



**HAL**  
open science

# La paléontomofaune du gisement d'ambre de Totolapa (Chiapas, Mexique) comparée aux autres gisements d'ambre du Mexique et de République dominicaine

David Coty

► **To cite this version:**

David Coty. La paléontomofaune du gisement d'ambre de Totolapa (Chiapas, Mexique) comparée aux autres gisements d'ambre du Mexique et de République dominicaine. Sciences du Vivant [q-bio]. 2016. hal-01390867

**HAL Id: hal-01390867**

**<https://ephe.hal.science/hal-01390867>**

Submitted on 2 Nov 2016

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# **La paléontomofaune du gisement d'ambre de Totolapa (Chiapas, Mexique) comparée aux autres gisements d'ambre du Mexique et de République dominicaine.**

**Mémoire de Diplôme SVT, Ecole Pratique des Hautes Etudes**

*David Coty*

## **Résumé**

Les ambres néotropicaux du Chiapas (Mexique) et de République dominicaine, datées entre la fin de l'Oligocène et le milieu du Miocène, sont d'un intérêt capital pour comprendre l'évolution des écosystèmes de l'Amérique centrale, considérée aujourd'hui comme un hotspot de biodiversité.

Ce mémoire donne un premier aperçu de la paléontomofaune du gisement d'ambre de Totolapa, situé dans la dépression centrale du Chiapas (Mexique). Nous comparons la faune d'insectes fossiles de cet ambre avec ceux des gisements de Simojovel (Chiapas, Mexique) et de la République dominicaine, afin d'amener de nouveaux éléments dans l'étude de leurs relations paléoenvironnementales. Cette étude comparative s'accomplit à plusieurs niveaux. Nous comparons tout d'abord les paléofaunes dans leur ensemble, au niveau de l'ordre, en détaillant la composition des groupes principaux et en tâchant de mettre en relief et d'expliquer la surreprésentation de certains groupes (abeilles du sous-genre *Proplebeia*, fourmis du genre *Azteca*, Diptères de la famille des Cecidomyiidae), puis nous comparons ces paléofaunes au niveau du genre, et enfin de l'espèce, l'idée ayant été de trouver des espèces communes ou très étroitement apparentées entre ces ambres néotropicaux.

Cette étude suggère que le gisement d'ambre de Totolapa peut être associé sans ambiguïté à l'ensemble des autres gisements d'ambre du Chiapas (Mexique). Nous suggérons cependant que pour avancer dans les reconstructions paléoenvironnementales et affiner notre compréhension de ce que représente réellement une paléofaune dans l'ambre en terme de "signal" paléoécologique, il est impératif que l'origine stratigraphique des faunes étudiées soit beaucoup plus précise que ce qu'elle est à

**l'heure actuelle, sans quoi nous resterons toujours limités dans nos possibilités de reconstitution de ces écosystèmes passés.**

### **Mots clés**

Ambre, fossiles, paléoécologie, paléoentomologie, Chiapas (Mexique), taphonomie, Oligocène-Miocène, paléobiogéographie.

### **Remerciements**

J'adresse un immense merci à André Nel, Romain Garrouste, Marc Godinot et à l'EPHE, sans qui je n'aurais jamais pu reprendre le chemin des études. Je remercie de même toute la famille Ramirez, propriétaire de la Mine de la Rivière Salée, pour son aide dans mon travail de terrain. Pour finir, je remercie aussi Madame Blanc-Valleron pour les analyses de sédiment du gisement de Totolapa, Mathieu Lebon pour m'avoir initié aux analyses FTIR et Patricia Wils pour m'avoir initié à la reconstruction 3D de spécimens d'insectes passés au CT-scan.

## Tables des matières

<b>Introduction</b> .....	6
<b>Matériel et méthode</b> .....	10
<b>1. Histoire de l'ambre mexicain</b> .....	11
<b>2. Synthèse sur la géologie des gisements d'ambres du Mexique et de République dominicaine</b> .....	15
2.1 Géologie des gisements d'ambres de République dominicaine.....	15
2.2 Géologie des gisements d'ambres du Mexique.....	17
2.2.1 <i>Les gisements d'ambre de la région de Simojovel</i> .....	17
2.2.2 <i>Géologie du gisement d'ambre de Totolapa</i> .....	19
<b>3. Données paléobotaniques des ambres mexicains et dominicains</b> .....	22
3.1 Données paléobotaniques de l'ambre de République dominicaine.....	22
3.2 Données paléobotanique de l'ambre du Mexique (Chiapas).....	23
3.2.1 <i>Données paléobotaniques des gisements d'ambre de la région de Simojovel</i> ....	23
3.2.2 <i>Données paléobotaniques du gisement d'ambre de Totolapa</i> .....	24
<b>4. L'entomofaune de l'ambre de Totolapa (Mexique) comparée à celles de l'ambre de Simojovel (Mexique) et de République dominicaine</b> .....	26
4.1 Paléoentomofaune du gisement de Totolapa – aperçu global et tentative de comparaison par rapport aux gisements de Simojovel et de République dominicaine.....	27
4.1.1 <i>Présentation et comparaison de la paléoentomofaune de Totolapa aux autres entomofaunes fossiles au niveau de l'ordre</i> .....	29
4.1.2 <i>Etude générale des spécimens de l'ordre des Hyménoptères de l'ambre de Totolapa</i> .....	32

4.1.3 Etude générale des spécimens de l'ordre des Diptères provenant de ma collection d'ambre de Totolapa.....	40
4.2 Comparaison de spécimens au niveau du genre et de l'espèce entre les gisements de République dominicaine, de Simojovel et de Totolapa.....	44
4.3 Occurrence de certains groupes d'insectes dans l'ambre de Totolapa et leur signification paléoenvironnementale et paléobiogéographique.....	51
<b>Conclusion</b> .....	56
<b>Bibliographie</b> .....	64
<b>Figures</b> .....	74
Figure I : Carte <i>Google earth</i> du Chiapas.....	74
Figure II : La mine de la Rivière Salée.....	75
Figure III : La mine de la Rivière Salée (suite).....	76
Figure IV : Les mines de Simojovel.....	77
Figure V : L'ambre du chiapas, origine botanique et artisanat.....	78
Figure VI : Spectres FTIR de l'ambre de Totolapa.....	79

## **Annexes.**

Aria C. Coty D. Perrichot V. Solórzano-Kraemer M.M. and Nel A. (in prep). New insight into the generic diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) from the late Oligocene early Miocene of Chiapas (Mexico) and evolution of the modern neotropics.

Barrios-Izàs M. and Coty D. (2016). A New Fossil Species of *Caulophilus* Wollaston, 1854 (Coleoptera: Curculionidae: Cossoninae) from Mexican Amber. *The Coleopterists Bulletin*. 70(1):177-179.

Wu H. Coty D. and Ding M. (2015). First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. DOI: 10.1080/03115518.2015.1041306.

Coty D. Aria C. Garrouste R. Wils P. Legendre F. Nel A. (2014). The First Ant-Termite Syninclusion in Amber with CT-Scan Analysis of Taphonomy. *PLoS ONE* 9(8):e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410.

Coty D. Garrouste R. and Nel A. (2014). The first lace bug from Chiapas amber (Totolapa, Mexico) (Hemiptera: Tingidae). *Annales de la Société entomologique de France*. 50:3-4, 286-290

Coty D. and Nel, A. (2013) New fossil Pachygastrinae from Mexican amber (Diptera: Stratiomyidae). *Annales de la Société entomologique de France*. 49:3, 267-272.

Coty D. Salamé Y. Nel A. and Azar D. (2013). A new psychodid fly from Mexican amber (Diptera; Psychodidae). pp. 13-25. In: Azar, D., Engel, M.S., Jarzembowski, E., Krogmann, L., Nel, A. and Santiago-Blay, J. (eds). Insect Evolution in an Amberiferous and Stone Alphabet. *Proceedings of the 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber*. Brill Publisher.

Azar D. Nel A. Coty D. and Garrouste R. (2010). The second fossil ceratocombid bug from the Miocene amber of Chiapas (Mexico) (Hemiptera: Ceratocombidae). *Annales de la Société Entomologique de France*. 46(1-2):100-102.

Coty D. and Aria C. (In Prep). *Azteca* ants from the Totolapa amber deposit (Chiapas, Mexico).

Coty D. and Nel A. (In Prep). *Pseudomyrmex* ants from the Totolapa amber deposit (Chiapas, Mexico).

## Introduction

A l'heure actuelle, les insectes sont le groupe d'organismes le plus diversifié, et ils occupent une place essentielle dans les écosystèmes. Depuis leur apparition, estimée aujourd'hui à environ 450 Ma, leur succès aura été sans précédent, que se soit par le nombre d'espèce existante, la longévité des lignées, la diversité de leurs adaptations et interactions ou encore leur impact écologique. Etudier l'histoire des radiations et des extinctions des différents groupes d'insectes peut donc permettre d'éclairer une multitude de problématique, allant d'une meilleure compréhension de l'évolution des biotopes, à des questions d'évolution générale.

L'ambre, résine fossile sécrétée par les arbres, est l'un des meilleurs moyens que nous possédions à l'heure actuelle pour obtenir des informations sur la biodiversité et les écosystèmes passés. Cette propriété particulière de l'ambre est dû à l'immense diversité des organismes et des végétaux englués en son sein et surtout à la qualité de préservation de ces fossiles, qui peuvent dans certains cas être à peine altérés, même dans des ambres datant du Crétacé. Dans ce mémoire, nous allons nous intéresser aux paléontofaunes des gisements d'ambre du Mexique (Chiapas) et de République dominicaine, datés entre la fin de l'Oligocène et le début du Miocène. Ces deux régions "ambrières", exceptionnelles tant par l'abondance que la qualité du matériel, sont aujourd'hui d'un intérêt capital pour faire progresser notre compréhension de l'évolution de la biodiversité et des écosystèmes de l'Amérique centrale, considérée aujourd'hui comme un "Hotspot" de biodiversité. Comment ce sont établit les forêts tropicales moderne ? Comment les écosystèmes ont-ils évolué dans cette région ? Quel est l'ampleur, la durée et les conséquences des échanges d'entomofaunes entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud, dont la rencontre se serait produite il y a environ 5 Ma ? Cela peut aussi permettre d'avancer sur des problématiques plus conceptuelles, comme de savoir si l'on peut considérer les zones intertropicales comme ayant des propriétés de "Museum", lieu dans lequel des lignées anciennes persistent dans le temps et/ou de "Cradle", lieu dans lequel de nouvelles espèces sont générées avec plus de dynamisme que nulle part ailleurs. Enfin, l'abondance du matériel, réparti sur une multitude de gisement, peut aussi permettre, grâce à la comparaison des paléontofaunes d'un gisement à l'autre, de mieux définir leur lien paléoenvironmental, ainsi que d'avoir une

meilleure compréhension du « signal paléoécologique », exprimé par un gisement d'ambre donnée.

Afin de faire progresser ces problématiques, nous présenterons ici l'étude d'une faune d'insectes fossiles provenant du gisement d'ambre de Totolapa, au Mexique (Chiapas), daté de la fin de l'Oligocène au milieu du Miocène. Le principal intérêt de ce gisement réside dans la haute qualité des inclusions que l'on y trouve, le fait qu'il était vierge de toute étude paléontomologique avant que je ne m'y intéresse, et dans sa proximité géographique avec le célèbre gisement d'ambre de Simojovel (Figure I1 et I2), ce dernier ayant par ailleurs de fortes affinités géologiques et paléoenvironnementales avec les gisements d'ambre de la République dominicaine. Etudier le gisement de Totolapa, c'est donc s'intéresser à un gisement connu depuis les temps préhispaniques mais délaissé par les paléontologues, et ainsi redynamiser l'étude d'une « province ambrifère », celle du Chiapas, qui reste très sous-étudiée par rapport à celle de République dominicaine.

L'objectif de ce mémoire est double. En premier lieu, il s'agit d'offrir un premier aperçu de la paléofaune du gisement d'ambre de Totolapa, dont les entomofaunes n'avaient fait l'objet d'aucune étude systématique auparavant. Dans un second temps, il s'agit de comparer ces insectes fossiles avec ceux des gisements de Simojovel (Chiapas, Mexique) et ceux de la République dominicaine, afin d'amener de nouveaux éléments dans l'étude de leurs relations paléoenvironnementales. Cette étude sera complétée par des éléments de géologie, de paléobotanique, et de paléoclimatologie.

Notre comparaison de ces paléontomofaunes s'accomplira elle aussi en deux temps. En premier lieu, nous présenterons la faune dans son ensemble, en détaillant la composition des différents groupes dont sont composés les ordres des Diptères et des Hyménoptères, afin de les comparer aux paléofaunes des ambres de Simojovel et de la République dominicaine. Puis, en second lieu, nous comparerons entre eux les individus, afin de trouver des espèces communes à ces différents ambres néotropicaux.

Un des principaux problèmes concernant l'étude des insectes fossiles dans l'ambre, c'est le manque de rigueur dans l'échantillonnage des paléofaunes étudiées. On ignore trop souvent de quelle mine ou de quelle formation proviennent les spécimens étudiés. Les chercheurs se contentent souvent de mentionner la localité (exemple : Mexico, Simojovel), alors que



l'ambre peut parfois venir de mines éloignées de plusieurs dizaines voire plusieurs centaines de kilomètres de Simojovel. Dans cette étude, les insectes étudiés proviennent tous d'une même mine, "mina del Rio Salado", la "mine de la Rivière Salée" mais de trois couches différentes. Par ailleurs, tous les insectes découverts l'ont été par mes soins, dans des lots d'ambre « brut », ce qui a pour effet de donner un échantillonnage plus précis des entomofaunes sur l'ensemble d'une collection fossile. Bien souvent, les collections sont constituées d'achats divers et variés, dont les localités sont mal précisées et dont les morceaux d'ambre sont déjà polis. Il se crée donc un biais lié à la taille des organismes, les plus petits insectes n'étant en général pas détectés par les artisans, les mineurs et les commerçants, et surtout au souhait de l'acheteur-chercheur lui-même, en fonction des groupes qu'il étudie.

Le désintérêt des chercheurs et même des négociants d'ambre pour le gisement d'ambre de Totolapa est sans doute dû au très faible taux d'extraction d'ambre par la population locale. A l'heure actuelle, seule une carrière est régulièrement excavée, par mes amis Heriberto et Manuel Ramirez, tandis que dans la région de Simojovel, on compte aujourd'hui plus de huit-cent mineurs et trois-cent mines, mais ces chiffres restent très approximatifs compte tenu de l'absence de registre minier. Les raisons d'une si faible exploitation sont sans aucun doute liées au fait qu'il est impossible, à Totolapa, de creuser des galeries, le sédiment étant trop meuble. Toute exploitation de l'ambre doit se faire à ciel ouvert, ce qui diminue la rentabilité de l'exploitation. Par ailleurs, Totolapa est situé dans une région (la dépression centrale du Chiapas), qui est totalement absente des circuits touristiques et le village se trouve dans une situation routière de « cul de sac ». Dès lors, le commerce de l'ambre n'a pas eu l'opportunité de s'y développer. Pourtant, l'ambre de Totolapa présente, notamment pour les chercheurs, un avantage non négligeable par rapport à Simojovel, et qui n'a été mentionné nulle part : la haute qualité de ses inclusions, permettant une analyse fine des spécimens étudiés. Rares sont les inclusions de l'ambre de Simojovel qui atteignent un tel niveau de préservation. Cet élément est d'autant plus important qu'il a souvent été mentionné comme étant l'un des facteurs (avec la guérilla et la situation politique générale de l'état du Chiapas) ayant favorisé l'étude de l'ambre dominicain au détriment de l'ambre mexicain. Solòrzano-Kraemer (2010), le mentionne explicitement: "In most instances the inclusions are not as well preserved as those in Dominican amber. This may be due to the past presence of volcanic activity in the region (Bryant, 1983) that heated the resin pieces when they were in the soil. In response to this heat, some pieces of resin probably became softer and the inclusions get distorted". Grimaldi et Engel (2005) précisent aussi que les inclusions de l'ambre dominicain sont sans

doute les mieux préservés de tous les gisements fossiles connus à ce jour. L'ambre de Totolapa, grâce à la qualité exceptionnelle de ses inclusions, comparable à celles de l'ambre dominicain, pourra à l'avenir permettre une meilleure étude de l'ambre mexicain, et ainsi aider à une meilleure compréhension des paléoenvironnements et paléoentomofaunes de l'Amérique Centrale entre la fin de l'Oligocène et le milieu du Miocène.

Dans un premier temps, avant toutes considérations scientifiques, nous accomplirons une petite plongée dans l'histoire de l'ambre au Chiapas depuis les temps préhispaniques jusqu'à nos jours, afin de replacer cette étude dans son contexte. Nous effectuerons ensuite un rappel des données géologiques et paléobotaniques des gisements d'ambre du Mexique et de la République dominicaine, puis présenterons ensuite l'ensemble de la paléoentomofaune du gisement de Totolapa en le comparant, dans la mesure du possible, avec celles des gisements d'ambre de la République dominicaine et de Simojovel (Mexique).

## Matériel et Méthode

La constitution de cette collection d'arthropodes de l'ambre de Totolapa, qui représente aujourd'hui quatre-cent-quatre-vingt-seize spécimens, fut le fruit de quatre voyages au Mexique. Il s'agit d'une collection personnelle qui ne sera pas offerte au Muséum National d'Histoire Naturelle, étant donné que toutes les missions ainsi que l'achat du matériel ont été financés par mes soins, grâce à mon travail de technicien informatique dans les Data center, et en bien moindre mesure par la vente d'ambre à des artisans bijoutiers ou des musées. En revanche, cette collection restera à la disposition des chercheurs, dans le laboratoire du professeur André Nel, pour une durée indéterminée. Par ailleurs, je précise que les types qui ont été décrits pour ce travail de Diplôme EPHE sont tous déposés dans des collections de musées.

Pour découvrir tous ces spécimens, j'ai bien sûr dû, en premier lieu, nettoyer l'ensemble de l'ambre récolté, soit plusieurs kilos de matériel, puis polir superficiellement chaque morceau, un par un, afin de voir s'ils contenaient ou non des insectes fossiles, et d'être en mesure, au minimum, d'identifier chaque spécimen au niveau de l'ordre. Ce travail a été principalement accompli au Muséum National d'Histoire Naturelle, grâce au tour de lapidaire présent dans le laboratoire de mon tuteur scientifique, André Nel. Quand un insecte semble intéressant à étudier plus en détail, il faut alors le "préparer", c'est à dire tailler l'ambre autour du spécimen en créant des faces planes, afin que celui-ci soit visible avec aisance sous tous les angles possibles. Ce travail de taille est aussi accompli avec le tour, mais la finition a été accomplie à la main, avec des papiers de verre à grains fins (1500 / 2000) et de la diatomite pour le polissage final. Le temps que cela représente par spécimen peut être très variable, en fonction de l'ambre lui-même, sachant que la présence de fractures peut considérablement ralentir le travail. L'essentiel, dans ce travail de taille de l'ambre, c'est de prendre le temps de bien observer la position du spécimen, de connaître ses caractères diagnostiques et d'étudier avec attention la structure de l'ambre lui-même, afin de déterminer avec précision, quelle sera la forme du morceau d'ambre, le nombre et l'orientation des faces. Malgré toutes les précautions que l'on peut prendre, il arrive bien entendu que l'ambre casse, et que le spécimen soit trop endommagé pour être encore étudié.

Les spécimens ont été observés avec un stéréomicroscope Nikon SMZ1500 et un Olympus SZX9.

## 1. Histoire de l'ambre mexicain

L'ambre semble avoir été utilisé comme parure et objet de distinction sociale depuis les débuts de la civilisation mésoaméricaine. Les plus vieilles pièces archéologiques en ambre ont été découvertes sur le site olmèque de La Venta (Etat de Tabasco), daté de 700 av J.C.

Que ce soit dans les civilisations Mayas ou Aztèques, l'ambre était utilisé pour les bijoux et en tant qu'objet de distinction sociale. Les minces pièces d'ambre que ces peuples s'inséraient dans des orifices pratiqués dans la lèvre inférieure, le nez, ou les oreilles étaient cylindriques ou courbées, semblables à des petites cornes. Ainsi, comme le jade ou les plumes, l'usage de bijoux en ambre était soumis à une réglementation très stricte, principalement en fonction du mérite et du statut social de chacun. Les guerriers victorieux, ayant annexé une nouvelle région, ou les pochtecas (commerçants sur de longues distances), parvenant à repousser une attaque et à défendre leurs marchandises, pouvaient être autorisés à porter des *bezotes* en ambre, marque de leur courage et de leur bravoure. De même, au cours des cérémonies officielles, les grands chefs militaires et grands marchands de l'empire portaient des bijoux d'ambre, de jade, de turquoise, ainsi que des parures de plumes.

Les Aztèques obtenaient l'ambre de diverses manières. Principalement par les échanges commerciaux, les cadeaux entre ambassadeurs et les tributs imposés aux peuples vaincus. Quand les Aztèques obtenaient la victoire sur leurs adversaires, ceux-ci se voyaient imposés de fournir un certain nombre de biens, à des dates régulières : Jade, or en poudre, cacao, peaux de jaguar, plumes, ambre, etc. Bien entendu, les tributs variaient d'un peuple à l'autre, en fonction de leurs ressources, de leurs savoir-faires artisanaux, et de l'opposition qu'ils avaient montrée envers les Aztèques. Trois provinces donnaient de l'ambre aux Aztèques, suite à leur défaite militaire : Cuertlaxtlan et Tochtepec, sur le littoral du golfe du Mexique, région que l'on situerait aujourd'hui dans l'état de Vera Cruz, et le Xoconochco, sur la côte pacifique du Chiapas. Cuertlaxtlan donnait par exemple, entre autres choses, vingt *bezotes* d'ambre clair, avec leur serti d'or. Seul le Xoconochco devait fournir de l'ambre brut, en plus de produits manufacturés, ce que l'on comprend aisément au vu de sa proximité avec les « mines » d'ambre. Les cadeaux entre ambassadeurs concernaient surtout des produits manufacturés, qui étaient offerts au cours de fêtes religieuses, de grandes festivités données par les monarques, ou de simples rencontres diplomatiques. Quant au commerce, il était géré par les pochtecas, ces marchands qui accomplissaient de véritables expéditions commerciales de longue distance. Ce sont eux qui ramenaient l'ambre des régions éloignées du centre de

l'empire, comme Tzinacatlan, souvent dans des territoires qui n'étaient pas sous le contrôle des Aztèques. Ceux-ci devaient parfois se déguiser pour pouvoir échanger des biens avec les peuples dont les marchandises les intéressaient, car s'ils étaient reconnus comme Aztèques, ils risquaient d'être mis à mort.

