomofauna with numerous arthropod associations characteristic of moist ground. We describe a new species of Dolichopodidae: 'Microphorinae' (Diptera: Empidoidea), *Microphorites deploegi* n. sp. on the basis of seven male and female specimens of exceptional state of preservation. This genus was previously only known from Lebanese amber of the Lower Cretaceous. The present discovery supports a reconstruction of the palaeoenvironment as a sandy beach along the sea, under a warm climate.

The "Microphorinae" is a small group of Empidoidea, with 4 recent and 3 or 5 (?) Mesozoic genera. Its taxonomic rank is still controversial. Chvála (1983) considered this lineage as a genuine family, sister-group of the Dolichopodidae. He divided it in Microphorini and Parathalassiini. Sinclair (1995) followed him on this last point but provisionally preferred to keep this group as a subfamily of the Empididae, especially because this group appears paraphyletic relatively to the Dolichopodidae, with *Parathalassius* Mik, 1891 + *Microphorella* Becker, 1909 as the sister-group of the Dolichopodidae (see the preliminary works of Colless 1963; Hennig 1971; Wiegmann *et al.* 1993). Currently, Cumming & Sinclair (2000) apparently following the conclusions of Wiegmann *et al.* (1993), included these last two genera as well as the relatively

plesiomorphic genera *Microphor* Macquart, 1827 and *Schistostoma* Becker, 1902 (= *Microphorini sensu* Chvála, 1983) in the Dolichopodidae. Collins & Wiegmann (2002: 442) indicated that the "question of microphorid monophyly remains open", even if their molecular phylogenetic study based on *Microphor* and *Schistostoma* suggests a sister-group relationships between Microphorinae: Microphorini and Dolichopodidae. Shamshev & Grootaert (2002: 142) proposed a new phylogenetic analysis of the "Microphorinae + Dolichopodidae lineage", based on morphological characters, suggesting the paraphyly of the "Microphorinae", as currently defined, with a trichotomy between *Microphor*, *Schistostoma*, and the group (Dolichopodidae + other Microphorinae).

The present discovery of numerous fossil microphorine flies in the French Albian amber is of great interest, as they belong to one of the oldest known and best-preserved fossil representatives of this group.

* Corresponding author. E-mail : anel@mnhn.fr,
vincent.perrichot@univ-rennes1.fr, cdaugeron@naturalsciences.be,
Didier.Neraudeau@univ-rennes1.fr
Accepted le 14-11-2003.

GEOLOGICAL SETTING

The coastal and fluvio-estuarine deposits of the Albo-Cenomanian transgression, erosive on the Kimmeridgian or Tithonian substratum, crop out widely in the Charente-Maritime region of SW France. These transgressive deposits correspond to a sand and laminated lignitic clay complex comprising two main formations (Moreau 1996): (1) at the base, which rests on an eroded Jurassic substratum, the A1 Formation, with lenticular lignitic clay containing large lumps of amber and interbedded in sands of varying thicknesses; (2) above, the younger formation A2, with laminated lignitic clay containing small lumps of amber, interbedded in fine homogeneous sands. The A1 formation is Uppermost Albian in age and the A2 formation is attributed to the Early Cenomanian (Néraudeau *et al.* 2002). This sequence represents a delta-filled deposit in a depressed area adjacent to the distributary channel.

The amber containing the flies described here was collected from the Albian part of the Archingeay-Les Nouillers quarry (for location, see Néraudeau *et al.* 2002: figs. 1, 2). This amber and the associated fossil wood were deposited in a coastal marine area, as indicated by the presence of oysters and teredinid bivalve holes in the wood and marine foraminifera in the lignitic clay.

SYSTEMATIC PALAEOONTOLOGY

Family DOLICHOPODIDAE
(*sensu* Wiegmann *et al.* 1993)
Subfamily "Microphorinae"

GENUS *Microphorites* Hennig, 1971

Type species: *Microphorites extinctus* Hennig, 1971.
Other species: *Microphorites similis* Grimaldi & Cumming, 1999, *Microphorites oculus* Grimaldi & Cumming, 1999, *Microphorites deploegi* n. sp.

Additions to diagnosis – Hennig proposed a diagnosis for this group in 1971, which was translated and summarized by Grimaldi & Cumming (1999). The present discovery confirms that the male hypopygium is rotated and lateroflexed to the right. The female tergite 10 bears no 'acanthophorites' apical spines (see Sinclair 1995) and the female cercus is heavily sclerotized, held horizontally, bearing short setulae.

Microphorites deploegi sp. nov.
(figs. 1-6)

Type material – **Holotype** specimen ARC 198.7 R (**male**), allotype specimen ARC 198.4 R (**female**).



Figure 1
Microphorites deploegi n. sp., holotype specimen ARC 198.7 R, Photograph.

Paratype specimens ARC 13.1 (female), ARC 78 (female), ARC 120 R (male), ARC 196 R (male), ARC 200.1 R (female), ARC 118 R (female). Other specimens: ARC 116.3 R. (female), ARC 117 (male). All in Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Type locality. Archingeay-les-Nouillers, Charente-Maritime, France.

Etymology – After M. Gaël De Ploëg, for his kind and efficient help in collecting and preparing the fossil insects in amber.



Figure 2
Microphorites deploegi n. sp., holotype specimen ARC 198.7 R, photograph of the head and thorax.

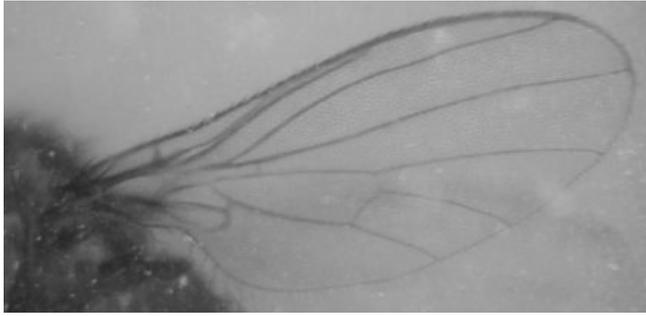


Figure 3
Microphorites deploegi n. sp., holotype specimen ARC 198.7 R,
Photograph of the wing.

Stratigraphic horizon – Lower Cretaceous, Uppermost Albian (Néraudeau *et al.* 2002).

Description – Male. Whole body 0.90 mm long. Head 0.26 mm high, 0.18 mm long; eyes bare, very large, not emarginated near antennae, holoptic, all ommatidia of equal size; small ocellar triangle somewhat prominent posterior to eyes; proboscis visible with relatively long labium; palpus one-segmented, short but longer than broad, 0.04 mm long, not appressed to labrum, and bearing one strong and two weaker setae; antenna placed below middle of head; pedicel 0.02 mm long, with crown of long setae, distinctly shorter than first flagellomere, 0.14 mm long; second + third flagellomeres 0.24 mm long, terminally situated on and only slightly longer than first flagellomere; second flagellomere short; third elongate, bearing only one terminal bristle; antennal style-type stylate (*sensu* Wiegmann *et al.* 1993).

Thorax. 0.36 mm long; scutum moderately arched; propisternum and prosternum bare; relation (separation or fusion) between these two sclerites not discernable; some strong thoracic setae; scutellum high with 2 long apical setae; laterotergite bare; prothoracic precoxal bridge not discernable.

Legs bristly. Hind femur with dorsal row of 14 setae of about equal length, longest setae 2/3 width of femur; hind tibia not clavate, equal in width to fore and mid tibia; first hind tarsomere of normal shape, not expanded and flattened, with apical comb of 3-4 short setae; empodium setiform; pulvilli well-developed; hind coxa 0.12 mm long; hind trochanter 0.14 mm long; hind femur 0.38 mm long, 0.08 mm wide; hind tibia 0.40 mm long; hind basitarsus 0.14 mm long, 0.02 mm wide; distal part of hind tarsus 0.22 mm long; mid coxa 0.12 mm long; mid trochanter 0.12 mm long; mid femur 0.32 mm long, 0.02 mm wide; mid tibia 0.34 mm long; mid basitarsus 0.22 mm long, 0.02 mm wide; distal part of mid tarsus 0.26 mm long; fore coxa 0.04 mm long; fore trochanter 0.04 mm long; fore femur 0.32 mm long, 0.02 mm wide; fore tibia 0.34 mm long; fore basitarsus 0.14 mm long, 0.02 mm wide; distal part of fore tarsus 0.24 mm long.

Wing not pointed at apex, 0.90 mm long, 0.40 mm wide; venation radiating; main veins not parallel; branches of R not particularly thickened; veins not setose, except C; C with one row of strong spinules; C ending between R4+5 and M1; Sc curved posteriorly towards R1, closely parallel with R1 but not touching it, and less distinct in its distal

part; Rs originating opposite cross-vein 'h'; R4+5 reaching wing apex; cross-vein r-m in basal quarter of wing; cell dm elongate, narrow, 4-angled; M1 straight, not curved forward; M2 present; no posterior branch of A1 in anal lobe; CuA2 curved, joining A1 in an obtuse angle near wing base; cells bm and dm distinctly separated by strong complete vein bm-cu; CuA2 and A1 bounding a small basal round cell cup; anal lobe not developed; alula rudimentary with no alular incision.

Abdomen. 0.60 mm long (including hypopygium), 0.18 mm wide; sternites 4 and 5 with pair of weak and short setae; sternites 6 and 7 with pair of strong, long setulae; tergite 8 not discernable.

Male genitalia: hypopygium. 0.12 mm long, 0.1 mm wide, asymmetrical, capsule-like, greatly enlarged, deflexed and lying towards right alongside abdomen; hypopygium bearing 3-4 apical setulae and 2 large posterior expansions, the basal one being hooked and acute and the distal one broader; sternite 8 deflexed and rotated to left.

Female similar to male except for following characters: dichoptic; abdomen globulous, 0.8 mm long, 0.40 mm wide; setulae of sternites 6 and 7 apparently absent; sternite 8 apparently strongly approximated to ventral margin of tergite 8, maybe fused or articulated with it; tergite 10 with no acanthophorites apical spines; cercus strongly sclerotized, short, 0.04 mm long, held horizontally, with short (or broken?) setulae.

Relationships – According to Chvála (1981, 1983), the 'Microphoridae' share with the Dolichopodidae the potential synapomorphy 'hypopygium rotated or deflexed'. The 'Microphoridae' (*sensu* Chvála 1983) are characterized by the male genitalia asymmetrical, with the hypopygium deflexed and lying towards right alongside the abdomen and the sternite 8 deflexed, as

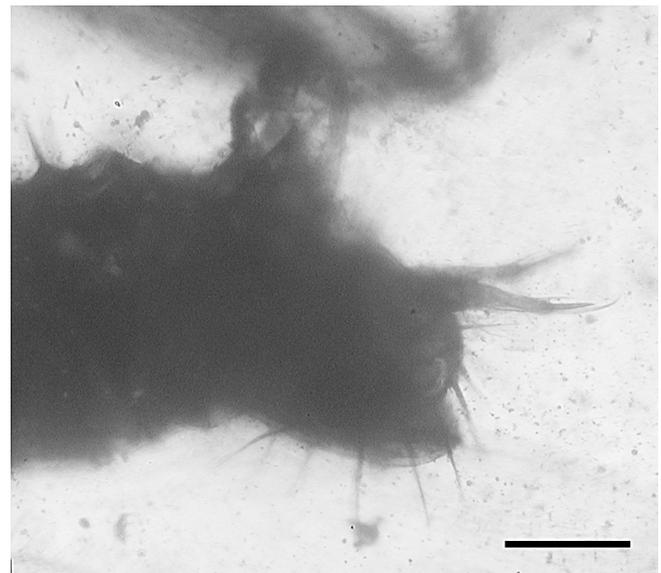


Figure 4
Microphorites deploegi n. sp., holotype specimen ARC 198.7 R,
Photograph of male genitalia, left view.

in *Microphorites deploegi*. He also characterized this group by several venational characters: (A) base of Rs arising opposite cross-vein h; (B) Rs 2-branched, R4 + 5 unforked; (C) basal cell and anal cell shortened; (D) vein closing anal cell curved; vein A1 very short; (E) alula not developed. All these characters are present in *Microphorites deploegi*. Character (A) is also present in Dolichopodidae. Chvála (1983) added the potential character 'anal lobe not developed', present in *Microphorites deploegi*, Dolichopodidae, Microphoridae except *Microphor* and *Schistostoma*. Chvála (1983) regarded the well-developed anal lobe of these last two genera as a secondarily apomorphic condition.

According to Wiegmann *et al.* (1993), the clade ['Microphorinae' (= *Microphor* + *Schistostoma*) + ('Dolichopodidae' + 'Parathalassiinae' (= *Parathalassius* + *Microphorella*))] is supported by the following potential synapomorphies: M with two branches; male abdominal sternite 8 pleural; presence of microphorid hypopygial asymmetry; hypopygium rotated. All these characters are present in *Microphorites deploegi*, except for the ventroflexion of the hypopygium. If this structure is rotated in 'Microphoridae', it is not in a ventral but a lateral position.

In Wiegmann *et al.* (1993)'s cladistic analysis, the 'Microphorinae' and 'Parathalassiinae' were represented by *Microphor sycophantor* and *Parathalassius* respectively. They gave the following character states to support the clade 'Microphorinae', all homoplastic within the Empidoidea: (1) Antennal style stylate: according to their study, the polarity of this character state is somewhat uncertain. It is present in *M. deploegi*, whereas the antennal style is aristate in the parathalassiine genus *Microphorella*, similarly

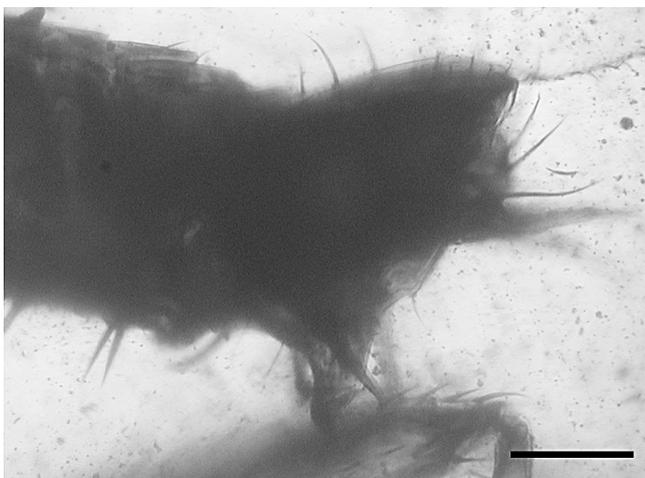


Figure 5
Microphorites deploegi n. sp., holotype specimen ARC 198.7 R, Photograph of male genitalia, right view.

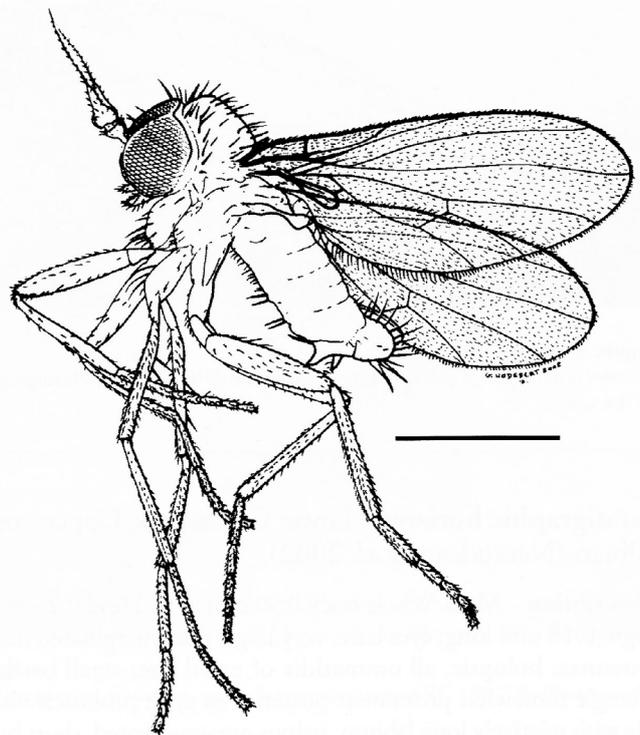


Figure 5
Microphorites deploegi n. sp., holotype specimen ARC 198.7 R, reconstruction of the habitus, left view (scale bar represent 0.5 mm).

to that of *Parathalassius*, unlike the figure of *Microphorella praecox* (Loew 1864) in Chvála (1983: fig. 614). (2) Costa circumambient: this character is not shared by *M. deploegi*. Furthermore, in *Microphor holosericeus* (Meigen 1804), vein C is becoming very weak after the apex of R4+5 (pers. obs.). In *Microphorella*, it ends between R2+3 and R4+5, as in *M. deploegi*. (3) Hind tibia clavate: this character is not shared by *M. deploegi*. Furthermore, if the hind tibia is clavate in *Microphor anomalus* (Meigen 1824) or *M. crassipes* Macquart, 1827, it is not so in *M. holosericeus* (Chvála 1983: figs. 615-617). (4) Hind basitarsomere dilated: this character is not shared by *M. deploegi* but also by *M. holosericeus*. (5) Abdominal tergite 8 band, nearly equal to length of sternite 7: this structure cannot be observed in our fossils. Other character states that potentially support this group are: (6) A1 termination lost: this character is shared by *M. deploegi* but also by *Microphorella*. (7) Laterotergite bare. This character is shared by *M. deploegi*.

The same authors proposed the following character states to support the clade ("Dolichopodidae" + "Parathalassiinae"): (8) Eyes dichoptic in male: this character is not shared by *M. deploegi*.

Negrobov (1987) denied any value to this character, indicating that it has 'a specific origin in the various subfamilies of dolichopodids. (9) eyes pubescent: this character is not shared by *M. deploegi*. This character is currently considered a strict synapomorphy of ("Dolichopodidae" + "Parathalassiinae") (see also Hennig 1971; Chvála 1983), but Negrobov (1987) denied its value, without further argument. (10) Antenna inserted high on face: *M. deploegi* and *Microphor* do not share this character. (11) Propisternum bare: this character is shared by *M. deploegi*. (12) Sc (Subcosta) termination very reduced: even if Sc is reduced in *M. deploegi*, it is less than in the ("Dolichopodidae" + "Parathalassiinae"). (13) Anal lobe reduced: if the anal lobe of *M. deploegi* is more reduced than in *Microphor*, it is broader than in *Microphorella* (see Chvála 1983: figs. 604-605). It is difficult to estimate the state of this continuous character in *M. deploegi*.

This species does not share the autapomorphic character states of the 'Dolichopodidae' (Sc ending in R1, structure of male genitalia, only one medial branch). The unique potential autapomorphy (homoplastic) for the 'Parathalassiinae' proposed by Wiegmann *et al.* (1993), concerns tergite 10 but it is not visible in *M. deploegi*.

In conclusion, according to Wiegmann *et al.* (1993), *M. deploegi* falls into the clade ["Microphorinae" + ("Dolichopodidae" + "Parathalassiinae")]. It would share no potential synapomorphy with the ("Dolichopodidae" + "Parathalassiinae"). It would share one potential synapomorphy (character state 1 above) with the "Microphorinae", but of uncertain value and polarity.

Sinclair (1995) considered that the phylogenetic hypotheses proposed by Wiegmann *et al.* (1993) are poorly supported. Sinclair (1995) added the structure of the female cercus, which are heavily sclerotized, as in *M. deploegi*, as a synapomorphy of the [(Trichopezinae + Brachystomatinae + Ceratomeirinae) + ("Microphorinae" (= Microphoridae *sensu* Chvála 1983) + 'Dolichopodidae')]. The partial fusion of sternite and tergite 8, possibly present in *M. deploegi*, could also correspond to the second synapomorphy of this clade (Sinclair 1995).

After the phylogenetic analysis of Shamshev & Grootaert (2002), *Microphorites deploegi* shares with the clade (modern "Parathalassini" + Dolichopodidae) the following synapomorphy 'costal vein with one row of spines', but not the other synapomorphy 'stylus one-segmented'. The three other synapomorphies of this clade are unknown in *M. deploegi*, viz. precoxal bridge complete, male tergite 8 absent, female tergite 8 divided. Thus, it could fall as sister group of this clade.

On the contrary, after the phylogenetic analysis of Cumming & Brooks (2002) based on a different set of characters, the genus *Microphorites* would fall in the same clade with the two modern genera *Schistostoma* and *Microphor*, supported by the reduction of the female acanthoporous spines and anal vein A1 absent. Both characters are subject to homoplasy in their analysis, unlike the character concerning the vestiture of costal vein, after Shamshev & Grootaert (2002). Nevertheless, *Microphorites* has not one of the two synapomorphies supporting the other clade (Parathalassini & *Avenaphora* & Dolichopodidae) proposed by Cumming & Brooks (2002), i.e. "male eye separation dichoptic", but it has the other one "costa incomplete".

In conclusion, *M. deploegi* is related to the group ("Microphorini" + "Dolichopodidae" + "Parathalassini"), and more probably to the "Dolichopodidae" + "Parathalassini" than to the "Microphorini", contra Hennig (1971: fig. 1). But its phylogenetic relationships would need further investigation.

It also differs from the modern and Cenozoic representatives of the genera *Microphor* and *Schistostoma* in its small anal lobe. *Microphorites deploegi* shares with *Microphor* the abdominal sternites with bristles, even if they are stronger in *M. deploegi*. These bristles are absent in *Schistostoma* (Chvála 1987).

Comparison of *Microphorites deploegi* with the fossil taxa attributed to the Microphoridae

Microphorites deploegi strongly differs from *Microphor rusticus* (Meunier 1908) (Upper Eocene, Baltic amber) in its anal vein not extending in the anal lobe (Meunier 1908; Hennig 1971). *Microphor eocenica* (Meunier 1902) (Upper Eocene, Baltic amber, male specimen, originally attributed to the genus *Holoclera*, transferred into *Microphor* by Melander (1927: 372), in the empidid genus *Rhamphomyia* Meigen, 1822 by Hennig (1971), but listed again in *Microphor* by Evenhuis 1994: 351). It differs from *Microphorites deploegi* in its wide anal lobe, with a long vein A1. *Microphor defunctus* (Handlirsch 1910) (originally named '*Microphorus defunctus*', Upper Eocene?, Tulameen River, British Columbia, Canada) is known after an apparently rather poorly preserved specimen. Its wing venation is similar to that of a Microphoridae, but vein Sc is poorly figured by Handlirsch (1910: fig. 33) and nothing is known about the veins CuA2 and A1. Its attribution to *Microphor* (in fact to the Microphorini *sensu* Chvála 1983) is only supported by the posterior tibia and basitarsus 'somewhat terminally expanded'. There is no character available for a correct comparison with other recent and fossil taxa. This

species can only be considered a possible Microphorini of uncertain affinities.

Electrophorella Cumming & Brooks, 2002 (two species *E. baltica* Cumming & Brooks, 2002 and *E. grimaldii* Cumming & Brooks, 2002, both from Upper Eocene Baltic amber) differs from *Microphorites deploegi* in the absence of the base of anterior portion of cross-vein m-cu such that M2 appears to curve continuously as a branch off of CuA1, and in the possession of a single-segmented stylus (Cumming & Brooks 2002).

Cretomicrophorus rohdendorfi Negrobov, 1978 (Santonian, Upper Cretaceous, Taymyr amber, Siberia) and *C. novemundus* Grimaldi & Cumming, 1999 (Turonian, Upper Cretaceous, New Jersey, U.S.A.) have their cells bm and dm not separated because vein bm-cu is incomplete. Chvála (1983) discussed the first species and considered that it could belong to the dolichopodid lineage because of the fusion between cells bm and dm. This hypothesis is potentially supported by the analysis of Shamshev & Grootaert (2002) who considered this character as a synapomorphy of the clade (Dolichopodidae + (*Parathalassius* + *Microphorella*)). Grimaldi & Cumming (1999: 63) put this genus in the Parathalassini.

Archichrysotus hennigi Negrobov, 1978, *A. minor* Negrobov, 1978 (both Santonian, Upper Cretaceous, Taymyr amber, Siberia), *A. incompletus* Grimaldi & Cumming, 1999 (Turonian, Upper Cretaceous, New Jersey, U.S.A.) and *A. manitobus* Grimaldi and Cumming, 1999 (Cedar Lake amber, Manitoba, Canada) have no vein M2, unlike *M. deploegi*. Chvála (1983) transferred *A. hennigi* to the Dolichopodidae, but Negrobov (1987), followed by Evenhuis (1994), restored it in the Empididae. Grimaldi & Cumming (1999: 63) put this genus in the Parathalassini.

Retinitus nervosus Negrobov, 1978 (Santonian, Upper Cretaceous, Taymyr amber, Siberia) has no vein M2. Its cell dm is distally opened and it has no separation between cells dm and bm, as in modern Dolichopodidae. Chvála (1983) transferred this genus to the Dolichopodidae. Evenhuis (1994) listed it as a taxon 'questionably placed in Empididae'. Grimaldi & Cumming (1999: 63) put this genus in the Parathalassini.

The male of *Avenaphora hispida* Grimaldi & Cumming, 1999 (Lower Cretaceous, Lebanese amber) has clearly dichoptic eyes, unlike *M. deploegi*.

Microphorites extinctus Hennig, 1971 (Neocomian, Lower Cretaceous, Lebanese amber) is only based on a female specimen. It is not possible to compare the male structures with those of *M. deploegi*. It has four strong setae on the scutellum, instead of two in *M. deploegi*. Nevertheless, they have very similar body structures, the same wing venation,

especially in the median, cubital and anal veins. Also they share the same structure of Sc, distinctly curved posteriorly towards R1, closely parallel with it but not touching it, and less distinct in its distal part. *Microphorites similis* Grimaldi & Cumming, 1999 (Neocomian, Lower Cretaceous, Lebanese amber, based on a female specimen) has also two pair of setae on the scutellum. After Grimaldi & Cumming (1999: fig. 37), its Sc is not curved posteriorly towards R1. It also differs from *M. deploegi* in its vein C ending at R4+5, instead of between R4+5 and M1. *Microphorites oculus* Grimaldi and Cumming, 1999 (Neocomian, Lower Cretaceous, Lebanese amber, male specimen) also differs from *M. deploegi* in the same character. *Microphorites deploegi* and *M. oculus* greatly differ in the ornamentation of their hypopygium: the anterior expansion is smaller in *M. oculus* than in *M. deploegi* and the posterior expansion is more posteriorly directed in *M. oculus* than in *M. deploegi* (compare Figures 4-6 to Grimaldi & Cumming 1999: fig. 38). The male of *M. deploegi* has strong bristles on the ventral part of abdominal sternites, unlike *M. oculus* (not cited in Grimaldi & Cumming 1999). The absence of 'acanthophorites' spines in female *M. deploegi* confirms the assumption of their absence in the other species of *Microphorites* (Grimaldi & Cumming 1999: 57).

Note. The main difference between *M. similis* and *M. oculus* is the 'longer and more abruptly tapered' flagellum. Such a character is difficult to appreciate because the aspect of the flagellum in these species depends on the angle of view. Further discoveries of male specimens shall be necessary to confirm the specific differences between these Lebanese fossil flies.

Modern European species of microphorid flies inhabit sandy biotopes. *Microphor* spp. prefer 'lowlands close to water or deciduous forests' (Chvála 1983). As the exact relationships between *Microphorites* and the modern 'Microphorinae' remain obscure, it is not possible to infer any accurate biological information based on its phylogenetic affinities (Nel 1997). Nevertheless, the specialized female genitalia shared by recent 'Microphorinae' and *Microphorites* could correspond to a 'functional adaptation of significance for oviposition', related to sandy biotopes (Chvála 1983: 72). Interestingly, Lourenço (2003) described a fossil scorpion that 'may represent an element living on litter rather than an arboricolous element' in the same amber. A Gryllotalpidae described from the amber of Archingeay, which is functionally adapted to sandy environments (Perrichot *et al.* 2002), supports the hypothesis that the resin was produced by plants growing in or close to such an environment, maybe a sandy beach along the sea.

Acknowledgements – The authors are greatly indebted to M. Marchand, owner of the Archingeay-Les Nouillers quarry where the Albian amber was discovered, and would like to acknowledge the different persons who contributed to the field investigations: D. Bourgeois, P. Courville, J.-J. Menier, G. De Ploëg, C. Pons and B. Videt. We also thank

G. Hodebert (MNHN) for drawing and mounting of figures and Dr Igor Shamshev (St Petersburg) for his suggestions and corrections. This paper is a contribution to the "ECLIPSE" CNRS project "Interactions Climat/Ecosystèmes entre l' Aptien et Paléocène".