On ne sait pratiquement rien des méthodes qu'employaient les peuples du Mexique pour polir l'ambre, l'obsidienne, le jade et la turquoise. Sahagune (1959) nous dit simplement des lapidaires Aztèques qu'ils adoraient quatre Dieux : Papaloxàhual, Nahalpilli, Macuilcalli et Cintéutl, qui avaient appris aux hommes l'art de tailler les pierres. On apprend aussi que les lapidaires se servaient de cannes à sucre ou de peaux de citron pour polir l'ambre et qu'il leur arrivait de vendre leurs productions dans les marchés.

Quant à l'usage de l'ambre chez les tzotziles, peuple qui reste encore aujourd'hui majoritaire au Chiapas, on sait qu'ils en réservaient l'usage aux « anciens » des villages, tandis que chez les indiens lacandon et les mayas du Yucatan, seules les femmes avaient le droit d'en faire usage.

Concernant les gisements eux-mêmes, personne ne sait dire avec certitude qui en avait le contrôle, ni quelles étaient les méthodes d'extractions employées. L'ambre venait-il des gisements de Simojovel ? De Totolapa ? D'autres gisements aujourd'hui méconnus ? Les vestiges archéologiques sont rares, et trop peu de pièces ont été analysées pour pouvoir actuellement répondre à ces questions.

Les mentions de l'ambre à l'époque moderne ont été très bien résumées par Lynne S. Lowe, dans son ouvrage « El ambar de Chiapas y su distribucion en mesoamerica » (2005), dont je me suis en grande partie inspiré pour écrire les paragraphes qui suivent, combinés à mes connaissances personnelles de cette histoire telle qu'elle m'a été racontée par les acteurs du commerce de l'ambre à Simojovel.

Il semble que la première mention de l'ambre du Chiapas à l'époque moderne soit le fait de Georges. F. Kunz, expert en roches et pierres précieuses, en 1889. La première mention réellement scientifique de l'ambre du Chiapas fut faite par le géologue allemand Emilio Böse, qui publia en 1905 une « Resena acerca de la geologia de Chiapas y Tabasco » dans le Bulletin de l'Institut Géologique de Mexico. Il identifie pour la première fois les couches géologiques des alentours de Simojovel comme appartenant à la période Oligocène-Miocène et parle de l'ambre que l'on y trouve : « Dans diverses localités, on rencontre un sédiment

sablo-argileux dans lequel on trouve une résine qui ressemble beaucoup à l'ambre véritable. Ce sont des morceaux de formes irrégulières au sein du sédiment, dont la couleur va du jaune clair à un rouge vin de Jerez, et dans lesquelles on trouve souvent des insectes. (...) Cette résine se rencontre dans divers endroits aux alentours de Simojovel, de même que sur le chemin entre Sabanilla et Yajalon et sur le chemin de San Bartolomé Solistahuacan vers San Cristobal ” (Böse 1905 : 31). Il mentionne aussi une autre source d'ambre, entre Simojovel et Jitotol, évoque le gisement de Totolapa, qu'il situe à juste titre, mais de façon très imprécise, près de San Bartolomé de los Llanos (aujourd'hui Venustiano Carranza), et mentionne pour finir un gisement qui semble oublié aujourd'hui, à redécouvrir, dans le département de Macuspana, à Tabasco (ibidem : 71-72). Quelque temps plus tard, en 1943, Angel M. Corzo signale dans son ouvrage "Geografía de Chiapas" : « Les deux seules mines, ou gisements d'ambre au Mexique se situent dans l'Etat du Chiapas, l'une à Simojovel et l'autre à Totolapa ».

Mais ce fut Frans Blom, le grand explorateur danois, qui fut le premier initiateur d'études sérieuses sur l'ambre du Chiapas, non seulement du point de vue archéologique et historique, mais aussi du point de vue paléontologique. Quand il est arrivé au Mexique, en 1919, ce fut en tant que prospecteur de pétrole pour la compagnie *El Aguila*. Lors de sa première visite dans le nord du Chiapas, en 1922, il mentionne la présence d'ambre à Jolpabuchil, une petite plantation de café située au pied de l'impressionnante cordillère d'Ajcabalna, entre Tila et Sabanilla. Un peu plus tard, au cours du même voyage, il mentionne que les indiens de Simojovel allaient chercher l'ambre dans les montagnes voisines, et venaient le vendre aux lapidaires locaux, qui le taillaient en forme de gouttes, de croix et de petites mains, comme amulettes pour les enfants, contre le « mauvais œil ». Ce fut aussi le premier à rassembler des références historiques sur le commerce de l'ambre à l'époque préhispanique.

En 1952, à l'initiative de Paul D. Hurd et Ray F. Smith, chercheurs au département d'Entomologie et de Parasitologie de l'Université de Berkeley, en Californie, fut organisée une mission de prospection dans le but de collecter de l'ambre riche en inclusions. Entre 1953 et 1955, Frans Blom et sa femme, Gertrude Duby, rassemblèrent des morceaux d'ambre avec des inclusions d'insectes, et firent de la prospection, afin de découvrir de nouveaux gisements. Tous ces efforts se virent concrétisés par la réalisation d'une expédition, en 1956, organisée par Frans Blom avec la participation d'un paléontologue (W. Durham) et d'un entomologue (P. Hurd), dont l'objectif était d'étudier la géologie du plus grand nombre possible de gisements d'ambre. C'est ainsi que Durham émit l'hypothèse, grâce aux fossiles d'origine

marine, que les gisements d'ambre devaient dater de la fin de l'Oligocène au début du Miocène. Plus tard, entre 1960 et 1962, fut lancé un programme, subventionné par la National Science Foundation des Etats-Unis et dirigé par Smith, Hurd et Durham, visant à étudier et décrire les insectes fossiles obtenus grâce aux missions précédentes, et à approfondir l'étude des couches ambrifères. C'est ainsi qu'ils parvinrent à rassembler ce qui reste encore aujourd'hui la plus importante collection d'insectes fossiles du Mexique au monde, plus de 3000 spécimens, à l'Université de Berkeley, en Californie.

## **2. Synthèse sur la géologie des gisements d'ambres du Mexique et de République dominicaine**

### **2.1 Géologie des gisements d'ambre de République dominicaine**

L'âge de l'ambre de République dominicaine a longtemps fait l'objet de vives controverses. Les gisements d'ambre en quantité exploitable sont répartis en deux zones distinctes : au nord de Santiago de los Caballeros (la zone nord) et au nord-est de l'île (la zone est). Les terrains contenant l'ambre de la zone nord ont longtemps été considérés comme ayant des âges allant de l'Eocène au début du Miocène, tandis que les estimations concernant l'âge de l'ambre de la zone est étaient encore plus étendues, allant du Crétacé au copal moderne (Grimaldi 1996, Poinar & Cannatella 1987, Mapa Geologico de la Republica Dominicana 1987).

Tel était l'état des connaissances sur le sujet jusqu'à la publication de l'article d'Iturralde-Vinent et MacPhee, paru dans la revue Science en 1996, qui suggère que cet ambre aurait un âge uniforme allant de la fin du Miocène basal au début du Miocène moyen (Entre 18 et 15 millions d'années), hypothèse qui a convaincu, et continue de convaincre une majorité de paléontologues. Les résultats de cet article sont basés sur une synthèse des données biostratigraphiques et paléogéographiques de différentes parties de l'île d'Hispaniola.

Dans la partie est, les sédiments riches en ambre se trouvent dans la Formation Yanigua, composée de sables stratifiés riches en matière organique avec des successions de couches de lignite pouvant atteindre 1,5 m d'épaisseur. Cependant, les débris de plantes sont rares, et les vrais sédiments fluviaux sont absents. A ce profil sédimentaire il faut ajouter que de nombreux fossiles de vertébrés et invertébrés ont été découverts dans ces couches, tel que foraminifères, ostracodes, crocodiles et siréniens. Le lignite est présent sous forme de fines couches au sein du sédiment, et les fragments de bois carbonisé sont assez fréquents. Les microfossiles trouvés dans les couches contenant l'ambre correspondent à des zones faunistiques allant du début au milieu du Miocène.

Dans la partie nord, les sédiments riches en ambre se trouvent dans les 300 premiers mètres de la Formation La Toca, série de roches clastiques de 1200 mètres d'épaisseur datées de l'Oligocène au milieu du Miocène. Les couches ambrifères sont composées de conglomérats épars et occasionnels, qui se seraient accumulés dans un environnement de delta ou d'eau profonde. Les fragments d'ambre de ces sables montrent en surface peu de marques de transport sur leur face externe et peuvent atteindre 30 à 40 cm de long. Le lignite est présent



sous forme de fines couches au sein du sédiment, et les fragments de bois carbonisé sont assez fréquents. Les microfossiles trouvés dans les couches contenant l'ambre correspondent elles aussi à des zones faunistiques allant du début au milieu du Miocène.

Certains auteurs en ont donc conclu que ces sédiments se sont déposés près des côtes, probablement dans des lagons côtiers, donnant sur de basses collines densément boisées (Iturralde-Vinent et MacPhee 1996)

Ces deux ensembles, nord et est, appartenaient donc sans doute à un même bassin sédimentaire qui fut plus tard fractionné par des mouvements tectoniques le long de grandes failles. L'analyse des paléo-courants des terrains contenant l'ambre de la partie nord indique que la source sédimentaire se trouvait vers le sud-est, si bien que la seule source d'ambre plausible devait être des forêts entourant le bassin de dépôt. Il est important de noter que, comme l'ont remarqué plusieurs auteurs (par exemple Grimaldi & Engel 2005), la plupart des résines fossiles découvertes jusqu'à maintenant ont été transportées depuis leurs forêts d'origine, jusque dans un environnement côtier, fluvial, ou d'estuaire. Cette situation semble en effet la plus propice à la formation de gisements et à la conservation de l'ambre pendant plusieurs millions d'années.

Par ailleurs, il est intéressant de préciser que des expériences hydrodynamiques (Iturralde-Vinent et MacPhee 1996) ont démontré que la résine d'*Hymenaea* flotte dans de l'eau à débit rapide, mais coule quand le courant est plus faible. La résine fraîche flotte dans l'eau salée, mais le copal et l'ambre peuvent flotter ou couler en fonction de la densité des morceaux. On peut donc imaginer que de la résine fraîche ou du copal, en entrant dans une mer avec de forts courants, auraient pu être beaucoup dispersés.

Concernant d'éventuels phénomènes de remaniement et de redéposition de l'ambre, certains auteurs ont suggéré que l'ambre de République dominicaine a été sujet à ce type de phénomènes (Baroni-Urbani & Saunders 1982), ce qui signifierait que l'ambre serait plus ancien que les terrains qui le contiennent. Toujours selon Iturralde et MacPhee (1996), plusieurs éléments rendent cette hypothèse peu probable. En premier lieu, aucun morceau d'ambre n'a été reporté dans des sédiments plus anciens que le Miocène dans toute la République dominicaine. En second lieu, plantes et inclusions contenues dans l'ambre dominicain peuvent dans la majorité des cas être mises en relation avec des groupes taxinomiques modernes à des niveaux hiérarchiques bas (genres et espèces). Dans certains cas, elles semblent ne différer que relativement peu de certaines espèces vivant actuellement en République dominicaine. Troisièmement, la spectroscopie par chromatographie en phase gazeuse à pyrolyse infrarouge suggère fortement que l'ambre dominicain dérive d'une seule

espèce d'*Hymenaea* (Grimaldi & Shedrinsky, unpublished data). Par conséquent, il est fort probable que la source de production d'ambre ait été fortement réduite tant dans le temps que dans l'espace (Iturralde-Vinent et MacPhee 1996). Quatrièmement, le fait que des morceaux d'ambre puissent couler ou flotter dans l'eau salée peut avoir facilité la dispersion d'ambre durant le remaniement mais pas la formation de couches à forte concentration en ambre. Il est donc hautement probable que l'ambre dominicain ait le même âge que les sédiments qui le contiennent.

## **2.2 Géologie des gisements d'ambre du Mexique.**

### **2.2.1 Les gisements d'ambre de la région de Simojovel.**

Si l'on prend en compte toutes les études publiées à ce jour concernant l'âge de l'ambre du Chiapas, celui-ci s'étendrait de l'Oligocène tardif au Miocène moyen. Tout comme pour l'ambre de la République dominicaine, l'âge de l'ambre mexicain a fait l'objet d'intenses débats, mais contrairement à l'ambre dominicain, aucune publication n'a permis d'aboutir à une synthèse qui fasse consensus.

Un âge allant de l'Oligocène tardif au début du Miocène a été proposé par Langenheim (1966), Tomasini-Ortiz & Martínez-Hernández (1984), Santiago-Blay & Poinar (1993), Bousfield & Poinar (1994), Castaneda-Posadas & Cevallos-Ferriz (2007). Ferrusquía-Villafranca (2006) a décrit un Artiodactyle de la localité de Los Pocitos et considère ces sédiments comme étant de l'Oligocène tardif, complété par de précédentes données biostratigraphiques (Frost and Langenheim, 1974). En se basant sur des mesures  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  prises d'une coquille très bien préservée de *Turbinella maya* provenant de Los Pocitos, Vega et al. (2009) obtiennent un âge absolu de 23 Ma pour le "Mazantic Shale", le plaçant juste à la frontière entre l'Oligocène et le Miocène.

D'autres auteurs suggèrent cependant que les unités stratigraphiques contenant l'ambre sont du Miocène moyen, corrélées avec celles qui contiennent l'ambre de République dominicaine (Meneses-Rocha 2001; Solórzano-Kraemer 2007; Solórzano-Kraemer & Mohrig 2007; Perrilliat et al. 2010). Dans sa thèse sur l'ambre mexicain, Solórzano-Kraemer (2007), conclut: "As a result of a meticulous revision of older stratigraphic data, Mexican amber is now considered to be middle Miocene in age and can be correlated with Dominican amber."

This conclusion is corroborated by the high similarity between Dominican and Mexican amber faunas."

L'ambre de Simojovel provient de trois couches lithographiques distinctes :

### 1) La Quinta ou formation de Simojovel.

Selon Allison (1967), l'âge de la Quinta ou Formation Simojovel est de l'Oligocène tardif, en tout cas pour les parties inférieure et médiane de la série. La partie supérieure de la formation appartiendrait au début du Miocène (Solòrzano-Kraemer 2007).

La faune de foraminifères de ces sédiments peut être corrélée avec la section basse de la formation Santa Ana Mergeles, dans la zone d'Ixtapan Soyalo. Frost & Langenheim (1974) signalent une faune de coraux de la "Florida Limestone formation", qui appartient clairement au début du Miocène. Les pollens de ce sédiment indiquent aussi un âge du début du Miocène (Graham 1999). Cependant, Coutino (2003) et Perrilliat (2010) attribuent l'âge de la Formation Quinta au Miocène moyen, sur la base d'étude de décapodes et de mollusques de Simojovel. L'âge exact de cette formation reste problématique. Elle est probablement corrélée avec la Formation Tuxpan, dans l'Etat de Vera Cruz au Mexique (Solòrzano-Kraemer 2007).

### 2) Le "Mazantic Shale"

Cette formation a été datée grâce aux foraminifères benthiques, et a été attribuée à la fin du début du Miocène (Bolli & Saunders 1985). Selon Bolli (1994), le haut de la section "siphogenerina" se trouve déjà au début du Miocène moyen et correspond essentiellement à la « planktonic foraminifer-zone N9 » (Solòrzano-Kraemer 2007). Au moins pour celui du "Mazantic Shale", l'ambre du Mexique peut être stratigraphiquement corrélé avec l'ambre de République dominicaine et de Puerto Rico, de même qu'avec les sédiments néogènes de Cuba (Solòrzano-Kraemer 2007).

### 3) Le "Balamtum sandstone"

Très peu d'ambre a été trouvé dans la "Balamtum sandstone Formation", ce qui a laissé supposer à certains auteurs que l'ambre y avait été redéposé. Il serait aussi possible que le "Mazantic shale" passe latéralement dans le Balamtum sandstone comme un cas de changement de faciès latéral. "Balamtum sandstone" et "Manzantic shale" pourraient donc avoir le même âge.

### **2.2.2 Géologie du gisement d'ambre de Totolapa.**

L'ambre de Totolapa est connu depuis les temps préhispaniques, mais il faut attendre l'article de l'archéologue Bryant (1983), pour que cet ambre soit officiellement mentionné dans la littérature scientifique. Son étude se focalise sur la possibilité de distinguer les ambres de Totolapa et Simojovel, en vue de mieux comprendre l'origine et l'organisation de l'extraction et du commerce de l'ambre à l'époque préhispanique. Cependant, aucun arthropode de ce gisement n'avait été décrit ou étudié avant que je ramène au MNHN des lots d'ambre brut et que nous décrivions un hémiptère de cet ambre (Azar et al. 2010). Par la suite, j'ai aussi fait profiter de mon contact local à des chercheurs mexicains du Museo de Paleontologia de Tuxtla Gutierrez, qui ont ainsi pu collecter de l'ambre et se rendre dans la Mine de la Rivière Salée. C'est d'ailleurs au cours de cette expédition que nous avons baptisé la mine, avec Manuel Ramirez, Marco Coutino-José et moi-même. Suite à cela, ils ont publié un article mentionnant la présence de divers genres de fourmis et proposé par la même occasion les premières données géologiques concernant le gisement (Durán-Ruiz et al. 2013). Je leur avais proposé une collaboration, afin d'intégrer notre travail au leur, mais ils ont malheureusement préférés travailler seuls. Les auteurs de cet article indiquent donc que la section qui contient l'ambre de Totolapa doit être liée aux Formations "Balantum" et "Mazantic shale". Malheureusement, ces auteurs ne justifient nulle part cette hypothèse. Ils affirment que cette affinité avait été précédemment mentionnée par Frost & Langenheim (1974), Poinar (1992), Graham (1999) et Perrilliat et al. (2010), mais aucun de ces articles n'évoque une telle affinité, ni même d'ailleurs ne parle de Totolapa. Durán-Ruiz et al. (2013) mentionnent toutefois que la section qui contient l'ambre de Totolapa est constituée de grès, d'intercalations de lignite, de charbons friables, de conglomérats non consolidés et de lentilles d'argiles déplacées, ce que j'ai pu en effet observer sur place. Cette section recouvre une succession de roches calcaires avec des grès intercalés appartenant à la partie haute de la "Lomut Formation", datée de l'Eocène et décrite par Meneses-Rocha (2001). Cependant, il est important de noter que la carte géologique du secteur (INEGI, 1985) mentionne les terrains de l'Eocène, mais pas ceux du Miocène, pour des raisons qui restent à éclaircir. C'est d'ailleurs ce positionnement de Totolapa sur des terrains d'âge Eocène (contrairement aux autres mines d'ambre du Chiapas) qui m'a grandement poussé à entamer l'étude de ce gisement. Concernant d'éventuels phénomènes de redéposition de l'ambre pour le gisement de Totolapa, seule une étude géologique approfondie pourrait livrer des résultats fiables sur la question, mais deux éléments suggèrent que cela n'a sans doute pas été le cas : 1) Le fait que des morceaux

d'ambre puissent couler ou flotter dans l'eau salée peut avoir facilité la dispersion d'ambre durant un remaniement mais pas la formation de couches à forte concentration en ambre, ce que l'on observe dans toutes les couches où l'ambre est présent à Totolapa. De plus, on note que le lignite est présent sous forme de fines couches et que les fragments de bois carbonisés sont assez fréquents dans les couches à ambre, plus que dans le reste de la formation. 2) Les morceaux d'ambre ne montrent aucune trace de transport sur leur surface externe et sont toujours découverts en morceaux entiers, non fragmentés, bien qu'ils aient tendance à se briser quand on les dégage du sédiment.

Dans la mine de la Rivière Salée, l'ambre est extrait de couches distinctes. J'ai pu en distinguer trois en tout, mais sans jamais avoir les trois en évidence dans une seule et même carrière. Lors de mon premier voyage, nous extrayions l'ambre d'une couche dont le sédiment était jaune et qui ne se distinguait du reste de la formation que par la présence plus accentuée de lignite et d'une couche plus basse d'un mètre cinquante environ, dont le sédiment était gris clair, avec là encore une forte proportion de lignite. Malheureusement, je n'avais pas encore investi à cette époque dans un appareil photo, si bien que je ne peux fournir ici d'illustration de ces deux couches. J'ai pu soumettre à Madame Blanc-Valleron ces sédiments pour analyse, et l'interprétation des diagrammes de diffractométrie de rayons X (DRX) des deux échantillons que je lui ai confiés permet de constater la présence de quartz, de feldspath (albite, anorthoclase), d'argiles (nontronite, illite) et / ou de micas (muscovite) mais pas de carbonates, ce qui signifie qu'il était inutile d'envisager le tamisage du sédiment pour récupérer des microfossiles calcaires en vue d'une datation. Par ailleurs, l'échantillon gris (C) se caractérise par la présence d'un peu de pyrite et de gypse (mais uniquement dans la fraction fine car le gypse est absent de la fraction > 100 microns) tandis que l'échantillon jaune (B) se caractérise par la présence de jarosite et / ou de natrojarosite et l'absence de pyrite; à noter que jarosite et natrojarosite (des sulfates de fer) sont des produits d'altération des dépôts de sulfure dans leur zone d'oxydation. Les deux échantillons ayant une composition assez semblable, il est fort probable que le sédiment gris représente simplement le résultat de l'altération d'un échantillon de type B.

Lors des voyages suivants, nous travaillions un peu plus haut, dans une carrière nouvellement ouverte, si bien que la couche "B" se trouvait au niveau du sol et qu'une autre couche "A" se trouvait environ 1,50 mètres plus haut, mais celle-ci était beaucoup moins marquée que les deux autres, et la concentration d'ambre y était assez faible (voir Figure II1, II2). Je n'ai par ailleurs relevé aucune différence de sédiment entre la couche A et la couche B, excepté le fait

que la couche "B" est un peu plus riche en lignite et fragments de bois carbonisé. Je tenais aussi à ajouter qu'il est assez fréquent de trouver des fossiles de vertébrés (Figure II3) dans toute la formation. Le seul ossement que nous ayons pu identifier appartenait à un crocodylien (Figure II4). Nous avons aussi découvert, en 2012, un tronc fossile (Figure II5) que nous n'avons malheureusement pas pu extraire ni identifier à cause d'un épisode de pluie torrentielle. Des coulées de boue ont en effet recouvert une partie de la mine. A noter que, contrairement à la République dominicaine et à Simojovel, on n'a trouvé pour l'instant aucun foraminifère dans la formation qui contient l'ambre de Totolapa.