REFERENCES

- CHVÁLA M. 1981 – Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). - *Entomologica Scandinavica* (Supplementum), **15**: 225-236.
- CHVÁLA M. 1983 – The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. 2. General part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae. - *Fauna Entomologica Scandinavica*, **12**: 1-279.
- CHVÁLA M. 1987 – Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera). 2. *Schistostoma* Beck. - *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, **84**: 133-155.
- COLLESS D.H. 1963 – An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. - *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **88**: 320-323.
- COLLINS K.P., WIEGMANN B.M. 2002 – Phylogenetic relationships and placement of the Empidoidea (Diptera: Brachycera) based on 28S rDNA and EF-1 α . - *Insect Systematics & Evolution*, **33** (4): 421-444.
- CUMMING J.M., BROOKS S.E. 2002 – *Electrophorella*, a new genus of parathalassiine flies from Baltic amber, with a cladistic analysis of the Microphorinae + Dolichopodidae lineage (Diptera: Empidoidea). - *Studia Dipterologica*, **9** (1): 41-54.
- CUMMING J.M., SINCLAIR B.J. 2000 – A new phylogenetic classification of the Empidoidea. - *21th International Congress of Entomology*, Foz do Iguassu, Brazil, 20-26 August 2000, Abstracts: 924.
- EVENHUIS N.L. 1994 – *Catalogue of the fossil flies of the World (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden, 570 p.
- GRIMALDI D.A., CUMMING J. 1999 – Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. - *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **239**: 124 p.
- HANDELSCH A. 1910 – Canadian Fossil Insects. Contributions to Canadian Palaeontology, volume 2. - *Canada Department of Mines, Geological Survey Branch, Memoir*, **12-P**: 93-129.
- HENNIG W. 1971 – Insektenfossilien aus der Unteren Kreide. 3. Empidiformia ("Microphorinae") aus der Unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. - *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **232**: 28 p.
- MELANDER A.L., 1927 – Diptera fam. Empididae. - *Genera Insectorum*, **185**: 1-434.
- MEUNIER F. 1902 – Etude de quelques Diptères de l'ambre. - *Annales de Science Naturelle, Zoologie*, Paris, **16**: 395-406.
- MEUNIER F. 1908 – Monographie des Empidae de l'ambre de la Baltique. - *Annales de Science Naturelle, Zoologie*, Paris, **7**: 81-135.
- MOREAU P. 1996 – Analyse de la transgression cénomaniennne sur la bordure nord-occidentale du Bassin de l'Aquitaine. *Géologie de la France*, **1**: 3-16.
- NEGROBOV O.P. 1978 – Flies of the superfamily Empidoidea (Diptera) from Cretaceous retinite in Northern Siberia. - *Paleontological Journal*, **12**: 221-228.
- NEGROBOV O.P. 1987 – On the system and phylogeny of flies of the family Dolichopodidae (Diptera). - *Entomological Review*, **66**: 16-20.
- NEL A. 1997 – The probabilistic inference of unknown data in phylogenetic analysis. - *In*: Gracolas P. (ed.) The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios. - *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **173**: 305-327.
- NÉRAUDEAU D., PERRICHOT V., DEJAX J., MASURE E., NEL A., PHILIPPE M., MOREAU P., GUILLOCHEAU F., GUYOT T. 2002 – Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). - *Geobios*, **35**: 233-240.
- PERRICHOT V., NÉRAUDEAU D., AZAR D., MENIER J.-J., NEL A. 2002 – A new genus and species of fossil mole cricket in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime, SW France (Insecta: Orthoptera: Gryllotalpidae). - *Cretaceous Research*, **23**: 307-314.
- SHAMSHEV I.V., GROOTAERT P. 2002 – A new genus of Microphorinae (Diptera: Empidoidea) from New Zealand. - *Belgian Journal of Entomology*, **4** (2): 129-144.
- SINCLAIR B.J. 1995 – Generic revision of the Clinocerinae (Empididae), and description and phylogenetic relationships of the Trichopezinae, new status (Diptera: Empidoidea). - *The Canadian Entomologist*, **127**: 665-752.
- WIEGMANN B.M., MITTER C., THOMPSON F.C. 1993 – Evolutionary origin of the Cyclorrhapha (Diptera): tests of alternative morphological hypotheses. - *Cladistics*, **9**: 41-81.

Annexe 3

The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae)

André Nel, Gérard Perrault, Vincent Perrichot and Didier Néraudeau.

Geologica Acta, 2004, 2(1): 23-29.

Abstract. *Gerontoformica cretacica* n. gen., n. sp., until now the oldest known ant, is described after a putative worker specimen, from the Uppermost Albian amber of France. Although its characters are those of modern ants, it does not fit in any recent ant subfamilies.

Keywords. Insecta. Hymenoptera. Formicidae. n. gen., n. sp. Early Cretaceous amber. France.

Résumé. *Gerontoformica cretacica* n. gen., n. sp., la plus ancienne fourmi connue jusqu'à présent, est décrite d'après une ouvrière présumée, dans l'ambre Albien terminal de France. Bien que ses caractères soient ceux de fourmis modernes, ce spécimen ne correspond à aucune des sous-familles actuelles.

Mots-clés. Insectes, Hymenoptera, Formicidae, n. gen., n. sp., Crétacé inférieur, ambre, France.

The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae)

A. NEL ^[1] G. PERRAULT ^[2] V. PERRICHOT ^[3] and D. NÉRAUDEAU ^[3]

^[1] Laboratoire d'Entomologie and CNRS UMR 8569, Muséum National d'Histoire Naturelle
45 Rue Buffon, F-75005, Paris, France. E-mail. anel@mnhn.fr

^[2] 4 allée des Sophoras, F-92330 Sceaux, France. E-mail. GHPSOF@club.internet.fr

^[3] Géosciences Rennes 1

Campus de Beaulieu, bâtiment 15, 263 Avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes Cedex, France. E-mails.
Vincent.Perrichot@univ-rennes1.fr and Didier.Neraudeau@univ-rennes1.fr

| ABSTRACT |

Gerontoformica cretacica n. gen., n. sp., until now the oldest known ant, is described after a putative worker specimen, from the Uppermost Albian amber of France. Although its characters are those of modern ants, it does not fit in any recent ant subfamilies.

KEYWORDS | Insecta. Hymenoptera. Formicidae. n. gen., n. sp. Early Cretaceous amber. France.

INTRODUCTION

Ants are very rare in the Cretaceous. Until now the oldest known ants are a male specimen attributed to the Formicinae or Dolichoderinae from the Lower Cenomanian of France (amber of the Ile d'Aix, Charente-Maritime) (Lacau et al., submitted) and undescribed 'primitive ants (Formicidae: Ponerinae n. gen. and *Sphecomyrma* n. sp. [Sphecomyrminae])' from the 'probable Turonian-Cenomanian Burmese amber' (Grimaldi et al., 2002, p. 3). Other Upper Cretaceous ants are known from the Turonian amber of New Jersey, Santonian amber of Taimyr, Campanian amber of Alberta, Upper Cretaceous Burmese amber (Dlussky, 1996; Ross and York, 2000; Zherikhin and Ross, 2000; Grimaldi and Agosti, 2000a; Grimaldi et al., 2002). Upper Cretaceous ants comprise Formicinae, Ponerinae, Dolichoderinae and the fossil subfamily Sphecomyrminae (Dlussky, 1999a; Grimaldi and Agosti, 2000a).

Nevertheless, Poinar et al. (1999, 2000) put in doubt the attribution to ants of the Cretaceous genera *Sphecomyrma* WILSON, CARPENTER and BROWN 1967 and *Brownimecia* GRIMALDI, AGOSTI and CARPENTER 1997 and considered that the ant fauna from the Hat Creek Lower Eocene amber (between 50 and 55 Ma, British Columbia) comprises the oldest record of Formicidae. These authors did not cite the other Upper Cretaceous taxa attributed to ants and a very rich and diverse ant fauna in the Oise amber (- 53 Ma, France) (Nel et al., 1999). The recent discoveries of a true Formicinae in the Turonian New Jersey amber and of a Formicidae in the Cenomanian of France are the final evidences of a probable Lower Cretaceous ant diversification (Grimaldi and Agosti, 2000a). The position of the Upper and Lower Cretaceous (Barremian to Cenomanian) group Armaniidae is still controversial, either considered as a separate family on the basis of a very thick petiole or ant subfamily (Grimaldi et al., 1997; Dlussky, 1999b; Grimaldi and

Agosti, 2000a). The other Lower Cretaceous fossils that have been attributed to Formicidae (from Brazil, Australia and Lebanese amber) are probably not ants (Jell and Duncan, 1986; Brandão et al., 1989; Darling and Sharkey, 1990; Naumann, 1993; Dlussky, 1999b; Poinar and Milki, 2001).

The Upper Albian amber of Archingeay/Les-Nouillers (Charente-Maritime, France) has given a very rich and diverse insect fauna, among which we discovered two ants. These specimens are a male and a worker, corresponding to very different taxa. The present discoveries strongly support a Lower Cretaceous age for the origin and first radiation of the Formicidae.

GEOLOGICAL SETTING

The coastal and fluvio-estuarine deposits of the Albo-Cenomanian transgression, eroding on a Kimmeridgian or Tithonian substratum, crop out widely in the Charente-Maritime region of SW France. These transgressive deposits correspond to a sand and laminated lignitic clay complex comprising two main formations (Moreau, 1996): 1) bottom resting on an eroded Jurassic substratum. The Formation is a lenticular lignitic clay containing large lumps of amber and interbedded in sands of varying thicknesses; and 2) a younger formation above, with laminated lignitic clay having small lumps of amber, interbedded in fine homogenous sands. The lower Formation is Uppermost Albian in age and the upper Formation is attributed to the Early Cenomanian (Néraudeau et al., 2002).

The amber containing the ant described here was collected from the Albian part of the Archingeay/Les-Nouillers quarry, within a lignitic clay lens that ranges from 0.1 to 1 m in thickness. This amber and the associated fossil wood were deposited in a coastal marine area, as indicated by the presence of oysters and teredinid bivalve holes in the wood and marine foraminifera in the lignitic clay.

SYSTEMATIC PALAEOLOGY

Order: Hymenoptera LINNAEUS, 1758

Family: Formicidae LATREILLE, 1809

GENUS *Gerontofornica* NEL and PERRAULT
n. gen.

Type species: *Gerontofornica cretatica* NEL and PERRAULT n. sp.

Diagnosis (worker characters): Presence of peg-like teeth on labrum and clypeus, made of large, cylindrical setae; mandibles long, strongly curved with a long apical tooth and a strong subapical tooth; masticatory margin not dentate; eyes present; geniculate antenna with twelve articles, with a long scape; propodeal lobes well developed; petiole well defined, pedunculate, with a rather large node and a strong constriction between it and gaster; a differentiated pretergite on first segment of gaster (third abdominal segment); gaster globose, without constriction between the segments; no sting; no acidopore; legs very long.

Etymology: *Geronto* after the very old age of this ant.

Gerontofornica cretatica n. sp.

Figures 1 and 2

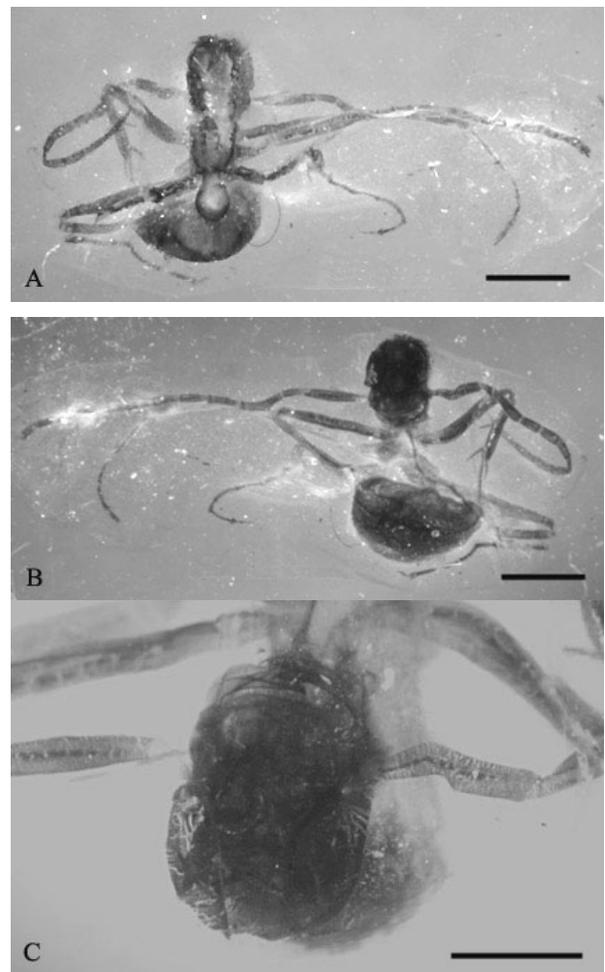


FIGURE 1 | *Gerontofornica cretatica* n. gen., n. sp., holotype specimen ARC 203.1. A) dorsal view. Scale bar: 1 mm. B) ventral view. Scale bar: 1 mm. C) head dorsal view. Scale bar: 0,5 mm.

Material: Holotype specimen ARC 203.1, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Locality deposit: Archingeay/Les-Nouillers, Charente-Maritime, France.

Geological age: Lower Cretaceous, Uppermost Albian (approximately 100 Million years). (Néraudeau et al., 2002).

Etymology: After the Cretaceous age of this ant.

Diagnosis: That of the genus.

Description: A nearly complete ant, without any trace of wings, certainly a worker. Only the right metathoracic leg is broken but all appendages are distorted, probably due to desiccation in amber. The metasoma and head are curled up so that the ventral part of the thorax is not visible. Total length of body 5.4 mm.

Head 1.1 mm long, 0.85 mm wide; no microsculpture on integument; eyes present but rather small and hardly visible; ocelli not visible; frontal carina absent; antennal sockets partly but not completely exposed, they only weakly abut posterior margin of clypeus; postclypeal triangle not visible; clypeus transverse, 0.2 mm long, 0.6 mm wide, with one anterior row of thirty two peg-like teeth, those in median part being the longest; labrum with about sixteen anterior teeth; antennae with twelve articles; antennal scape long (1.0 mm) and narrow (0.16 mm wide, scape length/width = 6.25), not reaching occipital border (scape index: scape length/head width = 1.17), but broken at base so that it is not possible to determine if their radicles deviate much from their long axis; antennal funiculus 3.7 mm long; ratio (scape length/length funiculus) = 0.27; index IK1 (length scape/length antenna) = 0.21; funiculus with eleven segments; not increasing in width apically; funicular segment lengths, without distinct club (basal diameter > apical diameter) 0.3/0.55/0.4/0.4/0.35/0.35/0.3/0.3/0.28/0.28/0.28; both mandibles not triangular in shape, but very long, 0.6 mm wide, and strongly curved, without small masticatory small teeth but with a sharp and long inner tooth, 0.10 mm long, and a sharp apical tooth, 0.25 mm long. Bases of mandibles well separated, 0.6 mm apart; distal halves of mandibles overlapping; maxillary palps not visible hidden under head.

Alitrunk (= mesosoma = thorax + propodeum): about 2.1 mm long; bare and without significant microsculpture; no supplementary sclerite visible; a distinct suture between pronotum and mesonotum; suture between mesonotum and metanotum not visible, partly destroyed except laterally; propodeum elongate

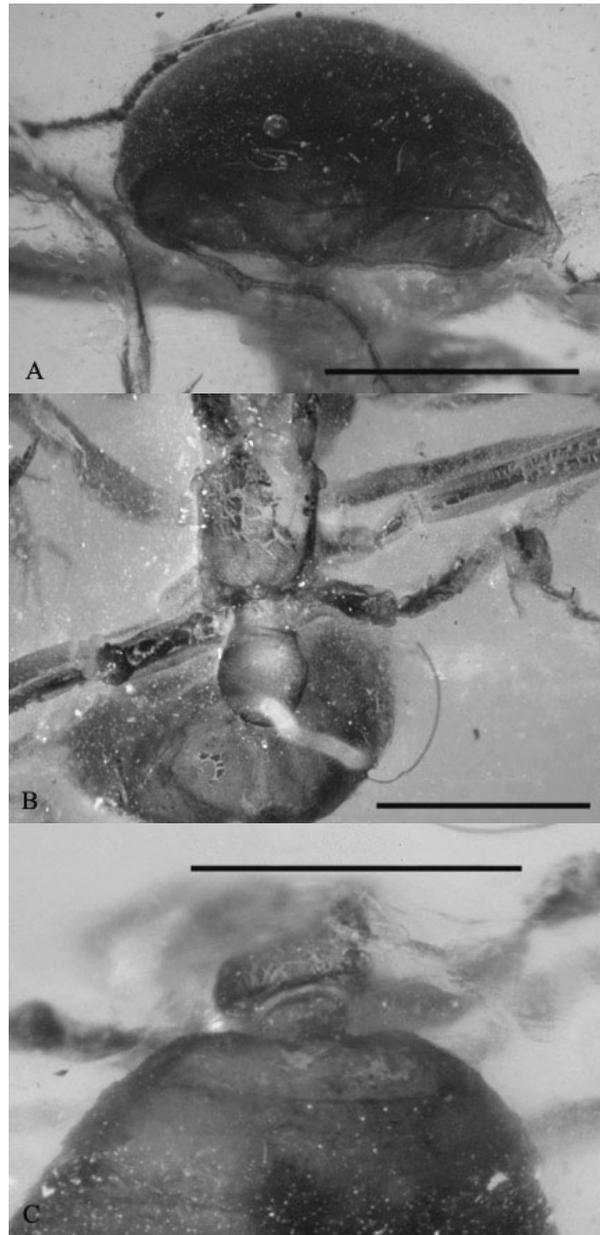


FIGURE 2|*Gerontofornica cretacica* n. gen., n. sp., holotype specimen ARC 203.1. A) apex of abdomen. B) petiole, dorsal view. C) pretergite of first segment of gaster. Scale bar: 0,5 mm.

with anterior edge probably rather high but partly destroyed; metathoracic spiracles visible, rounded and protruding in anterior part of propodeum; propodeal spiracles not visible; metapleural gland orifices not visible, if present hidden by latero-posterior gibbositities; lateral propodeal lobes clearly visible from above, 0.6 mm long.

All legs deformed but very long; no trochantellus visible; pretarsal claws simple but long, 0.1 mm. Spur

formula 1:2:2. Medium and hind leg with major tibial spur finely pectinate, that of hind legs corresponding to a setose area on distal end of tibia; all tarsomeres with two inner rows of small setae and three strong apical setae; lengths of leg segments (in order of trochanter-femur-tibia-basitarsomere-tarsi 2 to 5 in mm): fore leg, 0.25/1.35/1.1/?; mid leg, 0.25/1.35/1.3/0.75/0.8; unknown in hind leg.

Petiole well distinct from propodeum and gaster, 0.75 mm long, with an anterior peduncle, 0.25 mm wide, and a strong posterior dorsal node, 0.3 mm high and 0.47 mm wide; it is not possible to determine if a tergo-sternal fusion is present or not; a strong posterior constriction of petiole present at its attachment on gaster, posterior foramen 0.18 mm wide; pretergite of first segment of gaster clearly visible in posterior foramen of petiole, 0.2 mm wide, without a dorsal notch.

Gaster strongly deformed, but globose, about 1.5 mm long, 1.7 mm maximum wide; last metasomal segments retracted; no constrictions between gastral segments; first segment of gaster about the same length as segments 2 and 3; spiracles not visible; hypopygium lacking an acidopore; both hypopygium and pygidium not strongly sclerotized, with a row of short setae; no sting visible, even though cuticle between hypopygium and pygidium is transparent.

Relationships with the Formicidae

Very few synapomorphies can be found to affirm the membership with ants of this unique worker incompletely preserved by fossilization. The general habitus of this fossil is similar to that of an ant worker, more precisely that of a Formicinae or a Dolichoderinae, but some characters exclude affinities with these subfamilies (see below). It can be included in Formicidae because of the following characters: head probably prognathous with geniculate antennae and relatively long scape not reaching occipital border (Baroni-Urbani, 1989; Baroni-Urbani et al., 1992). Unfortunately, the presence of a metapleural gland cannot be ascertained in our fossil. Gauld and Bolton (1988) considered this character as a synapomorphy of the Formicidae. Grimaldi et al. (1997) and Grimaldi and Agosti (2000b: 691) emphasized its importance, but its orifice is not always visible outside (Gauld and Bolton, 1988), as it is in the recent genera *Oecophylla*, *Camponotus*, *Polyrachis*, *Phasmomyrmex* and *Dendromyrmex* that have no visible gland orifice (that does not signify the absence of the metapleural gland).

The first segment of the metasoma (true abdominal segment II) of *Gerontoformica* n. gen. is a well-differentiated petiole, with a peduncle and a high

node, and it is distinctly separated from the gaster by a deep constriction. A pretergite is easily recognisable in front of the second abdominal segment of the metasoma (true abdominal segment III). Nevertheless, the presence of a differentiated petiole cannot be considered a formicid synapomorphy because it is present in other hymenopteran families, in particular *Apterogyna* in the Bradynobaenidae, though *Apterogyna* is hypognathous.

A more interesting character is the presence of comb-like or pectinate spurs on the second and third tibiae (the pectinate spur and the simple spur of the middle right leg are particularly well preserved; the pectinate spur of the right hind legs is embedded in turbid amber). According to Brothers (1975), a comb-like calcar (the pectinate spur) on the hind legs occurs only in some Formicidae and Methocidae. The latter cannot be confused with ants based on other characters (no petiole, scape very short).

Relationships with recent formicid subfamilies

Many of the characters used in recent phylogenetic analyses of the Formicidae (Taylor, 1978; Ward, 1990; Bolton, 1990a,b; Shattuck, 1992; Brothers, 1992; Baroni-Urbani et al., 1992; Grimaldi et al., 1997) indicate affinities of *Gerontoformica* n. gen. with the Formicinae and Dolichoderinae, i.e. the absence of a sting, the presence of a well defined petiole (Bolton, 1994) and the presence of a pectinate tibial spur on the middle and hind legs (Brothers, 1975). The fact that some recent Dolichoderinae (*Dolichoderus bidens*) have a very atrophied sting, hardly visible under dissection is not contradictory, even if it would be the case for *Gerontoformica* n. gen.

The Dolichoderinae generally have a pectinate spur on the middle and hind legs (Emery, 1912) as it is the case in *Gerontoformica* n. gen., but a 1,2,2 formula with three pectinate spurs is not rare in ants and thus not significant. *Paraponera clavata* (FABRICIUS 1775) for instance has the same formula.

But *Gerontoformica* n. gen. has well-developed, clearly visible, propodeal lobes, which would exclude affinities with recent Dolichoderinae, Formicinae and Aneuretinae (Shattuck, 1992). The Formicinae would be also excluded because of the absence of an acidopore, and the Dolichoderinae because of the absence of a pretergal notch on the first segment of the gaster (segment III).

Peg-like teeth are present on the clypeus of Amblyoponini, except *Amblyopone mutica* (SANTSCHI 1914). It is described by Ward (1994) and considered

by Grimaldi et al. (1997) as an autapomorphy of this tribe. The presence of peg-like teeth on the labrum and not on the clypeus is a character of the Apomyrminae [*Apomyrma stygia* BROWN, GOTWALD and LÉVIEUX 1971] and of the Probolomyrmicinae [*Probolomyrmex guineensis* (PERRAULT 2000)]. But no recent ant has the combination of these two characters. Some ants have a denticulate clypeus, but it is not comprised of isolated setae as in *Gerontoformica* n. gen.

Finally, *Gerontoformica* n. gen. does not fit into any recent ant subfamilies. Though it has characters of modern ants, even if in a unique combination. It remains possible that propodeal lobes could have been present in an extinct dolichoderine lineage. *Gerontoformica* n. gen. has no pretergal notch on the first segment of the gaster (true abdominal segment III) but it is also the case in modern Aneuretinae.

Because of the preliminary state of ant phylogeny and the clearly incomplete fossil record, especially for Cretaceous taxa, it is best not to create a new supra-generic taxon for this fossil.

Comparison with workers and female of known fossil subfamilies

Gerontoformica cretacea n. gen., n. sp., has a petiole distinctly higher and with a larger node than in *Sphecomyrma* and Bradynobaenidae. The shape of the petiole is in fact highly polymorphic in ants. The IK1 index (= 21%) of *Gerontoformica* n. gen. is very low for an ant (ranging between 30-40%, after Grimaldi et al. (1997, p. 8)), but these authors put in doubt the value of this index proposed by Dlussky. In the Upper Cretaceous ant *Sphecomyrma freyi* WILSON et al. 1967 this index is 22%. A more interesting character is the long scape of *Gerontoformica* n. gen. and *Sphecomyrma*, also shared by recent ants.

Gerontoformica n. gen. differs from the rather poorly known Middle Eocene Formiciinae LUTZ 1986 by having mandibles with only two strong teeth, long tarsi and probably a longer petiole (but the Formiciinae are only known from alates) (Lutz, 1986). Among late Cretaceous ants, *Gerontoformica* n. gen. cannot be attributed to the subfamily Sphecomyrminae and to the enigmatic genus *Haidomyrmex* DLUSSKY 1996 (Burmese amber, attributed to the Sphecomyrminae by this author but considered of 'obscure' position by Grimaldi et al., 1997), because of its higher petiole, absence of a tooth on pretarsal claws, a peduncle distinctly longer than wide, absence of sting, very strong mandible teeth, second funicular segment not distinctly longer than others (Dlussky, 1975, 1987, 1996; Grimaldi et al., 1997, p. 8). *Gerontoformica* n. gen. differs from the Cretaceous formicine genus

Kyromyrma GRIMALDI and AGOSTI 2000 in its mandible structure and absence of an acidopore. It differs from the Cretaceous genera *Brownimecia* GRIMALDI et al. 1997 and *Canapone* DLUSSKY 1999 in the absence of a constriction between the first and second segments of the gaster. It differs from the rather poorly preserved Cretaceous dolichoderine *Eotapinoma macalpini* DLUSSKY 1999 by the high petiole.

The comparison of *Gerontoformica* n. gen. with the Armaniidae is much more delicate because all the taxa attributed to this group are described from impressions in sedimentary rock. An additional difficulty is that they are alates, though many characters of the worker are similar in the female alates, except for the thorax. Dlussky (1983) proposed the following diagnosis of Armaniidae: 1) (geniculate antennae) with very short scape, approximately equal to the third segment in the female. In *Gerontoformica* n. gen., the third antennal segment is distinctly shorter than the scape; 2) peduncle very short, approximately as long as wide in female. In *Gerontoformica* n. gen., the peduncle is very long, but some recent ants have also very short peduncle; 3) mandible short, without masticatory margin, bidentate with apical and preapical teeth in female alates. In *Gerontoformica* n. gen., the mandibles are long, but they have the same organization of teeth (see Dlussky, 1983, fig. 3b). Dlussky (1999, p. 274) considered such bidentate mandibles similar to those of primitive solitary wasps, but as noted above, similar mandibles occur in recent ants; 4) metapleural glands developed, at least in some species, but its orifice is very difficult to observe in many recent ants and in amber fossils. Grimaldi and Agosti (2000a, fig. 2) put in doubt its presence in Armaniidae and recent inspection of armaniids in the PIN collection (Moscow) by D. Grimaldi (pers. comm.) revealed that preservation is insufficient to determine the presence or absence of a metapleural gland in these fossils; 5) hind leg with trochantellus. After Wilson (1987, p. 50), this character would be erroneous, but Grimaldi et al. (1997, p. 18-19) noted the presence of a genuine Cretaceous ant with a trochantellus. Furthermore, it is probably very difficult to observe such a small structure in impressions, so this character is too uncertain to be used in the diagnosis of Armaniidae. *Gerontoformica* n. gen. has no visible trochantellus; 6) spur formula 1:2:2, as in *Gerontoformica* n. gen. but also in many recent ants; 7) sting developed; 8) petiole very thick, i.e. broadly attached to gaster. This character is difficult to establish for fossils preserved in impression because of the deformations due to compression. Nevertheless, the petioles of *Armania robusta* DLUSSKY 1983 and other Armaniidae indeed appear more broadly attached to the gaster than in *Gerontoformica* n. gen. and recent

ants (see Wilson, 1987, fig. 4B; Dlussky, 1983, 1999b).

Gerontoformica n. gen. only shares with at least some Armaniidae (this character is unknown in many species) bidentate mandibles, though they are large, not short. The petiole of Armaniidae seems to be in a more plesiomorphic condition than in *Gerontoformica* n. gen. and Formicidae *sensu stricto* (Grimaldi and Agosti, 2000a). *Gerontoformica* n. gen. cannot be considered as an Armaniidae.

In conclusion, *Gerontoformica* n. gen. is one of the oldest known true ant, dated from the Uppermost Albian. Its strongly acute, large mandibles, combined with peg-like teeth on the clypeus and on the labrum, and its long legs seem to be well adapted to a predaceous life. The present discovery is not very surprising as Lacau et al. (submitted) described an ant related to Formicinae and Dolichoderinae in the Cenomanian of France and Grimaldi and Agosti (2000a) a Formicinae in the Turonian. The high diversity of these Cretaceous ants is more surprising. We have also discovered an alate ant very closely related to *Haidomyrmex* DLUSSKY 1996 in the same amber outcrop with *Gerontoformica*, which suggests a similar Albian age for the Burmese amber, as indicated by Cruickshank and Ko (2003). All these discoveries strongly support a very older age for the 'first' ant, probably before the Albian, in which case the lack of ants in the very rich Lebanese amber is surprising. Maybe the formicid lineage did not appear in the palaeocontinent of Gondwana, to which Lebanon was connected during the Early Cretaceous. But the lack of Early Cretaceous ant in diverse northern deposits of Siberia, England and Spain suggests that the earliest radiation of ants may have been quite sudden or that the first ants occupied very particular biotas and escaped fossilisation.

ACKNOWLEDGMENTS |

We thank Dr Villemant-Lemkaden Claire for her help in the consultation of the collections of the Laboratoire d'Entomologie, MNHN, Paris, and M. Gaël de Ploëg for the very delicate preparation of the type specimen. We also thank Dr Cesare Baroni-Urbani and Dr. David Grimaldi for their useful comments on the first version of this paper. This paper is a contribution to the 'ECLIPSE' CNRS project untitled 'Interactions Climat/Ecosystèmes entre l'Aptien et le Paléocène'.

REFERENCES |

- Baroni-Urbani, C., 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion on the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1, 137-168.
- Baroni-Urbani, C., Bolton, B., Ward, P.S., 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 17, 301-329.
- Bolton, B., 1990a. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 24, 1339-1364.
- Bolton, B., 1990b. Abdominal characters and status of the cerapachyne ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 24, 53-68.
- Bolton, B., 1994. Identification guide to the ant genera of the World. Harvard University Press, Cambridge, London, Massachusetts, England, [iv] + 222 pp.
- Brandão, C.R.F., Martins-Neto, R.G., Vulcano, M.A., 1989. The Earliest known fossil ant (first Southern Hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Psyche*, 96 (3-4), 195-208.
- Brothers, D.J., 1975. Phylogeny and classification of the Aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin*, 50 (11), 483-648.
- Brothers, S.O., 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae. *Systematic Entomology*, 17, 199-206.
- Brothers, D.J., Finnamore, A.T., 1993. Chapter 8. Superfamily Vespoidea. In Goulet, H., Huber, J.T. (eds). *Hymenoptera of the World: an identification guide to families*, 161-278. Research Branch Agriculture Canada Publication, Ottawa, 1894/E.
- Cruickshank, R.D., Ko, K., 2003. Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, Northern Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21(5), 441-455.
- Darling, D.C., Sharkey, M.J., 1990. Hymenoptera. In Grimaldi, D.A. (ed.). *Insects from the Santana formation, Lower Cretaceous, of Brazil*, 123-153, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 195, New York.
- Dlussky, G.M., 1975. [Family Formicidae]. In Rasnitsyn, A.P. (ed.). [Hymenoptera Apocrita of the Mesozoic.], 114-122, *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR*, 147. [In Russian]
- Dlussky, G.M., 1983. A new family of Upper Cretaceous Hymenoptera: an intermediate link between the ants and the scolioids. *Paleontological Journal*, 17 (3), 63-76.
- Dlussky, G.M., 1987. New Formicoidea (Hymenoptera) from the Late Cretaceous. *Paleontological Journal*, 21 (1), 131-135.
- Dlussky, G.M., 1996. Ants (Hymenoptera: Formicidae) from Burmese Amber. *Paleontological Journal*, 30 (4), 449-454.
- Dlussky, G.M., 1999a. New Ants (Hymenoptera, Formicidae) from Canadian Amber. *Paleontological Journal*, 33 (4), 409-412.
- Dlussky, G.M., 1999b. The first find of the Formicoidea (Hymenoptera) in the Lower Cretaceous of the Northern Hemisphere. *Paleontological Journal*, 33 (3), 274-277.
- Emery, C., 1912. *Genera insectorum. Hymenoptera. Famille Formicidae. Sous-famille Dolichoderinae. Genera Insectorum, Desmet-Verneuil (publ.), Bruxelles*, 137, 50 pp.
- Gauld, I., Bolton, B., 1988. *The Hymenoptera. British Museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford*, 452 pp.

- Grimaldi, D.A., Agosti, D., 2000a. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Science, Philadelphia*, 97 (25), 13678-13683.
- Grimaldi, D.A., Agosti, D., 2000b. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: comment. *The Canadian Entomologist*, 132 (5), 691-693.
- Grimaldi, D.A., Agosti, D., Carpenter, J.M., 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*, 3208, 1-43.
- Grimaldi, D.A., Engel, M.S., Nascimbene, P.C., 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *American Museum Novitates*, 3361, 1-71.
- Jell, P.A., Duncan, P.M., 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra fossil bed, (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. In Jell, P.W., Roberts, J. (eds). *Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra fossil bed, South Gippsland, Victoria*, 111-205, *Memoirs of the Association of the Australasian Palaeontologists*, Sydney, 3.
- Lacau, S., Fleck, G., Orliac, M., Menier, J.-J., Néraudeau, D., Perrichot, V., Nel, A. submitted. The oldest known ant of the formicine-dolichoderine lineage. Phylogenetic implication (Insecta: Hymenoptera). *Palaeontology*.
- Lutz, H., 1986. A new subfamily of the Formicidae (Insecta: Hymenoptera) from the Middle Eocene oil shale of the "Grube Messel" near Darmstadt (W. Germany, S. Hesse). *Senckenbergiana Letheica*, 67 (1-4), 177-218.
- Naumann, I.D., 1993. The supposed Cretaceous ant *Cretacoformica explicata* Jell and Duncan. *Journal of Australian Entomological Society*, 32 (4), 353-356.
- Nel, A., de Plöeg, G., Dejax, J., Dutheil, D., de Franceschi, D., Gheerbrant, E., Godinot, M., Hervet, S., Menier, J.-J., Augé, M., Bignot, G., Cavagnetto, C., Duffaud, S., Gaudant, J., Hua S., Jossang, A., de Lapparent de Broin, F., Pozzi, J.-P., Paicheler, J.-C., Bouchet, F., Rage, J.-C., 1999. Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7): Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes*, 329, 65-72.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Nel, A., Dejax, J., Masure, E., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Géobios*, 35 (2), 233-240.
- Perrault, G.H., 2000. Les Probolomyrmecinae, nouvelle sous-famille pour le genre *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 105 (3), 253-272.
- Poinar, G.O.Jr., Archibald, B., Brown, A., 1999. New amber deposit provides evidence of Early Paleogene extinctions, paleoclimates and past distributions. *The Canadian Entomologist*, 131 (2), 171-177.
- Poinar, G.O.Jr., Baroni Urbani, C., Brown, A., 2000. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene. Reply. *The Canadian Entomologist*, 132 (5), 695-696.
- Poinar, G.O.Jr., Milki, R., 2001. Lebanese amber. The oldest ecosystem in fossilized resin. Oregon State University Press, 96 pp.
- Ross, A.J., York, P.V., 2000. A list of type and figured specimens of insects and other inclusions in Burmese amber. *Bulletin of the Natural History Museum, London, Geology*, 56 (1), 11-20.
- Shattuck, S.O., 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae, and Formicinae. *Systematic Entomology*, 17, 199-206.
- Taylor, R.W., 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living fossil-ant rediscovered. *Science*, 201, 979-985.
- Ward, P.S., 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Formicidae): generic revision and relationship to other Formicidae. *Systematic Entomology*, 15, 449-489.
- Ward, P.S., 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology*, 19 (2), 159-175.
- Wilson, E.O., 1987. The earliest known ants: an analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization. *Paleobiology*, 13 (1), 44-53.
- Zherikhin, V.V., Ross, A.J., 2000. A review of the history, geology and age of Burmese amber (Burmite). *Bulletin of the Natural History Museum, London, Geology*, 56 (1), 3-10.

Manuscript received June 2002
revision accepted October 2002

Annexe 4

The oldest trigonalid wasp in the Late Albian amber of Charente-Maritime (SW France) (Hymenoptera: Trigonalidae)

André Nel, Vincent Perrichot and Didier Néraudeau

Eclogae Geologicae Helvetiae, 2003, 96(3): 503-508.

Abstract. *Albiogonalyis elongatus* gen. n., sp. n., oldest known representative of the family Trigonalidae, is described from the Late Albian amber of France. It could be placed in a very basal position, as sister group of the modern representatives of the family. The positions of the fossil taxa currently attributed to this family are discussed. Except for *Cretogonalyis taimyricus* RASNITSYN 1977, almost all of these taxa are too poorly preserved or described for accurate attributions to this family.

Keywords. Insecta, Hymenoptera, Trigonalidae, *Albiogonalyis elongatus* gen. n., sp. n., amber, Late Albian, Charente-Maritime, France.

Résumé. *Albiogonalyis elongatus* gen. n., sp. n., plus ancien représentant connu de la famille Trigonalidae, est décrit dans l'ambre Albien terminal de France. Il pourrait constituer le groupe frère des représentants modernes de la famille, avec une position très basale dans la phylogénie du groupe. La position des taxons fossiles attribués à cette famille est discutée. A l'exception de *Cretogonalyis taimyricus* RASNITSYN 1977, presque tous sont trop faiblement préservés ou décrits pour être attribués à la famille Trigonalidae avec certitude.

The oldest trigonalid wasp in the Late Albian amber of Charente-Maritime (SW France) (Hymenoptera: Trigonalidae)

ANDRÉ NEL¹, VINCENT PERRICHOT² & DIDIER NÉRAUDEAU²

Key words: Insecta, Hymenoptera, Trigonalidae, *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., amber, Late Albian, Charente-Maritime, France

ABSTRACT

Albiogonalyx elongatus gen. n., sp. n., oldest known representative of the family Trigonalidae, is described from the Late Albian amber of France. It could be placed in a very basal position, as the sister group of the modern representatives of the family. The positions of the fossil taxa currently attributed to this family are discussed. Except for *Cretogonalyx taimyricus* RASNITSYN 1977, almost all of these taxa are too poorly preserved or described for accurate attributions to this family.

RESUME

Albiogonalyx elongatus gen. n., sp. n., plus ancien représentant connu de la famille Trigonalidae, est décrit de l'ambre de l'Albien supérieur de France. Il est dans une position basale, comme groupe frère des représentants modernes de la famille. Les positions des taxons fossiles attribués à cette famille sont discutées. Mis à part *Cretogonalyx taimyricus* RASNITSYN 1977, presque tous ces taxons sont trop mal conservés ou décrits pour une attribution correcte à cette famille.

1. Introduction

The Trigonalidae is a small hymenopteran family that comprises 88 species in sixteen recent genera (Carmean & Kimsey 1998). Very few fossils have been attributed to this group, ranging from the Lower Cretaceous to the Oligocene: *Turgonalus cooperi* RASNITSYN & JARZEMBOWSKI 1998, described from the Lower Barremian of England (Rasnitsyn et al. 1998); *Darbigonalus capitatus* RASNITSYN 1986, from the Early Cretaceous of Gurvaneren Formation, West Mongolia (Rasnitsyn 1986); *Cretogonalyx taimyricus* RASNITSYN 1977, from the Cenomanian amber of the Taimyr Peninsula, Russia (Rasnitsyn 1977); *Turgonalus minor* RASNITSYN 1990, from the Cretaceous of Transbaikalia, Russia (Rasnitsyn 1990); '*Trigonalys*' *bischoffii* STATZ 1938, from the Oligocene of Rott, Germany (Statz, 1938). In addition, Martínez-Delclòs et al. (1999) listed undescribed specimens of the family 'Trigonalidae' in the Aptian/Albian Spanish amber of Alava. Furthermore, Cockerell (1917) described *Trigonalys pervetus* and (1920) listed the family 'Trigonalidae' in the Albian Burmese amber (recent Albian datation by Cruickshank & Ko 2003), although Antropov

(2000) transferred it in the Sphecidae. However, nearly all these fossils are too poorly preserved for really accurate systematic attributions. Thus, the present discovery of a fossil wasp belonging to this family in the Upper Albian amber of Archingeay (Charente-Maritime, France) is of great interest to estimate the age and origin of this family.

2. Material and methods

The specimen studied here was discovered in a piece of amber together with four other insects (see the list of taxa in the systematic palaeontology section below). This lump, as the most of the amber lumps from the outcrop of Archingeay-Les Nouillers, is honey-coloured to clear brown and rather dusty. It was thus impossible to study this inclusion without preparing the specimen. First, each inclusion was separated from others, and the surrounding amber was removed in order to get as close as possible to the inclusion and to view its entire habitus. These operations were realized under a stereomicroscope using shaving blades transformed into micro-saws. Then, the separated specimens were embedded in

¹ Laboratoire d'Entomologie and CNRS UMR 5143, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45, Rue Buffon, F-75005, Paris, France. E-mail: anel@mnhn.fr

² Géosciences Rennes, CNRS UMR 6118, Université Rennes1, Campus de Beaulieu, bât. 15, 263, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France. E-mail: Vincent.Perrichot@univ-rennes1.fr, Didier.Neraudeau@univ-rennes1.fr



Fig. 1 – *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., holotype ARC 205.1; photography of general habitus. Scale bar represent 2 mm.

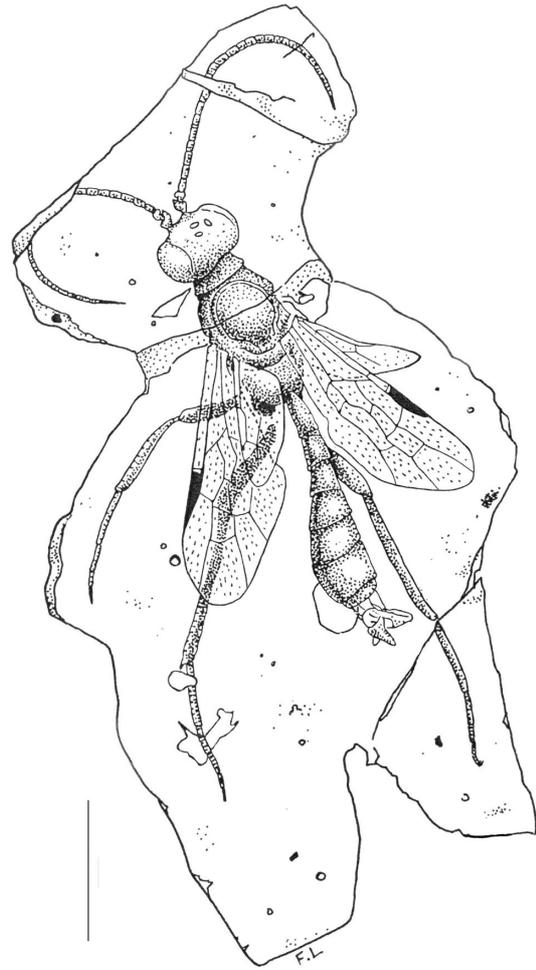


Fig. 2 – *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., holotype ARC 205.1; reconstruction of the general habitus. Scale bar represent 2 mm.

Canada balsam between cover glasses, allowing an easier view of all sides of the insect during its study. We follow the terminology of Huber & Sharkey (1993) for the systematic description.

3. Systematic palaeontology

Superfamily Trigonaloida CRESSON 1887
Family Trigonalidae CRESSON 1887

Genus *Albiogonalyx* gen. n.

Type species. – *Albiogonalyx elongatus* sp. n.

Gender. – Masculine.

Etymology. – After the Albian age of this fossil, and ‘gonalyx’ derived from the genus *Trigonalys*.

Diagnosis. – Easily distinguishable from modern taxa by the following characters: antennae with 25 cylindrical flagellomeres; in hind wing, part of M distal of r-m present and part of

A distal of cu-a present as a nebulous vein, metasoma very elongate and narrow, about ten times as long as broad, tergite VII with two rather long lobes.

Albiogonalyx elongatus sp. n. (Figs. 1-6)

Holotype. – Female specimen ARC 205.1, in the same piece of amber with two Coleoptera, one Hymenoptera: Proctotrupoidea, and one larva of Neuroptera: Myrmeleontoidea: Ascalaphidae? Deposited in the Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, France.

Type locality. – Archingeay, Charente-Maritime, SW France.

Stratigraphic horizon. – Lower Cretaceous, Uppermost Albian (Néraudeau *et al.*, 2002).

Etymology. – After its very elongate and narrow metasoma.

Diagnosis. – That of the genus.

Description. – Body 5.4 mm long.

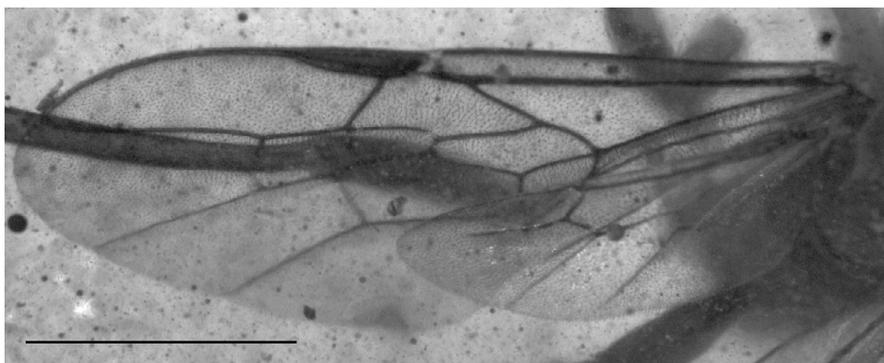


Fig. 3 – *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., holotype ARC 205.1; photography of the left wings. Scale bar represents 1 mm.

Head 0.6 mm long, 1.0 mm wide, ratio length/width 0.6; labrum narrow elongate; right mandible strong, with four teeth, left mandible not visible; other mouthparts not or very poorly visible; three ocelli; a slight supra-antennal elevation above the torulus; antennae inserted on frons, 3.8 mm long, with a short scape, 0.2 mm long, ratio length of scape/length of antenna 0.05, pedicel 0.08 mm long, ratio length of pedicel/length of scape 0.4, 25 cylindrical flagellomeres, the apical one being conical; numerous sparse white scales on middle flagellomeres; malar space without a deep depression for reception of scape; eyes oval, large, well separated, 0.4 mm apart.

Mesosoma 1.88 mm long, 0.88 mm wide, ratio length/width 2.14; no triangular axilla and median groove on mesoscutum; propodeum broader than long, 0.4 mm long, 0.52 mm wide, ratio length/width 0.77, without any visible sculpturing ornamentation.

Legs. Only middle and hind legs are preserved, with five tarsomeres; tarsomeres 1-4 each with plantar lobe, 0.02 mm long; mid femur about 1 mm long, 0.2 mm wide, ratio length/width 5.0; tibia 1.12 mm long, 0.12 mm wide, ratio length/width 9.3, tarsus 1.48 mm long; hind femur about 1.2 mm long, 0.24 mm wide, ratio length/width 5; tibia 1.72 mm long, 0.16 mm wide, ratio length/width 10.75, tarsus 1.84 mm long; coxae, trochanters and trochantelli not preserved; tarsal claws with a preapical small tooth.

Fore wing hyaline, 3.28 mm long, 1.12 mm wide, ratio length/width 2.93; veins C and Sc+R distinct; pterostigma black, 0.52 mm long, 0.12 mm wide, ratio length/width 4.33; Rs separating from Sc+R basal of pterostigma (0.16 mm); basal part of Rs straight, relatively long (0.28 mm) before its fusion with M; basal part of vein M moderately curved, 0.24 mm long; base of M 0.96 mm from wing base, aligned with cross-vein 1cu-a; Rs+M rather long (0.4 mm long); distal free part of M, before its contact with 1m-cu short (0.08 mm long); distal free part of Rs, before its contact with r-rs longer (0.32 mm long); cross-vein 2r-m aligned with r-rs; 2m-cu ending in cell [2Rs]; 3r-m present but with its median part nebulous; distal part of vein Cu strongly bent posteriorly; 2cu-a very short (0.04 mm long), distinctly shorter than 1cu-a; 1m-cu ending in M distal of fork of Rs+M; 2m-cu well defined but with a short nebulous part near its anterior end; distal ends of M and Cu well defined and reaching wing margin; no vein 2A+3A and cross-vein a; all cells [1M], [2M], [1R1], [1Rs], [2Rs], and [2R1] closed; [2R1]

longer than other distal cells, 1.24 mm long, 0.32 mm wide, ratio length/width 3.87; [1R1] 0.72 mm long, 0.24 mm wide, ratio length/width 3.0; [1Rs] 0.32 mm long, 0.12 mm wide, ratio length/width 2.66; [2Rs] 0.36 mm long, 0.16 mm wide, ratio length/width 2.25; [1M] 0.6 mm long, 0.2 mm wide, ratio length/width 3.0; [2M] 0.68 mm long, 0.24 mm wide, ratio length/width 2.83.

Hind wing hyaline, 1.6 mm long, 0.56 mm wide, ratio length/width 2.85; distal part of Rs 0.36 mm long, not reaching wing margin; cross-vein r-m long and oblique, 0.12 mm long; distal parts of M and Cu reaching wing margin; a distinct angle between cu-a and vein A; distal part of vein A present but nebulous; vein cu-a 0.08 mm long; vein C present at wing base but only 0.2 mm long; no visible posterior lobe at wing base; five strong distal hamuli.

Metasoma pedunculate, very elongate, higher than broad, 3.44 mm long, 0.32 mm wide in broadest part, ratio length/width 10.75, sterna hard, convex; no metasomal armature on sternum II or III; spiracles not visible, probably absent, ovipositor very reduced, not surpassing apex of metasoma, sternite VII with two broad and long lobes, 0.4 mm long, 0.28 mm wide, ratio length/length of metasoma 0.11; cerci visible, 0.08 mm long.

4. Discussion

If we follow the key to modern wasp families proposed in Mason (1993), *Albiogonalyx* gen. n. falls in the Trigonalidae. There is still no real consensus on the phylogenetic relationships of the Trigonalidae. Among other papers, Downton et al. (1997) considered the Trigonalidae, in their molecular phylogeny of the Apocrita, as the sister group of the Megalyridae, in the clade Evaniomorpha. Ronquist et al. (1999: figs 5-9) proposed several other phylogenetic hypotheses, depending on the method to obtain them. Lastly, Rasnitsyn (2002: fig. 331), following Rasnitsyn (1988), considered the Trigonalidae as a 'sister group' of a paraphyletic lineage Megalyridae (+ Stephanidae). He characterized the group Megalyridae + Stephanidae + Trigonalidae by the hind wing vein A lost beyond cu-a. In *Albiogonalyx* gen. n., the vein A, although nebulous, is not absent. Rasnitsyn (1988, 2002) also characterized the Trigonalidae by the following characters: (1) mandibular dentition asymmetrical

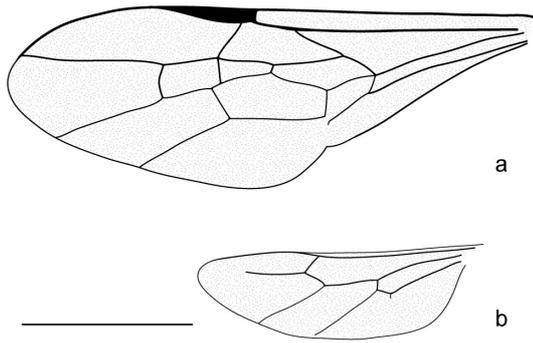


Fig. 4 – *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., holotype ARC 205.1; reconstruction of wings: a. left fore wing, b. left hind wing. Scale bar represents 1 mm.

(four teeth in right mandible and three in left, unlike three in Megalyridae). Carmean & Kimsey (1998) noted that this character is secondarily lost in three modern genera. The presence of four teeth in the right mandible of *Albiogonalyx* gen. n. strongly suggests that it is of the trigonalid type; (2) median mesoscutal sulcus absent, as in *Albiogonalyx* gen. n. but also in the modern megalyrid genus *Carminator* SHAW 1988 (Shaw, 1988: 107); (3) metasomal sterna hard, convex, as in *Albiogonalyx* gen. n.; (4) ovipositor internalised, as in *Albiogonalyx* gen. n.. Furthermore, after the diagnosis of the Trigonalidae of Carmean & Kimsey (1998), *Albiogonalyx* gen. n. has the following further derived characters: (5) presence of sparse white scales on the female flagellomeres ('feature unique to all members of this family'); (6) presence of a supra-antennal elevation. It also has the following other, plesiomorphic characters: (7) tarsi with plantar lobes; (8) fore wing with complete venation; (9) hind wing with two closed cells; (10) numerous antennomeres (25 in *Albiogonalyx* gen. n.). *Albiogonalyx* gen. n. has not the 'metasomal armature' proper to some modern Trigonalidae.

If we follow Shaw (1988) in his redefinition of the Megalyridae as a monophyletic group, *Albiogonalyx* gen. n. does not fit in it because it has not the main apomorphic character of the family, i.e. hind wing venation greatly reduced. It can also be separated from this family after the following key characters (but some are either plesiomorphies or of more uncertain polarity): median mesoscutal sulcus present, long ovipositor, mandibles symmetrical, twelve antennal flagellomeres, fore wing venation reduced, broad metasoma, presence of a subantennal groove in the malar space. Thus there is no argument supporting a close relationship between *Albiogonalyx* gen. n. and the modern Megalyridae.

Rasnitsyn (2002) considered the Megalyridae as a paraphyletic group. All the other Ceraphronoidea *sensu* Rasnitsyn and more especially the Stephanidae and Trigonalidae are supposed to be derived from it. We prefer to reject this confusing point of view and to use monophyletic groups. In particular, Rasnitsyn (1975) created the Mesozoic subfamily Cleistogastrinae for several genera with complete fore wing venation very similar to those of the modern Trigonalidae. As

Shaw (1988) already noted, the main body characters necessary for a family attribution are not preserved in all these fossils (bases of antennae, mandibles, thoracic ornamentation, structure of tarsi, structure of metasomal sterna). Thus, their attribution to the Megalyridae is not demonstrated. Nevertheless, many of these Cleistogastrinae have long ovipositors, unlike the modern Trigonalidae. Their trigonalid-like wing venation is not sufficient alone for their attribution to this family or its stem group. Their positions are uncertain. All these Cleistogastrinae can be easily distinguished from *Albiogonalyx* gen. n. after their rounder metasoma.

Carmean & Kimsey (1998) separated the Trigonalidae in the two subfamilies Orthogonalinae CARMEAN & KIMSEY 1998 and Trigonalinae on the basis of the presence of tyloids on the male antennae as a synapomorphy of the former subfamily. These structures are not available in *Albiogonalyx* gen. n. This fossil differs from *Orthogonalys* SCHULZ 1905, unique genus of the Orthogonalinae and most basal modern genus, in the absence of areolate-rugose propodeal sculpturing ornamentation. *Albiogonalyx* gen. n. differs from all modern Trigonalidae in its very narrow elongate metasoma and the presence of a hind wing vein A (Schulz 1907; Yamane & Kojima 1982; Carmean & Kimsey 1998). This last character state is supposed to be plesiomorphic for the Trigonalidae after Rasnitsyn (2002), thus it would suggest a very basal position for *Albiogonalyx* gen. n. in the trigonalid lineage.

Position of the fossil taxa previously attributed to the Trigonalidae

The Mesozoic Cleistogastrinae, especially *Cleistogaster* RASNITSYN 1975, have a wing venation very similar to those of the modern Trigonalidae but they differ from this family in their very long ovipositor. As already indicated above, their position is uncertain. But their existence demonstrates that the wing venational characters are not sufficient for the attribution of a fossil taxon to the Trigonalidae *sensu stricto*.

The following taxa have been attributed to the Trigonalidae:

- Cockerell (1917) described *Trigonalys pervetus* and the same author (1920) listed the family 'Trigonalidae' in the Albian Burmese amber (recently dated as Albian by Cruickshank & Ko 2003). However Antropov (2000) transferred it in the Sphecidae.
- Statz (1938) described '*Trigonalys*' *bischoffii* from the Oligocene of Rott (Germany). The type of this species is stored in the Natural History Museum of Los Angeles County (Sphon 1973). Its wing venation is of the trigonalid-type but there is no body character supporting its attribution to the Trigonalidae. '*Trigonalys*' *bischoffii* differs from *Albiogonalyx* gen. n. in the following characters of the fore wing venation: cross-vein 2r-m reaching Rs well distal to the point of fusion between Rs and r-rs; point of separation between Rs and M is distal to anterior end of 1m-cu.

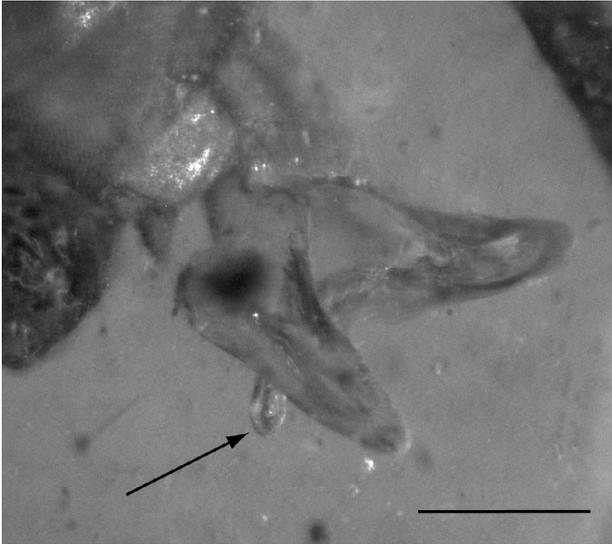


Fig. 5 - *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., holotype ARC 205.1; photograph of ovipositor. Arrow shows the cerci. Scale bar represents 0.25 mm.

- Martínez-Delclòs et al. (1999) listed the family 'Trigonalidae' in the Aptian/Albian Spanish amber of Alava.
- Rasnitsyn (1977) described the fossil genus and species *Cretogonalyx taimyricus* from the Cenomanian amber of the Taimyr Peninsula (Russia). He erected the fossil subfamily Cretogonalinae RASNITSYN 1977 for this taxon. *Cretogonalyx* shows dissymmetric mandibles, as in modern Trigonalidae. It is the unique argument of Rasnitsyn to include it in this family, but its wing venation strongly differs from those of modern Trigonalidae. It also has areolate-rugose propodeal sculpturing ornamentation, as in 'primitive evaniomorph' and *Orthogonalyx* (Carmean & Kimsey 1998: 53). *Cretogonalyx taimyricus* strongly differs from *Albiogonalyx* gen. n. in the following characters of the fore wing venation: cell [1M] very small, cell [1R1] very large; cell [2R1] small, not elongate; propodeum sculptured.
- Rasnitsyn (1986) described the fossil genus and species *Darbigonalyx capitatus* from the Early Cretaceous of Gurvaneren Formation, West Mongolia. It is a very poorly preserved specimen with the body structures nearly useless and a bad preservation of the wing venation. It is an *incertae sedis*. *Darbigonalyx capitatus* differs from *Albiogonalyx* gen. n. in its rounded metasoma, but also in the shape of its fore wing cell [1R1].
- Rasnitsyn (1990: 189, pl. 15, fig. 1) described the fossil genus and species *Turgonalyx minor* from the Cretaceous of Transbaikalia (Russia). It is based on a rather poorly preserved impression. The type specimen is poorly preserved, with no detail in the body structure and a wing venation in bad condition.
- Rasnitsyn et al. (1998) described an isolated fore wing from the Lower Barremian of England under the name *Turgonalyx cooperi* RASNITSYN & JARZEMBOWSKI 1998. As indicated above, if this wing venation is of trigonalid type, it is not sufficient for an attribution to this family *sensu stricto*.