On peut donc constater qu'une étude approfondie de la géologie du gisement de Totolapa est grandement nécessaire. J'ai bien tenté d'initier cette étude, mais les efforts que nous avons fournis avec Monica Solòrzano-Kraemer pour obtenir des financements n'ont pas porté leur fruit, et aucune mission n'a pu voir le jour pour l'instant. Une étude comparative précise des diverses couches qui composent l'ensemble du gisement de Totolapa serait d'une importance capitale pour mieux comprendre la dynamique, tant spatiale que temporelle, de la formation des gisements d'ambre.

### 3. Données paléobotaniques des ambres mexicains et dominicains

#### 3.1 Données paléobotaniques de l'ambre de République dominicaine

Pour l'instant, seule l'espèce aujourd'hui disparue *Hymenaea protera* a été identifiée comme ayant produit l'ambre dominicain (Poinar, 1991). Les inclusions botaniques qui ont servi de base à cette identification proviennent de divers morceaux d'ambre extrait de la mine de la Toca. Cette hypothèse de Poinar correspond avec l'étude de Cunningham (1983), basée sur les spectres infrarouges des résines actuelles et passées. Poinar suggérait que la majorité, si ce n'est la totalité de l'ambre qui est extrait de la mine de La Toca, voire de toutes les mines d'ambre de République dominicaine, a pour origine *H. protera*. Cette espèce fossile se rapprocherait le plus de *H. verrucosa* Gaertner, que l'on trouve aujourd'hui en Afrique de l'Est et dans les îles adjacentes, mais une étude de Fougère-Danezan et al. (2007) a émis des doutes sur cette parenté supposée, leur analyse suggérant que *H. verrucosa* est sœur d'un clade comprenant les espèces américaines.

Pour expliquer l'origine du genre, et sa distribution actuelle, Lee et Langenheim (1975) et Langenheim et Lee (1974) ont émis l'hypothèse d'une souche ancestrale commune du genre *Hymenaea* en forêt tropicale d'Afrique de l'Ouest, suggérant qu'une dispersion océanique de graines d'*Hymenaea* s'est produite depuis l'Afrique vers le nouveau monde au cours du Tertiaire. Mais Poinar (1991) suggère une hypothèse différente : le genre pourrait avoir émergé pendant la période du Crétacé, au cours de laquelle les continents Africain et Sud-Américain formaient une masse continentale commune. De la sorte, le précurseur de l'actuel *H. protera* pourrait avoir eu une distribution allant de ce qui est aujourd'hui l'Amérique centrale à la côte Est de l'Afrique. La séparation de ces deux continents au Crétacé supérieur, allait séparer le genre (Cox and Moore 1985). Ce seraient donc les mouvements de masse terrestres au Crétacé et au début du Tertiaire qui auraient déterminé la distribution amphiatlantique que l'on constate à l'heure actuelle pour ce genre.

Les *Hymenaea* sont des arbres de canopée tropicale et subtropicale. Ils sont donc capables d'une photosynthèse rapide, grâce à une lumière abondante, et génèrent une grande partie de la production primaire des forêts, comme tout arbre de canopée. Cependant, ils peuvent aussi se rencontrer dans une large palette d'habitats différents (Langenheim, 1966). Au Mexique et en Amérique Centrale, on peut les trouver dans des forêts à feuilles persistantes humides ou

des forêts saisonnières sèches. Les *Hymenaea* peuvent même rester des petits arbustes de plaine tropicale sèche. La question, c'est donc de savoir au sein de quel type d'habitat *Hymenaea protera* prenait place.

Du point de vue des pollens et des macrofossiles de végétaux découverts dans l'ambre dominicain, Poinar (1999) mentionne la présence de nombreux genres botaniques différents. Concernant les légumineuses, outre ceux appartenant au genre *Hymenaea*, Poinar recense aussi, en deuxième ordre d'abondance (présence de restes de fleurs dans l'ambre, entre autres) la présence d'arbres du genre *Prioria*, qui sont des arbres dominants de la canopée, atteignant en moyenne 35 mètres de haut, et que l'on trouve aujourd'hui du Costa Rica à la Colombie, dans les forêts de plaine à feuilles persistantes et dans les forêts tropicales humides. Un troisième type d'arbres présents en abondance étaient les "Nazareno" (*Peltogyne purpurea*). Ainsi, Poinar suggère, par l'abondance de restes végétaux d'*Hymenaea*, *Prioria* et *Peltogyne* que les forêts au sein desquelles prenait place *Hymenaea protera* devaient être de nature tropicale humide.

## **3.2 Données paléobotaniques de l'ambre du Mexique (Chiapas)**

### **3.2.1 Données paléobotaniques des gisements d'ambre de la région de Simojovel**

Tout d'abord, contrairement à l'ambre dominicain, l'ambre de Simojovel a été caractérisé chimiquement grâce à des analyses de spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (FTIR), par Riquelme et al. (2014) et dénommé *Simojovelite*. La première étude paléobotanique de l'ambre mexicain a été menée par Miranda (1963). Il décrit deux nouveaux taxons d'angiospermes, un *Acacia* sp. (Leguminosae–Mimosoideae) et *Tapirira durhamii* Miranda (Anacardiaceae). Mais c'est Langenheim (1966) qui, le premier, émet l'hypothèse que l'ambre du Chiapas avait été produit par une espèce du genre *Hymenaea*, en comparant le spectre infrarouge de l'ambre du Chiapas avec celui de l'actuel *Hymenaea courbaril* (Langenheim, 1966).

Plus récemment, Poinar et Brown (2002), émirent l'hypothèse que l'ambre mexicain aurait été produit par l'espèce *Hymenaea mexicana* (Leguminosae, Caesalpinioideae), aujourd'hui éteinte. Cette espèce est considérée par ces auteurs comme étant étroitement apparentée à *H. protera*, arbre producteur de l'ambre dominicain, et donc par extension à l'espèce actuelle *H. verrucosa*. Une étude plus récente (Calvillo-Canadell et al., 2010), décrit cependant une



nouvelle espèce fossile d'*Hymenaea* (*H. allendis*), qui aurait elle aussi produit l'ambre mexicain, mais serait soeur de la seule espèce d'*Hymenaea* actuellement présente au Mexique, *H. courbaril*. Selon Sousa and Delgado (1993), le genre *Hymenaea* aurait atteint le sud du Mexique au cours de l'Eocène, via les courants marins, en dérivant depuis l'Amérique du Sud.

Les plantes fossiles de Simojovel ont aussi été étudiées par Graham (1999) et Langenheim (1966). L'étude de Becerra (2005) corrobore l'existence d'une forêt tropicale sèche dans le sud du Mexique qui aurait existé entre 20 et 30 million d'années, quand la Sierra Madre Occidentale et l'axe néo-volcanique étaient déjà formés. Selon l'étude palynologique de Langenheim (1966), Simojovel était, au cours du Cénozoïque, une zone côtière, et les forêts d'*Hymenaea* se trouvaient au sein ou proches d'une région de mangrove.

Solòrzano-Kraemer (2007), dans sa thèse sur l'ambre mexicain, conclut grâce aux données paléobotaniques et surtout paléontomologiques, que la forêt ayant produit l'ambre mexicain devait être une sorte de forêt sèche de plaine tropicale, sans doute proche de la côte et d'une région de mangrove.

### **3.2.2 Donnée paléobotanique du gisement d'ambre de Totolapa**

Malheureusement, je n'ai découvert aucun reste de végétal qui soit suffisamment complet et en bon état dans mes lots d'ambre brut de Totolapa pour le soumettre à analyse. Concernant les pollens, je n'en ai pas découvert un nombre suffisant dans mes morceaux d'ambre, ni n'ai trouvé de chercheurs disposés à en faire l'étude. Je ne peux donc apporter aucun élément nouveau à l'étude paléobotanique de l'ambre de Totolapa.

Je me contenterai ici de mentionner le seul article qui évoque ces aspects : une étude comparative des ambres de Simojovel et Totolapa par spectroscopie de résonance magnétique nucléaire du Carbone 13 (Lambert et al., 1989). Les résultats de ces analyses suggèrent que l'ambre du Chiapas (Simojovel et Totolapa) provient d'une même source paléobotanique, et qu'il est très proche de l'ambre dominicain, ce dernier se distinguant de l'ambre du Chiapas par des pics d'exométhylène significativement plus élevés. Ces pics élevés sont normalement caractéristiques du genre *Hymenaea*, mais leur relative faiblesse dans les échantillons d'ambre mexicain est expliquée par Lambert et Poinar (2002), par le fait que l'exométhylène aurait été dégradé à cause de l'activité volcanique. Comme on l'a vu, cette activité volcanique serait responsable de la déformation et de la dessiccation de la majorité des

inclusions présentes dans l'ambre mexicain (Simojovel), mais cette dégradation de la qualité des inclusions n'est pas constatée à Totolapa, ce qui signifie peut-être que les terrains contenant l'ambre ont été moins ou pas du tout exposés à ce volcanisme, ou que la faiblesse des pics d'exométhylène est due à un autre facteur.

J'ai aussi fait des analyses FTIR de l'ambre de Totolapa, afin de confirmer que les spectres étaient bien semblables à ceux obtenus par Riquelme et al. (2014), ce qui s'est avéré être le cas (Figure VI).

#### **4. L'entomofaune de l'ambre de Totolapa (Mexique) comparée à celles de l'ambre de Simojovel (Mexique) et de République dominicaine**

Avant de rentrer dans le vif du sujet, je tenais simplement à rappeler que c'était l'absence de données géologiques et la situation géographique de Totolapa par rapport aux autres gisements d'ambre du Mexique (Totolapa est un gisement isolé, le seul de la dépression centrale du Chiapas) qui m'avait poussé à tenter de voir quel niveau de corrélation existait entre les paléofaunes de cet ambre avec celles des autres gisements d'ambre du Mexique et de la République dominicaine. Même si une forte affinité paléoenvironnementale a déjà été suggérée entre les gisements du Mexique (Totolapa et Simojovel) et entre les gisements du Mexique et de République dominicaine (Lambert 1989, Langenheim 2003), il m'a semblé important d'apporter des arguments supplémentaires, d'ordre paléofaunistique, afin de vérifier et de préciser ces affinités paléoenvironnementales.

Cette comparaison entre la paléoentomofaune de Totolapa et celle de Simojovel et de République dominicaine s'accomplira en trois temps. En premier lieu, nous présenterons l'ensemble de la faune classée par ordres, puis nous détaillerons la composition des deux ordres principaux, les Hyménoptères et les Diptères, en les comparant aux faunes des autres gisements d'ambre néotropicaux. La seconde approche consistera à décrire de nouveaux taxons et à tenter de déterminer quels sont leurs plus proches parents, aussi bien dans l'actuel que dans le registre fossile. Bien entendu, comme toujours en Paléontologie, nous n'avons d'autres choix que de faire usage de la méthode de parcimonie, si bien que les liens de parenté que nous allons suggérer sont bien sûr hypothétiques.

Pour finir, nous évoquerons la présence de certains genres, ou groupes d'insectes, dans l'ambre de Totolapa, qui sont aussi présents dans l'ambre de Simojovel et de République dominicaine et révèlent et/ou soulèvent des problématiques importantes sur un plan paléoécologique et paléobiogéographique.

## **4.1 Paléontomofaune du gisement de Totolapa – aperçu global et tentative de comparaison par rapport aux gisements de Simojovel et de République dominicaine**

Avant de présenter et comparer l'entomofaune fossile de Totolapa, il me semble important de prendre un peu de recul, d'accomplir une sorte de "défocalisation", afin de se poser quelques questions fondamentales et de remettre en perspective cette étude.

Tout d'abord, prendre du recul sur ma collection elle-même. Que représentent 500 spécimens d'insectes fossiles pour illustrer l'environnement d'un espace géographique de l'Amérique Centrale qui est au demeurant très mal défini, au cour d'une période qui reste à déterminer, pouvant aller de la fin de l'Oligocène au milieu du Miocène ? Pas grand chose, c'est évident. J'ai l'impression que l'on cherche souvent un "âge absolu" pour les gisements d'ambre, en se demandant trop rarement quelle période de temps ils peuvent réellement représenter. La période de production d'ambre s'étale-t-elle sur plusieurs millions d'années ? Sur quelques milliers d'années à peine ? Les énormes quantités d'ambre qui sont extraites des mines ont-elles été sécrétées de façon massive, au cours de perturbations diverses (ouragans, incendies, attaques de champignons ou bactéries) ? Ou ont-elles été sécrétées petit à petit, au gré des saisons ? Ce sont donc des questions qui sont liées à l'interprétation et à la compréhension du « signal » d'une faune fossile – c'est-à-dire la portée de l'information qu'elle offre dans l'espace (ici l'étendue et la nature des forêts où l'ambre a été produit) et le temps (la durée concrète de production de résine) – et à sa comparaison avec d'autres entomofaunes d'un âge proche ou équivalent, dans une même zone géographique. Impossible, bien entendu, de répondre ici à ces questions, mais l'idée de constituer des collections d'ambre "brut", directement extrait de la mine et dont les localités sont précisées avec soin me semble un premier pas important pour pouvoir avancer sur ces problématiques.

Je tenais aussi à rappeler les diverses raisons qui limitent ces comparaisons de paléontomofaunes. La première est liée à la nature même de cette étude : il s'agit d'un mémoire de diplôme EPHE, donc d'un travail qui se doit d'être relativement court et synthétique. En second lieu, les bases de données ne sont pas encore suffisamment complètes et uniformes pour effectuer avec aisance des comparaisons statistiques. Toutes les collections d'arthropodes dans l'ambre n'ont pas été constituées comme celle de Totolapa : c'est-à-dire en collectant l'ambre brut in situ, dans la mine, et en découvrant chaque spécimen directement dans l'ambre brut. De fait, la paléontologie est une science jeune, avec peu de chercheurs

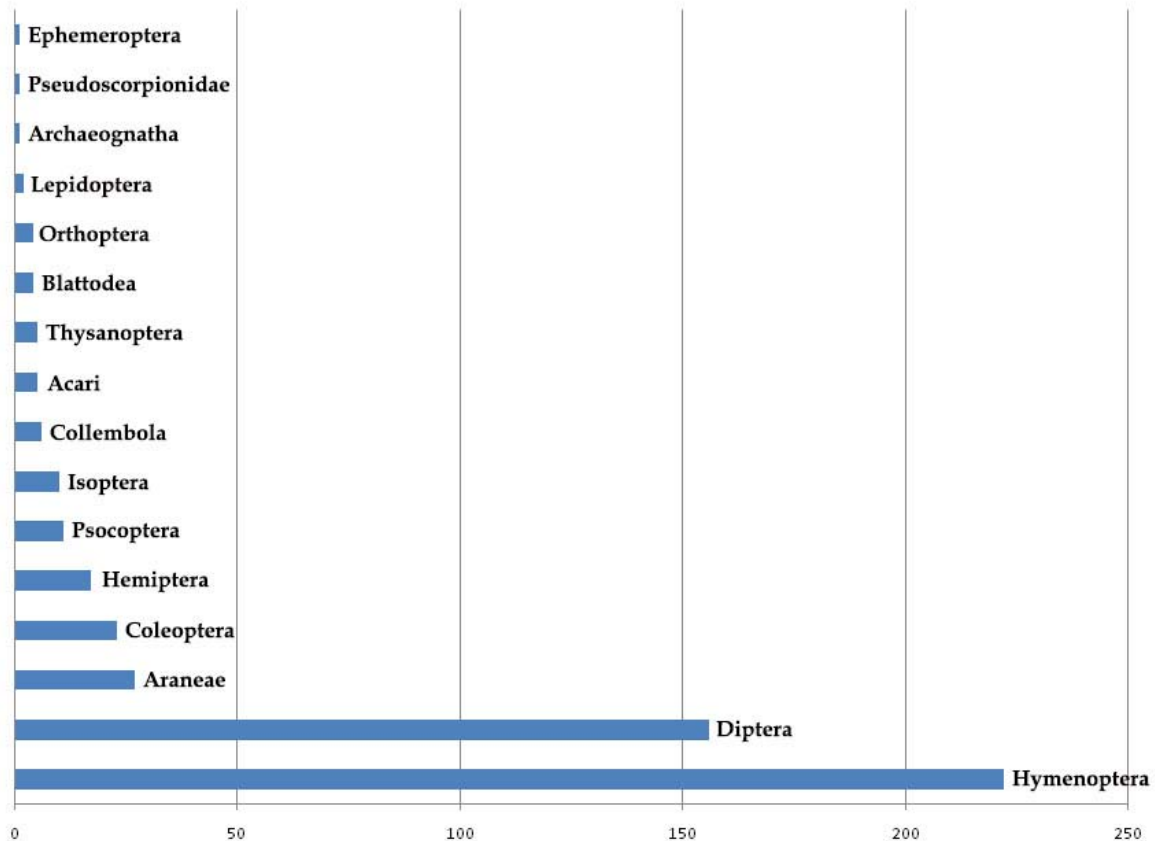
comparativement à l'importance actuelle des insectes dans les écosystèmes, et au travail à accomplir. Quelque part, nous en sommes encore au début de la création des bases de données qui permettront aux futurs chercheurs de travailler sur des aspects paleoécologiques que nous ne pouvons appréhender avec précision pour le moment. La conséquence de cet état de fait, c'est qu'il est encore assez difficile de construire des hypothèses fiables en accomplissant des comparaisons statistiques entre gisements d'ambre. En revanche, il est tout à fait temps d'exposer une méthode claire de collecte dans les mines, et de constituer certaines collections avec un protocole de collecte précis. Celui-ci, comme on s'y attend, est fort simple : il suffit, dans une mine ou une carrière, de récolter tout l'ambre brut qui en est extrait puis de polir chaque morceau pour y découvrir les inclusions. Dans une mine comme celle de la Rivière Salée, à Totolapa, où l'ambre est extrait de trois couches distinctes, il serait intéressant de distinguer aussi ces couches, afin de voir si on y décèle des disparités dans les paléoentomofaunes. Cela donnerait donc quelque chose comme : "Spécimen x, ambre de Totolapa (Chiapas), mine de la Rivière Salée, couche x". Mais encore faut-il, pour travailler de la sorte, que le gisement soit précisément décrit.

Mon idée, ici, était donc d'offrir un premier aperçu de la paléofaune de l'ambre de Totolapa et de sa corrélation avec les autres paléofaunes oligo-miocènes de l'Amérique Centrale, de mettre en valeur les éléments méthodologiques à prendre en compte et de tester les possibilités et les limites de l'outil statistique appliqué à l'étude de ces ensembles de paléoentomofaunes.

En premier lieu, nous présenterons l'entomofaune fossile de Totolapa en nous intéressant uniquement aux grands ordres, puis nous rentrerons dans le détail de la composition des deux ordres dominants de cette paléoentomofaune, afin d'en préciser les caractéristiques.

#### 4.1.1 Présentation et comparaison de la paléoentomofaunes de Totolapa aux autres entomofaunes fossiles au niveau de l'ordre

Voici l'ensemble des individus de ma collection d'arthropodes fossiles de Totolapa classés au niveau de l'ordre :



On constate que le groupe dominant est celui des Hyménoptères, qui représente 44,85% (222 spécimens) de la paléofaune, suivi par les Diptères, 31,50% (156 spécimens), ces deux ordres représentant donc 76,35% de l'ensemble de la paléofaune, le reste ne représentant que 23,65%. Pour comparer ces quantités avec celles d'autres gisements d'ambre, nous utiliserons les données présentées dans Penney et al. (2010), où un grand nombre de gisements d'ambre sont présentés, certains avec un graphique où est chiffré le taux de présence de chaque ordre d'arthropodes. On constate tout d'abord que ces tableaux ont été constitués avec deux types de bases de données différentes : Le premier repose sur le nombre d'espèces décrites d'un gisement d'ambre donné (République dominicaine, Baltique), le second sur le nombre de spécimens par ordre d'arthropode d'une ou plusieurs collections données (Mexique, Simojovel). Le constat général de ces tableaux, c'est que, comme l'a dit Monica Solòrzano-Kraemer (2010) "In Mexican amber, as in other amber deposits, Diptera (especially

Nematocera) represent the majority of inclusions, followed by Hymenoptera." En réalité, si cette affirmation est vraie sur un plan comptable, elle est ambiguë car elle se base sur des tableaux de fréquence des ordres qui n'ont pourtant pas été construits avec le même type de données. Le "nombre de spécimens décrits" ne fournit qu'une information très réduite, puisqu'elle est conditionnée par le choix des chercheurs quant aux groupes qu'ils veulent étudier. Quand aux collections présentes dans les musées, elles ont souvent été construites à partir d'achats de morceaux d'ambre déjà polis, et ont donc été biaisées par le choix des chercheurs ou des directeurs de collection quant aux organismes qu'ils souhaitaient étudier. Il est d'ailleurs amusant de constater que si l'on compare notre tableau avec ces autres ensembles, celui-ci diffère de tous les autres par le fait que ce sont non pas les Diptères mais les Hyménoptères qui sont les plus représentés. Si l'on compare de plus près notre tableau avec celui de l'ambre mexicain qui se trouve dans Penney et al. (2010) on constate que même si les Diptères sont devant les Hyménoptères, ces deux groupes représentent 64,62% de l'ensemble de la faune, ce qui est notablement moindre que dans notre collection. Par contre, pour ces deux ensembles de paléofaunes (Simojovel et Totolapa), on constate que les trois groupes qui suivent les Hyménoptères et les Diptères (ou l'inverse) sont les mêmes, mais pas placés dans le même ordre. En ce qui concerne notre collection, les Araneae représentent 5,45% de l'ensemble de la faune, les Coleoptera 4,64% et les Hemiptera 3,43%. Pour la faune de Simojovel présentée par Monica Solórzano-Kraemer (Penney et al. 2010), ce sont les Hémiptères qui arrivent en troisième, et représentent 8,26% de l'ensemble de la faune, puis les Coléoptères (7,97%) et les Araneae (3.61%). Si on regarde à présent la fréquence des ordres dans l'ambre dominicain, ce sont à nouveau les cinq ordres précédemment mentionnés qui sont les plus représentés, mais là encore pas dans le même ordre. Les Diptera représentent 21,02% de la faune, les Hymenoptera 18,38%, les Coleoptera 15,39%, les Araneae 15,04%, et enfin les Hémiptera 7,48%. A présent, si on observe l'ensemble des espèces décrites de l'ambre balte, on voit que les Diptères représentent 26,07% de la faune, suivis des Araneae, 19,13%, des Hyménoptères, 14,60%, des Hémiptères, 8,93%, et des Trichoptères 6,03%.