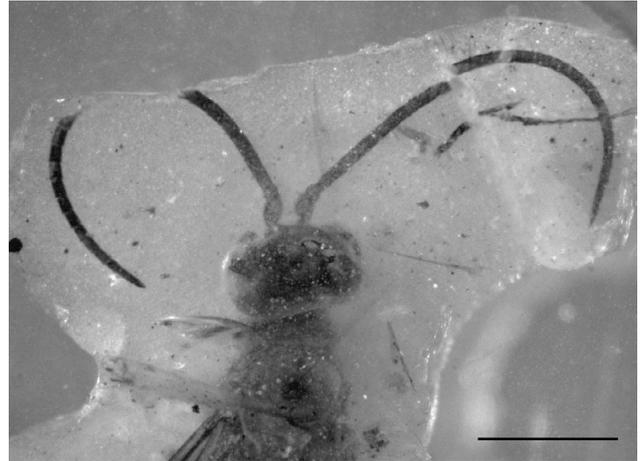


Fig. 6 - *Albiogonalyx elongatus* gen. n., sp. n., holotype ARC 205.1; photography of the head and thorax. Scale bar represents 1 mm.

The genus *Turgonalyx* can only be considered as an *incertae sedis* that could be related to the Trigonalidae. It differs from *Albiogonalyx* gen. n. in its rounded metasoma and fore wing venation.

In conclusion, except maybe for *Cretogonalyx taimyricus*, all the fossil taxa that are currently attributed to the Trigonalidae are of uncertain familial affinities. *Albiogonalyx* gen. n. is thus the first and oldest accurate fossil representative of this family.

5. Palaeoecological remarks

Many modern Trigonalidae have a very particular biology, laying their eggs on foliage. These eggs have to be consumed by the host to develop. The reduction of the ovipositor and the metasomal armature are related to this behaviour. However, none of the known hosts, except for sawflies, can be considered ancient. The most widely distributed trigonalid, *Taeniogonalyx*, is a relatively derived genus known to directly parasitize sawflies as well as indirectly tachinids and ichneumonids (Weinstein & Austin 1991). The least derived trigonalid, *Orthogonalyx*, is widely distributed, absent only from Europe and Australia. Host information for the genus is limited to few rearings from Lepidoptera pupae which are believed to be intermediate hosts and a tachinid parasitoid of Lepidoptera. Considering its great antiquity and the lack of metasomal armature, *Albiogonalyx* gen. n. was probably still a direct parasitoid, with sawflies as possible hosts.

Modern Trigonalidae have a nearly cosmopolitan distribution, with the exception of arctic and alpine regions. However, most taxa occur in the intertropical areas, under warm climates, and only one species is found in Europe. This intertropical distribution is congruent, for *Albiogonalyx* gen. n., with the warm palaeoclimate generally admitted in Europe for the Mid-Cretaceous period (Frakes 1979; Jenkyns et al. 1994), as well as with the global temporary view shown by both the arthropod assemblage found in the amber and by the associated palynological remains identified in the outcrop

of Archingeay-Les Nouillers thus far (Perrichot, in press; Perrichot et al., in press, 2002; Nel et al., in press; Azar et al. 2003; Néraudeau et al. 2002). The distribution of modern trigonalid genera linking widely separated regions appears to be relictual and supports evidence for the ancient origin of the group, at least Upper Jurassic or Lower Cretaceous, as shown by the present discovery of *Albiogonalyx* gen. n.

Acknowledgements

The authors would like to acknowledge Thierry Guyot, collector of the specimen reported here, who generously gave us his collection of amber lumps containing fossil inclusions from Archingeay. We also thank François Locu for drawing the specimen and two anonymous referees for their comments. This paper is a contribution to the 'ECLIPSE' CNRS program: 'Interactions Climat/Ecosystèmes entre l'Aptien et le Paléocène'.

REFERENCES

- ANTROPOV, A.V. 2000: Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) in Burmese amber. *Bull. Nat. Hist. Mus., London, (Geol.)* 56 (1), 59-77.
- AZAR, D., PERRICHOT, V., NÉRAUDEAU, D. & NEL, A. 2003: New psychodids from the Cretaceous ambers of Lebanon and France, with a discussion of *Eophlebotomus connectens* Cockerell, 1920 (Diptera, Psychodidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 96 (2), 117-126.
- CARMEAN, D. & KIMSEY, L. 1998: Phylogenetic revision of the parasitoid wasp family Trigonalidae (Hymenoptera). *Syst. Entomol.* 23 (1), 35-76.
- COCKERELL, T.D.A. 1917: Descriptions of fossil insects. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 30, 79-82.
- 1920. Fossil arthropods in the British Museum. 4. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (9) 6, 211-214.
- CRUICKSHANK, R.D. & KO, K. 2003: Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, Northern Myanmar. *J. Asian Earth Sci.* 21, 441-455.
- DOWTON, M., AUSTIN, A.D., DILLON, N. & BARTOWSKY, E. 1997: Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha. *Syst. Entomol.* 22 (3), 245-255.
- FRAKES, L.A. 1979: The Cretaceous period. In: *Climates throughout geological time* (Ed. by L.A. FRAKES). Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 168-178.
- HUBER, J. T. & SHARKEY, M.J. 1993: Chapter 3. Structure. In: *Hymenoptera of the World: an identification guide to families* (Ed. by GOULET, H. & HUBER, J.T.). Research Branch Agriculture Canada Publication, Ottawa, 13-59.
- JENKYN, H.C., GALE, A.S. & CORFIELD, R.M. 1994: Carbon- and oxygen-isotope stratigraphy of the English Chalk and Italian Scaglia and its palaeoclimatic significance. *Geol. Mag.* 131 (1), 1-34.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X., PEÑALVER-MOLLA, E. & RASNITSYN, A. 1999: Hymenopteran insects from the Lower Cretaceous amber of Alava (Spain). Abstracts of the 7th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, 42.
- MASON, W.R.M. 1993: Chapter 5. Key to superfamilies of Hymenoptera. In: *Hymenoptera of the World: an identification guide to families* (Ed. by GOULET, H. & HUBER, J.T.). Research Branch Agriculture Canada Publication, Ottawa, 65-100.
- NEL, A., PERRICHOT, V., DAUGERON, C. & NÉRAUDEAU, D. In press: A new *Microphorites* in the Lower Cretaceous amber of the Southwest of France (Insecta: Diptera: Dolichopodidae: 'Microphorinae'). *Ann. Soc. Ent. Fr.*
- NÉRAUDEAU, D., PERRICHOT, V., DEJAX, J., MASURE, E., NEL, A., PHILIPPE, M., MOREAU, P., GUILLOCHEAU, F. & GUYOT, T., 2002: Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233-240.
- PERRICHOT, V. In press: The litter fauna: a distinctive feature of the Cretaceous amber of southwest France. *Geol. Acta.*
- PERRICHOT, V., AZAR, D., NÉRAUDEAU, D. & NEL, A. In press: New Psocoptera in the Lower Cretaceous ambers of Lebanon and southwestern France (Insecta: Psocoptera: Trogiomorpha). *Geol. Mag.*
- PERRICHOT, V., NÉRAUDEAU, D., AZAR, D., MENIER, J.J. & NEL, A. 2002: A new genus and species of fossil mole cricket in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime, SW France (Insecta: Orthoptera: Gryllotalpidae). *Cretaceous Res.* 23, 307-314.
- RASNITSYN, A.P. 1975: Vysshie pereponchatokrylye mezozoya [Hymenoptera Apocrita of Mesozoic]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR, Moscow*, 147, 1-134.
- 1977: New Hymenoptera from the Jurassic and Cretaceous of Asia. *Paleont. Zh.* 3, 98-108. [in Russian, English translation in 1978, *Paleont. J.* 11 (3), 349-357].
- 1986: [Insecta Vespida (= Hymenoptera)]. In: *Nasekomye v rannemelovykh ekosistemakh Zapadnoy Mongolii* [Insects in the Early Cretaceous ecosystems of the West Mongolia] [in Russian] (Ed. by TATARINOV, L.P., AFANASEYVA, G.A., BARSBOLD, R., MOROSOWA, I.P., NOVITSKAYA, L.I., RESHETOV, V.Y., ROSANOV, A.Y., SYSOEV, V.A., TROFIMOV, B.A. & RASNITSYN, A.P.) *Trudy Sovmestnaya Sovetsko-Mongol'skaya Paleontologicheskaya Ekspeditsiya, Moscow*, 28, 154-164.
- 1988: An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects*, 22, 115-145.
- 1990: [Hymenoptera]. In: *Pozdnemezozoykie nasekomye Vostochnogo Zabaykal'ya* [Late Mesozoic insects of Eastern Transbaikalia.] [in Russian]. (Ed. by RASNITSYN, A.P.) *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR, Moscow*, 239, 177-205.
- 2002: Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linné, 1758 (= Vespida Laicharting, 1781). In: *History of insects* (Ed. by Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 242-254.
- RASNITSYN, A.P., JARZEMBOWSKI, E.A. & ROSS, A.J. 1998: Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of southern England and their biostratigraphical and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Res.* 19 (3-4), 329-391.
- RONQUIST, F., RASNITSYN, A.P., ROY, A., ERIKSSON, K. & LINDGREN, M. 1999: Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zool. Scr.* 28 (1-2), 13-50.
- SCHULZ, W.A. 1907: Hymenoptera fam. Trigonalidae. In: *Genera Insectorum* (Ed. by WYSTMAN, P.) 61, 1-24.
- SHAW, S.R. 1988: *Carminator*, a new genus of Megalyridae (Hymenoptera) from the Oriental and Australian regions, with a commentary on the definition of the family. *Syst. Entomol.* 13 (1), 101-113.
- SPHON, G.G. 1973: Additional type specimens of fossil Invertebrata in the collections of the Natural History Museum of Los Angeles County. *Contribution in Science, Los Angeles County Museum* 250, 1-68.
- STATZ, G. 1938: Neue Funde parasitischer Hymenopteren aus dem Tertiär von Rott am Siebengebirge. *Decheniana (A)* 98 (1), 71-154.
- WEINSTEIN, P. & AUSTIN, A.D. 1991: The host-relationships of trigonalid wasps (Hymenoptera: Trigonalidae), with a review of their biology and catalogue to world species. *J. Nat. Hist.* 18, 209-214.
- YAMANE, S. & KOJIMA, J. 1982: *Pseudonomadina* new genus with a description of a new species from the Philippines (Hymenoptera, Trigonalidae). *Kontyû* 50 (2), 183-188.

Manuscript received May 4, 2003

Revision accepted October 10, 2003

Annexe 5

New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Eocene ambers from France and Lebanon

André Nel, Vincent Perrichot, Dany Azar and Didier Néraudeau

Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 2005, 235(1): 51-85.

Abstract. Four new genera and species of the neuropteran family Rhachiberothidae are described in ambers, viz. *Alboberotha petrulevicii* from the Late Albian of France, *Chimerhachiberotha acrasarii* and *Spinoberotha mickaelacrai* from the Early Cretaceous of Lebanon, and *Eorhachiberotha celinea* from the Early Eocene of France. *Paraberotha acra* Whalley, 1980 (Lebanese amber) is redescribed. Cretaceous rhachiberothid genera are grouped in a new monophyletic subfamily Paraberothinae, sister group of the Cenozoic and modern Rhachiberothinae, while *Eorhachiberotha* is considered as oldest fossil representative of the latter subfamily.

Keywords. Insecta, Neuroptera, Rhachiberothidae, gen. n., sp. n., Paraberothinae subfam. n., Early Cretaceous, Eocene, amber, France, Lebanon.

Résumé. Quatre nouveaux genres et espèces de Neuroptères Rhachiberothidae sont décrits dans l'ambre: *Alboberotha petrulevicii* de l'Albien terminal de France, *Chimerhachiberotha acrasarii* et *Spinoberotha mickaelacrai* du Crétacé inférieur du Liban, et *Eorhachiberotha celinea* de l'Eocène inférieur de France. Une nouvelle description de *Paraberotha acra* Whalley, 1980 (ambre du Liban) est donnée. Les genres crétacés sont regroupés dans une nouvelle sous-famille monophylétique, Paraberothinae, groupe-frère des Rhachiberothinae cénozoïques et modernes. *Eorhachiberotha* est le plus ancien représentant fossile de cette sous-famille.

New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Early Eocene ambers from France and Lebanon

André Nel, Paris, Vincent Perrichot, Rennes, Dany Azar, Paris and
Didier Néraudeau, Rennes

With 23 figures

NEL, A., PERRICHOT, V., AZAR, D. & NÉRAUDEAU, D. (2005): New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Early Eocene ambers from France and Lebanon. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **235**: 51-85; Stuttgart.

Abstract: Four new genera and species of the neuropteran family Rhachiberothidae are described in amber, viz. *Alboberotha petrulevicii* from the Upper Albian of France, *Chimerhachiberotha acrasarii* and *Spinoberotha mickaelacrai* from the Lower Cretaceous of Lebanon, and *Eorhachiberotha celinea* from the Lower Eocene of France. *Paraberotha acra* WHALLEY 1980 (Lebanese amber) is redescribed and discussed. Cretaceous rhachiberothid genera are grouped in a new monophyletic subfamily Paraberothinae, sister group of the Cenozoic Rhachiberothinae. *Eorhachiberotha* is considered as oldest fossil representative of the latter subfamily, suggesting that the diversification of the modern Rhachiberothinae took place in the Early Cenozoic.

Zusammenfassung: Vier neue Gattungen und Arten der Netzflügler-Familie Rhachiberothidae warden aus Bernstein beschrieben, und zwar *Alboberotha petrulevicii* aus dem Ober-Albium von Frankreich, *Chimerhachiberotha acrasarii* und *Spinoberotha mickaelacrai* aus der Unter-Kreide des Libanon und *Eorhachiberotha celinea* aus dem Unter-Eozän von Frankreich. *Paraberotha acra* WHALLEY 1980 (Libanon-Bernstein) wird neu beschrieben und diskutiert. Kreidezeitliche Rhachiberothiden-Gattungen warden in einer neuen monophyletischen Unterfamilie Paraberothinae zusammengefasst, der Schwestergruppe der cenozoischen und modernen Rhachiberothinae. *Eorhachiberotha* wird als ältester Vertreter der letzteren Unterfamilie angesehen, was dafür spricht, dass sich die Entfaltung der modernen Rhachiberothinae in der Unter-Kreide abgespielt hat.

0077-7749/05/0235-0051 \$ 8.75

© 2005 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, D-70176 Stuttgart

1. Introduction

The Rhachiberothidae is a very small neuropteran family of three extant genera now restricted to the eastern and southern parts of Africa (ASPÖCK & ASPÖCK 1997): *Rhachiberotha* TJEDER, 1959, *Mucroberotha* TJEDER, 1959, and *Hoelzeliella* ASPÖCK & ASPÖCK, 1997. Its fossil record is also very scarce, consisting in only few Cretaceous genera and species:

Paraberotha acra WHALLEY, 1980 (Early Cretaceous amber from Jezzine, Lebanon). This species is badly known, because WHALLEY (1980) examined it without good preparation of the fossil. Its description is emended herein.

Retinoberotha stuermeri SCHLÜTER, 1978 (Cenomanian amber from Bezonnis, northwest France). The specimen is poorly preserved, only a part of wings, legs and head are available (SCHLÜTER 1978: fig. 37; SCHLÜTER & STÜRMER 1984; WILLMANN, 1994: figs 13-14).

Rhachibermis splendida GRIMALDI, 2000 (Turonian amber from New Jersey, USA). The holotype and 7 paratypes occur in the AMNH collection of New Jersey amber, allowing a complete description of this genus (GRIMALDI 2000).

In addition, GRIMALDI et al. (2002) listed an undescribed representative of the family in the mid Cretaceous amber of Myanmar (this amber has been recently dated as Late Albian by CRUICKSHANK & KO 2003).

We had the opportunity to revise the holotype of *Paraberotha acra* after a new preparation of the specimen, and to study three new genera and species attributable to this family in Early Cretaceous amber from Lebanon, Late Albian amber from Charente-Maritime (Aquitain Basin, south-western France), and Early Eocene amber from Oise (Paris Basin, northern France). This new material is of great interest for a better understanding of the past diversity of this family and its affinities among the Neuroptera.

The phylogenetic relationships of the Rhachiberothidae remain controversial. WILLMANN (1990) placed the Rachiberothidae as a subfamily of the Mantispidae. The same author (1994) considered that they are the sister group of (*Fera* + Mantispidae), on the basis of the same set of characters. However, some authors keep the Rhachiberothidae as a subfamily of the Berothidae (GRIMALDI 2000), when most others place the Rhachiberothidae as a sister family of the Berothidae (TJEDER 1959; ASPÖCK & MANSELL 1994; ASPÖCK & ASPÖCK 1997; ASPÖCK & NEMESCHKAL 1998). ASPÖCK & MANSELL (1994) criticized WILLMANN'S (1990, 1994) synapomorphies of Rhachiberothidae and Mantispidae, and considered the Rhachiberothidae as sister group of the Berothidae. In particular, these last author (loc. cit.: 203) considered that the possession of raptorial fore legs in Rhachiberothidae and Mantispidae is a convergency. An undescribed and very different,

‘myrmeleontid-like’, Neuroptera from the Lower Cretaceous of Brazil has also raptorial fore legs, suggesting that such convergencies are possible in Neuroptera (NEL, in prep.).

We follow the terminology of TJEDER (1959) for the body structures, and that of ASPÖCK & MANSELL (1994) for the wing venation, rather than that of NEW (1990).

2. Systematic Palaeontology

Family Rhachiberothidae TJEDER 1959
Subfamily Paraberothinae subfam. n.

Type genus: *Paraberotha* WHALLEY, 1980.

Other genera: *Rhachibermissa* GRIMALDI, 2000, *Alboberotha* gen. n., *Chimerhachiberotha* gen. n. *Retinoberotha* SCHLÜTER, 1978 is of rather uncertain position, but it could belong to this group, although WILLMANN (1994: 177, 180) supposed it could also be a member of the stem-group of the ‘mantispids’ (= clade [Rhachiberothidae + (*Fera* + Mantispidae)]).

Diagnosis: this Mesozoic subfamily is characterized as follows: numerous spines on inner edge of fore tibia (synapomorphy); postocular lobes reduced; absence of cross-veins in part of area between Sc and R, distal of base of Rs, in fore wing. Further characters could be: absence of cross-vein in distal part of area between R and Rs, opposite pterostigmal zone in fore and hind wings, and R and Sc distally fused, but these two last characters are also present in the Eocene *Eorhachiberotha* gen. n.

Genus *Paraberotha* WHALLEY, 1980

Type species: *Paraberotha acra* WHALLEY, 1980.

Emended diagnosis: Vertex with two flat lateral tubercles and median tubercle lacking; scape very long, 8-9 times longer than pedicel (synapomorphy with *Chimerhachiberotha*); fore femur with two rows of spines with an alternation of a single long spine with a single shorter one; tibia with about 12 sharp spines on its inner edge; tarsus of male four-segmented with first tarsomere distinctly longer than others, with three sharp spines on inner edge and one strong apical outer spine; Sc and R distally fused; 3-4 more basal cross-veins of area between Sc and C y-shaped in fore wing; Rs with four long posterior branches; fore wing M basally long parallel with R; hind wing hyaline, without dark pigmented spots; fore wing with dark spots; pterostigmal area between Sc+R and C with 5-6 simple cross-veins.

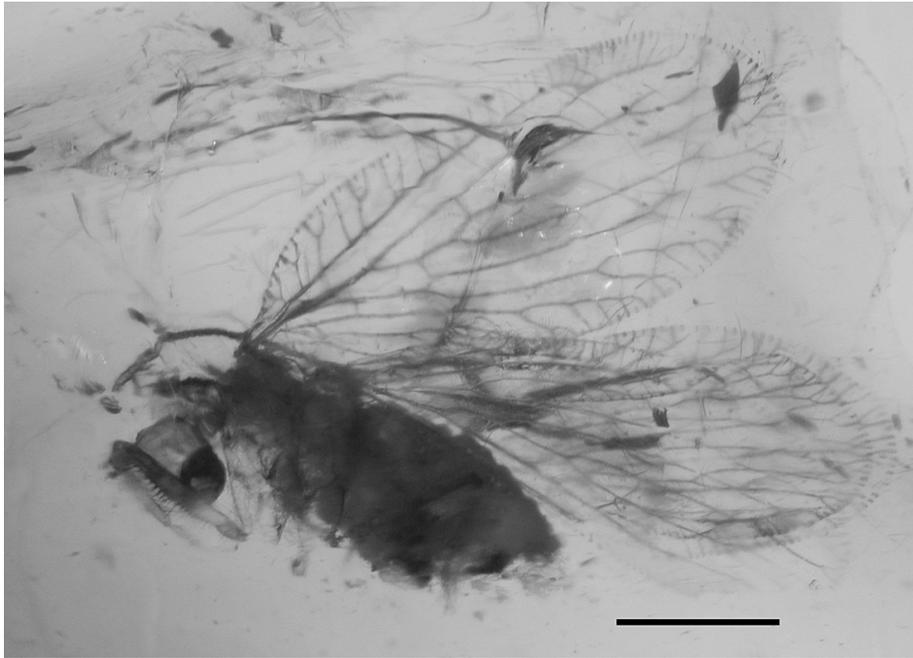


Fig. 1. *Paraberothera acra* WHALLEY, 1980, holotype Acra 1, photograph of general habitus (scale bar represents 1 mm).

Paraberothera acra WHALLEY, 1980

Figs. 1-5

Material: Holotype specimen Acra 1, in Aftim Acra collection, provisionally deposited in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Type locality: Jouar-Es-Souÿs, near Jezzine, Lebanon.

Stratigraphic horizon: Lower Cretaceous, Neocomian.

Redescription: Original description and figures of WHALLEY (1980) are very poor, if not erroneous. A better preparation of the holotype allows us to make a redescription of this taxon. Body 2.8 mm long; head 0.5 mm long, 0.66 mm wide; temporal sutures distinct, curved in lateral view; vertex apparently posteriorly pronounced, with two flat lateral tubercles bearing few short setae disposed in crown,

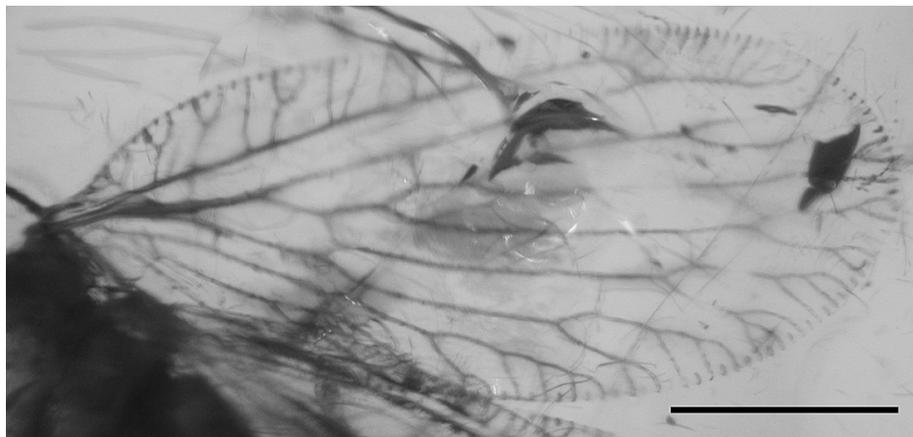


Fig. 2. *Paraberothera acra* WHALLEY, 1980, holotype Acra 1, photograph of fore wing (scale bar represents 1 mm).

and median tubercle lacking; coronal suture lacking; postfrontal suture distinct; epistomal suture not visible, mouth parts destroyed; insertion of antennae widely separated, 0.13 mm apart; one antenna preserved, but detached from head, 1.60 mm long; scape very long, 0.52 mm long, *circa* 8-9 times longer than pedicel, pedicel long and very broad, globulous, 0.06 mm long, distinctly longer and broader than flagellomeres; 20 preserved flagellomeres, all slightly longer than broad, bearing two crowns of setae; eyes rounded, large, 0.36 mm in diameter, placed in a rather posterior position; postocular lobes rather reduced, 0.06 mm long.

Prothorax not very elongate but rather broad, 0.53 mm long, narrower than meso- and metathorax; mesonotum 0.50 mm long; metanotum 0.40 mm long.

Fore leg inserted on posterior part of prothorax, in basal half of pronotum; episternum long, 0.20 mm long; coxa long and narrow, 0.50 mm long, 0.13 mm wide; trochanter rather long, 0.20 mm long; femur 0.87 mm long, 0.15 mm wide, rather broad, with few long setae on outer edge and at apex, very few setae on lateral sides, and 22 long, sharp and strong spinous setae on inner edge, apparently disposed in two rows as follows: alternation of a single long spine with a single shorter one; tibia 0.62 mm long, 0.08 mm wide, bearing about 12 sharp spines on its inner edge disposed in two rows, directed anteriorly, 0.10 mm long, but shorter than those of femur; tarsus four-segmented (male specimen), with first tarsomere distinctly longer than others, strongly setose, and with three sharp spines on inner edge and one strong apical outer spine; second tarsomere inserted at apex of first one, with one strong spine.

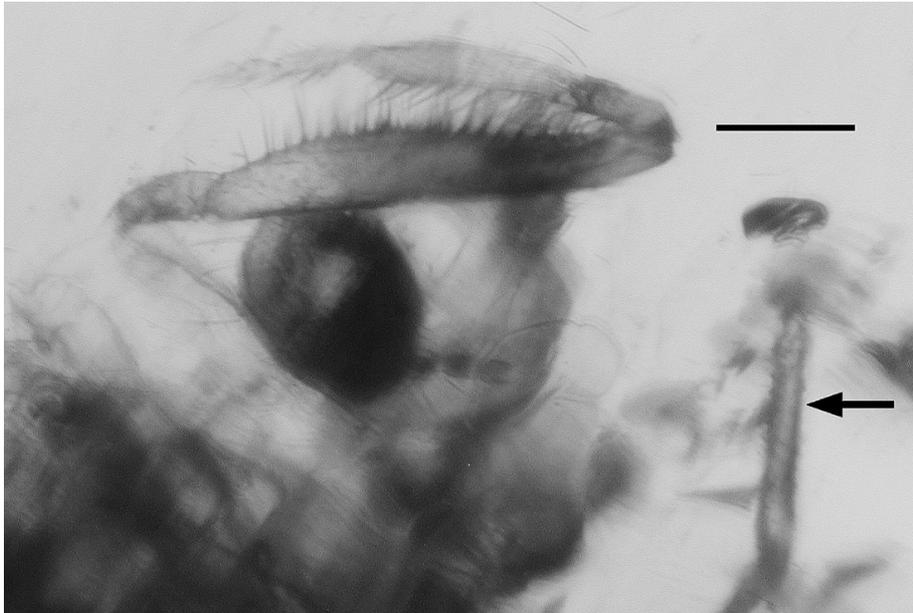


Fig. 3. *Paraberotha acra* WHALLEY, 1980, holotype Acra 1, photograph of fore leg and antennal scape (arrow) (scale bar represents 0.25 mm).

Mid leg nearly completely destroyed. Hind legs partly destroyed, with tibia and tarsi missing; coxa and trochanter long; femur 1.10 mm long.

Fore wing hyaline, with several small dark pigmented spots; wing 3.70 mm long, 1.50 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein with three branches, two of them being directed towards wing base; area between C and Sc broad, 0.26 mm wide, with about 18 cross-veins, the 3-4 more basal cross-veins being Y-shaped and the more distal ones simple; area between Sc and R broad, 0.16 mm wide, with one visible cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 1.1 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.50 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C dark infuscate, with seven small simple cross-veins; base of Rs 0.93 mm from wing base; Rs with four long posterior branches, one regular series of gradate cross-veins; only two cross-veins between R and Rs, both perpendicular to R and Rs and basal of fusion of R; M not basally fused

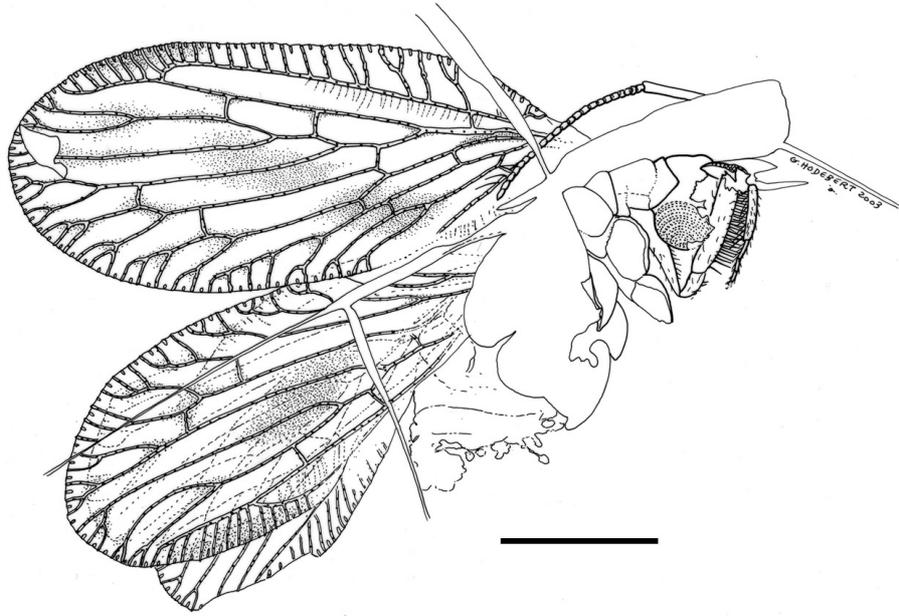


Fig. 4. *Paraberothera acra* WHALLEY, 1980, holotype Acra 1, drawing of general habitus (scale bar represents 1 mm).