Tout ce que l'on peut déduire de ces comparaisons, c'est tout d'abord qu'au classement de l'abondance des ordres pour les trois gisements d'ambre de l'espace neotropical, ce sont les cinq mêmes ordres qui sont aux cinq premières places, et les deux mêmes ordres aux deux premières places (Diptères et Hyménoptères). Si l'on regarde le tableau des ordres de l'ambre balte, on constate que les cinq premiers ordres en tête sont presque les mêmes que pour les ambres néotropicaux, sauf que les Trichoptères remplacent les Coléoptères, et que les deux

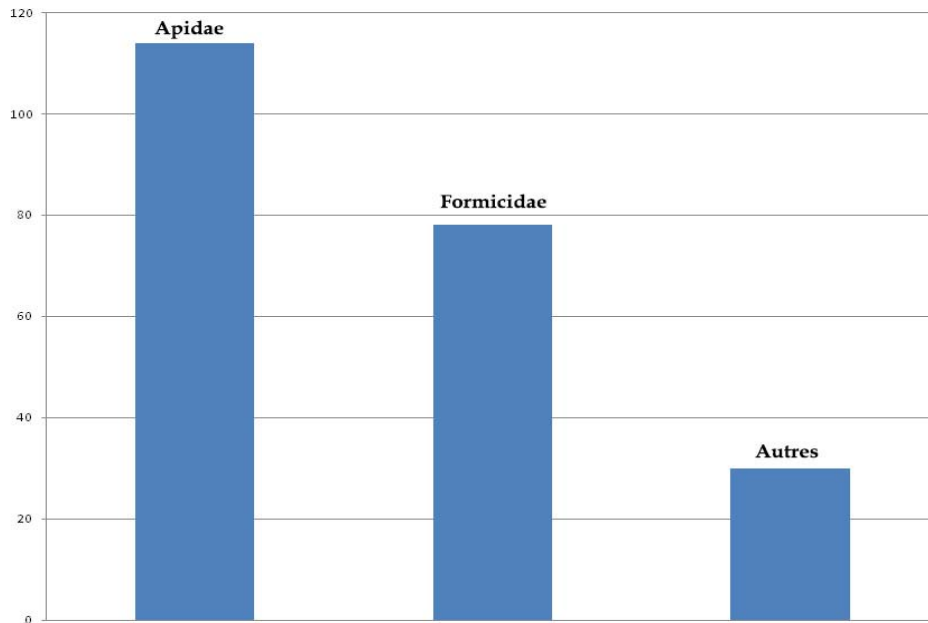
ordres en tête sont les Diptères et les Araneae. Enfin, on remarque que dans notre tableau d'occurrence des ordres du gisement de Totolapa, le seul qui est basé sur une collection d'arthropodes fossiles découverts directement dans l'ambre brut, se sont les Hyménoptères et non les Diptères qui arrivent en tête.

Ce rapide aperçu de la fréquence des ordres dans l'ambre de Totolapa, comparé à d'autres gisements, nous permet donc de suggérer que ce niveau de classification pourrait sans doute être intéressant d'un point de vue paléoécologique, à condition que les collections soient toutes constituées de la même façon, avec exclusivement des spécimens découverts directement dans l'ambre brut, que chaque localité soit bien définie, et enfin que les collections soient constituées de plusieurs milliers d'individus au minimum. Après avoir constaté que, telles qu'elles, ces présentations d'entomofaune par ordre n'étaient pas d'un grand intérêt pour définir les gisements et reconstituer leurs écosystèmes, nous allons maintenant nous intéresser de plus près aux deux ordres dont les représentants sont les plus fréquents, à savoir les Hyménoptères et les Diptères, afin de détailler leur composition et de voir si l'on y découvre des particularités, des "tendances fortes" de présence de certains groupes, via cet échantillonnage uniquement basé sur l'ambre brut.



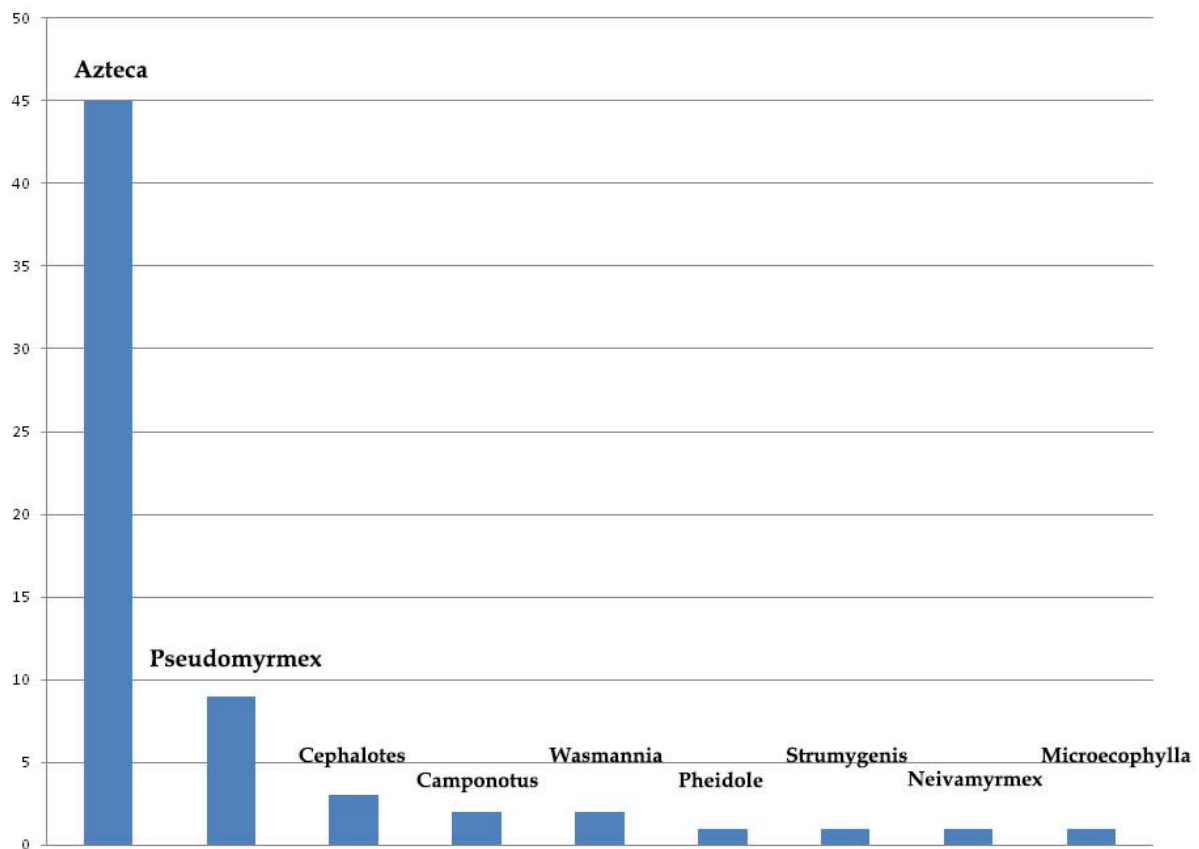
#### 4.1.2 Etude générale des spécimens de l'ordre des Hyménoptères de l'ambre de Totolapa

Voici le tableau qui détaille la composition de l'ordre des Hyménoptères dans ma collection d'ambre de Totolapa :



On constate que les Apidae représentent 51,35% (114 spécimens) de l'ensemble des Hyménoptères, les Formicidae 35,14% (78 spécimens) et le reste 13,51% (Platygastridae, Mymaridae, Chalcididae, 30 spécimens en tout). Nous ne nous intéresserons pas ici à ce groupe constitué entièrement de "micro-hyménoptères", car chaque individu de cet ensemble appartient à des groupes différents, et ils ne nous seront pas très utiles pour tirer des conclusions sur l'ensemble de la faune.

Voici à présent le détail de l'ensemble de la faune des Formicidae :



En premier lieu, on constate qu'en terme de nombre d'individus, ce sont les genres de fourmis arboricoles (*Azteca*, *Pseudomyrmex*, *Cephalotes*) qui sont le plus représentées, ce qui n'a bien entendu rien de surprenant pour une faune fossile dans l'ambre. *Azteca* représente 57,69% (45 spécimens) de l'ensemble des Formicidae présentes dans ma collection, *Pseudomyrmex* 11,54% (9 spécimens), *Cephalotes* 3,85% (3 spécimens) et *Microecophylla* 1,28% (1 spécimen). C'est-à-dire que 74,36% des individus appartiennent sans équivoque à des espèces arboricoles. Le reste (25,64%) est composé pour 8,97% des genres *Wasmannia*, *Pheidole*, *Strumygenis*, *Neivamyrmex* et *Camponotus* et 16,67% de spécimens ailés difficiles à déterminer avec précision, ou tout simplement dont la préservation n'est pas suffisante, trop de caractères diagnostiques n'étant pas visibles. Concernant le nouveau genre que nous décrivons dans Aria et al. (in prep.), *Microecophylla*, il partage un certains nombre de caractères avec le genre arboreal de l'ancien monde, *Oecophylla*, et en moindre mesure avec

un autre genre dont certaines espèces sont aussi arboricoles, *Anoplolepis*, raison pour laquelle j'ai fait le choix de la considérer comme un genre arboricole, même si cela reste hypothétique.

Le fait particulièrement marquant de cette paléofaune de fourmis, c'est bien entendu cette surreprésentation du genre *Azteca*. Il s'agit d'un genre de fourmis arboricoles restreintes au nouveau monde, habituées des forêts tropicales chaudes et humides. Certaines espèces ont développé une relation d'ordre mutualistique avec des plantes myrmecophytes, notamment avec des espèces du genre *Cecropia*, qui s'accompagne parfois d'une symbiose avec les coccoïdes. Cette surabondance du genre *Azteca* a été déjà relevée dans les gisements de Simojovel et de République dominicaine par Wilson (1985a) et Solòrzano-Kraemer (2007). Deux espèces fossiles du genre ont été décrites dans l'ambre dominicain *A. alpha* et *A. eumeces* (Wilson 1985a) et deux spécimens décrits dans l'ambre mexicain (Solòrzano-Kraemer 2007, Duran-Ruiz 2014) mais sans avoir été assignés à un nom d'espèce. D'une façon générale, les différences de morphologie externe entre les espèces sont très subtiles, ce qui rend la systématique du genre presque impossible à établir sans données supplémentaires sur les aspects biologiques, biogéographiques et écologiques. Il est donc très difficile, voir risqué, de créer de nouvelles espèces en se basant sur les quelques fossiles de ma collection, sachant que tous les spécimens ne sont pas non plus dans un état optimal de préservation. Etant donné qu'aucune phylogénie basée sur la morphologie n'est disponible, il m'a semblé vain de vouloir comparer entre elles les espèces fossiles et actuelles. Une autre difficulté majeure vient de la séparation dans divers morceaux d'ambre d'individus de différentes castes appartenant aux mêmes espèces, qui peut conduire à créer beaucoup plus d'espèces qu'il n'y en a en réalité, et donc à surestimer la biodiversité. Toutefois, en étudiant de près les *Azteca* de ma collection, j'ai défini quatre morphotypes différents qui semblent plus ou moins proches de *A. alpha*, *A. eumeces* et des deux spécimens mexicains (pour un comparatif précis, voir annexe "Azteca ants from the Totolapa amber deposit"), mais sans « coller » réellement à aucun de ces morphotypes. Selon Wilson (1985a), *A. alpha* est de loin l'espèce de fourmi la plus abondante de l'ambre dominicain, et *de facto* l'espèce la plus abondante du genre *Azteca*. Il a relevé sa présence dans 29% des morceaux d'ambre qui contenaient des fourmis dans la collection qu'il a pu observer, et ajoute à cela une remarque qui nous intéresse beaucoup, par rapport à la façon même dont on constitue une collection (Wilson 1985a) : "Since I passed a large percentage of the pieces back to dealer prior to the revisionary work because they contained *A. alpha* and thus were

considered of less interest, the actual representation of the species was much higher, very likely 50% or more." En effet, comme on peut s'y attendre, l'achat, par les chercheurs, de morceaux d'ambre déjà polis pour constituer une collection va diminuer le nombre de spécimens des groupes les plus représentés, et ainsi amener à une sous-évaluation de leur omniprésence. Concernant la valeur "50%" il me semble toutefois qu'il est plus prudent de considérer qu'il s'agit du genre *Azteca* en général, et non forcément l'espèce *A. alpha*, car comme le dit lui-même Wilson (1985a) : "I have not excluded the possibility that more than one species exists in the large quantity of material placed with *A.alpha*. Many of the specimens were so decayed or poorly positionned that the critical characters could not be examined, and in these cases I relied on size and habitus."

Une autre remarque intéressante de Wilson (1985a) concerne la temporalité que représente un gisement d'ambre. Selon lui, le fait qu'il y ait si peu de morphotypes différents d'*Azteca* dans une collection d'ambre issu de plusieurs mines différentes de République dominicaine (excepté les mines de Palo Alto et El Valle) suggère que la durée d'exsudation de la résine a peut-être été assez courte. Pour préciser une telle hypothèse, il serait vraiment intéressant de se concentrer sur l'étude approfondie de ces groupes sur-représentés en notant très précisément la provenance de l'ambre. On pourrait ainsi voir si l'étude d'un groupe (*Azteca*), dont les individus seraient comparés morphologiquement en fonction du site d'extraction de l'ambre pourrait apporter quelque chose à la compréhension de cette "temporalité" des gisements d'ambre ou non. Seul bémol à cette hypothèse de Wilson : comme nous l'avons vu, les espèces du genre *Azteca* sont difficiles à discriminer à l'aide de la seule morphologie, si bien que ce genre n'est sans doute pas idéal pour accomplir ce type de comparaison. Dans tous les cas, il semble bien y avoir une forme d'unité entre les gisements d'ambre de République dominicaine tant sur un plan botanique et paléoenvironmental que temporel. En effet, Camargo et al (2000) mentionnent dans leur article qu'un ensemble d'analyses utilisant la chromatographie en phase gazeuse à pyrolyse (Shredinsky et Grimaldi, unpubl.) ne montre par ailleurs aucune variation consistante entre les ambres des différents gisements de République dominicaine.

La présence du genre *Azteca* dans l'ambre mexicain n'a rien de surprenant, car il s'agit d'un genre typique de l'espace néotropical, connu pour se trouver souvent proche ou au sein d'un environnement de mangrove, milieu qui est censé être celui dans lequel se trouvaient les *Hymenaea* qui ont sécrété l'ambre mexicain. Toutefois, cette surabondance exceptionnelle,

comparée au reste de la paléomyrmécofaune, doit avoir une explication paléoenvironnementale précise, qui nous fait malheureusement défaut ici. On sait que les *Azteca* actuelles cherchent la nourriture en groupe, ce qui laisse plus de chance pour que de nombreux individus soient englués ensemble dans la résine, mais ce fait n'est pas suffisant pour expliquer cette sur-représentation. On peut aussi envisager qu'une forme d'interaction existait entre les *Hymenaea* qui ont produit l'ambre et les espèces d'*Azteca* que l'on y trouve, mais nous n'avons pas d'exemple connu dans l'actuel pour illustrer cette hypothèse.

Comme nous l'avons vu, les fourmis du genre *Pseudomyrmex* arrivent en deuxième position dans l'ordre d'abondance des genres de fourmis de ma collection d'ambre de Totolapa, et si leur présence est bien plus anecdotique que celle des *Azteca*, elle n'en est pas moins significative. De nos jours, les *Pseudomyrmex* sont devenues une composante essentielle des communautés de fourmis du monde néotropical, et sont connues pour être des fourmis arboricoles qui nichent dans les branches creuses, les brindilles, les tiges et les crevasses de l'écorce, principalement dans les Légumineuses. Certaines espèces sont particulièrement célèbres pour leur relation symbiotique avec certaines plantes, notamment les Acacias. Cette relation d'ordre mutualistique implique que les fourmis protègent les acacias contre les herbivores (Downhower 1975, Janzen 1966, Mc Key 1984), le développement des plantes grimpantes (Janzen 1966) les blessures causées par les incendies (Janzen 1967), et apportent une production additionnelle de CO<sub>2</sub> et de nutriments comme le nitrogène (Huxley 1980, Janzen 1974). De leur côté, les fourmis obtiennent des Acacias un nid profitable et bénéficient du nectar extrafloral fourni par la plante (Janzen 1966, Mc Key 1984). Ce cas est un excellent exemple d'une interaction écologique entre espèces qui peut générer une diversification des lignées et de la spéciation (Chomicki et al 2015).

Si de nombreuses espèces ont été décrites dans l'ambre dominicain (Ward 1992), aucune espèce de *Pseudomyrmex* n'a jamais été décrite dans l'ambre mexicain. Nous avons cependant commencé un travail avec Cédric Aria, où nous décrivons trois nouvelles espèces de *Pseudomyrmex* (voir en annexe : "*Pseudomyrmex* ants from the Totolapa amber deposit"). Tout comme les *Pseudomyrmex* décrites par Ward (1992), nos spécimens ne semblent appartenir à aucun groupe moderne, et représentent donc une radiation ancienne, aujourd'hui éclipsée par les formes modernes. Les trois espèces que nous avons commencé à décrire possèdent un mélange de traits, caractéristiques de plusieurs groupes, ou en exhibent un, mais jamais toutes les caractéristiques d'un groupe particulier. Cependant, si elles se distinguent nettement des faunes modernes de l'île d'Hispaniola, on ne peut pas non plus les rattacher

clairement à celles de l'ambre dominicain. Dans tous les cas, les espèces présentes dans l'actuel dont se rapprochent le plus nos spécimens ne sont pas connus pour entretenir le type d'association mentionné plus haut.

Un aspect intéressant que mentionne Ward (1992), c'est le très grand nombre d'espèces de *Pseudomyrmex* dans la faune fossile de l'ambre de République dominicaine pour seulement vingt-neuf spécimens étudiés, en comparaison des cinq espèces qui vivent aujourd'hui sur l'île d'Hispaniola. Cet apparent déclin de biodiversité dans les populations de *Pseudomyrmex* depuis l'Oligo-miocène avait déjà été mentionné par Wilson (1985b), mais les facteurs restent très hypothétiques, même si l'insularisation ainsi qu'un refroidissement et un assèchement du climat sont suspectés d'en être responsables. Des genres entiers ont aussi disparu de la République dominicaine, comme *Azteca*, *Dolichoderus*, *Leptothorax* et *Paraponera*, et pratiquement aucun nouveau genre ne les ont remplacés depuis (Ward 1992). Si les facteurs climatiques sont tout à fait probables pour expliquer cette érosion de la biodiversité des *Pseudomyrmex*, je me permets de mentionner ici que l'étendue de la durée de sécrétion de la résine étant mal connue, on pourrait tout aussi bien imaginer que l'ensemble des espèces décrites n'ait pas vécu forcément aux mêmes périodes, ce qui relativiserait un peu cette chute brutale de la biodiversité dans les Caraïbes.

A présent, si l'on regarde comment est composée la population d'Apidae de cette collection d'ambre de Totolapa, on se rend compte que l'intégralité des individus appartiennent à la tribu des Meliponini, qui représente donc à elle seule 23,3% de l'ensemble de la faune d'arthropodes de ma collection. Cette surabondance est tout à fait cohérente avec ce qui a déjà été observé dans la paléontomofaune du gisement de Simojovel et de République dominicaine, où ces insectes sont parmi les plus communs, voire les plus communs (Camargo et al. 2000, Solòrzano-Kraemer 2007). Cependant, la question du genre auquel appartiennent ces abeilles n'est toujours pas résolue. Côté Mexicain, c'est Wille (1959) qui a décrit la première et la seule espèce de Meliponini de cet ambre jusqu'à présent, *Nogueirapis silacea*. Côté Dominicain, Wille et Chandler ont décrit, en 1964, une espèce de l'ambre dominicain en l'assignant au genre *Liotrigona* (*L. dominicana*), groupe endémique de l'Afrique et de Madagascar. Plus tard, Moure et Camargo (1978), après étude de la description originale de ce taxon et l'examen superficiel de certains spécimens, ont suggéré son inclusion dans le genre néotropical *Plebeia*. Cependant, Michener (1982), qui a examiné une centaine de spécimens, et les a comparés à *Plebeia* et *Liotrigona*, n'a trouvé aucune synapomorphie qui justifie de placer ces spécimens dans l'un de ces deux genres, et propose donc la création d'un

nouveau sous-genre, *Proplebeia*, étroitement associé à *Plebeia*. Michener (1990) confirme son attribution en se concentrant sur la morphologie de l'appareil de pique, et confirme qu'il ne peut qu'appartenir à un groupe du nouveau monde, certainement pas à un groupe africain. Camargo et al. (2000) redécrivent le mâle de *Proplebeia dominicana*, décrivent deux nouvelles espèces *P. vetusta* et *P. tantilla*. Ils réétudient aussi l'espèce mexicaine, *Nogueirapis silacea*, et considèrent que ce spécimen n'appartient sans doute pas au clade *Nogueirapis*, mais plutôt à *Proplebeia*, ce qui signifie qu'il n'y aurait qu'une seule lignée phylogénétique de Meliponini dans les ambres d'Amérique centrale. Selon Camargo et al. (2000), cette hypothèse est corroborée par le fait que jusqu'à aujourd'hui, aucun Meliponini, parmi les milliers de spécimens de l'ambre dominicain, et les centaines de l'ambre mexicain, n'a l'air d'appartenir à un autre groupe que *Proplebeia*.

Concernant mes spécimens, je les ai confiés à un spécialiste d'abeilles fossiles, M.S. Engel, qui ne les a malheureusement pas étudiés en détail, et me les a rendus avec pour mention *Proplebeia* ? dans le sens où, comme nous venons de la voir, la classification de ces Meliponini manque encore de clarté. Etant donné cette situation taxonomique confuse, il m'eut fallu préparer énormément de spécimens (plus d'une centaine) et étudier finement chaque spécimen, ainsi que ceux des autres collections d'ambre mexicain et dominicain, ce qui représentait un travail trop conséquent pour un mémoire de Diplôme EPHE. En accomplissant une observation globale et superficielle (basée sur les seuls caractères diagnostiques du genre *Proplebeia*) de la paléofaune de Meliponini présente dans l'ambre de Totolapa, comparée aux descriptions de *Proplebeia dominicana* et *Nogueirapis silacea*, j'en ai conclu que s'il devait probablement y avoir différentes espèces, elles avaient bien l'air de toutes appartenir à un même genre. Quoiqu'il en soit, on peut donc affirmer avec certitude que ces Meliponini des ambres de République dominicaine et du Mexique ont en commun de s'y trouver sur-représentées dans des proportions qui restent à définir, et d'appartenir ou au même genre, ou à des genres différents mais très étroitement apparentés, la première de ces deux possibilités semblant toutefois la plus probable.

La surabondance de ces Meliponini dans les ambres néotropicaux d'Amérique centrale s'explique très bien quand on se penche sur leur écologie, car elles sont connues pour être des collecteuses de résine. Elles se servent de cette ressource pour construire leur nid et se défendre, et il a été démontré que la disponibilité de cette ressource détermine la taille et la croissance des colonies (Roubik 1989, 2006; Lehmberg et al. 2008). Contrairement au pollen et au nectar, les ressources en résine sont de court terme et dures à prévoir et elles sont de fait

défendues de façon très agressive par certaines espèces (Armbruster 1984; Howard 1985). Cependant, le rapport entre ces abeilles et la résine est encore très sous-étudié comparativement à son importance pour ces insectes. Compte-tenu de ce qui vient d'être dit, et de la très forte présence de ces abeilles dans ma collection (environ un spécimen sur quatre), il m'a semblé que deux questions importantes méritent une attention particulière. La première, c'est de savoir si ces abeilles ne pourraient pas, d'une façon ou d'une autre, favoriser la production et l'écoulement de la résine, et la seconde, c'est de se demander si le fait qu'elles défendent activement cette ressource ne diminue pas la diversité que l'on pourrait trouver dans ces ambres, puisqu'elles éloigneraient de fait les autres insectes des coulées de résine. Peut-être que ces abeilles ont donc un impact majeur dans l'échantillonnage qui est obtenu dans ces ambres; que par leur activité autour de cette ressource, leur impact soit clairement partie prenante de la dynamique de la résine. D'un côté, elles augmenteraient l'engluement d'un certain nombre de taxons en favorisant l'écoulement de la résine hors du tronc, et de l'autre, elles limiteraient au contraire la diversité par leur forte présence autour de cette ressource. Seule une étude approfondie de colonies de mélipones associées à des *Hymenaea* dans les forêts actuelles pourrait aider à avancer sur cette problématique. Quoiqu'il en soit il est intéressant de noter que McKay et al. (2013), ont démontré que les attaques d'insectes peuvent induire des changements dans l'expression des gènes de certaine plante afin que celle-ci augmente rapidement leur production de résine.

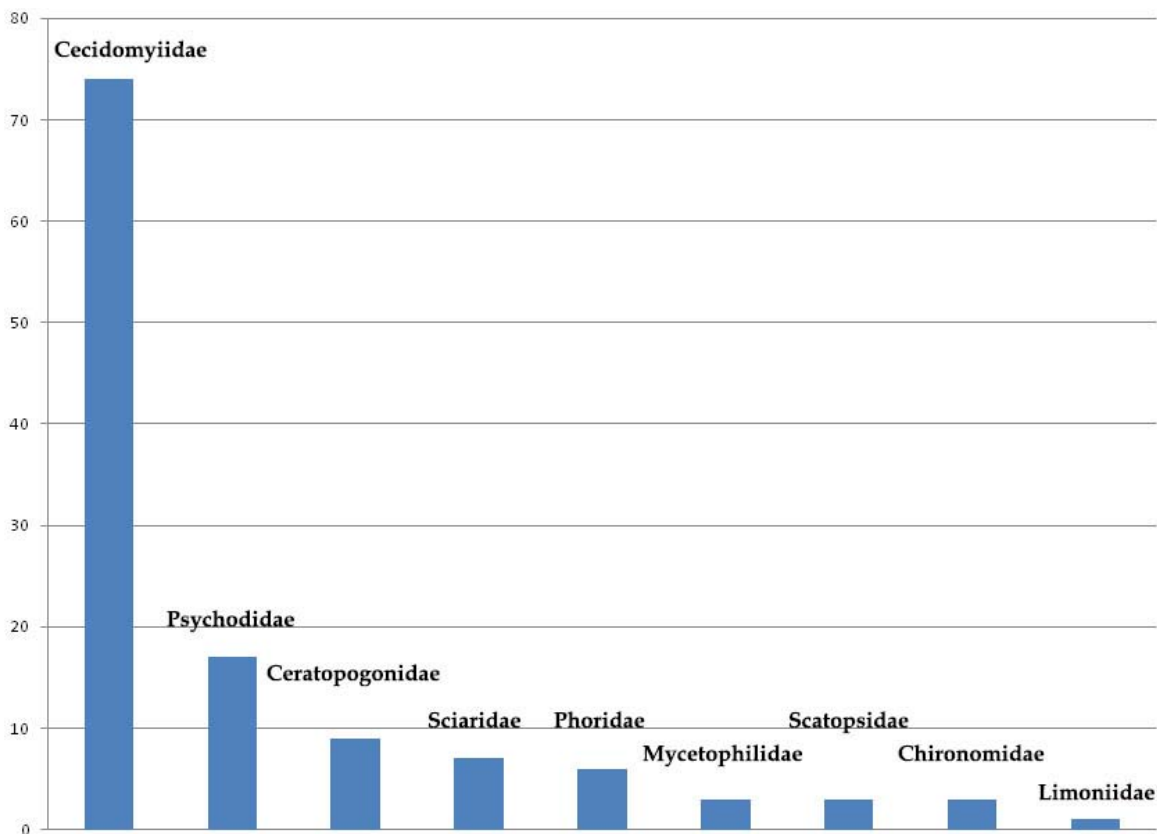
Pour finir, il est intéressant de noter que ces abeilles sont toujours présentes en Amérique Centrale, mais se trouvent absentes de la République dominicaine, ainsi que des gisements de Copal que l'on trouve dans l'île, alors que cette résine a elle aussi été sécrétée par des *Hymenaea*, de l'espèce actuelle *H. courbaril*. Les raisons de cette extinction demeurent inconnues, mais comme pour certaines fourmis de l'île, l'insularisation combinée à un refroidissement et un assèchement du climat sont suspectées d'en être responsables.



### 4.1.3 Etude générale des spécimens de l'ordre des Diptères provenant de ma collection d'ambre de Totolapa

Pour commencer, les Nématocères sont beaucoup plus présents que les Brachycères dans ma collection de Diptères de l'ambre de Totolapa, et représentent 78,84% des individus de cet ordre. Je ne rentrerai pas dans le détail des Brachycères ici, car ce sont des insectes qui demandent un travail bien plus important pour être déterminés que les Nématocères, et nécessitent du coup d'être très finement préparés, ce qui prend beaucoup de temps.

Voici le tableau qui détaille la composition du groupe des Nématocères dans ma collection d'ambre de Totolapa :



On peut constater que les Cecidomyiidae sont plus que sur-représentés. Ils constituent 47,43% (74 spécimens) de l'ensemble de la faune des Diptères, soit un peu moins de la moitié. Loin derrière suivent les Psychodidae (10,89%, 17 spécimens), les Ceratopogonidae (5,76%, 9 spécimens), les Sciaridae (4,48%, 7 spécimens), et les Phoridae (3,84%, 6 spécimens). Dans la collection étudiée par Solòrzano-Kraemer (2007), se sont les Cecidomyiidae qui sont aussi les plus représentés (36% des Diptères de la collection) suivis des Phoridae (15%), des

Psychodidae (environ 8%), des Ceratopogonidae (environ 6,5%) et des Chironomidae (environ 6,5%). On note, comme pour les fourmis du genre *Azteca* et les abeilles du sous-genre *Proplebeia*, que la surreprésentation des Cecidomyiidae est plus importante dans notre collection que dans celle de Solòrzano-Kraemer, et ceci est sans doute dû, comme nous l'avons déjà évoqué, au fait que notre collection est basée uniquement sur des insectes découverts directement dans l'ambre brut. Cette surabondance est constatée en République dominicaine, mais aussi dans d'autres gisements d'autres époques, comme dans l'ambre Balte et les gisements d'ambre du Crétacé espagnol et canadien. La surabondance de ce groupe dans l'ambre du Mexique et de République dominicaine ne peut donc constituer un élément de distinction entre ces ambres et les autres ambres présents à la surface du globe. En revanche, en allant plus loin dans l'identification des spécimens de la famille, on se rend compte que les faunes divergent quant aux nombres d'individus présents par sous-famille, puis, bien entendu, au niveau des genres, certains étant typiques de l'espace néotropical, d'autres de l'ancien monde. Solorzano-Kraemer (2007), indique que des trois sous-familles de Cecidomyiidae existant à l'heure actuelle, les Cecidomyiinae sont de loin les plus abondantes dans l'ambre mexicain, ce qui n'est en rien surprenant, car elles représentent le groupe de Cecidomyiidae le plus diversifié, et surtout le plus abondant de l'espace néotropical (Gagné, 1994).

Cette forte surreprésentation des Cecidomyiidae peut s'expliquer par plusieurs facteurs. Tout d'abord, ce sont des organismes qui, de par leur petite taille, sont incapables de se dégager de la résine quand ils s'y trouvent collés. Ensuite, on sait que les Cecidomyiidae forment des nuées, et qu'ainsi, au moindre coup de vent, des dizaines d'individus peuvent se retrouver piégés d'un seul coup par la résine. Je me suis d'ailleurs rendu compte que ces insectes pouvaient s'avérer assez utiles pour distinguer différentes coulées au sein d'un morceau d'ambre, car ils ont tendance à rester à la surface de la résine sans y "couler". Pour finir, on sait que ce sont des insectes qui peuvent être attirés par certains types de lumière. Sharma and Franzmann (2001) ont par exemple démontré que les Cecidomyiidae femelles de l'espèce *Stenodiplosis sorghicola*, étaient particulièrement attirées par la lumière jaune. Les rayons du soleil, en traversant la résine, ont donc aussi pu être un élément d'attraction pour certaines espèces de Cecidomyiidae.

La forte disparité sur le taux de Phoridae présents dans chacune des deux collections peut indiquer une disparité de paléoenvironnements, mais une fois encore, sans étude des faunes gisement par gisement, mine par mine, couche par couche, il est impossible de savoir si les disparités faunistiques relevées à ce niveau sont représentatives d'environnements différents,

de légères variations écologiques au sein d'un écosystème, ou sont simplement dû au hasard, les collections disponibles n'étant finalement constituées que d'un nombre restreint d'individus. Certains auteurs utilisent parfois le terme "forêt d'ambre", ou « forêt d'*Hymenaea* » pour désigner les forêts au sein desquelles les *Hymenaea* ayant produit l'ambre prenaient place, mais cette appellation amène à se faire à mon avis une idée sans doute trop stricte de l'environnement représenté par les ambres mexicains et dominicains. Nous n'avons aucune idée du taux de présence réelle des *Hymenaea* par rapport aux autres essences présentes à cette époque dans ces écosystèmes. Peut-être qu'une même espèce d'*Hymenaea* occupait des biomes différents, et donc, de facto, se trouvait entourée de biocénoses différentes. De plus, comme nous l'avons vu, il y avait peut-être plusieurs espèces différentes d'*Hymenaea* qui produisaient la résine au même moment, ce qui induirait peut-être aussi des faunes légèrement distinctes. Une forêt ne forme jamais un environnement écologiquement uniforme, et la diversité des niches peut amener, pour un ambre sécrété par un arbre d'une même espèce, à ce qu'il y ait eu de légères variations dans les faunes qui vivaient autour des ces arbres.

Comme cela a déjà été évoqué plus haut, une collection de 500 spécimens, c'est vraiment peu de chose pour parler d'un paléoécosystème. C'est en songeant à tout cela que j'en suis venu à me dire que l'on pourrait penser, un jour, à essayer d'établir la quantité moyenne de résine sécrétée par les *Hymenaea* en une année à ces époques, afin, ensuite, d'être capable d'évaluer, en pesant l'ambre extrait d'une mine, ce qu'il peut représenter dans le temps par arbre. De la sorte, on pourrait se dire : "j'ai là X kg d'ambre, cela représente donc en moyenne la production d'ambre de X arbres en une année." Les faunes découvertes et étudiées provenant de ces lots auraient ainsi un cadre spatial et temporel un peu plus précis, et cela nous inciterait peut-être à être plus prudents lorsqu'il s'agit de tirer des conclusions paléoenvironnementales en utilisant les faunes fossiles.

La nature "tropicale sèche" des forêts au sein desquelles les *Hymenaea* ayant produit l'ambre prenaient place a surtout été suggérée par les études de Brown (2005), qui a étudié le nombre et la distribution des arthropodes capturés à l'aide d'un piège Malaise dans quatre régions néotropicales différentes. Il en est ressorti que l'assemblage qui se rapprochait le plus de la faune de l'ambre mexicain était celui dont l'écosystème se trouvait être une lisière de forêt tropicale plus chaude et sèche que l'intérieur de cette même forêt. Les Cecidomyiidae étaient les insectes les plus abondants de cet ensemble, suivis des Phoridae, schéma qui ressemble

beaucoup à celui de la collection d'ambre mexicain étudié par Solorzano-Kraemer (2007), mais qui diverge un peu de la nôtre.

Je me dois de mentionner ici une étude très intéressante de Monica Solorzano Kraemer (2015), dont le but était d'évaluer les biais de différentes méthodes de captures d'insectes, misent en perspective par rapport à l'ambre, dans le cadre de forêts mexicaines censées être assez proche de l'environnement dans lequel se trouvait les *Hymenaea* ayant produit les ambres mexicains et dominicains. En premier lieu, les auteurs de cet article suggèrent que l'ambre est un piège naturel complexe, qui n'est que difficilement comparable aux pièges artificiels. Ils suggèrent cependant qu'au niveau de l'ordre, la méthode qui a permis d'obtenir l'assemblage le plus proche de celui de l'ambre mexicain sont les pièges collants, tandis qu'au niveau de la famille, se sont plutôt les trappes malaises.

Je termine ici sur une remarque générale, à savoir que, si les insectes aquatiques sont rares dans mon ambre – comme ils le sont dans la collection étudiée par Solòrzano-Kraemer (2007) – toutes les familles d'insectes Nématocères découvertes dans l'ambre de Totolapa sont connues pour habiter des écosystèmes lotiques et lentiques.

## **4.2 Comparaison de spécimens au niveau du genre et de l'espèce entre les gisements de République dominicaine, de Simojovel et de Totolapa.**

Ce travail comparatif au niveau de l'espèce entre les entomofaunes des gisements de République dominicaine et du Mexique est présenté ci-dessous sous la forme de courts résumés d'articles qui ont été mis en annexe. Il va de soi qu'un tel travail comparatif ne peut être exhaustif dans un mémoire de Diplôme EPHE. Je me suis donc restreint à l'étude d'une vingtaine de spécimens, tous de Totolapa, étudiés dans huit articles différents.

**- Aria C. Coty D. Perrichot V. Solórzano-Kraemer M.M. and Nel A. (in prep). New insight into the generic diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) from the late Oligocene early Miocene of Chiapas (Mexico) and evolution of the modern neotropics.**

Résumé : *Cet article n'a pas encore été publié. Son résumé est donc en cour d'écriture. Une version provisoire est fournie en annexe.*

Dans cet article, nous décrivons plusieurs nouvelles espèces et un nouveau genre de Myrmicinae (fourmis) :

- *Microecophylla novamondiae* : nouveau genre qui semble très proche du genre arboriole *Oecophylla*, absent du nouveau monde.
- *Caphalotes urbani* : nouvelle espèce qui semble très proche de *C.maya*, fossile de l'ambre dominicain.
- *Strumygenis electrinosa* : nouvelle espèce très proche de *S.electrina*, fossile de l'ambre dominicain.
- *Wasmania solariae* : première espèce fossile découverte pour le genre.
- *Pheidole akna* : nouvelle espèce décrite à partir d'une gyne.
- *Pheidole primigenia* : espèces déjà découvert dans l'ambre dominicain. C'est donc la première espèce commune entre l'ambre dominicain et celui de Totolapa.

Une autre idée de cet article, c'est de comparer les assemblages de genres de fourmis entre les gisements de Totolapa, Simojovel et de République dominicaine, ainsi que dans l'actuel afin d'essayer de tester les propriétés hypothétiques de "museum" et "cradle" que certains

chercheurs attribuent aux espaces tropicaux. Je n'ai cependant pas inclus dans l'annexe cette partie de l'article, car elle est loin d'être terminée, notamment à cause d'un désaccord avec Cédric Ariat, à propos de la méthodologie utilisée.

La majeure partie du travail réalisé dans cet article l'a été par Cedric Aria et moi-même. J'ai découvert et préparé les spécimens et réalisé les figures. Avec Cédric Aria, nous avons, à parts égales, décrit les spécimens et écrits les remarques sur ceux-ci. Concernant la discussion générale, c'est Cédric Aria qui a le plus travaillé sur l'aspect comparatif. Je suis cependant en désaccord avec une grande partie du contenu de cette discussion, comme mentionné précédemment. Je me permets de mentionner que si j'ai offert à Cédric Aria d'être le premier auteur de cet article (ce que je regrette beaucoup aujourd'hui) c'était en vertu des connaissances qu'il avait des fourmis.

**Coty D. Garrouste R. and Nel A. (2014). The first lace bug from Chiapas amber (Totolapa, Mexico) (Hemiptera: Tingidae). *Annales de la Société Entomologique de France*. 50:3-4, 286-290.**

Résumé : *Leptopharsa tacanae* sp. nov., première espèce de Tingidae de l'ambre du Mexique, est décrite et ces affinités morphologiques sont discutées.

Nous décrivons dans cet article le premier spécimen fossile de Tingidae de l'ambre du Mexique. Le plus proche parent de cette nouvelle espèce, *Leptopharsa tacanae*, nous semble être un taxon déjà décrit dans l'ambre dominicain, *Leptopharsa poinari* (Golub and Popov 2000).

Pour cet article, j'ai découvert, préparé, décrit le spécimen, et réalisé les figures. La discussion a été écrite avec Romain Garrouste et André Nel.

**Coty D. Aria C. Garrouste R. Wils P. Legendre F. and Nel A. (2014). The first ant-termite syninclusion in amber with CT-Scan Analysis of taphonomy. *PLoS ONE* 9(8): e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410.**

Résumé : Nous décrivons ici une co-occurrence (syninclusion) de fourmis et de termites dans un morceau d'ambre mexicain (Totolapa, Chiapas), dont l'importance est double. Premièrement, cette découverte suggère que les relations existant aujourd'hui entre les fourmis du genre *Azteca* et les termites du genre *Nasutitermes* date au minimum du milieu du Miocène. Deuxièmement, la présence d'une fourmi légionnaire du genre *Neivamyrmex*, tenant

*dans ces mandibules un ouvrier termite, témoigne d'un comportement de prédation, sans doute sous forme de « raid » sur une autre communauté d'insectes sociaux, ce qui est typique des fourmis légionnaires actuelles.*

*Parallèlement, nous montrons aussi que le CT-scan peut-être un outil très efficace pour décrire la topologie des coulées de résine au sein d'un morceau d'ambre, ainsi que l'état de préservation des insectes. Ces deux types de données peuvent aider à une meilleure compréhension des processus taphonomiques, afin de mieux valider les hypothèses ethologiques et écologiques dans de telles syninclusions.*

Aucune nouvelle espèce n'est décrite dans cet article, mais la présence de ces trois genres dans l'ambre de Totolapa vient augmenter encore le nombre de genres communs aux deux autres ensembles que nous avons définis (République dominicaine et Simojovel). Deux espèces de termites du genre *Nasutitermes* ont été décrites dans l'ambre de République dominicaine, et un spécimen mentionné dans l'ambre de Simojovel. Une espèce de *Neivamyrmex* et un spécimen indéterminé ont aussi été décrits et mentionnés dans l'ambre de République dominicaine, tandis qu'*Azteca* est le genre de fourmis le plus fréquent dans l'ambre de République dominicaine et de Simojovel (Wilson 1985a, Solòrzano-Kraemer 2007).

Nous présentons aussi dans cet article une nouvelle méthode d'étude des syninclusions impliquant l'utilisation du CT-scan. Celui-ci nous permet de révéler et de mettre en rapport les données relatives à la densité des spécimens (leur état de préservation) avec celles relatives à la structure du morceau d'ambre (les différentes coulées qui le constituent), afin d'obtenir une meilleure compréhension des processus taphonomiques à l'oeuvre dans les résines fossiles. Nous y discutons ainsi le concept même de syninclusion, puisqu'il est avéré qu'un morceau d'ambre représente souvent différentes temporalités, exprimées par les différentes coulées qui le constituent. Les insectes présents dans un même morceau d'ambre n'ont donc pas tous été forcément capturés au même moment. Dès lors, ne faudrait-il pas parler de syninclusion uniquement pour les spécimens capturés dans une même coulée, et non pour l'ensemble du morceau d'ambre ?

Pour cet article, j'ai découvert, préparé, décrit les spécimens, réalisé les figures et accomplis les reconstructions 3D du morceau d'ambre et de ses inclusions avec le logiciel Avizo. La discussion a été écrite conjointement avec André Nel et Cédric Aria.

**Coty D. Salamé Y. Nel A. and Azar D. (2013). A new psychodid fly from Mexican amber (Diptera; Psychodidae). pp. 13-25. In: Azar, D., Engel, M.S., Jarzembowski, E., Krogmann, L., Nel, A. and Santiago-Blay, J. (eds). Insect Evolution in an Amberiferous and Stone Alphabet. Proceedings of the 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Brill Publisher.**

Résumé : *Succinarisemus totolapensis sp. n.*, une nouvelle mouche psychodine de l'ambre mexicain, est caractérisée, décrite et illustrée. C'est la seconde espèce du genre *succinarisemus*, connu jusque là d'un seul spécimen découvert dans l'ambre dominicain. Les données paléobiogéographiques sont discutées.

Dans cet article, nous décrivons une nouvelle espèce appartenant à un genre a priori éteint, *Succinarisemus*, connu d'un seul spécimen décrit dans l'ambre dominicain. Les deux spécimens sont assez proche, et se distinguent l'un de l'autre par la structure génitale des mâles. Un caractère morphologique intéressant de ces spécimens, c'est la présence de d'une extension alaire entre costa et radius, dont la fonction semble être liée aux comportements de séduction des mâles envers les femelles. Pour cet article, j'ai découvert et préparé le spécimen, et travaillé conjointement avec les autres auteurs à sa description et à la discussion générale.

Je regrette de ne pas avoir trouvé le temps d'étudier la totalité des spécimens de Psychodidae présent dans ma collection, car c'est la sous-famille de Diptère la plus représentée après les Cecidomyiidae, et qu'ils sont aussi très présents dans les ambres de Simojovel et de République dominicaine. De fait, Frauke Stebner, étudiante en thèse au Senckenberg Museum für Naturkunde, a déjà étudiée les Psychodidae de la collection de l'ambre de Simojovel présent dans cet institut pour un mémoire (sans pour autant publier ces travaux), et nous comptons donc, avec Monica Solorzano Kraemer et Frauke Stebner, étudier l'ensemble de ma collection de Psychodidae de Totolapa dans les mois qui viennent, afin de publier un article réunissant ces deux paléofaunes. J'ai déjà préparé la moitié des spécimens étudiable de ma collection, soit onze spécimens, dans le cadre de cette futur étude.