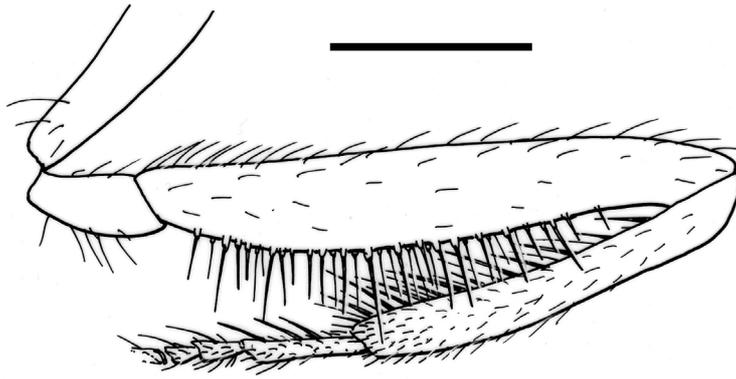


Fig. 5. *Paraberothera acra* WHALLEY, 1980, holotype Acra 1, drawing of fore leg (scale bar represents 0.3 mm).

but closely parallel to stem of R; fork of M into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.60 mm distal of cross-vein m-cu, well distal of base of Rs; MP1 + 2 only forked close to posterior wing margin; MP3 + 4 with 2-3 main branches; CuA with two main posterior branches; CuP with two posterior branches; A1 rather long, with four distal posterior branches; A2 with four small posterior branches.

Hind wing hyaline, wing 3.50 mm long, 1.10 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein apparently simple; area between C and Sc narrow, 0.10 mm wide, with about 20 cross-veins, all simple; area between Sc and R narrow, 0.10 mm wide, with no cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 1.30 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.43 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C apparently hyaline, with 5-6 simple cross-veins; base of Rs 0.77 mm from wing base; Rs with four long parallel posterior branches, one regular series of gradate cross-veins in rather outer positions; only two cross-veins between R and Rs, both basal of fusion of R with Sc; base of M 0.66 mm from wing base; sigmoidal vein MA between M and Rs present; fork of MP into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.50 mm distal of base of M, well distal of base of Rs; MP1 + 2 forked close to posterior wing margin; MP3 + 4 with three short distal branches; CuA very long, parallel to posterior wing margin, with 10 small simple posterior branches; CuP sigmoidal, vein cua-cup parallel to posterior wing margin; A1 parallel to posterior wing margin with three small posterior branches; A2 not visible.

Abdomen very poorly preserved, with genital appendages missing.

Discussion: Within the group [(Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae] *sensu* ASPÖCK & MANSELL (1994), *Paraberotha* shares with (Berothidae + Rhachiberothidae) the following synapomorphy: “elongation of pronotum anterior to forelegs”. It has not the synapomorphies of the Mantispidae, *i.e.* “elongation of pronotum posterior to the forelegs” and “paired trichosors between branches along wing margin” (ASPÖCK & MANSELL 1994). It has the following synapomorphies of the Rhachiberothidae, after ASPÖCK & MANSELL (1994): “raptorial forelegs” (homoplastic with the Mantispidae); “presence of four tarsomeres, the first elongate with a spine”. This character is typical of male Rhachiberothidae. *Paraberotha* has four strong spines on first tarsomere. *Paraberotha* has no vesicae on its wings, unlike the modern Rhachiberothidae (ASPÖCK & MANSELL 1994) except *Hoelzeliella*. *Paraberotha* has also “cua-cup cross-vein running almost parallel to the hind margin of hindwing”, character present in Rhachiberothidae.

Genus *Alboberotha* gen. n.

Type species: *Alboberotha petrulevicii* sp. n.

Etymology: Combination of “Albo”, for the Albian age of the type species, and the genus *Berotha*.

Diagnosis: Vertex not posteriorly pronounced, with two very flat lateral tubercles and median tubercle lacking; postocular lobe not expanded; numerous long setae on outer edge and at apex of fore femur; inner edge of fore femur with alternation of single long spines with series of smaller spines (main difference with the other genera of Paraberotherinae); fore tibia with numerous sharp spines on inner edge; male fore basal tarsomere with two sharp spines but second tarsomere without any spine; some but few cross-veins in area between C and Sc forked; Sc and R distally fused in fore and hind wings; two cross-veins in area between R and Rs in fore wing; Rs with five long posterior branches; hind wing fork of MP into MP1 + 2 and MP3 + 4 well distal of base of Rs.

Alboberotha petrulevicii sp. n.

Figs. 6-9

Material: Holotype specimen MNHN ARC 238, deposited in the Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Type locality: Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, SW France.

Stratigraphic horizon: Lower Cretaceous, Uppermost Albian (NÉRAUDEAU et al. 2002).

Etymology: After our friend and palaeoentomologist colleague, Dr JULIAN PETRULEVICIUS.

Diagnosis: That of the genus.

Description: Body 3.6 mm long; head 0.4 mm long, 0.4 mm wide; temporal sutures distinct, curved in lateral view; vertex not posteriorly pronounced, with two very flat lateral tubercles bearing few rather long setae and median tubercle lacking; coronal suture lacking; postfrontal suture distinct; epistomal suture not visible, if present; anterior tentorial pits present but hardly visible; antennae widely separated, 0.14 mm apart, incomplete but with 29 preserved flagellomeres on left antenna; left antenna 1.66 mm long; scape distinctly enlarged, 0.13 mm long, much longer than pedicel; pedicel 0.08 mm long, distinctly longer than flagellomeres; all flagellomeres slightly longer than broad, bearing two crowns of setae; maxillae, labium, and mandibles hardly visible; eyes rounded, large, 0.20 mm in diameter, placed in a rather posterior position; postocular lobes reduced, 0.30 mm long.

Prothorax elongate, 0.36 mm long, 0.20 mm high, narrower than meso- and metathorax; anterior cervical sclerites of prothorax elongate and narrow; pronotum 0.26 mm long; mesonotum 0.28 mm long; metanotum 0.30 mm long.

Fore leg inserted on median part of prothorax, but in basal half of pronotum; episternum long, 0.16 mm long; coxa long and narrow, 0.53 mm long, 0.1 mm wide; trochanter rather long, 0.16 mm long; femur 1.0 mm long, 0.20 mm wide, rather broad, with numerous long setae on outer edge and at apex, very few setae on lateral sides, and numerous long, sharp and strong spinous setae on inner edge, apparently

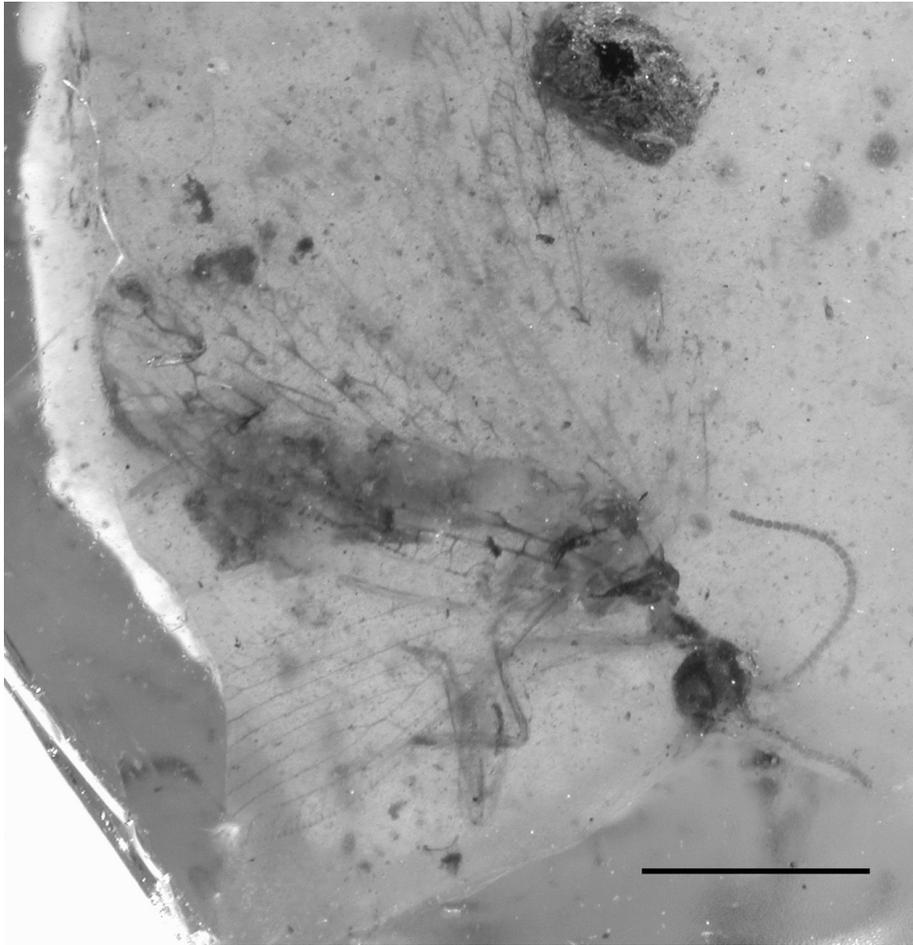


Fig. 6. *Alboberotha petrulevicii* gen. n., sp. n., holotype MNHN ARC 238, photograph of general habitus (scale bar represents 1 mm).

disposed in two rows as follows: two rather long basal spines, followed by a shorter one, a very long one, six shorter, one very long, six shorter, a very long, and 6-7 distinctly shorter; tibia 0.8 mm long, 0.1 mm wide, bearing one or two rows of 24 sharp spines on its inner edge, directed anteriorly, 0.02 mm long, shorter than those of femur; tarsus four-segmented, with first tarsomere distinctly longer than others,

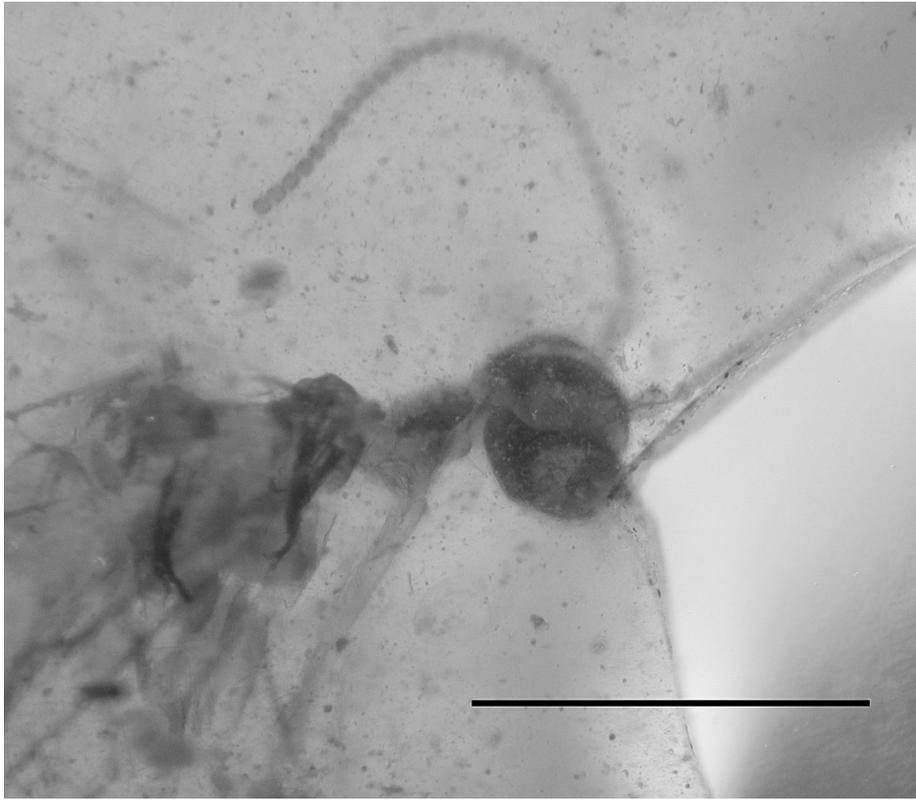


Fig. 7. *Alboberotha petrulevicii* gen. n., sp. n., holotype MNHN ARC 238, photograph of head (scale bar represents 1 mm).

strongly setose, and with two sharp spines, one median and one apical; second tarsomere inserted at apex of first one.

Mid leg with numerous small setae on femur and tibia; coxa long, 0.46 mm long, 0.10 mm wide; trochanter 0.15 mm long; femur 0.73 mm long, 0.10 mm wide; tibia 0.70 mm long, 0.10 mm wide; tarsi five-segmented, 0.46 mm long; tarsomeres bearing two thick ventral setae on each side; second tarsomere distinctly longer than broad, about two third as long as first; third tarsomere longer than broad, longer than fourth.

Hind legs partly destroyed, with tibia and tarsi missing; coxa + trochanter 0.45 mm long; femur 0.9 mm long.

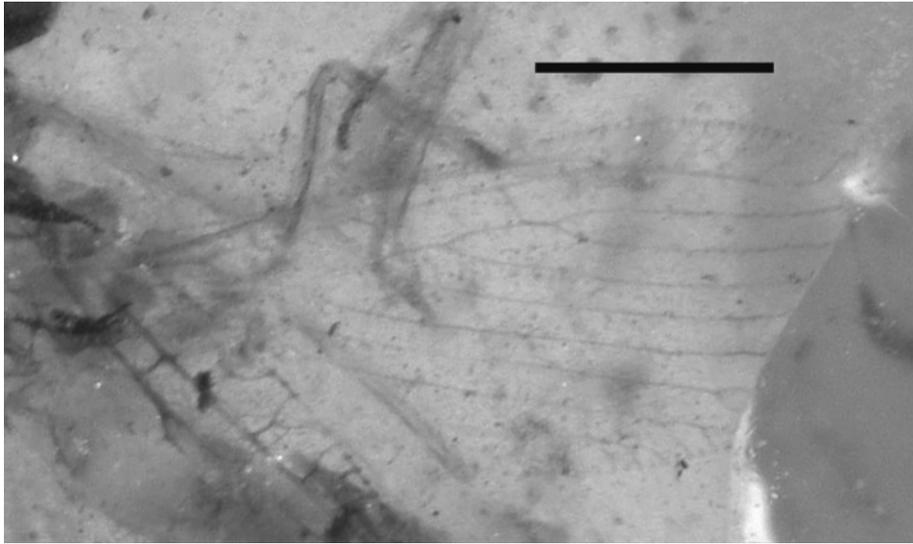


Fig. 8. *Alboberotha petrulevicii* gen. n., sp. n., holotype MNHN ARC 238, photograph of hind wing (scale bar represents 1 mm).

Fore wing hyaline, with several small dark pigmented spots, maybe corresponding to vesicae, wing 3.33 mm long, 1.0 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein not visible; area between C and Sc broad, 0.16 mm wide, with about 17 cross-veins, the three more basal ones and 11 more distal ones being simple, and the three median ones being forked along C; area between Sc and R broad, 0.10 mm wide, with one visible cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 1.10 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.46 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C hyaline, with seven small cross-veins, two or three being forked; base of Rs 0.80 mm from wing base; Rs with five long posterior branches, one regular series of gradate cross-veins; only two cross-veins between R and Rs, both basal of fusion of R with Sc, the second one being distinctly oblique; M apparently basally fused with stem of R 0.50 mm from wing base; fork of M into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.30 mm distally, just distal of base of Rs; MP1 + 2 only forked close to posterior wing margin; MP3 + 4 with 2-3 main branches; CuA with three posterior branches; CuP with two posterior branches; A1 rather long, with two distal posterior branches; A2 not visible.

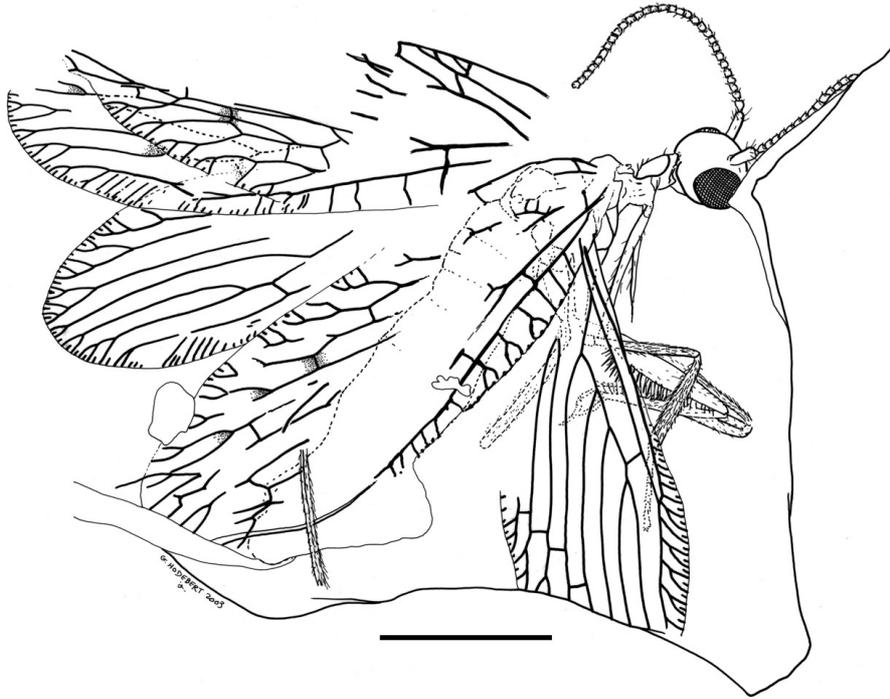


Fig. 9. *Alboberotha petrulevicii* gen. n., sp. n., holotype MNHN ARC 238, drawing of habitus (scale bar represents 1 mm).

Hind wing hyaline, without dark pigmented spots, wing 2.90 mm long, 0.95 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein apparently simple; area between C and Sc narrow, 0.03 mm wide, with about 15 cross-veins, all simple; area between Sc and R broad, 0.07 mm wide, with no cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 1.17 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.40 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C hyaline, with 5-6 forked cross-veins; base of Rs 0.50 mm from wing base; Rs with five long parallel posterior branches, one regular series of gradate cross-veins in rather outer positions; only two cross-veins between R and Rs, both basal of fusion of R with Sc, the second one being distinctly oblique; base of M 0.35 mm from wing base; sigmoidal vein MA between M and Rs not visible, if present; fork of MP into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.60 mm distal of base of M, well distal of base of Rs; MP1 + 2 forked close to posterior wing margin; MP3+4 with three short distal branches; CuA very

long, parallel to posterior wing margin, with 7-9 small forked posterior branches; CuP hardly visible, but with vein cua-cup parallel to posterior wing margin; A1 and A2 not visible.

Abdomen very poorly preserved, with genital appendages missing.

Discussion: Within the group [(Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae] *sensu* ASPÖCK & MANSELL (1994), *Alboberotha* gen. n. shares with (Berothidae + Rhachiberothidae) the following synapomorphy: “elongation of pronotum anterior to forelegs”. It has not the synapomorphies of the Mantispidae, i.e. “elongation of pronotum posterior to the forelegs” and “paired trichosors between branches along wing margin” (ASPÖCK & MANSELL 1994). It has the following synapomorphies of the Rhachiberothidae, after ASPÖCK & MANSELL (1994): “raptorial forelegs” (homoplastic with the Mantispidae); “presence of four tarsomeres, the first being elongate with a spine”. This character is typical of male Rhachiberothidae. *Alboberotha* has two strong spines on first tarsomere. The Mantispidae *sensu stricto* also have four-segmented tarsi but without apical spine and with the second tarsomere arising from medial face of first tarsomere. The presence of vesicae on the wings, also considered as a synapomorphy of the modern Rhachiberothidae (ASPÖCK & MANSELL 1994), is not accurate in *Alboberotha*, and it is notable that the modern rhachiberothid genus *Hoelzeliella* has no vesicae.

Alboberotha has also the following synapomorphy of the Rhachiberothidae, after WILLMANN (1990): “cua-cup cross-vein running almost parallel to the hind margin of hindwing”. Nevertheless, *Alboberotha* has one character of the Mantispidae *sensu stricto*, after WILLMANN (1990): fore tibia with one row of oblique strong spines on its inner edge. Recent Rhachiberothidae have not such spines but the Cretaceous genera *Rhachibermis* GRIMALDI, 2000 and *Paraberotha* WHALLEY, 1980 also have strong spines on inner edge of their fore tibia (GRIMALDI 2000). This character could be a synapomorphy of these three genera, even if the Mantispidae probably convergently acquired it. The group (*Rhachibermis* + *Paraberotha* + *Alboberotha*) could be the sister group of the modern (*Rhachiberotha* + *Mucroberotha* + *Hoelzeliella*). *Retinoberotha* could also belong to the same Mesozoic clade (see below).

Alboberotha also shares with *Rhachibermis*, *Paraberotha*, and *Retinoberotha* the distal fusion of Sc with R in fore and hind wings, unlike the modern Rhachiberothidae. But the polarity of this character is very uncertain: in Mantispidae and Berothidae *sensu stricto*, Sc and R are distally fused, but in Dilaridae, sister group of [(Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae], they are separated, as in the (Coniopteryigidae + Sysiridae), sister group of [Dilaridae + ((Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae)] (NEW 1990; ASPÖCK 2002).

Alboberotha, *Rhachibermis*, and *Paraberotha* have postocular lobe relatively not expanded (but more expanded in *Paraberotha* than in the two other genera), plesiomorphic character state not shared by the modern Berothidae and Rhachiberothidae (ASPÖCK & MANSELL 1994: 204; ASPÖCK & ASPÖCK 1997; GRIMALDI 2000: 271). Even the temporal sutures of *Alboberotha* are curved in lateral view, as in the Mantispidae *Plega* (FERRIS 1940: fig. 6B), and not straight as in modern *Rhachiberotha*, *Mucroberotha*, and *Hoelzeliella* (TJEDER 1959: figs 222, 253D, ASPÖCK & ASPÖCK 1997). Nevertheless, if these Cretaceous genera belong to the clade Rhachi-

berotheridae, the modern Berothidae and modern Rhachiberotheridae convergently acquired pronounced postocular lobes.

Alboberotha shares with *Paraberotha* and *Rhachibermissa* the absence of the median tubercle on head, unlike the modern Rhachiberotheridae. But it is probably a plesiomorphy.

Alboberotha differs from *Rhachibermissa* as follows: some fore wing sc-c cross-veins branched; two cross-veins in area between R and Rs in fore wing instead of only one; second fore leg tarsomere without any spine; hind wing Rs with five branches, instead of three in *Rhachibermissa*; presence of numerous long setae on outer edge of fore femur; organization of the spines of inner edge of fore femur (see GRIMALDI 2000: fig. 17).

Alboberotha differs from the poorly known genus *Retinoberotha* as follows: in hind wing, fork of M into MP1+2 and MP3+4 well distal of base of Rs, instead of being opposite; only five branches of Rs, instead of six. They share the presence of long setae on outer edge of fore femur (after SCHLÜTER 1978: fig. 37) (potential synapomorphy) and the cross-veins between C and Sc+R forked at least in hind wing. Unfortunately, numerous important structures of *Retinoberotha* are unknown, viz. organization of the spines of fore femur and tibia, insertion of fore leg on prothorax, head tubercles, antennae, etc.

Alboberotha differs from *Paraberotha* as follows: different organization of the spines of fore femur (alternation of single long spines with series of smaller spines in *Alboberotha*, instead of alternation of single long spine with single short spine in *Paraberotha*); scape not very elongate.

Alboberotha differs from the poorly known genus *Fera* WHALLEY, 1983 (Late Eocene?, Baltic amber, England) in the absence of a long process on fore basitarsomere (WHALLEY 1983; WILLMANN 1994: fig. 4). This last author considered *Fera venatrix* WHALLEY 1983 as the sister group of the Mantispididae.

Genus *Chimerhachiberotha* gen. n.

Type species: *Chimerhachiberotha acrasarii* sp. n.

Etymology: Combination of “Chimero” after the very strange structure of its raptorial fore leg, and the extant genus *Rhachiberotha*.

Diagnosis: Fore femur very broad in its median part, with a strong basal spine on high peduncle near base; a series of strong setae of decreasing length and a series of sparse smaller spinous setae on inner edge; fore tibia distinctly broadened apically, bearing one or two rows of small but sharp spines on its inner edge (autapomorphies); scape very long; pedicel globulous.

Chimerhachiberotha acrasarii sp. n.

Figs. 10-12

Material: Holotype specimen JS 372 F2, collection Aftim Acra, provisionally deposited in the Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, France.

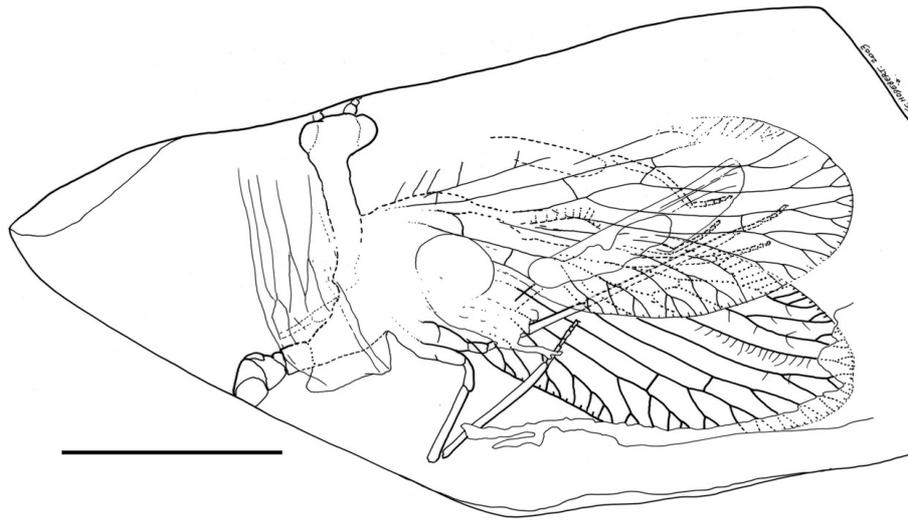


Fig. 10. *Chimerhachiberotha acrasarii* gen. n., sp. n., holotype JS 372 F2, drawing of habitus (scale bar represents 2 mm).

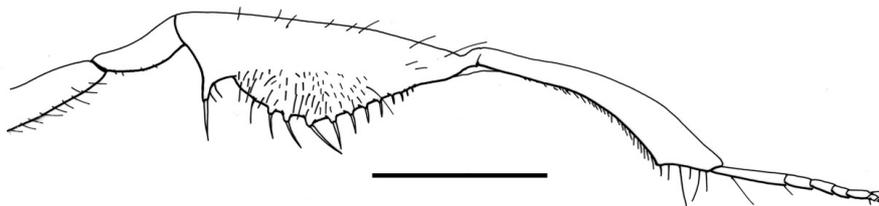


Fig. 11. *Chimerhachiberotha acrasarii* gen. n., sp. n., holotype JS 372 F2, drawing of fore leg (scale bar represents 0.5 mm).

Etymology: After Dr. SARI ACRA, son of Prof. AFTIM ACRA.

Type locality: Jouar-Es-Soûss, near Jezzine, Caza of Jezzine, Mouhafazit Louban El-Janoubi, South Lebanon.

Stratigraphic horizon: Lower Cretaceous, Neocomian.

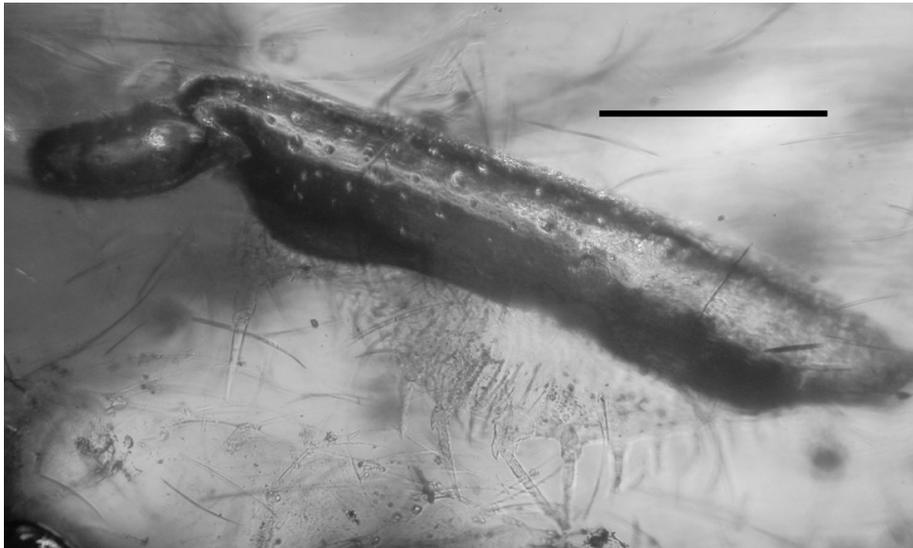


Fig. 12. *Chimerhachiberotha acrasarii* gen. n., sp. n., holotype JS 372 F2, photograph of fore femur (scale bar represents 0.25 mm).

Description: Body about 3.2 mm long; head 0.50 mm long, 0.70 mm wide; head cut at level of temporal sutures; vertex with two flat lateral tubercles, and median tubercle lacking; mouth parts only partly visible; antennae widely separated, 0.26 mm apart; preserved part 1.0 mm long; scape very long, 0.5 mm long, about 10 times longer than pedicel, pedicel long and very broad, globulous, 0.06 mm long, distinctly longer and broader than flagellomeres; antennae incomplete, but with 18 preserved flagellomeres, all slightly longer than broad, bearing two crowns of setae; eyes rounded, large, 0.2 mm in diameter, placed in a rather posterior position; postocular lobes apparently rather reduced.

Prothorax poorly preserved, elongate, apparently narrower than meso- and meta-thorax.

Fore leg inserted on posterior part of prothorax, in basal half of pronotum; episternum long, episternum + coxa long and narrow, 0.90 mm long; trochanter rather long, 0.27 mm long; femur 0.87 mm long, 0.30 mm wide, very broad in its median part, with a strong basal spine on high peduncle near base; a series of strong setae of decreasing length and a series sparse smaller spinous setae on inner edge, apparently disposed in two rows; tibia 0.77 mm long, 0.12 mm wide, apically distinctly

broadened, bearing one or two rows of small but sharp spines on its inner edge, anteriorly directed, 0.04 mm long, distinctly shorter than those of femur; tarsus five-segmented (female specimen), with first tarsomere distinctly longer than others, strongly setose, and with one sharp apical spines on inner edge; second tarsomere inserted at apex of the first one.

Mid leg with numerous small setae on femur and tibia; coxa, trochanter, femur and tibia long; tarsi five-segmented, tarsomeres bearing two thick ventral setae on each side; second tarsomere distinctly longer than broad, about two third as long as first; third tarsomere longer than broad, longer than fourth.

Hind leg: coxa, trochanter, femur and tibia long; tarsi five-segmented, tarsomeres bearing two thick ventral setae on each side; second tarsomere distinctly longer than broad, about two third as long as first; third tarsomere longer than broad, longer than fourth.

Fore wing hyaline, with several small dark pigmented spots; wing about 4.0 mm long, 1.83 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein simple; area between C and Sc broad, 0.3 mm wide, with about 18 cross-veins, the 3-4 more basal cross-veins being simple, the six in more distal position y-shaped and the most distal ones simple; area between Sc and R broad, 0.16 mm wide, with one visible cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 1.0 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.16 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C dark infuscate, with eight small simple cross-veins; base of Rs 1.0 mm from wing base; Rs with five long posterior branches, one regular series of gradate cross-veins; only two cross-veins between R and Rs, both perpendicular to R and Rs and basal of fusion of R; M not basally fused but closely parallel to stem of R; fork of M into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.5 mm distal of cross-vein m-cu, well distal of base of Rs; MP1 + 2 only forked close to posterior wing margin; MP3 + 4 with 2-3 main branches; CuA with two main posterior branches; CuP with two posterior branches; A1 rather long, with four distal posterior branches; A2 not well preserved.

Only basal part of one hind wing preserved; preserved part hyaline, humeral vein simple; area between C and Sc narrow, 0.13 mm wide, CuP sigmoidal, vein cua-cup parallel to posterior wing margin; A1 parallel to posterior wing margin with two small posterior branches; A2 not visible.

Abdomen very poorly preserved, with genital appendages missing.

Discussion: As for *Alboberotha*, *Chimerhachiberotha* gen. n. can be attributed to the Rhachiberothidae on the basis of the following characters: “elongation of pronotum anterior to forelegs”, not posterior; “only one trichosor between branches along wing margin”; “raptorial forelegs”; “presence of five tarsomeres (female character), the first elongate with a spine”; “second tarsomere arising at apex of first tarsomere”; “cua-cup cross-vein running almost parallel to the hind margin of hind-wing”. It shares with the other representatives of the subfamily Paraberothinae the following characters: numerous spines on inner edge of fore tibia, (synapomorphy, although they are smaller in *Chimerhachiberotha* than in any other genera); post-ocular lobes reduced; R and Sc distally fused; absence of cross-veins in part of area

between Sc and R distal of base of Rs in fore wing; absence of cross-vein in distal part of area between R and Rs, opposite pterostigmal zone in fore and hind wings.

It strongly differs from other Paraberothinae in its very particular fore femur and tibia but it is probably closely related to *Paraberothera* because they share the following synapomorphies: scape very long; pedicel globulous and long.

Genus *Spinoberothera* gen. n.

Type species: *Spinoberothera mickaelacrai* sp. n.

Etymology: After the spinous tibiae and femora of all legs and *Berothera*.

Diagnosis: Mid and hind legs raptorial, with long spines on femora and tibiae (autapomorphy); fore and hind wings hyaline, without dark pigmented spots; Sc and R distally fused; the more basal cross-veins of area between Sc and C simple in fore wing; Rs with four very long posterior branches; fore wing M basally long parallel with R; no series of gradate cross-veins in fore and hind wings (unique character); hind wing M1+2 with distinctly more main posterior branches than MP3+4. This last character, although unique in Rhachiberothidae, is also present in some modern Berothidae (*Cyrenoberothera* MACLEOD and ADAMS, 1967) but not all (*Inoscelipteron* COSTA, 1863 or *Berothera* WALKER, 1860, see ASPÖCK & ASPÖCK 1980: fig. 1, 1981).

Spinoberothera mickaelacrai sp. n.

Figs. 13-18

Material: Holotype specimen 1201A, in Azar collection, deposited in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Etymology: After Mr. MICKAEL ACRA, son of Prof. AFTIM ACRA.

Type locality: Mdeirij-Hammana, Caza Baabda, Mouhafazit Jabal Loubnan, Central Lebanon.

Stratigraphic horizon: Lower Cretaceous, Neocomian.

Diagnosis: Same as of the genus.

Description: Body *circa* 2.80 mm long; head very incomplete; temporal sutures, vertex, insertion of antennae, scape not visible, only few apical preserved flagellomeres, all slightly longer than broad; eyes only partly preserved.

Thorax poorly preserved, preserved part *circa* 1.1 mm long; prothorax only partly visible, elongate.

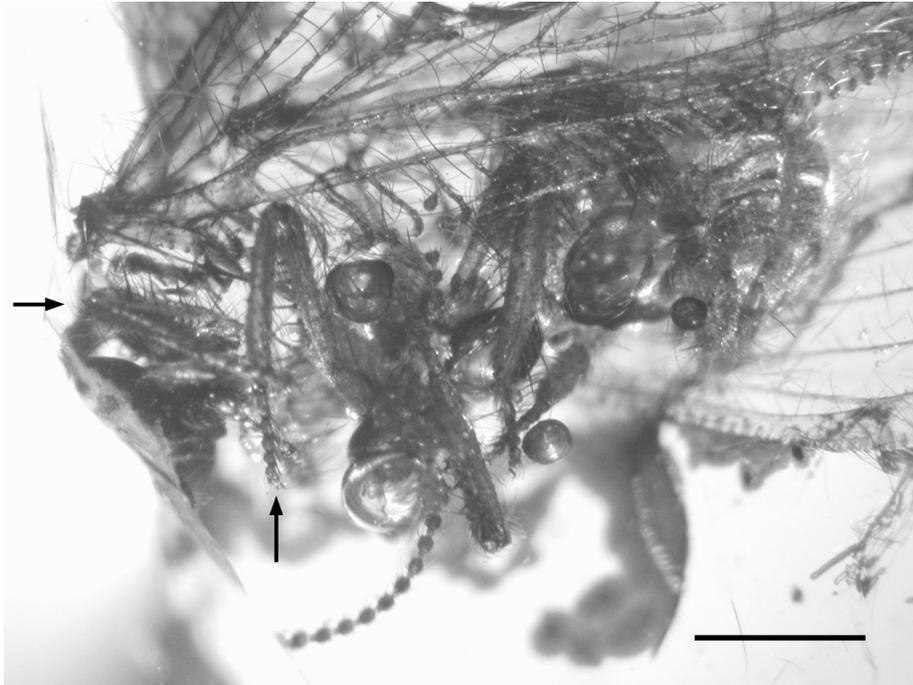


Fig. 13. *Spinoberotha mickaelacrai* sp. n., holotype 1201A, Azar collection, photograph of body (scale bar represents 0.5 mm).

Fore leg inserted on posterior part of prothorax, in basal half of pronotum; episternum not visible; coxa probably long and narrow; trochanter rather long, 0.08 mm long; femur 0.5 mm long, 0.1 mm wide, rather broad, with *circa* 10 long and strong spines disposed into two rows of on inner edge, four long spinous setae on outer lateral edge, and several long setae on outer edge; tibia 0.45 mm long, 0.08 mm wide, bearing numerous long setae on outer and lateral edges, and numerous sharp spines on its inner edge disposed in two rows, directed anteriorly, 0.07 mm long, but shorter than those of femur; tarsus five-segmented (female specimen), with first tarsomere distinctly longer than others, all strongly setose; second tarsomere inserted at apex of first one.

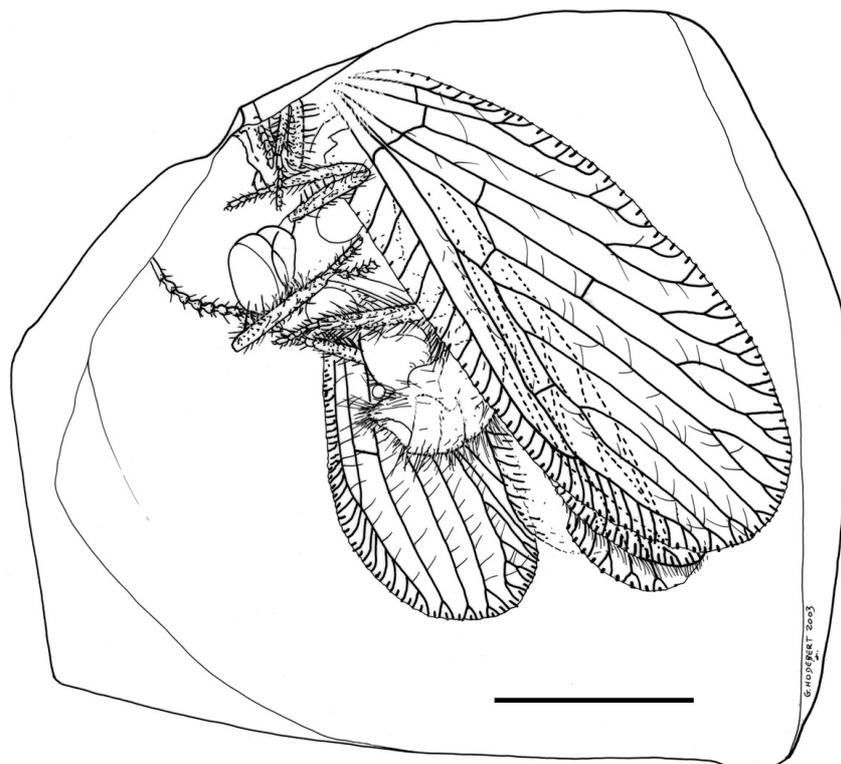


Fig. 14. *Spinoberotha mickaelacrai* sp. n., holotype 1201A, Azar collection, drawing of general habitus (scale bar represents 1 mm).

Mid leg: femur 0.5 mm long, 0.1 mm wide, rather broad, with 10 long and strong spinous setae on inner edge, these spines are stronger than those of fore femora; tibia 0.5 mm long, 0.07 mm wide, with numerous curved long setae; tarsi five-segmented, with first tarsomere distinctly longer than others, 0.09 mm long, all strongly setose.

Hind leg: femur not well visible, but with long and strong spinous setae on inner edge; tibia 0.7 mm long, 0.11 mm wide, with numerous curved long setae; tarsi five-segmented, with first tarsomere longer than others, all strongly setose.

Fore wing hyaline, without dark pigmented spots; wing 3.1 mm long, 1.25 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein simple; area between C and Sc broad, 0.20 mm wide, with 22 cross-veins, all simple; area between Sc and R broad, 0.125 mm wide, with one visible cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 1.0 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.25 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C not dark infuscate, with nine small simple cross-veins; base of Rs 1.07 mm from wing base;

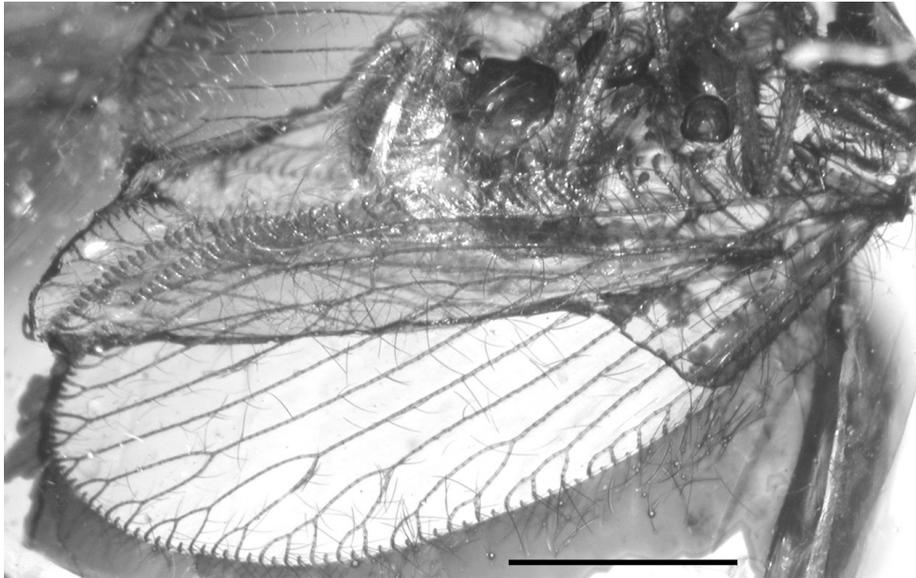


Fig. 15. *Spinoberotha mickaelacrai* sp. n., holotype 1201A, Azar collection, photograph of fore wing (scale bar represents 1 mm).

Rs with four very long posterior branches, no gradate cross-veins; only one cross-vein between R and Rs, perpendicular to R and Rs and basal of fusion of R with Sc; M not basally fused but closely parallel to stem of R; fork of M into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.52 mm distal of cross-vein m-cu, just basal of base of Rs; MP1 + 2 only forked close to posterior wing margin; MP3 + 4 with two main branches; CuA with two main posterior branches; CuP with three small posterior branches; A1 rather long, with 4-5 distal posterior branches; A2 with four small posterior branches.

Hind wing hyaline, wing *circa* 2.75 mm long, 1.0 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein not visible; area between C and Sc narrow, 0.87 mm wide, with about 20 cross-veins, all simple; area between Sc and R narrow, 0.8 mm wide, with no cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused, 0.95 mm basal of wing apex; Sc + R ending on anterior wing margin 0.25 mm from wing apex; pterostigmal area between Sc + R and C hyaline, with 10 simple cross-veins; base of Rs 0.50 mm from wing base; Rs with three long parallel posterior branches,

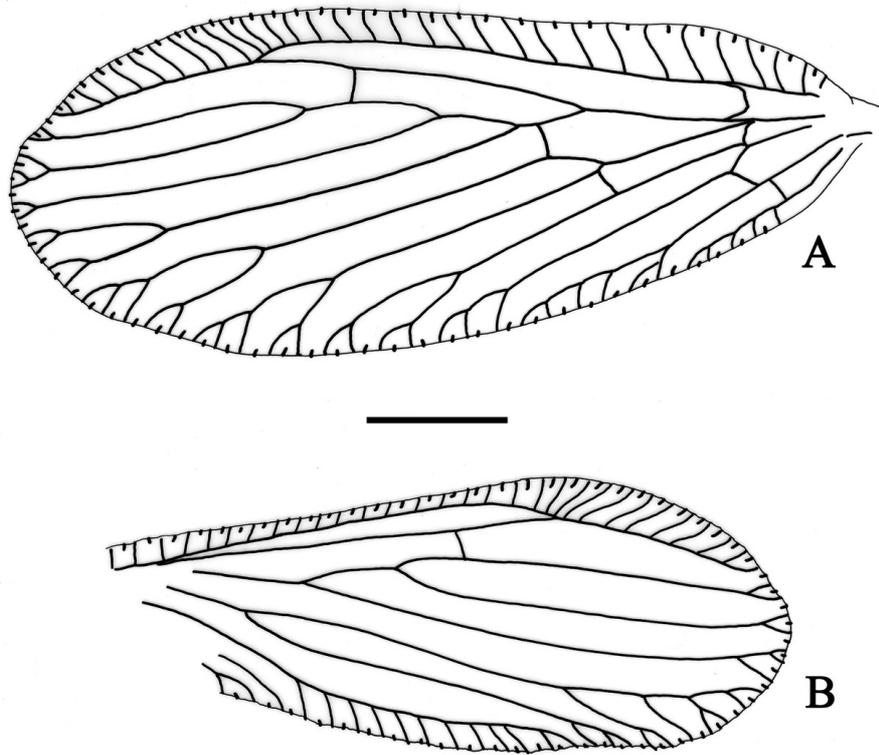


Fig. 16. *Spinoberotha mickaelacrai* sp. n., holotype 1201A, Azar collection, drawings of wings. A. Fore wing. B. Hind wing (scale bar represents 0.5 mm).

no series of gradate cross-veins; only one cross-vein between R and Rs, both basal of fusion of R with Sc; base of M *circa* 0.4 mm from wing base; sigmoidal vein MA between M and Rs present but not well visible; fork of MP into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.40 mm distal of base of M, well basal of base of Rs; MP1 + 2 with four main posterior branches close to posterior wing margin; MP3 + 4 with only two short distal branches; CuA very long, parallel to posterior wing margin, with 12 small simple posterior branches; CuP sigmoidal, veins cua-cup, A1, and A2 not visible.

Abdomen poorly preserved, *circa* 1.6 mm long, 0.6 mm wide, very setose all over; with each lateral gonapophyse bearing a long hypocausta, 0.18 mm long, 0.1 mm wide.

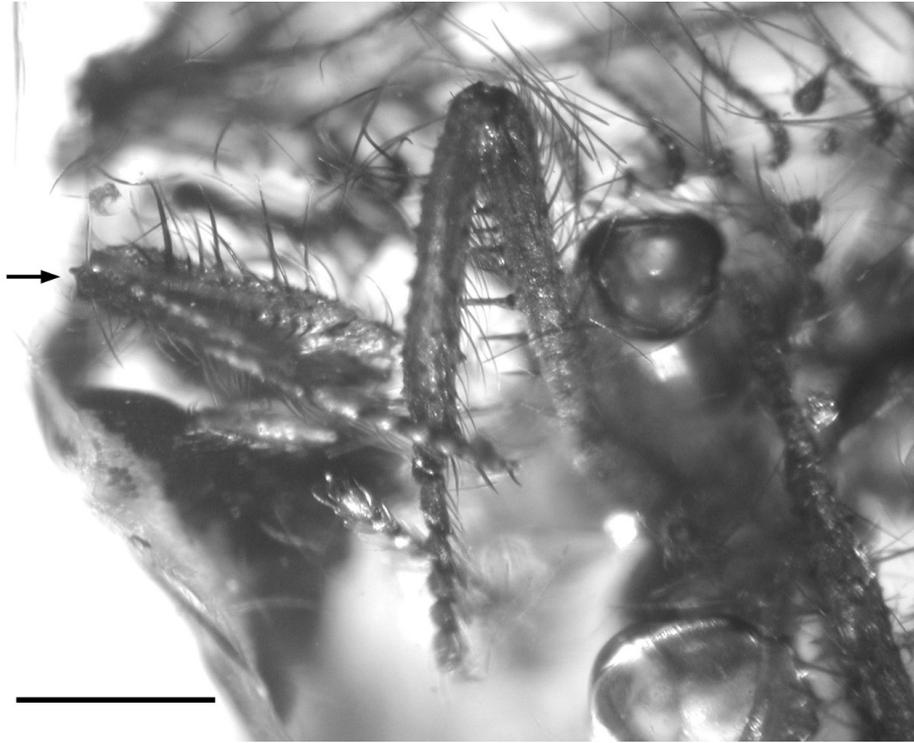


Fig. 17. *Spinoberotha mickaelacrai* sp. n., holotype 1201A, Azar collection, photograph of legs, arrow indicates fore leg (scale bar represents 0.25 mm).

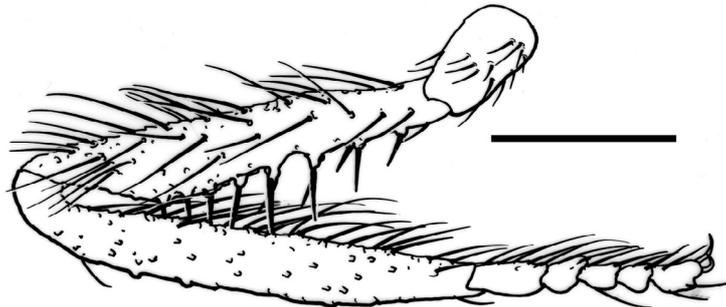


Fig. 18. *Spinoberotha mickaelacrai* sp. n., holotype 1201A, Azar collection, drawing of mid leg (scale bar represents 0.3 mm).

Discussion: Within the group [(Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae] *sensu* ASPÖCK & MANSELL (1994), *Spinoberotha* gen. n. shares with (Berothidae + Rhachiberothidae) the following synapomorphy: “elongation of pronotum anterior to forelegs”. It has not the synapomorphies of the Mantispidae, *i.e.* “elongation of pronotum posterior to the forelegs” and “paired trichosors between branches along wing margin” (ASPÖCK & MANSELL 1994). It has one synapomorphy of the Rhachiberothidae, after ASPÖCK & MANSELL (1994): “raptorial forelegs” (but homoplastic with the Mantispidae). The long hypocaustae of *Spinoberotha* gen. n. could correspond to the pseudohypocaustae of the Rhachiberothidae (autapomorphy), but ASPÖCK et al. (2001: 78) and ASPÖCK & MANSELL (1994) noted that similar processes exist in the berothid genera *Austroberothella* ASPÖCK & ASPÖCK, 1985 and *Protobiella* TILLYARD, 1923 (TILLYARD 1923; ASPÖCK & ASPÖCK 1985).

Spinoberotha gen. n. has no vesicae on wings, unlike Cenozoic and modern Rhachiberothinae. The structure of its male tarsi is unknown. *Spinoberotha* gen. n. also differs from the Rhachiberothinae in its R and Sc distally fused and absence of cross-veins in part of area between Sc and R distal of base of Rs.

We provisionally attribute it to the Paraberothinae on the basis of the presence of strong spines on inner edge of fore tibia, and absence of cross-vein in distal part of area between R and Rs, opposite pterostigmal zone. Its affinities within this group remain uncertain because of the lack of information on its head and thoracic structures. Its very particular mid and hind legs are not sufficient at the present state of the art to justify an attribution to a separate subfamily.

Subfamily Rhachiberothinae TJEDER, 1959

Type genus: *Rhachiberotha* TJEDER, 1959.

Other genera: *Mucroberotha* TJEDER, 1959, *Hoelzeliella* ASPÖCK & ASPÖCK, 1997, and *Eorhachiberotha* gen. n. (Eocene).

Diagnosis: Postocular lobes expanded (synapomorphy, but also present in modern Berothidae); absence of spines on inner edge of fore tibia; presence of cross-veins in part of area between Sc and R distal of base of Rs in fore wing. Further characters could be: presence of a cross-vein in distal part of area between R and Rs, opposite pterostigmal zone, and R and Sc distally separated, but these characters are not present in *Eorhachiberotha* gen. n.

Genus *Eorhachiberotha* gen. n.

Type species: *Eorhachiberotha celinea* sp. n.

Etymology: After the Eocene age of this taxon and *Rhachiberotha*.

Diagnosis: Wings hyaline, without vesicae; R and Sc distally fused; scape and pedicel rather short; proximal part of M not fused with R in fore wing; area between Sc and C in fore wing broad, with numerous y-shaped cross-veins; absence of a dome on the vertex; wings not falcate; few long teeth and a row of regular small teeth on inner edge of fore femur; no spines on fore tibia.

Eorhachiberothera celinea sp. n.

Figs. 19-20

Material: Holotype specimen PA 346 (1) (female), with two small Diptera: Nematocera in the same piece of amber; collection 'Langlois-Meurinne/De Plöeg', mounted in Canada Balsam, deposited in the Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Etymology: After CÉLINE NEL, daughter of the first author.

Type locality: Farm Le Quesnoy, Chevrière, region of Creil, Oise department (Northern France).

Stratigraphic horizon: Lowermost Eocene, circa - 53 Myr, Sparnacian, level MP7, of the mammal fauna of Dormaal (FEUGUEUR 1963; DE PLÖEG et al. 1998; NEL et al. 1999; CAVAGNETTO 2000).

Diagnosis: That of the genus.

Description: Body about 5.80 mm long; head 0.50 mm long, 0.80 mm wide; temporal sutures distinct, straight in lateral view; vertex rather pronounced posteriorly, with two flat lateral and one median tubercles; coronal suture, postfrontal suture, and epistomal suture not visible, if present; anterior tentorial pits and mouth parts not visible; antennae 3.83 mm long, widely separated, 0.16 mm apart; scape distinctly enlarged, 0.30 mm long, much longer than pedicel, pedicel 0.16 mm long, distinctly longer than flagellomeres; antennae with about 40 visible flagellomeres, all slightly longer than broad, bearing two crowns of setae; eyes rounded, large, 0.26 mm in diameter, placed in a rather posterior position; postocular lobes large, 0.17 mm long.

Prothorax elongate, 0.66 mm long, 0.50 mm high, narrower than meso- and meta-thorax; anterior cervical sclerites of prothorax elongate and narrow; pronotum 0.30 mm long.

Fore leg inserted on median part of prothorax, but in basal half of pronotum; episternum, coxa and trochanter long, total length 0.84 mm long; femur 1.50 mm long, 0.26 mm wide, rather broad, without long setae on outer edge and at apex, very few setae on lateral sides, and numerous rather short but sharp and strong spinous



Fig. 19. *Eorhachiberotha celinea* sp. n., holotype PA 346 (1), photograph of left lateral view (scale bar represents 1 mm).

setae on inner edge, apparently disposed in regular row and 2-3 distinctly longer spines not aligned with others; tibia 1.0 mm long, 0.15 mm wide, without any spines on its inner edge; tarsi 5-segmented, with first tarsomere slightly longer than second, and without apical spine; second tarsomere inserted at apex of first one; third tarsomere shorter than second but longer than fourth and fifth.

Mid leg with numerous small setae on femur and tibia; coxa and trochanter long; femur 1.0 mm long, 0.06 mm wide; tibia 1.05 mm long, 0.06 mm wide; tarsi five-segmented, 0.5 mm long; apex of all tarsomeres bearing two thick ventral setae on each side; second tarsomere distinctly longer than broad, about two third as long as first; third tarsomere longer than broad, longer than fourth.

Hind leg coxa and trochanter long; femur 1.2 mm long; tibia 1.7 mm long; tarsi 5-segmented, 0.5 mm long, apex of all tarsomeres bearing two thick ventral setae on each side; second tarsomere distinctly longer than broad, about two third as long as first; third tarsomere longer than broad, longer than fourth.

Fore wing hyaline, wing more than 5.0 mm long, about 2.0 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein very short but forked, with basal branch directed towards wing base; area between C and Sc broad, 0.26 mm wide, with about 21 cross-veins, the first basal one and 12 more distal ones being

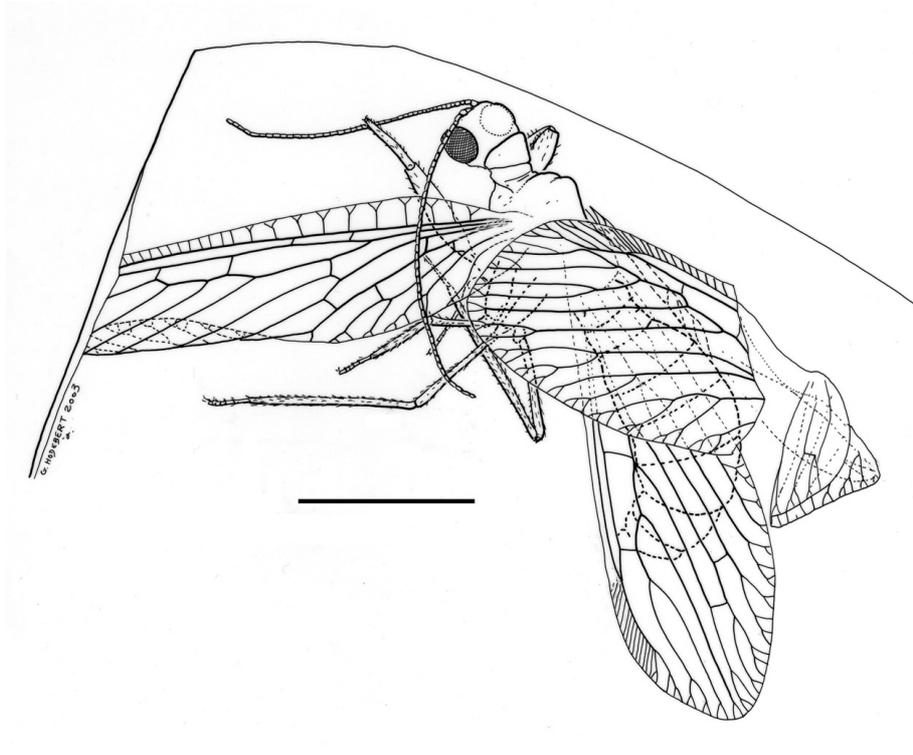


Fig. 20. *Eorhachiberothera celinea* sp. n., holotype PA 346 (1), drawing of habitus (scale bar represents 2 mm).

simple, and the eight median cross-veins forked along C; area between Sc and R broad, 0.12 mm wide, with two visible cross-veins distal of base of Rs; Sc and R distally fused; pterostigmal area between R and C dark, sclerotized, with some small cross-veins, some of them being forked; base of Rs 1.50 mm from wing base; Rs with four long posterior branches, one regular series of gradate cross-veins; two cross-veins between R and Rs, the second one being distinctly oblique; proximal part of M strongly approximating R but not fused with it; fork of M into MP1 + 2 and MP3 + 4 1.0 mm distal of cross-vein cu-m, well distal of base of Rs; MP1 + 2 only forked close to posterior wing margin; MP3 + 4 with three main branches; CuA with four main posterior branches; CuP with two posterior branches; A1 rather long, with three distal posterior branches; A2 short, more or less parallel to posterior wing margin; A3 only partly visible, but it is not possible to determine if it is distally fused with A2 or not.