**Azar D. Nel A. Coty D. and Garrouste R. (2010). The second fossil ceratocombid bug from the Miocene amber of Chiapas (Mexico) (Hemiptera: Ceratocombidae). *Annales de la Société Entomologique de France*. 46(1-2):100-102.**

Résumé : *Leptonannus miocenicus n. sp.*, premier représentant fossile du genre, est décrit de l'ambre miocène moyen du Mexique. Cette espèce est comparée aux taxons apparentés; une discussion est donnée.

Dans cet article, nous décrivons le second fossile de la famille des Ceratocombidae, en mentionnant que sa présence dans l'ambre mexicain est cohérente avec l'environnement supposé dans lequel cet ambre a été exsudé, c'est-à-dire une forêt tropicale sèche de basse altitude, proche d'une région de mangrove (Solòrzano-Kraemer 2007).

Pour cet article, j'ai seulement participé à la description du spécimen et à la discussion générale.

**Coty D. and Nel A. (2013). New fossil Pachygastrinae from Mexican amber (Diptera: Stratiomyidae). *Annales de la Société Entomologique de France*. 49:3, 267-272.**

Résumé : Le nouveau genre *Elektrothopomyia n. gen.* et les deux espèces nouvelles *E. saltensis n. sp.* et *E. tzotzili n. sp.* sont décrits en tant que second et troisième Pachygastrinae fossiles de l'ambre du Mexique. Ces fossiles de l'ambre de Totolapa confirment la présence de ce groupe en Amérique centrale entre la fin de l'Oligocène et le milieu du Miocène. Leurs affinités exactes demeurent incertaines à cause des problèmes actuels dans la classification phylogénétique de ces mouches. Ces fossiles constituent de nouveaux éléments de comparaison entre les entomofaunes des ambres du Mexique et de Saint-Domingue.

Nous remettons en question ici l'identification d'autres fossiles de Pachygastrinae décrits dans l'ambre dominicain, en suggérant que ceux-ci sont très proches de nos spécimens, mais qu'ils ont été mal décrits.

Pour cet article, j'ai découvert et préparé les spécimens, et réalisé les figures. Avec André Nel, à parts égales, nous avons décrit les spécimens et écrit la discussion.

- Wu H. Coty D. and Ding M. (2015). First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. DOI: 10.1080/03115518.2015.1041306.

Résumé : Le genre *Electribius* n'était connu dans le registre fossile que de quatre espèces de l'ambre balte, et dans l'actuel de quatre espèces toutes confinées à l'Amérique Centrale. Nous décrivons ici le premier fossile du genre *Electribius* du nouveau monde, et discutons les questions biogéographiques que soulève cette découverte.

Pour cet article, j'ai découvert et préparé le spécimen et participé à sa description, ainsi qu'à la discussion générale.

- Barrios-Izàs M. and Coty D. (2016). A New Fossil Species of *Caulophilus* Wollaston, 1854 (Coleoptera: Curculionidae: Cossoninae) from Mexican Amber. *The Coleopterists Bulletin*. 70(1):177-179.

Résumé : Une nouvelle espèce de charançon, un spécimen fossile du genre *Caulophilus* est ici décrite. C'est le premier fossile du genre pour l'ambre Mexicain (Totolapa), d'autres espèces ayant été décrites dans les ambres baltes et dominicains. Ce fossile semble très proche de *Caulophilus ashei* découvert dans l'ambre dominicain.

Pour cet article, j'ai découvert et préparé le spécimen et participé à sa description, ainsi qu'à la discussion générale.

Je me dois aussi, bien entendu, de mentionner les articles qui décrivent de nouvelles espèces de Totolapa mais que je n'ai pas cosignés, pour des raisons variées. Judson (2016) a décrit huit pseudoscorpions de l'ambre du Chiapas, dont un spécimen du genre *Paraliochthonius*, dans l'ambre de Simojovel, qui ajoute un élément à l'hypothèse de la présence d'un environnement de mangrove au sein ou proche des forêts d'*Hymenaea*. Un spécimen de Totolapa, provenant de ma collection, y est aussi décrit, *Tyrannochthonius* spp, premier représentant fossile de la tribu des Tyrannochthoniini. Il ne peut être rapproché d'aucun autre fossile de pseudoscorpion des ambres de Simojovel ou de République dominicaine, mais a des affinités avec *T. floridensis* Malcolm et Muchmore, 1985, espèce actuelle de l'Amérique du Nord, et en moindre mesure avec l'espèce mexicaine *T. volcanus* Muchmore, 1977. En dehors de ces deux

spécimens fossiles, les autres spécimens de pseudoscorpions de cet article n'ont pas d'habitat spécifique. L'ensemble de cette faune fossile peut donner l'impression que la paléofaune de l'ambre mexicain diffère grandement de celle de l'ambre de République dominicaine et de la faune actuelle, mais ceci est simplement dû, selon Judson, au très faible taux de spécimens fossiles étudiés comparativement à la diversité présente actuellement dans ces écosystèmes de l'Amérique Centrale.

Duran Ruiz et al (2014), décrivent, sans créer de nouvelles espèces, quatre spécimens de fourmis de l'ambre de Totolapa de quatre genres différents, *Azteca*, *Tapinoma*, *Forelius* et *Camponotus*. Ces genres étaient déjà connus dans l'ambre de Simojovel et l'ambre de République dominicaine, sauf *Forelius*, qui constitue ici la première mention de présence du genre dans ces ambres néotropicaux. Le matériel étudié provient d'une mission où j'avais emmené deux des auteurs de cet article à la mine de la Rivière Salée, et où ils avaient pu acheter du matériel. Concernant les données géologiques évoquées dans cet article, je tiens à rappeler ce que j'ai déjà dit dans la partie sur la géologie de Totolapa, à savoir que les auteurs associent la séquence de Totolapa au Balamtum et Mazantic shale de Simojovel, sans donner d'argument, et en disant que cette affinité a déjà été mentionnée par plusieurs auteurs, mais en lisant ces références, j'ai réalisé qu'aucune ne suggérait une telle affiliation, même si celle-ci est tout à fait possible.

Bickel & Solòrzano-Kraemer (2015), décrivent six nouvelles espèces de Dolichopodidae de l'ambre du Mexique, dont une espèce de Totolapa, *Medetera totolapa*. Les six genres auxquels appartiennent ces espèces sont tous présents actuellement dans l'espace néotropical du Mexique et trois spécimens sont mêmes assez proches d'espèces actuelles.

Pour finir, Breton et al. (2014), décrivent plusieurs espèces de micro-organismes découverts dans l'ambre de Totolapa.

### 4.3 Occurrence de certains groupes d'insectes dans l'ambre de Totolapa et leur signification paléoenvironnementale et paléobiogéographique

Solòrzano-Kraemer, dans sa thèse sur l'ambre Mexicain (2007), mentionne que l'essentiel des spécimens de l'ambre Mexicain n'ont pas d'habitat spécifique, que ce sont des genres écologiquement "généralistes", mais que certains insectes peuvent toutefois livrer des indices sur les conditions climatiques et environnementales. Bien que la résine soit censée avoir été sécrétée à proximité d'un milieu aquatique, les insectes aquatiques sont assez rares dans l'ambre mexicain de Simojovel, et c'est aussi le cas pour Totolapa. Toutefois, certains, comme les Ephéméroptères, sont des indicateurs de saisonnalité, dont trois familles ont été découvertes dans l'ambre mexicain. Les individus de la famille des Baetidae ont tendance à être plus nombreux quand la vitesse du courant diminue, tandis que les Leptophlebiidae et les Leptohyphidae augmentent en nombre quand le courant augmente. Dans ma collection, je n'ai découvert qu'un seul Ephéméroptère, de la famille des Baetidae.

La majorité des insectes aquatiques de l'ambre mexicain habitent des plantes épiphytes : *Seira* et *Entomobrya* (Collembola); *Latiblattella* (Blattodea), *Myopsocus* (Psocoptera), *Copelatus*, *Anacaena*, *Scirtes* (Coleoptera), *Culiseta* (Diptera). Les plantes épiphytes actuelles sont remarquablement riches dans le sud du Mexique et plus particulièrement dans les forêts tropicales sèches de plaine. Je n'ai cependant découvert aucun spécimen de ces genres dans ma collection.

Un certain nombre d'insectes aquatiques sont typiques des eaux lenticules : *Cleodes* (Ephemeroptera), *Copelatus*, *Anacaena*, *Scirtes* (Coleoptera), et *Culiseta*, *Ochlerotatus*, *Stenotabanus* et *Brachydeutera* (Diptera) et d'autres des eaux lotiques, comme *Culoptila* (Trichoptera), *Leptohyphes* (Ephemeroptera) et *Stenohebrus* (Heteroptera). Cependant, je n'ai découvert aucun spécimen de ces genres dans ma collection.

La reconstruction de la forêt où a été secrété l'ambre Mexicain comme appartenant à une région de Mangrove a été suggérée par les pollens, mais aussi par certains taxons découverts dans l'ambre. Ainsi, les spécimens découverts qui fournissent l'argument le plus évident appartiennent à l'ordre des amphipodes (Bousfield & Poinar, 1994), mais je n'en ai pour l'instant découvert aucun dans l'ambre de Totolapa. Les autres spécimens dont la présence indique un environnement de mangrove, ou en tout cas un environnement côtier sont les genres *Culicoides*, *Mesorhaga*, *Megaselia* et *Brachydeutera* (Diptera), *Cephalotes*, *Azteca* et *Crematogaster* (Hymenoptera), *Kalotermitidae* (Isoptera), *Saldidae* et *Amnestus*

(Heteroptera). Dans ma collection sont présents des spécimens des genres *Cephalotes* et *Azteca*, mais aucun autre des autres spécimens mentionnés n'a été découvert dans ma collection.

Un autre aspect qui peut être intéressant à analyser, mais qui manque encore de base théorique solide, c'est le taux de présence de certains groupes d'insectes dans les entomofaunes fossiles en fonction des époques. Il a par exemple été noté par LaPolla et al. (2013), que dans tout les gisements d'ambre crétacé étudiées à ce jour, les fourmis représentent toujours moins d'un pour cent des faunes collectés, et que plus les gisements sont jeunes, plus les fourmis y sont présentes. Certains chercheurs ont donc émis l'hypothèse que les fourmis n'avaient alors qu'un rôle marginal dans les écosystèmes très anciens. Si l'on suit cette logique, on pourrait donc affirmer que grâce aux seuls Formicidae, qui représentent 15,76% des individus de ma collection de Totolapa, on pourrait donner un âge relatif à un gisement d'ambre, ou au moins dire si celui-ci est Mésozoïque ou Cénozoïque.

Pour clore ce chapitre, je voulais aussi évoquer une problématique propre aux ambres dominicains et mexicains : la présence d'insectes, dans ces ambres néotropicaux, appartenant à des familles aujourd'hui absentes des régions néarctiques et néotropicales mais présentes dans la région australasienne. Etant donné que je prépare à l'heure actuelle une étude qui vise à synthétiser cette problématique, soulevée dans des articles divers, je me permets d'en faire ici un résumé et de mentionner les spécimens concernés.

En premier lieu, il est important de noter que cette bizarrerie paléobiogéographique ne concerne pas seulement certains insectes des ambres néotropicaux, mais aussi d'autres animaux listés par Jeannel (1942) et complété plus tard par Müller (1977). Un des premiers insectes à être concerné par cette problématique est la fourmi *Leptomyrmex neotropicus* (Baroni-Urbani 1980), découverte dans l'ambre dominicain. Les caractères présents sur ce spécimen démontrent une très forte affinité avec *L. fragilis* (Smith) espèce qui vit aujourd'hui en Nouvelle-Guinée, et sur les îles de Séram et Aru. C'est la première espèce de ce genre découverte dans le Nouveau Monde et plus généralement la première fois qu'un genre de fourmi non néotropical était découvert dans l'ambre dominicain. Comme cette "considerable biogeographic anomaly" (Wilson 1985b), ne peut a priori s'expliquer par le passage de ces faunes via des connexions continentales (une connexion continentale entre la zone néotropicale et la zone australasienne nous ramènerait à priori à limite Crétacé-Tertiaire), Baroni-Urbani (1980) émet l'hypothèse d'un "cosmopolitism ou tropicopolitism" de la tribu Leptomyrmecini, comme cela avait déjà été postulé par Wheeler (1915), voire du genre

*Leptomyrmex* jusqu'au milieu du Miocène, après quoi sa distribution connaît une contraction. Cet hypothétique tropicopolitisme entre la zone Néarctique/Néotropicale et l'Australasie est par ailleurs constaté chez les fourmis actuelles : des 146 genres présents dans la faune néotropicale (selon Kempf, 1972), 37 vivent aussi en Australie, tandis que 4 d'entre eux (*Heteroponera*, *Rogeria*, *Rhopalothrix* et *Glamyromyrmex*) sont connus seulement d'Australie et d'Amérique du sud. A titre de comparaison, on trouve 27 genres communs entre empires néotropical et afrotropical (Baroni-Urbani 1980). Dans un article ultérieur, Baroni-Urbani conclut sur le sujet en disant : "The close relationship between Dominican amber and the Recent Notogean fauna at species-group level implies that the ants experienced an evolutionary speed even lower than one we were already forced to assume by the simple presence of non-related congeners as was the case for *Leptomyrmex*." (Baroni-Urbani, 1995). Plus récemment, Lucky et Ward (2010) ont quelque peu nuancé cette hypothèse. L'analyse phylogénétique des Dolichoderinae place sans ambiguïté *Leptomyrmex* dans la tribu des Leptomyrmecini, clade dont les origines semblent être la zone néotropicale avec deux événements majeurs de dispersion vers l'Australie (Ward et al. 2010), ce qui suggère que le fossile de l'ambre sicilien "*Leptomyrmla*" ne fait pas partie de ce groupe. Selon eux, si les caractères de *Leptomyrmex neotropicus* suggèrent bien une affinité avec certaines espèces récentes, la distribution "disjointe" des fossiles et des espèces actuelles suggère plutôt que *L. neotropicus* appartient à une lignée souche.

Un autre exemple de cette problématique paléobiogéographique concerne deux espèces de fourmis du genre *Pheidole* découvertes dans l'ambre dominicain, *P. primigenia* (Baroni-Urbani, 1995) et *P. tethepa* (Wilson 1985c). Ces deux espèces sont très proches l'une de l'autre, mais ne montrent aucune affinité avec les autres espèces du genre présentes dans l'espace néotropical. Les épines pronotales, présentes chez *P. primigenia* et *P. tethepa* sont un caractère absent des fourmis *Pheidole* de la région néotropicale, mais présent chez toutes les vingt-cinq espèces de *Pheidole* présentes dans la région malaise, australienne et océanienne. Baroni-Urbani considère que l'espèce actuelle *P. lokitae* est la plus proche de *P. primigenia* et *P. tethepa*. Pour Wilson (1985c) : "The pronotal spines were almost certainly derived independently from the Old World *P. quadrispina* group.", tandis que selon Baroni-Urbani, "The sole explanation reasonably applicable to these coincident Dominican and Notogean (Australasian region) distributions is already invoked for *Leptomyrmex* and *Mastotermes*, i.e. a former cosmopolitanism of these clades which survived today only or mainly in the refuge of the Notogea, as it is the case for many other animal and plant relics." et il ajoute un peu

plus loin : "The correct question to be posed is whether this character (the pronotal spines) is shared among the taxa discussed in this paper by symplesiomorphy or by synapomorphy."

Le dernier exemple que je donnerai ici concerne deux espèces de termites du genre *Mastotermes*, *M. electromexicanus* (Krishna and Emerson 1983) de l'ambre mexicain de Simojovel, et *M. electrodominicanus*, (Krishna and Grimaldi 1991). Ces deux taxons sont la seule occurrence connue de *Mastotermes* du nouveau monde, tant dans l'actuel que dans le registre fossile. Ces deux espèces sont très proches l'une de l'autre, et sont aussi très proches de la dernière espèce actuelle de la famille des Mastotermitidae, *Mastotermes darwinensis* (Emerson 1965) dont l'aire de répartition est aujourd'hui restreinte à la région tropicale du nord de l'Australie. Selon divers auteurs, et selon une phylogénie qui fait aujourd'hui consensus, la famille Mastotermitidae représenterait la plus ancienne famille d'Isoptère connue à l'heure actuelle. En considérant la distribution des membres de cette famille au Tertiaire et un certain nombre de caractères partagés avec les anciennes Blattodea, plusieurs auteurs ont suggéré que les Mastotermitidae existaient probablement au Permien tardif, ou au début du Trias, avant la rupture de la Pangée (Emerson 1965; Emerson and Krishna 1975). De plus, des fossiles de Mastotermitidae du Mésozoïque ont été découverts récemment, qui viennent supporter cette hypothèse (Krishna et al. 2013). La révision de la famille Mastotermitidae d'Emerson (1965), y inclut deux fossiles du genre *Spargotermes* (Miocène-Pliocène du Brésil); le genre *Blattotermes*, (Eocène du Queensland, Australie, et Tennessee, USA); un genre de valeur douteuse selon Krishna (1983), *Miotermes*; et pour finir le genre *Mastotermes*, qui a le registre fossile le plus étendu : *M. bournemouthisensis* (Von Rosen, 1913) de l'Eocène supérieur du Hampshire, UK; *M. anglicus* (Von Rosen 1913) de l'Oligocène moyen de l'Isle de Whight, UK; *M. heerii* (Goeppert 1855) de l'Oligocène supérieur de Schlesien, Allemagne; *M. haidingeri* (Heer 1849) du Miocène inférieur de Radoboj, Croatie; et enfin *M. croaticus* (Von Rosen 1913), lui aussi du Miocène inférieur de Croatie. Il décrit aussi, dans sa révision, la seule espèce du genre encore existante de nos jours, *M. darwinensis*. Nel (1986) ajoute deux fossiles à cette liste des Mastotermitidae fossiles, *Mastotermes gallica* et *Blattotermes massiliensis*, de l'Oligocène inférieur d'Aix-en-Provence. On constate donc que la famille, de même que le genre *Mastotermes* avait, au Tertiaire, une distribution géographique bien plus étendue qu'à l'heure actuelle.

Je m'arrête ici concernant ces descriptions de cas détaillés, qui m'ont servi à illustrer la problématique et à montrer une fois encore que l'ambre de Totolapa, par la présence de *P. primigenia* et de spécimens du genre *Mastotermes* est aussi concerné par cette problématique

complexe et peut donc être intégré sans ambiguïté à l'ensemble des gisements néotropicaux de l'Oligo-miocène. Les autres cas relevés concernant cette problématique sont plusieurs genres de mycetobiine woodgnats (Diptera: Anisopodidae), *Mycetobia*, *Mesochria* et *Valseguya* (Grimaldi 1991); une fourmi du genre *Anochetus*, avec des affinités océaniques (De Andrade 1994), et une autre fourmi, du genre *Aphaenogaster* (De Andrade 1995), et enfin une blatte du genre *Supella* de l'ambre de Simojovel, dont les plus proches parents semblent vivre aujourd'hui en Nouvelle Guinée et en Australie (Vrsansky et al. 2011). Les auteurs de cet article (Vrsansky et al. 2011) partent de l'hypothèse que ces affinités sont dues à une répartition précédemment "circum-tropicale" du genre, et dont la répartition s'est peu à peu contractée, pour finalement disparaître de l'espace néotropical. En mentionnant d'autres exemples de genres disparus du nouveau monde, les auteurs s'interrogent essentiellement sur cette fameuse "lost Tertiary American entomofauna" et aux facteurs qui auraient conduit à ces disparitions. Leur hypothèse principale suggère que ce seraient des facteurs biologiques et non climatiques qui auraient amené ces extinctions.



## Conclusion

D'une façon générale, nous pouvons donc constater que les ambres dominicains et mexicains semblent avoir été produits à peu près à la même époque, et dans un contexte paléoenvironnemental assez similaire.

Sur un plan géologique, les gisements de République dominicaine et du Chiapas (gisements de Simojovel) sont considérés comme étant soit directement corrélés, avec un âge pouvant aller de la fin de l'Oligocène au milieu du Miocène (25-15 Ma), soit légèrement décalés dans le temps, avec un ambre du Chiapas qui serait légèrement plus vieux. Quoiqu'il en soit, ces deux "provinces ambrifères" étaient situées beaucoup plus proches géographiquement l'une de l'autre à l'époque. La présence de fourmis fossiles dans l'ambre mexicain est venue donner un argument supplémentaire à cette hypothèse émise par Ward (1992) et Wilson (1985c) d'une plus grande masse continentale au milieu du Tertiaire dans l'actuelle mer des caraïbes, laissant supposer que l'actuelle République dominicaine appartenait ou se trouvait proche d'une masse continentale qui la liait au continent nord-américain et à la méso-amérique.

Le fait que les ambres de Simojovel, Totolapa, et de la République dominicaine se trouvent dans des sédiments alluviaux avec du lignite ne peut bien entendu constituer un élément de corrélation, puisque c'est le cas de la quasi-totalité des gisements d'ambres, quels que soient leurs âges ou leurs situations géographiques. De même, il semble aussi que le transport rapide de l'ambre via un réseau de rivières et son dépôt dans les lagons, aux embouchures des fleuves, dans les zones côtières soit une condition sine qua non de sa conservation, quelle que soit l'époque ou l'espace géographique concerné (Grimaldi and Engel 2005). D'un point de vue botanique, les ambres de Simojovel et de République dominicaine sont tous deux issus d'un même genre d'arbre (*Hymenaea*), et bien qu'aucun spécimen botanique n'ait été décrit de l'ambre de Totolapa, son spectre infrarouge démontre clairement qu'il est très proche de celui de l'ambre de Simojovel, et qu'il est caractéristique du genre *Hymenaea*.

Quatre éléments suggèrent donc une forte corrélation paléoenvironnementale entre ces deux grands ensembles ambrifères : 1) Même si l'âge précis de chacun de ces deux gisements est encore en débat, ils sont compris entre la fin de l'Oligocène et le milieu du Miocène (25-15Ma) 2) Dans les deux cas, l'ambre semble avoir été produit par deux espèces différentes du même genre d'arbre, *Hymenaea*. 3) La proximité géographique des gisements d'ambre du Mexique et de République dominicaine. 4) Bien qu'elles soient encore mal connues, on note

déjà une forte corrélation des paléofaunes d'insectes, déjà mentionnée par Solòrzano-Kraemer (2007) et Roubik et al. (1997), entre autres.