Hind wing hyaline, without dark pigmented spots, wing about 5.6 mm long, 1.83 mm wide; with rounded apex; all posterior veins forked near posterior wing margin, with only one trichosor between branches along wing margin; humeral vein apparently simple; area between C and Sc narrow, 0.07 mm wide, with about 23 cross-veins, all simple; area between Sc and R broad, 0.10 mm wide, with no cross-vein basal of Rs; Sc and R distally fused; Sc + R ending on anterior wing margin 0.5 mm from wing apex; pterostigmal area between R and C dark and sclerotized, with 5-6 forked cross-veins; base of Rs 1.2 mm from wing base; Rs with five long parallel posterior branches, one regular series of gradate cross-veins in rather outer positions; three cross-veins between R and Rs, the second one being distinctly oblique; base of M about 1.0 mm from wing base; sigmoidal vein MA between M and Rs present; fork of MP into MP1 + 2 and MP3 + 4 0.9 mm distal of base of M, well distal of base of Rs; MP1 + 2 forked close to posterior wing margin; MP3+4 with two main short distal branches; CuA very long, parallel to posterior wing margin, with 7-9 small forked posterior branches; vein cua-cup parallel to posterior wing margin, with small veinlets between it and posterior wing margin; CuP sigmoidal; A1 more or less parallel with posterior wing margin and distally fused with cua-cup; A2 more or less parallel with posterior wing margin and with two short posterior branches.

Abdomen about 3.7 mm long, but with main part of genital appendages covered by a white matter that forbids its correct exam, nevertheless there is apparently no subgenital plate.

Discussion: Within the group [(Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae] *sensu* ASPÖCK & MANSELL (1994), *Eorhachiberotha* gen. n. shares with (Berothidae + Rhachiberothidae) the following synapomorphy: “elongation of pronotum anterior to forelegs”. It has not the synapomorphies of the Mantispidae, *i.e.* “elongation of pronotum posterior to the forelegs” and “paired trichosors between branches along wing margin” (ASPÖCK & MANSELL 1994). It has the following synapomorphy of the Rhachiberothidae, after ASPÖCK & MANSELL (1994): “raptorial forelegs” (homoplastic with the Mantispidae); the structure of the male tarsi is unknown, but the presence of five fore tarsomeres in this female specimen suggests affinities with the Rhachiberothidae rather than Mantispidae, although it is a plesiomorphy.

Eorhachiberotha differs from the Mesozoic Rhachiberothidae in its postocular lobes expanded, absence of spines on inner edge of fore tibia, and presence of cross-veins in part of area between Sc and R distal of base of Rs, as in modern representatives of the family.

It differs from modern genera in its R and Sc distally fused, its wings completely hyaline, and the absence of a cross-vein in distal part of area between R and Rs, opposite pterostigmal zone.

Similarly to *Hoelzeliella*, *Eorhachiberotha* has no vesicae on the wing(s), unlike *Rhachiberotha* and *Mucroberotha* (plesiomorphic condition). *Eorhachiberotha* differs from *Rhachiberotha* in its scape and pedicel rather short, as in *Mucroberotha* and *Hoelzeliella* (plesiomorphy). It differs from *Mucroberotha* in its proximal part of M not fused with R in fore wing, as in *Rhachiberotha*, *Paraberotha*, *Chimerhachiberotha*, and *Hoelzeliella*. ASPÖCK & MANSELL (1994) considered this fusion of M with R as a synapomorphy of *Mucroberotha*, but it is also present at least in the Mesozoic genus *Rhachibermissa* and probably in *Alboberotha*. This character is sub-

ject to numerous homoplasies in the whole group [(Berothidae + Rhachiberothidae) + Mantispidae], as the veins M and R are fused in some Mantispidae and Berothidae but long parallel in others (LAMBKIN 1986a, b; ASPÖCK & NEMESCHKAL 1998: 53).

Eorhachiberota also differs from the modern species of *Mucroberota* in the presence of numerous y-shaped cross-veins in area between Sc and C in fore wing, and in the absence of a dome on the vertex. WILLMANN (1990) proposed the “fore wing A2 and A3 fused distally” as an apomorphy of *Mucroberota* but ASPÖCK & MANSELL (1994) noted that it is not a stable character in this genus. It is unknown in *Eorhachiberota*. The other main synapomorphies of *Rhachiberota* and *Mucroberota* that concern the female genital appendages are unknown in *Eorhachiberota*.

If *Eorhachiberota* shares with *Hoelzeliella* the absence of vesicae on wings, it differs from it as follows: fore wing area between Sc and C very broad with y-shaped cross-veins; absence of two rows of robust teeth on fore femur; wings not falcate (ASPÖCK & ASPÖCK 1997).

If *Eorhachiberota* seems to be more closely related to the three modern rhachiberothid genera rather than to the Mesozoic representatives of this family, its phylogenetic affinities remain uncertain within the Rhachiberothinae. It has none of the known apomorphies proper to any of the modern genera.

3. Conclusions

We propose to attribute all the known Mesozoic Rhachiberothidae to an extinct subfamily Paraberothinae subfam. n., potential sister group of the modern and Cenozoic Rhachiberothinae. *Eorhachiberota*, oldest known representative of this last subfamily, has plesiomorphic characters relative to the three modern genera of this clade, suggesting that the diversification of the Rhachiberothinae probably took place during or after the Early Eocene.

The presence of Rhachiberothidae in the northern Hemisphere (North America, Europe, Near East and South-East Asia) during the Mesozoic and Early Cenozoic demonstrates that the family was much more widespread in the past than now. A biogeographic analysis of this group that would be based on its present distribution alone thus would lead to important errors. Indeed, the same situation occurs in numerous other insect lineages (Isoptera: Mastotermitidae, numerous families of Psocoptera, etc.). The eastern and southern African distribution of extant rhachiberotids, in warm and rather dry open sylvan areas (ASPÖCK & ASPÖCK 1997), could be indicative of subtropical to dry temperate palaeoclimate affinities for past representatives.

Another question is the relative scarcity of the modern Rhachiberothidae compared to the Mantispidae. Rhachiberothids were apparently rather diverse and widespread during the Cretaceous. Since now, the only Cretaceous mantispid records are: a hind wing in the Turonian of Kazakhstan (MAKARKIN 1994); a fragmentary wing in the Lower Cretaceous of Baissa, Siberia (MAKARKIN 1997); and two species of a same genus in New Jersey

amber, USA (GRIMALDI 2000). It seems likely as if the Mantispidae “replaced” the former family during the Cenozoic, but our present knowledge on the fossil and modern record of the Rhachiberothidae is far from being complete.

Acknowledgements

We would like to acknowledge Prof. AFTIM ACRA and his son FADI ACRA, collectors of the specimens in Lebanese amber reported here, who kindly loaned them for study. We are also indebted to GAËL DE PLOËG for the preparation of all specimens. We sincerely thank Drs. Günther Bechly and Rainer Willmann for their kind and very useful comments on the first version of this paper. This paper is a contribution to the ‘ECLIPSE’ CNRS program: ‘Interactions Climat/Ecosystèmes entre l’Aptien et le Paléocène’, and to the Franco-Lebanese bilateral program ‘CEDRE’ n° 02 E F12/L11: ‘Les entomofaunes crétacées du Liban: apport à la reconstitution des paléoclimats et paléoenvironnements’.

Literature

- ASPÖCK, U. (2002): Phylogeny of the Neuropterida. – Zool. Scripta, **31** (1): 51-56.
- ASPÖCK, U. & ASPÖCK, H. (1980): Das Genus *Isoscelipteron* COSTA, 1863 (Berothidae). – Z. Arbeitsgem. Österr. Entomol., **32** (1/2): 65-73.
- (1981): Weitere Untersuchungen an Berothiden: *Berotha* WALKER, *Isoscelipteron* COSTA und *Asadeteva* n. g. (Neuropteroidea: Planipennia). – Z. Arbeitsgem. Österr. Entomol., **33** (1/2): 1-14.
- (1985) Die Berothiden Australiens (und Neuseelands). 2: Die Genera *Trichoma* TILLYARD, *Trichoberotha* HANDSCHIN, *Protobiella* TILLYARD und *Austrobero-thella* n. gen. (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). – Z. Arbeitsgem. Österr. Entomol., **36** (3/4): 65-85.
- (1997): Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, (B), **99**: 1-20.
- ASPÖCK, U. & MANSELL, M. W. (1994): A revision of the family Rhachiberothidae TJEDER, 1959, stat. n. (Neuroptera). – Syst. Entomol., **19** (3): 181-206.
- ASPÖCK, U. & NEMESCHKAL, H. L. (1998): A cladistic analysis of the Berothidae (Neuroptera). – Acta Zool. Fenn., **209**: 45-63.
- ASPÖCK, U., PLANT, J. D. & NEMESCHKAL, H. L. (2001): Cladistic analysis of Neuroptera and their position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). – Syst. Entomol., **26** (1): 73-86.
- CAVAGNETTO C. (2000): La palynoflore d'un gisement d'ambre de l'Eocène basal du Bassin Parisien (Le Quesnoy, France). - Palaeontographica, (B), **255**: 147-171.
- CRUICKSHANK, R. D. & KO, K. (2003): Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, Northern Myanmar. – J. Asian Earth Sci., **21**: 441-455.
- DE PLOËG, G., DUTHEIL, D., GHEERBRANT, E., GODINOT, M., JOSSANG, A., NEL, A., PAICHELER, J.-C., PONS, D. & RAGE, J.-C. (1998): Un nouveau gisement paléontologique 'Konservat-Lagerstätte' à la base de l'Eocène dans la région de Creil (Oise). In: The Palaeocene/Eocene boundary in Europe: events and correlations. – Symp. Soc. Géol. Fr., Paris, 19-20 janvier 1998: 108-110.

- FERRIS, G. F. (1940): The morphology of *Plega signata* Hagen (Neuroptera, Mantispidae). - *Microentomology*, **5** (2): 35-36.
- FEUGUEUR, L. (1963): L'Yprésien du bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique. - *Mém. Ct. Géol. Fr.*: 1-568.
- GRIMALDI, D. A. (2000): A diverse fauna of Neuropterodea in amber from the Cretaceous of New Jersey. - In: GRIMALDI, D. A. (ed.). *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*. 259-303; Leiden (Backhuys Publishers).
- GRIMALDI, D. A., ENGEL, M. S. & NASCIBENE, P. C. (2002): Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. - *Am. Mus. Novit.*, **3361**: 71 pp.
- LAMBKIN, K. J. (1986a): Revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. 1. General and Drepanicinae. - *Austral. J. Zool., Suppl. Ser.*, **116**: 1-142.
- (1986b): Revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. 2. - *Austral. J. Zool., Suppl. Ser.*, **117**: 1-113.
- MAKARKIN, V. N. (1994): Upper Cretaceous Neuroptera from Russia and Kazakhstan. - *Ann. Soc. Entomol. Fr., (N.S.)*, **30** (3): 283-292.
- (1997): Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baissa, East Siberia. Part 5. Mantispidae. - *Russ. Entomol. J.*, **5** (1-4): 91-93. [in Russian]
- NEL, A., DE PLOËG, G., DEJAX, J., DUTHEIL, D., DE FRANCESCHI, D., GHEERBRANT, E., GODINOT, M., HERVET, S., MENIER, J.-J., AUGÉ, M., BIGNOT, G., CAVAGNETTO, C., DUFFAUD, S., GAUDANT, J., HUA S., JOSSANG, A., DE LAPPARENT DE BROIN, F., POZZI, J.-P., PAICHELER, J.-C., BOUCHET, F. & RAGE, J.-C. (1999): Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7): Le Quesnoy (Oise, France). - *C. R. Acad. Sci., Sci. terre planètes, Paris*, **329**: 65-72.
- NÉRAUDEAU, D., PERRICHOT, V., DEJAX, J., MASURE, E., NEL, A., PHILIPPE, M., MOREAU, P., GUILLOCHEAU, F. & GUYOT, T. (2002): Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). - *Geobios*, **35** (2): 233-240.
- NEW, T. R. (1990): Planipennia (lacewings). - *Handbook Zool., Berlin*, **4** (30), 1-132.
- SCHLÜTER, T. (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. - *Berliner Geowiss. Abh., (A)*, **9**: 150 pp.
- SCHLÜTER, T. & STÜRMER, W. (1984): Die Identifikation einer fossilen Rhachiberothinae-Art (Planipennia: Berothidae oder Mantispidae) aus mittelkretazischem Bernstein NW-Frankreichs mit Hilfe röntgenographischen Methoden. - In: GEPP, J., ASPÖCK, H & HÖLZEL, H. (eds), *Progress in World's Neuropterology. Proc. 1rst Internat. Symp. on Neuropterology*, Graz, Austria, p. 49-55.
- TILLYARD, R. J. (1923): Descriptions of new species and varieties of lacewings (Order Neuroptera, Planipennia) from New Zealand, belonging to the families Berothidae and Hemerobiidae. - *Trans. (Proc.) New Zealand Inst.*, **54**: 217-225.
- TJEDER, B. (1959): Neuroptera Planipennia. The lace-wings of Southern Africa. 2. Family Berothidae. - *South Afr. Animal Life*, **6**: 256-314.

- WHALLEY, P. E. S. (1980): Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., London, **33** (2): 157-164.
- (1983): *Fera venatrix* gen. and sp. n. (Neuroptera: Mantispidae) from amber in Britain. – Neuroptera Internat., **2** (4): 229-233.
- WILLMANN, R. (1990): The phylogenetic position of the Rhachiberothidae and the basal sister-group relationships within the Mantispidae (Neuroptera). – Syst. Entomol., **15** (2): 253-265.
- (1994): Die phylogenetische Position ursprünglicher Mantispidae aus dem Mesozoikum und Alt-Tertiär. – Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, (N. F.), **34**: 177-203.

Manuscript received: February, 16th, 2004.

Revised version accepted by the Stuttgart editor: March, 31st, 2004.

Addresses of the authors:

Dr. ANDRÉ NEL, CNRS UMR 5143, Muséum National d'Histoire Naturelle, Entomologie, 45, Rue Buffon, F-75005, Paris, France,
e-mail. anel@mnhn.fr

Dr. VINCENT PERRICHOT and Pr. DIDIER NÉRAUDEAU, Géosciences Rennes, UMR CNRS 6118, Université Rennes 1, Campus de Beaulieu, bât. 15, 263, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France,

e-mails. Vincent.Perrichot@univ-rennes1.fr, Didier.Neraudeau@univ-rennes1.fr

Dr. DANY AZAR, Lebanese University, Faculty of Science II, Fanar, Biology Department, B.P. 90356, and Saint-Joseph University, Campus of Sciences and Technology, Mar Roukos (Mkalles), B.P. 11-1514 Beirut Jdeideth-el-Matn, Lebanon,
e-mail: azar@mnhn.fr

Annexe 6

A replacement name for the neuropteran genus *Eorhachibertha* Nel *et al.*, 2005 (Neuroptera: Rhachiberothidae)

André Nel, Vincent Perrichot, Dany Azar and Didier Néraudeau

Bulletin de la Société Entomologique de France, 110(2): 128.

Abstract. *Oisea celinea* comb. n., is proposed to replace the neuropteran genus *Eorhachibertha* Nel *et al.*, 2005 from the Eocene amber of Oise, which was preoccupied by the Cretaceous Burmese amber genus *Eorhachibertha* Engel, 2004.

Keywords. Neuroptera, Rhachiberothidae, *Eorhachibertha*, Early Eocene, amber, Oise, France.

Résumé. Une nouvelle combinaison, *Oisea celinea* comb. n., est proposée en remplacement du genre de névroptère *Eorhachibertha* Nel *et al.*, 2005 décrit de l'ambre éocène de l'Oise et précédemment occupé par le genre *Eorhachibertha* Engel, 2004 de l'ambre crétacé du Myanmar.

André NEL, Vincent PERRICHOT, Dany AZAR & Didier NÉRAUDEAU. – **A replacement name for the neuropteran genus *Eorhachiberotha* Nel et al., 2005 (Neuroptera: Rhachiberothidae)**

We recently proposed a new genus of thorny lacewing (Insecta: Neuroptera: Rhachiberothidae) from the Eocene amber of France. Unfortunately, the name we employed was proposed at the same time by the American palaeontologist M. S. Engel in another publication dealing with fossil rhachiberothids from the Burmese amber.

As *Eorhachiberotha* Engel, 2004, was first published, we therefore propose the following replacement name for our Eocene fossil: *Oisea* Nel, Perrichot, Azar & Néraudeau, **new name** for *Eorhachiberotha* Nel, Perrichot, Azar & Néraudeau, 2005: 77 (type species: *E. celinea* Nel, Perrichot, Azar & Néraudeau, 2005) *nomen praeoccupatum* (*nec Eorhachiberotha* Engel, 2004, fossilised in the Albian Burmese amber).

Etymology: The new genus name is derived from the Oise department where was fossilised the amber containing the specimen.

Included species: *Oisea celinea* **new combination.**

LITERATURE

- ENGEL M.S., 2004. – Thorny lacewings (Neuroptera: Rhachiberothidae) in Cretaceous amber from Myanmar. *Journal of Systematic Palaeontology*, **2** (2): 137-140.
- NEL A., PERRICHOT V., AZAR D. & NÉRAUDEAU D., 2005. – New Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) in Early Cretaceous and Early Eocene ambers from France and Lebanon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, **235** (1): 51-85.

(A. N. : Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, UMR 5143, Entomologie, 45 rue Buffon, 75005 Paris).

Annexe 7

New and poorly known fossil Coniopterygidae in Cretaceous and Cenozoic ambers (Insecta: Neuroptera)

André Nel, Vincent Perrichot and Dany Azar

Annales Zoologici, 55(1): 1-7.

Abstract. The Late Albian new genus and species *Alboconis cretacica*, oldest known Aleuropteryginae: Fontenelleini, and the Early Eocene coniopterygine new genus and species *Gallosemidalis eocenica*, are described. The Early Cretaceous Lebanese Aleuropteryginae *Libanoconis fadiacra* (Whalley, 1980) is refigured and discussed.

Keywords. Neuroptera, Coniopterygidae, gen. n., sp. n., Early Cretaceous, Early Eocene, amber, Lebanon, France.

Résumé. Deux nouveaux genres et espèces de Neuroptères Coniopterygidae sont décrits dans les ambres de France: *Alboconis cretacica*, de l'Albien terminal de Charente-Maritime, est le plus ancien Aleuropteryginae: Fontenelleini; *Gallosemidalis eocenica*, de l'Eocène inférieur de l'Oise, est attribué à la sous-famille des Coniopteryginae. *Libanoconis fadiacra* (Whalley, 1980), un Aleuropteryginae décrit dans l'ambre Crétacé inférieur du Liban, est refiguré et discuté.

NEW AND POORLY KNOWN FOSSIL CONIOPTERYGIDAE IN CRETACEOUS AND CENOZOIC AMBERS (INSECTA: NEUROPTERA)

ANDRÉ NEL¹, VINCENT PERRICHOT² and DANY AZAR^{1,3}

¹ CNRS UMR 5143, Muséum National d'Histoire Naturelle, Entomologie, 45, Rue Buffon, F-75005, Paris, France; e-mail: anel@mnhn.fr

² Géosciences Rennes, UMR CNRS 6118, Université Rennes1, Campus de Beaulieu, bât. 15, 263, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France; e-mail: Vincent.Perrichot@univ-rennes1.fr

³ Lebanese University, Faculty of Science II, Biology Department, Fanar – Matn – B.P. 26110217, Lebanon; and Saint-Joseph University, Campus of Sciences and Technology, Mar Roukos (Mkalles), B.P. 11-1514 Beirut, Lebanon; e-mail: azar@mnhn.fr

Abstract. — The new genus and species *Alboconis cretacea*, oldest known Aleuropteryginae: Fontenelleini, and the coniopterygine new genus and species *Gallosemidalis eocenica*, are described, respectively from a late Albian and an early Eocene French amber. From Lebanese amber, the early Cretaceous Aleuropteryginae *Libanoconis fadiacra* (Whalley, 1980) is refigured and discussed.



Key words.— Neuroptera, Coniopterygidae, gen. nov., sp. nov., early Cretaceous, early Eocene, amber, Lebanon, France.

INTRODUCTION

The Coniopterygidae are rather rare in the fossil record, with about 20 described species (Meinander 1990, 1998; Nel 1991; Ansoerge 1996; Azar et al. 2000; Grimaldi 2000; Dobosz and Krzeminski 2000; Engel 2002). Except for the late Jurassic *Juraconiopteryx* Meinander, 1975, all Mesozoic taxa are from Cretaceous ambers, as the early Jurassic genus *Archiconiopteryx* Enderlein, 1909 is a Hemiptera (Enderlein 1909; Ansoerge 1996). Therefore the present descriptions of two new genera and species in French ambers of the late Albian and the early Eocene, and the re-exam of the early Cretaceous *Libanoconis fadiacra* (Lebanese amber) are of great interest for a better estimation of the past diversity of this family.

We follow the terminology of body and wing venation of Meinander (1972a).

SYSTEMATIC PART

Family Coniopterygidae Burmeister, 1839

Subfamily Coniopteryginae Burmeister, 1839

Genus *Gallosemidalis* gen. nov.

Type species. *Gallosemidalis eocenica* sp. nov.

Derivation of name. After Gallia and *Semidalis*.

Diagnosis. Only one radio-medial cross-vein in middle of fore wing; no plicaturae on abdomen; wing vein M with no long setae; hind wing Rs branching from R near wing base; cross-vein between R and Rs not aligned with free part of Sc2 in fore wing; presence of two cross-veins between Cu1 and M in fore wing; R4+5 not strongly angular and cross-vein between M1+2 and R4+5 very close to base of R4+5 in both fore and hind wing; last labial palp rounded and broad; pedicel only slightly longer than wide.

***Gallosemidalis eocenica* sp. nov.**
(Figs 1–3)

Material. Holotype specimen PA 28 (4/13), with four Hymenoptera, three Diptera: Brachycera, one Ephemeroptera, one Heteroptera, one Thysanoptera, and one Arachnida in the same piece of amber, paratype specimen PA 8980 (3/3) (female specimen), with a small

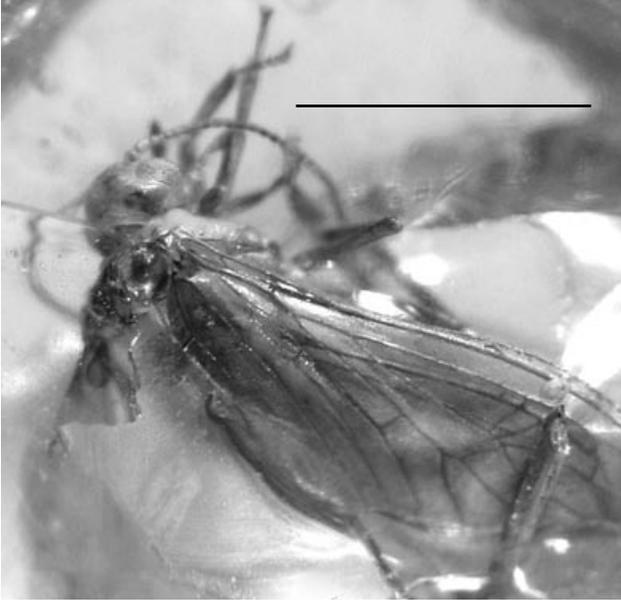


Figure 1. *Gallosemidalis eocenica* sp. nov., holotype PA 28 (4/13), photograph of body. Scale bar = 1 mm.

Coleoptera and a microlepidoptera in the same collection 'Langlois-Meurinne / De Ploëg', mounted in Canada Balsam, deposited in the Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Derivation of name. After the Eocene age of this fossil.

Type horizon. Early Eocene, in amber, circa – 53 Myr, Sparnacian, level MP7 of the mammal fauna of Dormaal (Feugueur 1963; De Plöeg et al. 1998; Nel et al. 1999; Cavagnetto 2000).

Type locality. Farm Le Quesnoy, Chevrière, region of Creil, Oise department (northern France).

Diagnosis. That of the genus.

Description. Body 1.64 mm long; head hypognathous, 0.2 mm long, 0.46 mm wide; vertex rather gibbous and prominent; eyes oval, 0.14 mm in diameter; antenna *circa* 1.0 mm long, with 25 flagellomeres; scape 0.04 mm long, 0.04 mm wide; pedicel 0.04 mm long, 0.03 mm wide; antennal segments covered with short sensilla arranged in two whorls, no scale-like hairs or setae present; flagellomeres as broad as long; interantennal frontal portion sclerotized; maxillary palp five-seg-

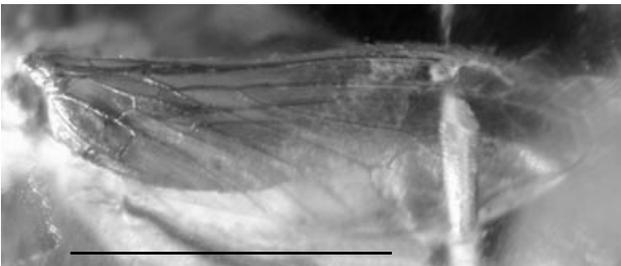


Figure 2. *Gallosemidalis eocenica* sp. nov., holotype PA 28 (4/13), photograph of fore wing. Scale bar = 1 mm.

mented; first segment 0.06 mm long, second 0.03 mm long, third 0.04 mm long, fourth 0.04 mm long, and fifth 0.10 mm long; fifth segment basally swollen; broader than others; galea and lacinia not visible; last segment of labial palp ellipsoidal, very large, 0.1 mm long, 0.06 mm wide, bearing five short ventro-apical setae.

Thorax 0.44 mm long; prothorax short; mesothorax with two dorsal prominent tubercles.

Wings unicolorous infusate, with marginal fringe absent; fore wing 1.60 mm long, 0.64 mm wide (PA 28), 1.66 mm long, 0.65 mm wide (PA 8980); Sc1 long and parallel to costal margin, reaching costal margin 1.50 mm from wing base; area between C and Sc1 0.04 mm wide; two cross-veins between Sc1 and C, at 0.20 mm and 0.36 mm from wing base; Sc2 bifurcates from Sc1 at 1.32 mm of wing base, perpendicular to Sc1 and R; free part of Sc2 0.06 mm long; Sc2 distally fused with R for 0.32 mm before reaching wing apex; R branching off from R + M 0.44 mm from wing base; fork between R and Rs 0.18 mm distally; free part of R 0.66 mm long before its fusion with Sc2; Rs forked into R2+3 and R4+5 0.56 mm from its base; R2+3 0.44 mm long; R4+5 0.32 mm long; a cross-vein between R and Rs 0.07 mm basal of level of point of fusion between R and Sc2; fork of M into M1+2 and M3+4 0.62 mm from its base; M1+2 0.36 mm long; a cross-vein between R4+5 and M1+2 0.06 mm from base of M1+2; M3+4 0.24 mm long; a cross-vein between Cu1 and R + M 0.48 mm from wing base and another one between Cu1 and M 0.50 mm distally; Cu forked into Cu1 and Cu2 0.42 mm from wing base; a cross-vein between Cu1 and Cu2; two cross-veins between A1 and Cu2; one longer cross-vein between A1 and A2 and one between A2 and posterior wing margin.

Hind wing 1.32 mm long, 0.50 mm wide (PA 28), 1.36 mm long, 0.60 mm wide (PA 8980); Sc1 long and parallel to costal margin, reaching costal margin 1.10 mm from wing base; area between C and Sc1 0.03 mm wide; no visible cross-veins between Sc1 and C; Sc2 bifurcates from Sc1 at 0.96 mm of wing base, perpendicular to Sc1 and R; free part of Sc2 0.06 mm long; Sc2 distally fused with R for 0.18 mm before reaching wing apex; R branching off from R + M very basally, 0.20 mm from wing base; fork between R and Rs also very basal, 0.10 mm distally; free part of R 0.72 mm long before its fusion with Sc2; Rs forked into R2+3 and R4+5 0.52 mm from its base; R2+3 0.28 mm long; R4+5 0.24 mm long; a cross-vein between R and Rs 0.08 mm basal of level of point of fusion between R and Sc2; fork of M into M1+2 and M3+4 0.52 mm from its base; M1+2 0.26 mm long; a cross-vein between R4+5 and M1+2 0.10 mm from base of M1+2; M3+4 0.12 mm long; a cross-vein between Cu1 and M 0.44 mm distal of base of M; Cu forked into Cu1 and Cu2 0.20 mm from wing base; apparently no cross-vein between Cu1 and Cu2 and between A1 and Cu2; A2 not visible because of a fold of wing.

Legs covered with microtrichia; of normal length.

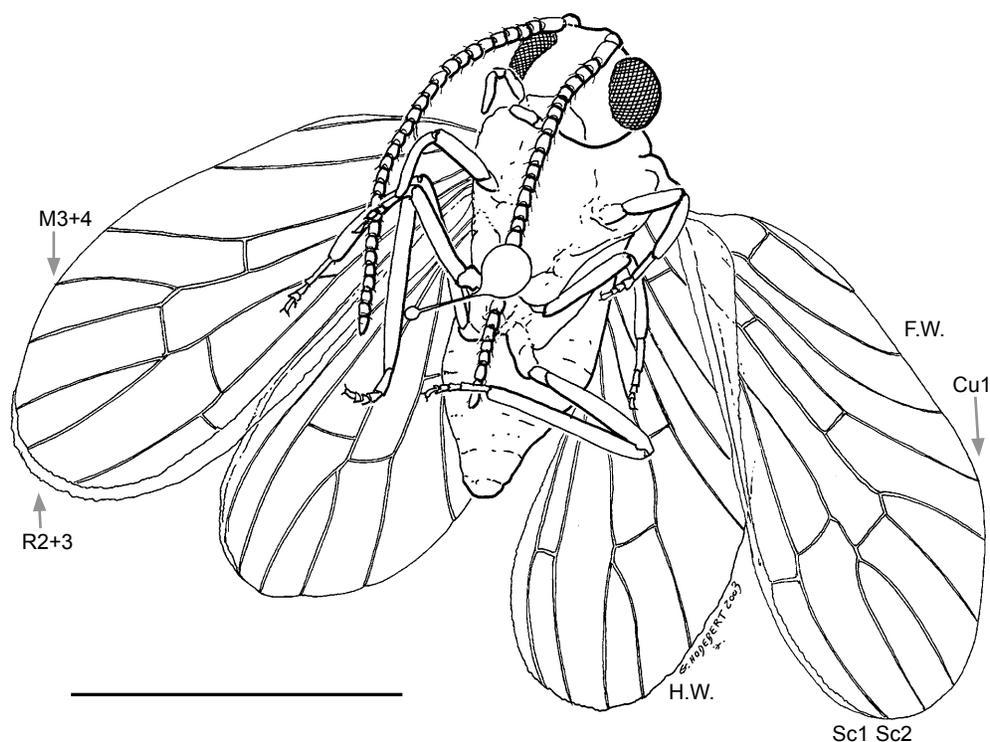


Figure 3. *Gallosemidalis eocenica* sp. nov., paratype PA 8980 (3/3), habitus, F.W. – fore wing, H.W. – hind wing. Scale bar = 1 mm.

Abdomen 1.0 mm long, 0.40 mm wide; no plicaturae on abdomen; genital structures of holotype not visible, hidden by white matter. Those of the female paratype are better visible.

Discussion. After the key to subfamilies proposed by Meinander (1972a), *Gallosemidalis* gen. nov. falls in the Coniopteryginae Burmeister, 1839 because of the following characters: only one radio-medial cross-vein in middle of fore wing; no plicaturae on abdomen. Its fore wing vein M has no long setae, unlike Aleuropteryginae Enderlein, 1905. Nevertheless, *Gallosemidalis* shares with this last subfamily a hind wing Rs branching from R near wing base. This very particular character is also present in the early Cretaceous coniopterygine *Libanosemidalis hammanaensis* Azar et al., 2000, in the Eocene Baltic amber genus *Heminiphetia* Enderlein, 1930, and in the modern Neotropical genus *Incasemidalis* Meinander, 1972 (Meinander 1972a: figs 186–187; Azar et al. 2000). *Gallosemidalis* differs from *Heminiphetia* in its R4+5 not strongly angular and cross-vein between M1+2 and R4+5 very close to base of R4+5 in both fore and hind wing. Little is known on the body characters of *Heminiphetia* (Enderlein 1930; Meinander 1972a). *Gallosemidalis* differs from *Libanosemidalis* as follows: cross-vein between R and Rs not aligned with free part of Sc2 in fore wing; presence of two cross-veins between Cu1 and M in fore wing, instead of one in *Libanosemidalis*. *Gallosemidalis* differs from *Incasemidalis* in its rounded and broad last labial palp (Meinander, 1972a: figs 186–187). The Neotropical genus *Stangesemidalis* González Olazo,

1984 has also a base of Rs very close to that of M in hind wing and a general wing venation very similar to those of *Gallosemidalis* and *Incasemidalis* (compare figs 1–3 to Meinander 1990: fig. 12E). *Gallosemidalis* differs from *Stangesemidalis* in its pedicel only slightly longer than wide, instead of being two times longer than broad (González Olazo 1984). Note that *Gallosemidalis* differs from *Thecosemidalis* Meinander, 1972, unique other coniopterygid genus not studied in Meinander (1972a), in its base of hind wing Rs very close to that of M (Meinander 1972b, fig. 6; 1992).

Subfamily Aleuropteryginae Enderlein, 1905

Genus *Libanoconis* Engel, 2002

(Figs 4–5)

Type species. *Libanoconis fadiacra* (Whalley, 1980) (originally in *Glaesoconis* Meinander, 1975)

Material. Holotype specimen n° 772a, in Collection Aftim Acra, provisionally deposited in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Type horizon. Early Cretaceous, Neocomian.

Type locality. Jouar-Es-Souss, near Jezzine, Lebanon.

Discussion. Original description and figures of Whalley (1980) are very poor, and partly erroneous. A new preparation of the holotype allows us to propose new, better figures of this taxon. We confirm the differences of *L. fadiacra* with *Glaesoconis* Meinander, 1975 (*Glaesoconis*

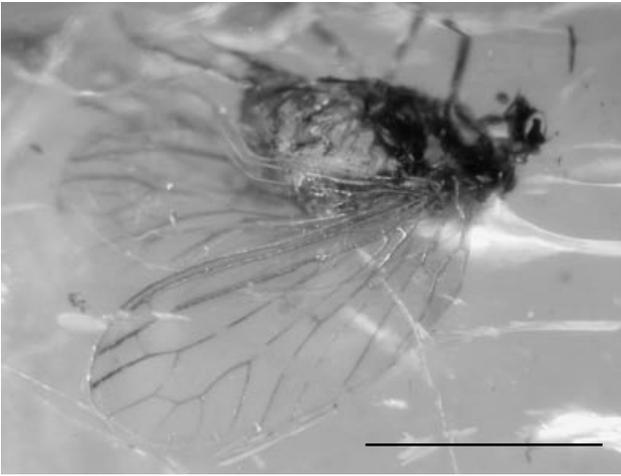


Figure 4. *Libanoconis fadiacra* (Whalley, 1980), holotype specimen n° 772a, photograph. Scale bar = 1 mm.

cretica Meinander, 1975, *G. nearctica* Grimaldi, 2000) proposed by Whalley (1980: 158–159). Engel (2002) created the genus *Libanoconis* for *G. fadiacra*. He proposed the following characters in his generic diagnosis: (1) ‘antennae with 19 flagellomeres’ (after Whalley 1980). The presence of 19 flagellomeres cannot be established accurately as

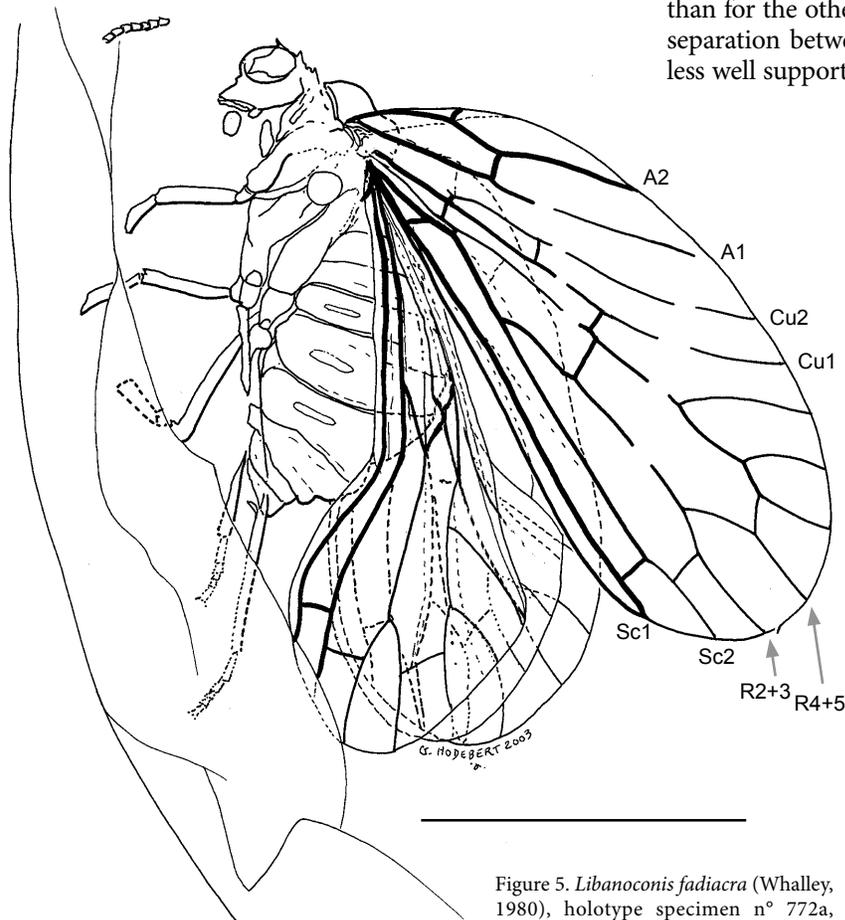


Figure 5. *Libanoconis fadiacra* (Whalley, 1980), holotype specimen n° 772a, drawing. Scale bar = 1 mm.

the antennae are incomplete and very poorly preserved; (2) ‘fore wing with two distinct basal cross-veins in costal area.’ A cross-vein in costal area is visible nearly opposite the base of Rs, but the other one is not visible, although probably present; (3) ‘R4+5 not strongly angling anteriorly at point of distalmost r-m cross-vein, instead continuing straight to wing margin’; (4) ‘R4+5 not forming cross with M1’; (5) ‘first branch M arising near r-m’ and ‘M branching at basal r-m cross-vein.’ This last character is very enigmatic but if Engel speaks about M1+2 and distal cross-vein r-m, the fork between M1+2 and M3 is far from r-m. If this author speaks about the most basal cross-vein between R and M, the first fork of M into M1+2+3 and M4 is also very far from this cross-vein. Whalley (1980) erroneously figured the base of M4 close to basal cross-vein r-m; (6) ‘r-m cross-vein distad m-cu.’ In fact, these cross-veins are nearly aligned. The same structure is not very clear for *G. cretica* as Meinander (1975: figs 3–4) figured in a drawing this vein r-m slightly basal of cu-m, and in the other one the same cross-vein slightly distal; (7) ‘plicature present on abdominal segments.’ These structures are clearly visible. Engel characterized his genus *Libanoconis* on the basis of characters (1), (3) and (5). As indicated above, only the character (3) is not erroneous. Character (3) concerns the structure of vein R4+5 that is more oblique in its basal part than for the other *Glaesoconis* spp. Therefore, the generic separation between *Libanoconis* and *Glaesoconis* appears less well supported than in Engel’s work, nevertheless, we prefer to maintain it, at least provisionally. But *Glaesoconis* and *Libanoconis* are probably closely related.

Remark. A further specimen (n° 1108A, collection Azar, deposited in the Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, France), from the amber of Mdeirij-Hammana (Early Cretaceous Caza Baabda, Mouhafazit Jabal Loubnan, Central Lebanon) has nearly the same wing venation as *Libanoconis fadiacra* (Fig. 6). Its body structures are poorly preserved to allow an attribution to a precise subfamily.

Tribe Fontenelleini Carpentier et Lestage, 1928

Genus *Alboconis* gen. nov.

Type species. *Alboconis cretacica* sp. nov.

Derivation of name. After Albian and *Pseudoconis*.

Diagnosis. Two radio-medial cross-veins in middle of fore wing; vein M

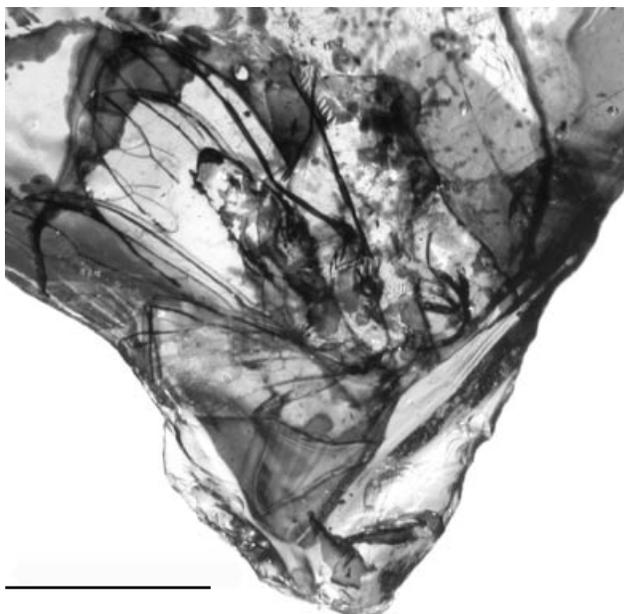


Figure 6. Coniopterygidae *incertae sedis*, specimen n° 1108A, coll. Azar, photograph. Scale bar = 1 mm.

with two long setae; and hind wing Rs branching off from R very near to wing base; radial cross-vein in hind wing striking Rs on branch R2+3; wide separation of M and Cu1 in hind wing; radial fork of fore wing normal; fore wings spotted; second cross-vein between M and Rs ending on R4+5; cross-vein between R and Rs well distal of Sc2; fore wing M with only two branches; scape and pedicel of normal length; antennae with only 20 segments.

Alboconis cretacica sp. nov.
(Figs 7–8)

Material. Holotype specimen MNHN ARC 177, deposited in the Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Type horizon. Early Cretaceous, late Albian (Néraudeau et al. 2002).

Type locality. Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, SW France.

Derivation of name. After the Cretaceous age of the type species.

Diagnosis. That of the genus.

Description. Body *circa* 1.65 mm long; head hypognathous, 0.57 mm long, 0.52 mm wide; vertex flat; eyes oval, 0.21 mm in diameter; antenna 1.0 mm long, with 18 flagellomeres; scape 0.075 mm long, 0.05 mm wide; pedicel 0.070 mm long, 0.055 mm wide, both *circa* one and a half times as long as broad; antennal segments with few short sensilla, no scale-like hairs or setae present; flagellomeres as broad as long; inter antennal frontal portion depressed and not sclerotized; maxillary palp five-segmented, third

segment 0.075 mm long, fourth 0.05 mm long, and fifth 0.125 mm long, 0.05 mm wide; fifth segment triangular, subapically swollen; broader than others; labial palp, galea and lacinia not visible.

Thorax 0.625 mm long; prothorax short, 0.10 mm long, 0.375 mm wide; mesothorax 0.25 mm long, 0.70 mm wide.

Main part of wings unicolorous but fore wing with dark spots on first cross-vein between M and Rs, at base of R4+5 and on cross-vein between M3+4 and Cu, marginal fringes absent; fore wing *circa* 2.0 mm long, 0.875 mm wide; Sc1 long and parallel to costal margin, reaching costal margin 1.9 mm from wing base; area between C and Sc1 0.045 mm wide; two cross-veins between Sc1 and C, at 0.275 mm and 0.475 mm from wing base; Sc2 bifurcates from Sc1 at 1.63 mm of wing base, perpendicular to Sc1 and R; free part of Sc2 0.10 mm long; Sc2 distally fused with R for 0.35 mm before reaching wing apex; R branching off from R + M 0.60 mm from wing base; fork between R and Rs 0.40 mm distally; free part of R 0.61 mm long before its fusion with Sc2; Rs forked into R2+3 and R4+5 0.57 mm from its base; R2+3 0.37 mm long; R4+5 not looking like a cross-vein between Rs and M; a cross-vein between R and Rs 0.137 mm distal of level of point of fusion between R and Sc2; fork of M into M1+2 and M3+4 0.85 mm from its base; M1+2 *circa* 0.38 mm long; a cross-vein between Rs and M 0.275 mm distal of base of Rs and a cross-vein R4+5 and M1+2 0.175 mm from base of M1+2; a cross-vein between Cu1 and R + M 0.52 mm from wing base, another one between Cu1 and M 0.65 mm distally, and a third one between Cu1 and M3+4, 0.10 mm distal of base of M3+4; Cu forked into Cu1 and Cu2 0.52 mm from wing base; a cross-vein between Cu1 and Cu2; two cross-veins between A1 and Cu2; one longer cross-vein between A1 and A2 and one between A2 and posterior wing margin; two long setae on M, respectively at 0.275 mm and 0.50 mm from its base.

Hind wing *circa* 1.7 mm long, 0.65 mm wide; Sc1 long and parallel to costal margin, reaching costal margin 1.57



Figure 7. *Alboconis cretacica* sp. nov., holotype specimen MNHN ARC 177, photograph. Scale bar = 1 mm.

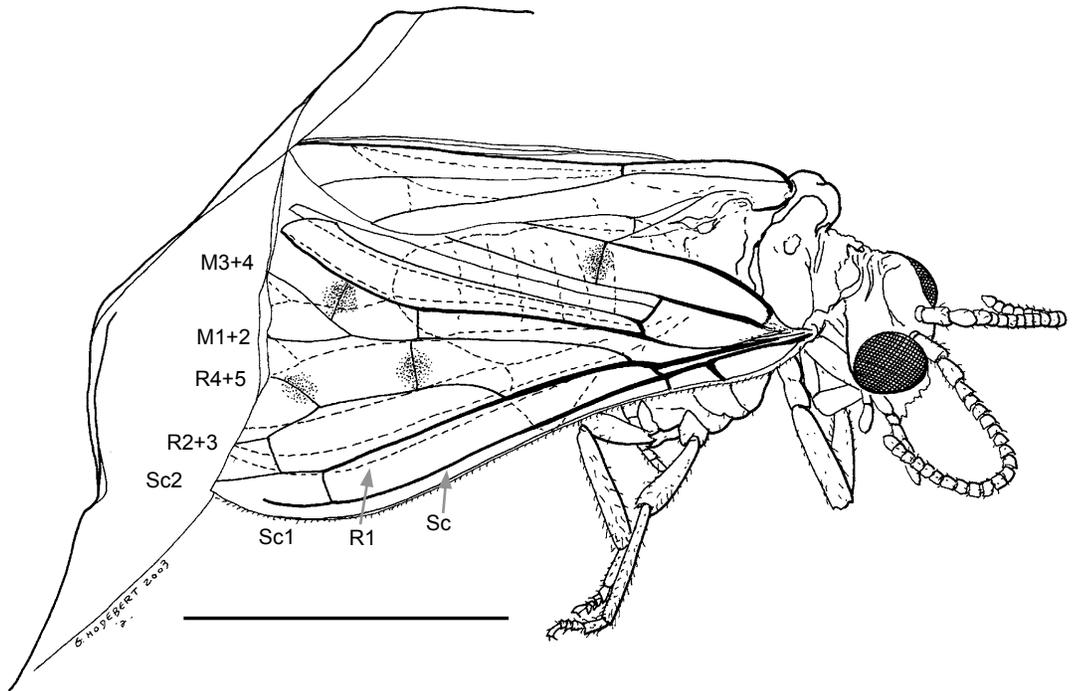


Figure 8. *Alboconis cretacica* sp. nov., holotype specimen MNHN ARC 177, drawing. Scale bar = 1 mm.

mm from wing base; area between C and Sc1 0.06 mm wide; no visible cross-veins between Sc1 and C; Sc2 bifurcates from Sc1 at 1.45 mm of wing base, perpendicular to Sc1 and R; free part of Sc2 0.075 mm long; Sc2 distally fused with R for *circa* 0.30 mm before reaching wing apex; R branching off from R + M very basally, 0.25 mm from wing base; fork between R and Rs also very basal, 0.30 mm distally; free part of R 1.05 mm long before its fusion with Sc2; Rs with a normal fork into R2+3 and R4+5 1.06 mm from its base; a cross-vein between R and Rs 0.12 mm distal of level of point of fusion between R and Sc2; fork of M into M1+2 and M3+4 0.87 mm from its base; M1+2 *circa* 0.5 mm long; M3+4 0.375 mm long; a cross-vein between Cu1 and M distal of base of M; a wide separation between M and Cu1; fork of Cu into Cu1 and Cu2 and anal area not clearly visible.

Legs covered with microtrichia; of normal length.

Abdomen *circa* 1.0 mm long, 0.42 mm wide; plicaturae partly visible on abdominal segments 4–5 but those of other segments not visible, if present; genital structures poorly visible, hidden by white matter; two epiprocts visible as curved strong hooks, 0.15 mm long.

Discussion. After the key to the subfamilies proposed by Meinander (1972a), *Alboconis* gen. nov. falls in the Aleuropteryginae Enderlein, 1905 because of the presence of two radio-medial cross-veins in middle of fore wing, vein M with two long setae, and hind wing Rs branching off from R very near to wing base. It falls in the Fontenelleini Carpentier and Lestage, 1928 because its radial cross-vein in hind wing strikes Rs on branch R2+3. Meinander (1979) proposed a phylogenetic analysis of the Fontenelleini. *Alboconis* falls in his 'group C', on the

basis of the wide separation of M and Cu1 in hind wing (synapomorphy), and scape and pedicel of normal length (plesiomorphy). Its position within this clade cannot be determined accurately because of its poorly visible genital structures. Nevertheless, after the key to aleuropterygine genera of Meinander (1972a: 36), *Alboconis* would fall near the modern genus *Pseudoconis* Meinander, 1972 because of its normal radial fork of fore wing and its wings spotted. Nevertheless, it strongly differs from this genus in its antennae with only 20 segments, instead of 33, with flagellomeres nearly as long as broad, second cross-vein between M and Rs ending on R4+5, instead of Rs itself, and cross-vein between R and Rs well distal of Sc2, instead of being nearly opposite it. *Alboconis* also differs from *Vartiana* Aspöck and Aspöck, 1965, other modern genus with normal fore wing fork of Rs, in the same characters plus the presence of spots on wings.

Alboconis differs from the fossil coniopterygid genera as follows: *Juraconiopteryx* is a very poorly known taxon that differs from *Alboconis* in its antennae 28-segmented. The Cretaceous genera *Glaesoconis* Meinander, 1975 (*G. cretica* Meinander, 1975, *G. neartica* Grimaldi, 2000), *Libanoconis* Engel, 2002 (*L. fadiacra* (Whalley, 1980)), and *Apoglaesoconis* Grimaldi, 2000 (*A. ackermani* Grimaldi, 2000, *A. luzzii* Grimaldi, 2000, *A. swolenskyi* Grimaldi, 2000, and *A. cherylae* Engel, 2002) have a fore wing M three-branched and R4+5 looking like a cross-vein between Rs and M, unlike *Alboconis* (Meinander 1975; Whalley 1980; see also below). The early Cretaceous genus *Libanosemidalis* Azar, Nel et Solignac, 2000 is a Coniopteryginae, with only one radio-medial cross-vein (Azar et al. 2000). The early

Oligocene genus *Pararchiconis* Nel, 1991 has 30 antennal segments and a fore wing cross-vein between R and Rs basal of Sc2, unlike *Alboconis* (Nel 1991). The Baltic amber aleuropterygine genera *Archiconis* Enderlein, 1930 and *Archiconiocompsa* Enderlein, 1910 have the fore wing R4+5 looking like a cross-vein between Rs and M, unlike *Alboconis* (Enderlein 1910: fig. 2, 1930: fig. 2). The Baltic amber genus *Heminipheta* Enderlein, 1930 is a Coniopteryginae (Enderlein 1930: fig. 1).

Alboconis is the oldest Aleuropteryginae that can be attributed to the recent sub-group of the Fontenelleini.

The present discoveries support the great antiquity of the modern lineages of the Coniopterygidae, probably already differentiated during the early Cretaceous, as already suspected after the discoveries of the aleuropterygine genus *Glaesoconis* and the coniopterygine genus *Libanosemidalis* in the early Cretaceous.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to acknowledge Prof. Aftim Acra and his son Fadi Acra, collectors of the specimen in Lebanese amber reported here. We thank Prof. U. Aspöck for his useful analysis of the first version of this paper. We also sincerely thank Gaël De Ploëg (MNHN) for the delicate preparation of the fossils in amber and Gilbert Hodebert (MNHN) for his drawings of the fossils. This paper is a contribution to the 'ECLIPSE' CNRS program: 'Interactions Climat/Ecosystèmes entre l'Ap-tien et le Paléocène' and to the Franco-Lebanese bilateral program 'CEDRE': Project N° 02 E F12 / L11 'Les entomofaunes crétacées du Liban: apport à la reconstitution des paléoclimats et paléoenvironnements'.

REFERENCES

- Asorge, J. 1996. Insekten aus dem Oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). *Neue Paläontologische Abhandlungen* 2: 132 pp.
- Azar, D., Nel, A. and M. Solignac. 2000. A new Coniopterygidae from the Lebanese amber. *Acta Geologica Hispanica*, 35 (1–2): 31–36.
- Cavagnetto, C. 2000. La palynoflore d'un gisement d'ambre de l'Eocène basal du Bassin Parisien (Le Quesnoy, France). *Palaeontographica*, 255 (4–6): 147–171.
- De Ploëg, G., Dutheil, D., Gheerbrant, E., Godinot, M., Jossang, A., Nel, A., Paicheler, J.-C., Pons, D. and J.-C. Rage. 1998. Un nouveau gisement paléontologique 'Konservat-Lagerstätte' à la base de l'Eocène dans la région de Creil (Oise), pp. 108–110. *In: The Palaeocene/Eocene boundary in Europe: events and correlations. Symposium Société Géologique de France, Paris, 19–20 janvier 1998.*
- Dobosz, R. and W. Krzeminski. 2000. A new species of Coniopterygidae (Neuroptera) from Baltic amber. *Polish Journal of Entomology*, 69 (2): 219–224.
- Enderlein, G. 1909. Zur Kenntniss frühjurassischer Copeognathen und Coniopterygiden und über das Schicksal der Archipsylliden. *Zoologischer Anzeiger*, 34: 770–776.
- Enderlein, G. 1910. Über die Beziehungen der fossilen Coniopterygiden zu den rezenten und über *Archiconiocompsa prisca* nov. gen. nov. spec. *Zoologischer Anzeiger*, 35: 673–677.
- Enderlein, G. 1930. Die Klassifikation der Coniopterygiden auf Grund der recenten und fossilen Gattungen. *Archiv für Klassifikatorische und Phylogenetische Entomologie*, 1: 98–114.
- Engel, M.S. 2002. A new dustywing (Neuroptera: Coniopterygidae) in Turonian amber from New Jersey, with a reassessment of *Glaesoconis* in Neocomian amber from Lebanon. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75 (1): 38–42.
- Feugueur, L. 1963. L'Yprésien du bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique. *Mémoires de la Carte Géologique de France*: 1–568.
- González Olazo, E.V. 1984. *Stangesemidalis subandina*, nuevo genero y especie de Coniopterygidae de la Republica Argentina (Neuroptera, Planipennia). *Acta Zoologica Lilloana*, 38: 59–63.
- Grimaldi, D.A. 2000. A diverse fauna of Neuropterodea in amber from the Cretaceous of New Jersey, pp. 259–303. *In: D.A. Grimaldi (ed.). Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey.* Backhuys Publishers, Leiden.
- Meinander, M. 1972a. A revision of the family Coniopterygidae (Planipennia). *Acta Zoologica Fennica*, 136: 1–357.
- Meinander, M. 1972b. Coniopterygidae from Mongolia 3 (Neuroptera). *Notulae Entomologicae*, 52 (4): 127–138.
- Meinander, M. 1975. Fossil Coniopterygidae (Neuroptera). *Notulae Entomologicae*, 55: 53–57.
- Meinander, M. 1979. The phylogeny and geographical distribution of the Aleuropteryginae (Neuroptera: Coniopterygidae). *Annales Entomologici Fennici*, 45: 16–23.
- Meinander, M. 1990. The Coniopterygidae (Neuroptera: Planipennia). A check-list of the species of the world, descriptions of new species and other new data. *Acta Zoologica Fennica*, 189: 1–95.
- Meinander, M. 1992. A review of the family Coniopterygidae (Insecta: Neuroptera), pp. 255–260. *In: M. Canard, H. Aspöck and M.W. Mansell (eds). Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology. Toulouse, Bagnères-de-Luchon, France, 1991.*
- Meinander, M. 1998. Coniopterygidae (Neuroptera) in amber from the Dominican Republic. *Journal of Neuropterology*, 1: 33–36.
- Nel, A. 1991. Nouveaux Insectes Neuroptéroïdes fossiles de l'Oligocène de France (Neuroptera et Megaloptera). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris* (4)(C), 12 (3–4): 327–349.
- Nel, A., de Ploëg, G., Dejax, J., Dutheil, D., de Franceschi, D., Gheerbrant, E., Godinot, M., Hervet, S., Menier, J.-J., Augé, M., Bignot, G., Cavagnetto, C., Duffaud, S., Gaudant, J., Hua S., Jossang, A., de Lapparent de Broin, F., Pozzi, J.-P., Paicheler, J.-C., Bouchet, F. and J.-C. Rage. 1999. Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7): Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la terre et des planètes Paris*, 329: 65–72.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F. and T. Guyot. 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingey (Charente-Maritime, France). *Geobios*, 35 (2): 233–240.
- Whalley, P.E.S. 1980. Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 33 (2): 157–164.

Annexe 8

Liste des caractères utilisés pour l'analyse phylogénétique des psocoptères trogiomorphes

1. Tarses: 2-segmentés (0); 3-segmentés (1)
2. Griffes des tarses: avec dent préapicale (0); sans dent préapicale (1)
3. Antennes: 20 segments ou plus (0); moins de 20 segments (1)
4. Segments antennaires: avec annulation secondaire (0); sans annulation secondaire (1)
5. Ailes: macroptère (0); brachyptère, microptère ou aptère (1)
6. Aile antérieure: Sc bien développée fortement incurvée, joignant R1 (0); Sc faiblement incurvée et ne joignant pas R1 (1)
7. Ptérostigma: transparent et pas plus épais que les autres parties de la membrane (0); plus épais et plus opaque (1)
8. Aile antérieure: avec nodulus (0); sans nodulus (1)
9. Nervation de l'aile antérieure: réduite à deux veines longitudinales (0); plus complexe (1)
10. Aile antérieure: apex arrondi (0); apex rétréci en pointe (1)
11. Ocelles: présents (0); absents (1)
12. Ocelles: groupés en un tubercule (0); non groupés en un tubercule (1)
13. Lacinia: présente (0); absente (1)
14. Femelle: valve génitale externe bien développée (0); valve externe réduite ou normale (1)
15. Aile antérieure: R1 non jointe à Rs par une veine transverse sur le ptérostigma (0); R1 jointe à Rs (1)
16. Partie labiale: 1 segment (0); 2 segments (1)
17. Palpes maxillaires: sans sensille conique au second segment (0); avec sensille conique au second segment (1)
18. Aile antérieure: ne portant pas d'écailles (0); portant des écailles (1)
19. Aile postérieure: M à 2 branches (0); M à 1 branche (1)
20. Appendice mâle: hypandrium avec extensions (0); hypandrium simple (1)