Concernant le rapide état des lieux que nous avons fait de la paléofaune de ma collection d'ambre de Totolapa, nous nous sommes rendu compte que l'ordre des Hyménoptères était le plus abondant, suivi par les Diptères, contrairement à ce qui est communément observé dans les autres paléofaunes fossiles, y compris celles de Simojovel et de République dominicaine, où se sont les Diptères qui sont les plus représentés. Cependant, cette singularité n'est sans doute pas due à une quelconque différence paléoenvironnementale, mais simplement au fait que ma collection est constituée de spécimens directement découverts dans l'ambre brut, contrairement aux autres ensembles qui sont basés sur des collections de musées constituées en grande partie de morceaux déjà polis, ou simplement sur l'ensemble des taxons décrits d'un gisement donné.

Ceci m'a permis de remarquer que trois groupes se trouvent particulièrement sur-représentés : les abeilles du sous-genre *Proplebeia*, les fourmis du genre *Azteca*, et les Nématocères de la famille des Cecidomyiidae, mais chacun pour des raisons différentes. Cette sur-représentation est cohérente avec ce qui a déjà été remarqué dans les ambres de Simojovel et de République dominicaine, mais a l'avantage ici d'être précisément quantifiée, ce qui donne un exemple de ce que l'on obtient quand on constitue une collection uniquement à partir de morceaux bruts. En effet, à eux seuls, ces trois groupes représentent un peu moins de la moitié de toute la faune (47,06%). La plus marquante de ces sur-représentations, c'est celle des abeilles du sous-genre *Plebeia*, qui représentent un individu sur quatre de ma collection. La résine étant une ressource vitale pour ces abeilles, déterminant même la taille des colonies, on peut se demander si ces grosses quantités de résine produites par les *Hymenaea* a inféodé ces abeilles à ce type d'arbre, ou si elles ont provoqué une exsudation de résine plus importante de part leur activité, voire les deux en même temps. Il serait donc intéressant d'essayer de voir, à l'avenir, si elles ont eu une influence sur la quantité de résine exsudée des *Hymenaea*, voire sur la composition même de la diversité des arthropodes présents dans cet ambre.

Ce "zoom" au sein des deux grands ordres nous a donc permis de constater que définir et présenter les taux d'individus présents en les classant par ordre n'apporte bien entendu pas grand chose, tel quel, sur un plan paléoécologique. Ce qui est intéressant, c'est le détail des groupes auxquels appartiennent ces individus au sein de leur ordre. Il n'existe bien entendu pas de "niveau taxonomique" idéal, pour comparer les individus d'un écosystème donné, et il

semble donc que présenter, comme cela se fait si souvent, les paléofaunes des gisements d'ambre par ordres n'apporte pas grand chose si on n'a pas le détail taxonomique des groupes les plus représentés.

Ensuite, on a suggéré que plus l'intervention humaine était importante dans la constitution d'une base de données concernant les paléontofaunes d'un gisement, plus les groupes sur-représentés semble "lissés", c'est-à-dire que leur sur-représentation est sous-estimée. On a vu, pour finir, que l'étude des spécimens les plus communs pourra sans doute aider, à l'avenir, à déterminer sur quelle période de temps s'est étalée la production de résine, comme le signale Wilson (1985a).

Concernant la comparaison d'ordre systématique au niveau du genre et de l'espèce, je tenais en premier lieu à expliquer la raison pour laquelle les spécimens de Totolapa étudiés ici sont presque toujours corrélés avec ceux de République dominicaine, et jamais avec ceux de Simojovel. Cela vient de deux facteurs principaux : le premier, déjà mentionné en introduction, vient simplement du fait que beaucoup plus de taxons ont été décrits de la République dominicaine que de l'ambre du Chiapas. Le deuxième vient du fait que j'ai souvent choisi d'étudier des spécimens appartenant à des groupes non décrits dans l'ambre de Simojovel. Cela peut sembler contradictoire pour un travail comparatif, mais il faut se souvenir qu'un des objectifs de ce Diplôme EPHE était aussi d'enrichir la base de données de l'ambre du Mexique en général, des travaux antérieurs suggérant déjà une forte corrélation paléoenvironnementale entre Simojovel et Totolapa. Les co-occurrences d'espèces ou de genres, ou les espèces très proches l'une de l'autre sont les suivantes :

- Découverte dans l'ambre de Totolapa d'une espèce de fourmi déjà décrite dans l'ambre dominicain, *Pheidole primigenia*.
- Découverte dans l'ambre de Totolapa d'une espèce de fourmi, *Cephalotes urbani* dont le plus proche parent semble être une espèce décrite dans l'ambre dominicain, *Cephalotes maya*.
- Découverte dans l'ambre de Totolapa d'une espèce de Tingidae, *Leptopharsa tacanae*, dont le plus proche parent semble être une espèce décrite dans l'ambre dominicain *Leptopharsa poinari*.
- Découverte dans l'ambre de Totolapa d'une espèce de Coléoptère *Caulophilus ayotzinapa*, dont le plus proche parent semble être une espèce décrite dans l'ambre dominicain, *Caulophilus ashei*.

Nous avons vu aussi que l'article en préparation sur des fourmis de l'ambre de Totolapa (Aria et al.) augmente la co-occurrence des genres de fourmis entre l'ambre du Mexique (Chiapas) et de République dominicaine, et que la présence des genres *Cephalotes*, *Azteca* et *Leptonnanus*, nous a apporté un argument supplémentaire pour suggérer que le paléoenvironnement de Totolapa était bien semblable à celui de Simojovel et de République dominicaine : une forêt tropicale sèche située à proximité d'un espace côtier de mangrove. Pour finir, nous avons évoqué une problématique particulière de paléobiogéographie qui concerne les ambres de Simojovel et de République dominicaine – la présence de taxons dans ces ambres dont les plus proches parents actuels semblent se trouver dans l'espace australasien. Nous avons démontré que la présence de l'espèce *Pheidole primigenia* et de spécimens du genre *Mastotermes* dans l'ambre de Totolapa incluait sans surprise ce gisement dans cette problématique.

Enfin, on remarquera ici qu'aucune réflexion n'est menée par rapport à l'absence de certains taxons, qui devraient pourtant se trouver dans l'ambre de Totolapa. On pourrait par exemple se demander pourquoi aucun Trichoptère n'est présent dans ma collection, alors qu'ils sont présents en nombre important dans les collections d'ambre du Mexique (29 spécimens, 10ème position d'occurrence des ordres, Solòrzano-Kraemer 2010) et en termes de nombre d'espèces décrites de l'ambre dominicain (33 spécimens, 8ème position d'occurrence des ordres). Cependant, deux facteurs m'ont amené à considérer comme dangereux l'utilisation des "absences" pour formuler des hypothèses : en premier lieu, il me semble tout simplement que ma collection est bien trop réduite pour que des "absences" puissent être considérées comme des anomalies. Deuxièmement, comme on l'a déjà dit, en comparant ma collection avec les données de Penney et al. (2010), on ne compare pas exactement le même type de données. Dans le cas présent, émettre des hypothèses pour expliquer l'absence de tel ou tel taxon me semble donc dépourvu de sens. L'absence d'un taxon ne signifie bien entendu pas que celui-ci n'ait pas été présent dans l'environnement, mais peut-être que celui-ci se trouve déjà dans des collections mais n'a pas été décrit, ou viendra à être découvert par la suite, ou peut-être aussi que leur niche écologique se trouvait être éloignée des forêts dans lesquelles se trouvaient les *Hymenaea* de l'époque. Une fois de plus, il va de soi qu'une collection de cinq-cent arthropodes ne peut représenter qu'une fraction minuscule d'un paléoenvironnement donné.

Ce présent travail suggère donc, sans surprise, que Totolapa doit être considéré comme un gisement s'intégrant pleinement à l'ensemble des gisements d'ambre du Chiapas. Nous avons

aussi augmenté ici, très modestement, la corrélation entre les paléofaunes du Mexique et de République dominicaine, que l'on sait déjà entretenir de fortes affinités (Roubik et al. 1997).

Maintenant que nous avons accompli une rapide synthèse de ce travail de Diplôme EPHE, j'aimerais conclure par des éléments de réflexion générale autour de l'étude des gisements d'ambre, la taphonomie des inclusions, la structure du travail paléontologique en règle générale.

Tout d'abord, j'aimerais rappeler ici quelles sont les questions principales à résoudre concernant les ambres mexicains et dominicains :

1) Etendue de l'espace occupé par les *Hymenaea* et durée de leur production de résine, afin de comprendre, d'une façon plus générale, que représente exactement, en terme paléoécologique, le "signal" exprimé par les paléofaunes présentes dans l'ambre d'un gisement donné.

2) Affinités paléoenvironnementales entre les différents gisements d'ambre de l'Amérique Centrale.

3) Compréhension des facteurs qui ont ammenés à l'établissement de la forêt tropicale de l'Amérique Centrale, aujourd'hui considérée comme un "Hot Spot" de biodiversité, et tester les hypothèses concernant d'éventuelles propriétés "Museum" ou "Cradle" des zones tropicales.

Comme cela a déjà été évoqué plus haut, le point n°1 n'est d'ailleurs pas restreint aux ambres néotropicaux de l'Amérique Centrale mais concerne la compréhension des gisements d'ambre dans leur ensemble, la représentativité même de ces gisements. Quelle dimension d'écosystème ou de biome, une entomofaune fossile dans l'ambre représente-t-elle ? Comment interpréter ce signal fossile ? S'agit-il d'un tableau des écosystèmes de l'Amérique Centrale à cette époque ? Ou cela reste-t-il limité aux seules forêts dans lesquelles se trouvaient les *Hymenaea* ? Quelle était d'ailleurs l'étendue de ces forêts ? Nous sommes pour l'instant incapables de répondre à ces questions, mais chaque travail qui se penche sur les questions taphonomiques apporte des éléments supplémentaires pour l'avancée de ces problématiques. On voit donc que les principaux défis qui restent à relever concernant l'étude de l'ambre concernent la temporalité que représente un gisement (De quelle période à quelle période cet ambre a été exsudé), et l'étendue (C'est-à-dire l'espace de répartition des *Hymenaea* ayant produit les ambres Mexicains et Dominicains).

Un élément que je n'ai discuté dans aucun de mes articles, et qui ne m'est apparu que très récemment, c'est que la plupart des proches parents de mes insectes fossiles dans les écosystèmes actuels habitent aujourd'hui plus au sud, plus près de l'équateur que là où se trouvent actuellement les gisements d'ambre mexicains, ce qui va dans le sens des hypothèses qui expliquent les extinctions de la faune de l'ambre dominicain par un refroidissement et un assèchement du climat dans l'espace caraïbéen et du nord de l'Amérique Centrale. L'étude de Zachos (2001) suggère d'ailleurs que les températures à la surface du globe étaient plus élevées au Miocène qu'aujourd'hui, ce qui pourrait expliquer que certains taxons aient migrés vers l'équateur avec le refroidissement général du climat. Cette dernière remarque me permet de rebondir sur un autre aspect qui concerne l'ensemble des gisements d'ambre du globe, c'est l'étude de la corrélation entre période chaude et période de forte production d'ambre qui pourrait nous permettre aussi, indirectement, d'avancer sur la question de savoir si la production de résine passée s'est étalée sur plusieurs millions d'années, ou si elle est le fruit d'une production ponctuelle, résultat, par exemple, de perturbations sporadiques de l'environnement. Si l'on corrèle les courbes de température de Zachos (2001) avec les différents gisements d'ambre aux différentes périodes du globe, on se rend compte que ceux-ci sont toujours situés dans les périodes les plus chaudes, aux alentours des optimums climatiques. Cela laisse donc supposer que plus la température est élevée, plus la quantité d'ambre produite par les arbres est importante, mais aucun article n'a été publié pour permettre d'approfondir le sujet. Personnellement, quand je cherche à savoir, à l'aide des cartes géologiques et du "livret explicatif" de ces cartes, si de l'ambre peut être trouvé dans un pays, je concentre toujours mes recherches, en premier lieu, sur ces périodes chaudes où de nombreux gisements d'ambre sont connus.

Ensuite, si j'ai démontré sans surprise, après d'autres, qu'il est possible de rattacher la paléofaune d'un gisement à un âge géologique si d'autres gisements proches ont déjà été étudiés, cela ne doit bien entendu pas signifier que l'on peut se passer d'études géologiques de ces gisements, bien au contraire. De fait, à cause d'un manque de financement pour ce type de mission, mais surtout de collaboration entre les disciplines, par la constitution d'équipes pluridisciplinaires, la géologie des gisements d'ambre est souvent mal connue. Trop de données géologiques ne sont pas mises en lien avec celles révélées par les morceaux d'ambre. On passe ainsi, trop souvent, à côté d'informations de première importance. Il est d'ailleurs surprenant qu'un si grand nombre de paléoentomologistes soient motivés par la description de nouveaux taxons, sans que pourtant ceux-ci ne soient placés dans un contexte

paléoenvironnemental précis. Un tel phénomène est particulièrement évident en ce qui concerne l'ambre balte. Comme cela est indiqué dans Penney et al. (2010), la période de production de l'ambre balte va de 54Ma à 37Ma. Ceci indique donc que si c'est bien toujours le même type d'arbre qui a produit la résine, l'âge est très étendu. Pourtant, l'immense majorité des insectes de l'ambre balte sont décrits sans être rattachés à une couche géologique précise. Or, comment espérer reconstruire des écosystèmes avec une faune d'insectes fossiles, si l'on ignore à quelle époque précise, entre 37 et 54 Ma, ont vécu les spécimens décrits ? Cette situation est d'autant plus dommageable que les gisements d'ambre balte pourraient offrir une occasion unique d'étudier la succession des entomofaunes pour un même écosystème donné, mais sur une longue échelle de temps, corrélée en plus avec une baisse générale des températures. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle certaines controverses naissent à l'heure actuelle autour du paléoécosystème de l'ambre balte, car certains taxons sont plutôt typiques de climats tropicaux, et d'autres de climats tempérés. Il n'y a, à mon sens, rien de contradictoire ici, simplement un manque de prise en compte de cette dimension temporelle à propos des gisements d'ambre. Il faut toutefois reconnaître qu'un tel travail, couche par couche, est impossible à réaliser avec les inclusions récoltées sur les plages de la mer baltique, mais serait tout à fait envisageable dans une mine d'ambre balte comme celle de Kaliningrad (Russie), où je me suis par ailleurs rendu en "touriste", au printemps 2013.

Un autre aspect important à propos de ce manque de rigueur dans l'origine de l'ambre que l'on étudie concerne l'achat, par les chercheurs, d'inclusions dans des morceaux d'ambre déjà polis. Si, dans d'autres gisements, les chercheurs achètent leurs spécimens comme je l'ai vu au Chiapas, c'est à dire déjà polis, à des revendeurs, ils n'auront donc qu'une idée très relative de quelle mine voir de quelle formation leur ambre provient. Un phénomène pire encore, c'est l'achat de morceaux d'ambre sur internet, où il n'est à mon avis pas exclu que l'origine de l'ambre vendu soit parfois totalement erroné, voire que les inclusions soient des fausses. Personnellement, c'est un sujet qui me préoccupe beaucoup, et qui nous a fait songer, avec Romain Garrouste, que chaque spécimen fossile dans l'ambre publié dans une revue scientifique devrait obligatoirement être accompagné d'un spectre de spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (FTIR), de l'ambre en question. C'est pourquoi, dans l'ensemble, j'ai toujours voulu extraire moi-même les fossiles que j'étudie, afin d'être serein concernant leur origine et leur authenticité. Là encore, cela peut sembler une crainte excessive, mais ayant beaucoup fréquenté, à Simojovel, l'un des meilleurs faussaires de la ville, j'ai été très étonné

par la qualité des fausses inclusions que celui-ci fabriquait, indétectables à l'oeil nu, et assez difficilement avec une binoculaire.

On pourra me reprocher, dans ce travail de Diplôme, de ne pas avoir identifié et comparé suffisamment de spécimens entre eux. J'aurais sans doute pu, par exemple, ne pas faire l'impasse sur l'identification des Brachycères, mais il faut se souvenir que chaque spécimen à identifier doit être "préparé", c'est à dire taillé et poli, ce qui prend beaucoup de temps, sans quoi il est quasiment impossible de le déterminer convenablement et avec certitude. Il m'était donc très difficile, comme on peut l'imaginer, de préparer un très grand nombre de spécimens pour ce travail de Diplôme, en considérant surtout que beaucoup de ces préparations n'eussent sans doute été d'aucune utilité immédiate. Un autre reproche qui pourrait m'être fait, c'est d'avoir établi des données chiffrées de ma collection en sachant pourtant dès le départ que je n'avais pas d'autres collections sous la main, constituées de la même façon, auxquelles celle-ci aurait pu être comparée. Mais le premier objectif de ce travail était déjà de constituer une collection d'ambre de Totolapa, et de donner un premier aperçu de son entomofaune, inconnue jusqu'alors. Ensuite, un autre aspect de cette étude, très succinct ici, était justement à vocation "exploratoire", afin de réfléchir sur les aspects méthodologiques des études d'ensembles de paléofaunes des gisements d'ambre. C'est d'ailleurs le fait que j'ai dû constituer cette collection depuis zéro qui m'a fait réaliser que c'était une bonne opportunité pour qu'elle le soit uniquement avec des morceaux bruts extraits d'une seule et même mine, afin de mettre en relief les disparités taphonomiques, et de donner une idée du taux de présence "réel" de certains groupes d'insectes dans ces ambres néotropicaux. Il faut aussi rappeler qu'en Paléontologie, nous en sommes encore à créer les bases de données, en décrivant les taxons, qui permettront aux futurs paléontologistes de faire des statistiques sur ces ensembles de paléontofaunes. Etant donné le nombre et la diversité des organismes à étudier, comparé au nombre de spécialistes de la discipline, cela prend beaucoup de temps.

Sur un plan purement taxonomique, ce travail de Diplôme aura donc permis la description de neuf nouvelles espèces et deux nouveaux genres, et de constituer une collection d'ambre de presque cinq-cent spécimens. Sur un plan personnel, il m'aura permis d'approfondir mes connaissances en entomologie et en écologie générale, mais aussi de m'initier à la microphotographie, aux techniques de polissage et de préparation de l'ambre, à la reconstruction 3D sur Avizo (logiciel) de spécimens passés au CT-scan, ainsi qu'à l'utilisation de spectroscopes infrarouges.



## Bibliographie

Allison RC. (1967). The Cenozoic Stratigraphy of Chiapas, Mexico, with discussion of the classification of the Turrillidae selected Mexican representatives. University of California, unpubl thesis) Berkeley, 225p.

Aria C. Coty D. Perrichot V. Solórzano-Kraemer M.M. and Nel A. (in prep). New insight into the generic diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) from the late Oligocene early Miocene of Chiapas (Mexico) and evolution of the modern neotropics.

Armbruster WS. (1984). The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany*. 71:1149–1160.

Azar D. Nel A. Coty D. and Garrouste R. (2010). The second fossil ceratocombid bug from the Miocene amber of Chiapas (Mexico) (Hemiptera: Ceratocombidae). *Annales de la Société Entomologique de France*. 46(1-2):100-102.

Baroni-Urbani C. (1980). The first fossil species of the Australian genus *Leptomyrme* in amber from the Dominican Republic. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, (B). 62:1-10.

Baroni-Urbani C. and Saunders JB. (1982). Transactions of the 9th Caribbean Geology Conference, Santo Domingo, Dominican Republic, W. Snow et al., Eds. vol. 1, p. 213., p. 305.

Barrios-Izàs M. and Coty D. (2016). A New Fossil Species of *Caulophilus* Wollaston, 1854 (Coleoptera: Curculionidae: Cossoninae) from Mexican Amber. *The Coleopterists Bulletin*. 70(1):177-179.

Becerra JX. (2005). Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the Natural Academy of Science*. 1102:10919-10923.

Bickel J. and Solórzano-Kraemer. (2016). The Dolichopodidae (Diptera) of Mexican amber. *Boletín de la sociedad geológica Mexicana*. 68:11-21.

Böse E. (1905). Resena acerca de la geología de Chiapas y Tabasco. *Boletín del instituto Geológico de México*. 20, Instituto Geológico, México.

- Bolli HM. and Saunders JB. (1985). Oligocene to low latitude planktic foraminifera. – In: Bolli HM. Beckmann JP. and Saunders JB. (1994). Benthic Foraminiferal Biostratigraphy of the South Caribbean region – (Cambridge University Press), London, 408 p.
- Bousfield EL. and Poinar GO Jr. (1994). A new terrestrial amphipod from Tertiary amber deposits of Chiapas province, southern Mexico. *Historical Biology* 7:105-114.
- Breton G. Lourdes Serrano-Sanchez M. and Vega FJ. (2014). Filamentous micro-organisms, inorganic inclusions and pseudo-fossils in the Miocene amber from Totolapa (Chiapas, Mexico): taphonomy and systematics. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1):199-214.
- Bryant DD. (1983). A recently discovered amber source near Totolapa, Chiapas, Mexico. *American Antiquity* 48:354–357.
- Calvillo-Canadell L. Cevallos-Ferriz SRS. and Rico-Arce L. (2010). Miocene *Hymenaea* flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 160:126-134.
- Camargo JMF. Grimaldi DA. and Pedro SRM. (2000). The extinct fauna of stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in Dominican amber: two new species and redescription of the male of *Proplebia dominicana* (Wile and Chandler). *American Museum Novitates*. 3293:24 pp.
- Castaneda-Posadas C. Cevallos-Ferriz SRS. (2007). *Swietenia* (Meliaceae) flower in Late Oligocene–Early Miocene amber from Simojovel De Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal of Botany*. 94:1821–1827. doi: 10.3732/ajb.94.11.1821
- Chomicki G. Ward PS. and Renner SS. (2015). Macroevolutionary assembly of ant/plant symbioses: *Pseudomyrmex* ants and their ant-housing plants in the Neotropics. *Proceedings of the Royal Society B*. 282:20152200. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2200>.
- Corzo AM. (1943). Geografía de Chiapas. Ed. Protos, México.
- Coty D. Salamé Y. Nel A. and Azar D. (2013). A new psychodid fly from Mexican amber (Diptera; Psychodidae). pp. 13-25. In: Azar, D., Engel, M.S., Jarzembowski, E., Krogmann, L., Nel, A. and Santiago-Blay, J. (eds). *Insect Evolution in an Amberiferous and Stone*

Alphabet. *Proceedings of the 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber*. Brill Publisher.

Coty D. Garrouste R. and Nel A. (2014). The first lace bug from Chiapas amber (Totolapa, Mexico) (Hemiptera: Tingidae). *Annales de la Société entomologique de France*. 50:3-4, 286-290

Coty D. and Nel, A. (2013) New fossil Pachygastrinae from Mexican amber (Diptera: Stratiomyidae). *Annales de la Société entomologique de France*. 49:3, 267-272.

Coty D. Aria C. Garrouste R. Wils P. Legendre F. Nel A. (2014). The First Ant-Termite Syninclusion in Amber with CT-Scan Analysis of Taphonomy. *PLoS ONE* 9(8):e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410.

Coutino M. Vega F. and Nyborg T. (2003). Miocene decapod Crustacea from amber bearing deposits in Chiapas, southern Mexico, stratigraphic implication. Abstract p. 57, (Geological Society of America, Annual Meeting), Chiapas.

Cox CB. and Moore PD. (1985). *Biogeography*. Blackwell Scientific Publisher, Boston.

Cunningham A. Gay ID. Oehlschlager AC. and Langenheim JH. (1983). <sup>13</sup>C NMR and IR Analyses of structure, aging and botanical origin of Dominican and Mexican amber. *Phytochemistry*. 22:965-8.

Downhower JF. (1975). The distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica*. 7:59-62.

De Andrade ML. (1994). Fossil Odontomachini ants from the Dominican Republic (amber collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. 7. Odontomachiti). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B)*. 199:1-28.

De Andrade ML. (1995). The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican amber (amber collection Stuttgart, Formicidae. 9. Pheilodini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B)*. 223:11 pp.

Durán-Ruiz C. Riquelme F. Coutiño-José M. Carbot-Chanona G. Castaño-Meneses G. and Ramos-Arias M. (2013). Ants from the Miocene Totolapa amber (Chiapas, México), with the first record of the genus *Forelius* (Hymenoptera, Formicidae). *Canadian Journal of Earth Sciences*. 50:495–502. doi: 10.1139/cjes-2012-0166.

- Emerson AE. (1965). A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossil genus from Brazil. *American Museum Novitates*. 2236:46.
- Emerson AE. and Krishna K. (1975). The termite family Serritermitidae (Isoptera). *American Museum Novitates*. 2570:31 pp.
- Ferrusquía-Villafranca I. (2006). The first Paleogene mammal record of Middle America: *Simojovelhyus pocitosense* (Helohyidae, Artiodactyla). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 26:989–1001. doi: 10.1671/0272-4634(2006)26[989:tfpmro]2.0.co;2.
- Fougère-Danezan M. Maumont S. and Bruneau A. (2007). Relationships among resin-producing Detarieae s.l. (Leguminosae) as inferred by molecular data. *Systematic Botany*. 32(4):748-761.
- Frost SH. Langenheim RL. (1974). Cenozoic reef biofacies; Tertiary larger foraminifera and scleractinian corals from Chiapas, Mexico. Northern Illinois University Press, De Kalb, 1–388.
- Gagné R. (1994). The gall midges of the Neotropical region. (Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press. New York and London, 352p.)
- Golub VB. Popov YA. (2000). New Cenozoic lace bugs (Heteroptera: Tingidae). *Paleontological Journal*. 34(Suppl. 3):S.290–S.297.
- Graham DA. (1999). Studies in Neotropical Paleobotany. XIII. An Oligo-Miocene Palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico). *American Journal of Botany*. 86(1):17-31.
- Grimaldi DA. (1991). *Mycetobiine woodgnats* (Diptera: Anisopodidae) from the Oligo-Miocene amber of the Dominican Republic, and Old World affinities. *American Museum Novitates*. 3014:1-24.
- Grimaldi DA. (1996). Amber: Window to the Past (Abrams and American Museum of Natural History, New York).
- Grimaldi D. and Engel MS. (2005). Evolution of the insects. New York: Cambridge University Press.
- Howard JJ. (1985). Observations on resin collecting by six interacting species of stingless bees (Apidae: Meliponinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 58:337–345.

- Huxley CR. (1980). Symbiosis between ants and epiphytes. *Biological Review*. 55:321-340.
- INEGI. (1985). Carta Geológica, E15–11 (Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática, Mexico City, Mexico.
- Iturralde-Vinent MA. and MacPhee RDE. (1996). Age and paleogeographical origin of Dominican amber. *Science*. 273(5283):1850-1852.
- Janzen DH. (1966). Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*. 20:249-275.
- Janzen DH. (1967). Fire, vegetation structure, and the ant × *Acacia* interaction in Central America. *Ecology*. 48:26-35.
- Janzen DH. (1974). Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica*. 6:237-259.
- Jeannel R. (1942). La genèse des faunes terrestres, éléments de biogéographie. VIII+514 pp., 8 pls.; Paris (Presses Universitaires de France).
- Judson M. (2016). Pseudoscorpions (Arachnida, Chelonethi) in Mexican amber, with a list of extant species associated with mangrove and *Hymenaea* trees in Chiapas. *Boletín de la sociedad geológica Mexicana*. 68:57-79.
- Kempf WW. (1972). Catálogo abreviado das formigas da região neotropical. *Studia Entomologica*. 15:3-344; Petropolis.
- Krishna K. and Emerson AE. (1983). A new fossil species of termite from Mexican amber, *Mastotermes electromexicus* (Isoptera, Mastotermitidae). *American Museum Novitates*. 2767: 1-8.
- Krishna, K. and Grimaldi D. (1991). A new fossil species from Dominican amber of the living Australian termite genus *Mastotermes* (Isoptera Mastotermitidae). *American Museum Novitates*. 1-10.
- Krishna, K., Engel, M.S., Grimaldi, D.A. and Krishna, V. 2013. Treatise on the Isoptera of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 377:2704 pp.

- Langenheim JH. (1966). Botanical source of amber from Chiapas, Mexico. *Ciencia Mexico*, 24:201-211.
- Langenheim JH. (2003). *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Timber Press. p. 586.
- Langenheim JH. and Lee YT. (1974). Reinstatement of the genus *Hymenaea* (Leguminosae: Caesalpinioideae) in Africa. *Brittonia*. 26: 3-21.
- Lambert JB. and Poinar GO Jr. (2002). Amber : the organic gemstone. *Accounts of Chemical Research*. 35:628-636.
- Lambert JB. Frye JS. Lee TA Jr. Welch CJ. Poinar GO Jr. (1989). Analysis of Mexican amber by Carbon-13 NMR Spectroscopy. *Archeological Chemistry*. 4:381-388. doi: 10.1021/ba-1988-0220.ch021.
- LaPolla JS. Dlussky GM. and Perrichot V. (2013). Ants and the fossil record. *Annual review of entomology*. 58:609-630.
- Lee YT and Langenheim JH. (1975). Systematics of the genus *Hymenaea* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *University of California Publications in Botany*. 69:109.
- Lehmberg L. Dworschak K. Blüthgen N. (2008). Defensive behaviour and chemical deterrence against ants in the stingless bee genus *Trigona* (Apidae, Meliponini). *Journal of Apicultural Research*. 47:17-21.
- Lowe LS. (2005). El ambar de Chiapas y su distribucion en Mesoamerica. *Universidad Nacional Autonoma de Mexico*.
- Lucky A. and Ward PS (2010). Taxonomic revision of the ant genus *Leptomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*. 2688:67 pp.
- Mapa Geologico de la Republica Dominicana, Escala 1:250 000, Direccion de Minería, Dominican Republic, and Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Germany (1991).
- Martinez-Hernandez E. (1992). Caracterizacion ambiental del Terciario de la region de Ixtapa, estado de Chiapas - un enfoque palinoestratigrafico. *Revista* (Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Instituto de Geologia) 10:54-64.

- McKay WAB. Hunter WL. Godard KA. Wang SX. Martin DM. Bohlmann J. and Plant AL. (2013). Insect attack and wounding induce traumatic resin duct development and gene expression of (–)-Pinene synthase in Sitka Spruce. *Plant Physiology*. 133: 368–378.
- McKey D. (1984). Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica*. 16: 81–99.
- Meneses-Rocha JJ. (2001). Tectonic evolution of the Ixtapa graben, an example of a strike-slip basin in southeastern Mexico: Implications for regional petroleum systems, in C. Bartolini, R. T. Buffler, and A. Cantú-Chapa, eds., *The western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems: AAPG Memoir 75*, p. 183-216.
- Michener CD. (1982). A new interpretation of fossil social bees from the Dominican Republic. *Sociobiology*. 7(1):37–45.
- Michener CD. (1990). Classification of the Apidae. *The University of Kansas Scientific Bulletin*. 54(4):75–164.
- Miranda F. (1963). Two plants from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico area. *Journal of Paleontology*. 37:611–614.
- Moure JS. and Camargo JMF. (1978). A fossil stingless bee from Copal. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 51(4):560–566.
- Müller P. (1977). Tiergeographie. - Teubner Studienbücher, Geographie. 268 pp.; Stuttgart.
- Nel A. (1986). Sur trois especes nouvelles de termites fossiles du stampien d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhone) (Dictyoptera, Hodotermitidae, Mastotermitidae). *L'Entomologiste*. 42: 271-278.
- Penney D. (ed.) (2010). Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits, 302 pp. Siri Scientific Press, Manchester.
- Perrilliat MC. Vega FJ. Coutino MA. (2010). Miocene mollusks from the Simojovel area in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of the South American Earth Sciences*. 30:111–119.
- Poinar GO Jr. (1991). *Hymenaea protera* sp. n. (Leguminosae, Caesalpinoidae) from Dominican amber has African affinities. *Experientia, Basel*. 47:1075-1082.
- Poinar GO Jr. (1992). Life in amber. Stanford University Press, CA: 350 pp.

- Poinar G. and Brown AE. (2002). *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae : Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 139:125-132.
- Poinar GO. and Cannatella DC. (1987). An upper Eocene frog from the Dominican Republic and its implications for Caribbean biogeography. *Science*. 237:1215-6.
- Poinar GO Jr. and Poinar R. (1999). The amber forest. A reconstruction of a vanished World. Princeton University Press, Princeton, New Jersey: i-xiii + 1-239.
- Roubik DW. (2006). Stingless bee nesting biology. *Apidologie*. 27:124–143.
- Roubik DW. (1989). Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press, Cambridge, 514 p.
- Roubik DW. Lobo Segur AJA. and de Camargo JM. (1997). New stingless bee genus endemic to Central America cloud forests: phylogenetic and biogeographic implications. *Systematic Entomology*. 22(1):67-80.
- Riquelme F. Ruvalcaba-Sil JL. Alvarado-Ortega J. Estrada-Ruiz E. Galicia-Chávez M. Porrás-Múzquiz H. Stojanoff V. Siddons P. and Miller L. (2014) Amber from México: Coahuilite, Simojovelite and Bacalite. *MRS Proceedings*. 1618:169-180.
- Sahagun FB. (1959). Forentine Codex. General history of the things of New Spain. (A.Anderson y C.Dibble, eds.), School of American Research, University of Utah, Santa Fe.
- Santiago-Blay JA. and Poinar GO. (1993). Classification of *Diphleps* (Heteroptera: Miridae: Isometopinae), with the description of *D. yenli*, a new species from dominican amber (lower oligocene-upper eocene). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 95:70-73.
- Sharma HC. and Franzmann BA. (2001). Orientation of Sorghum Midge, *Stenodiplosis sorghicola*, Females (Diptera: Cecidomyiidae) to Color and Host-Odor Stimuli. *Journal of Agricultural Urban Entomology*. 18(4):237–248.
- Shedrinsky A. and Grimaldi D. Unpublished study; pyrograms on file in Department of Entomology, American Museum of Natural History.
- Solòrzano-Kraemer MM. (2007). Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica (A)*. 282:1–133.



Solòrzano-Kraemer MM. (2010). Mexican amber. Pp. 42-56. In: Penney, D. (ed.). Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits. Siri Scientific Press, Manchester.

Solòrzano-Kraemer MM. Kraemer AS. Stebner F, Bickel DJ, and Rust J. (2015). Entrapment Bias of Arthropods in Miocene Amber Revealed by Trapping Experiments in a Tropical Forest in Chiapas, Mexico. PLoS ONE 10(3): e0118820. doi:10.1371/journal.pone.0118820

Solòrzano-Kraemer MM. and Mohrig W. (2007). *Schwenckfeldina archoica* sp. nov. (Diptera, Sciaridae) from the middle Miocene Mexican amber. *Alavesia*. 1:105-108.

Sousa M. Delgado A. (1993) Mexican Leguminosae : phyto geography, endemism and origins, In Rammamoorthy, T., Tye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds) Biological Diversity of Mexico. Oxford Univ. Press, New York, pp. 458-513.

Tomasini-Ortiz AC. and Martinez-Hernandez E. (1984). Palinologia del Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas. Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Instituto de Geologia, Paleontologia Mexicana 50, 61p.

Vega F. Nyborg T. Coutiño MA. Solé J. and Hernández-Monzón O. (2009). Neogene Crustacea from Southeastern Mexico. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*. 35:51-69.

Vršanský P. Cifuentes-Ruiz P. Vidlička L. Čiampor F Jr. and Vega FJ. (2011). Afro-Asian cockroach from Chiapas amber and the lost Tertiary American entomofauna. *Geologica Carpathica*. 62(5):463-475.

Ward P.S. (1992). Ants of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Dominican amber, with a synopsis of the extant Antillean species. *Psyche*. 99(1):55-85.

Ward PS. Brady SG. Fisher BL. and Schultz TR. (2010). Phylogeny and biogeography of Dolichoderinae ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. *Systematic Biology*. 59:342-362.

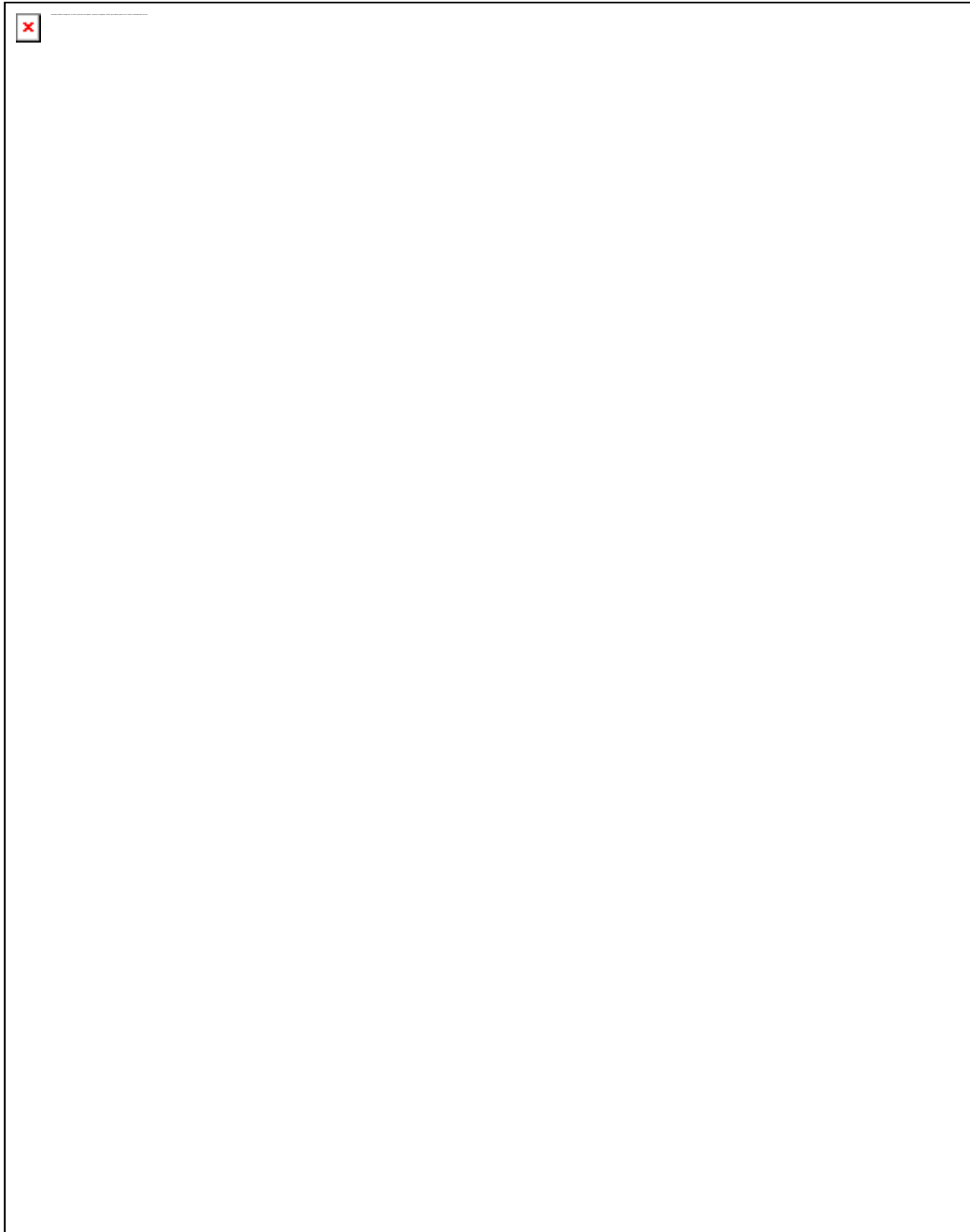
Wheeler WM. (1915). The Australian honey-ants of the genus *Leptomyrmex* Mayr. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*. 51:255-286.

Wille A. (1959). A new fossil stingless bee (Meliponini) from the amber of Chiapas, Mexico. *Journal of Paleontology*. 33(5):849-852, pl. 119.

- Wille A. and Chandler L.C. (1964). A new stingless bee from the Tertiary of the Dominican Republic (Hymenoptera; Meliponini). *Revista de Biología Tropical*. 12(2):187–195.
- Wilson EO. (1985a). Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 3. The subfamily Dolichoderinae. *Psyche*. 92(1):17-37.
- Wilson EO. (1985b). Invasion and extinction in the West Indian ant fauna, evidence from the Dominican amber. *Science*. 229(4710):265-267.
- Wilson EO. (1985c). Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 1. Two new Myrmicinae genera and an aberrant *Pheidole*. *Psyche*. 92(1):1-9.
- Wu H. Coty D. and Ding M. (2015). First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. DOI: 10.1080/03115518.2015.1041306.
- Zachos J. Pagani M. Sloan L. Thomas E. and Billups K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*. 292:686–693.

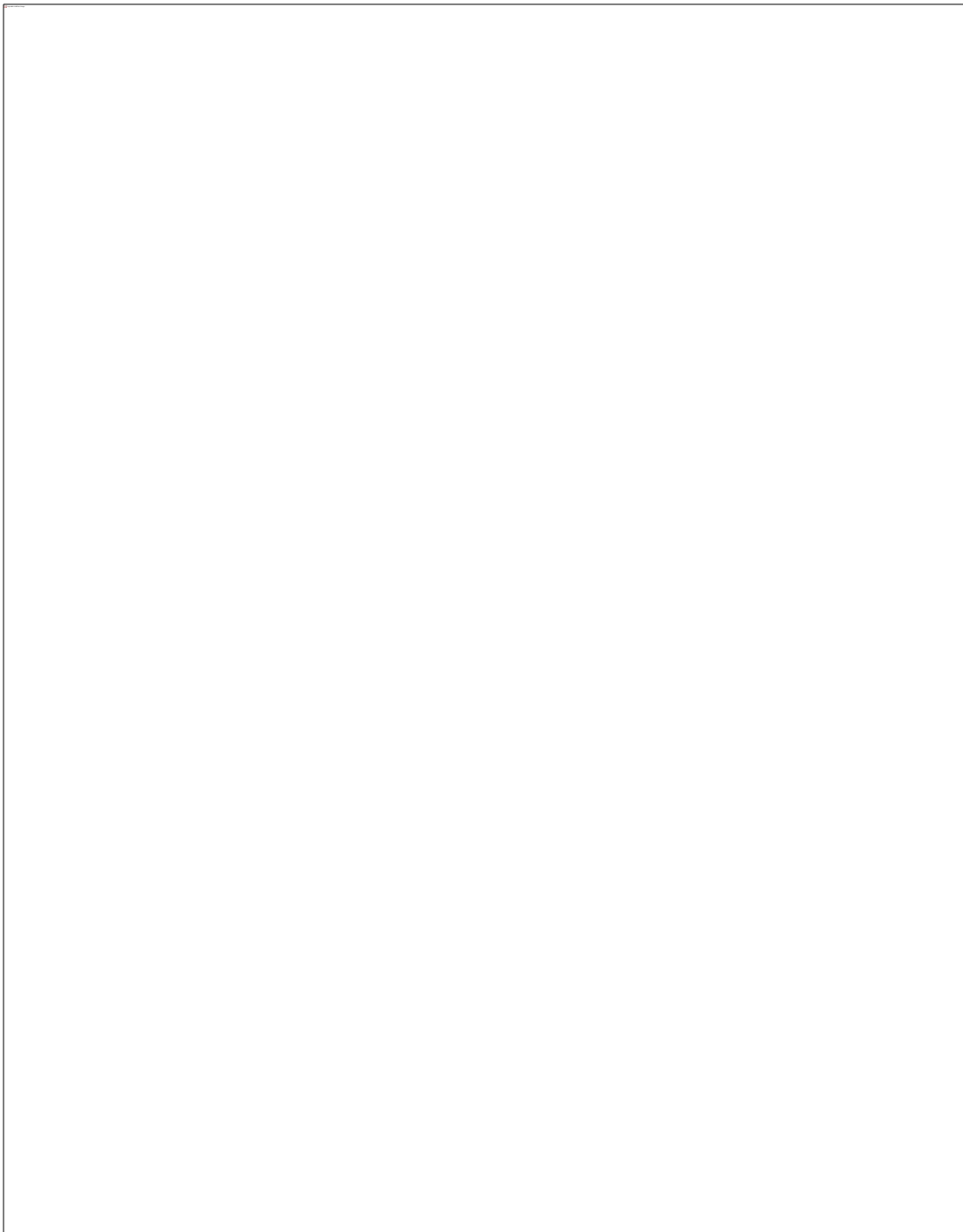
## Figures

**Figure I : Carte *Google earth* du Chiapas**



1) Vue générale *Google Earth* de l'Etat du Chiapas, avec l'indication des deux principales localités où l'ambre est extrait, Simojovel et Totolapa. 2) Vue rapprochée *Google Earth* du village de Totolapa et de la Mine de la Rivière Salée.

## Figure II : La mine de la Rivière Salée



1) Vue générale d'une des carrières de la mine de Totolapa avec l'indication de la couche A et de la couche B. 2) Vue générale d'une des carrières de la mine de Totolapa avec l'indication de la couche A et de la couche B. En bas de l'image, le début de la récolte en ambre de la journée. 3) Récolte d'ambre de la journée, avec des fossiles d'os non identifiés. 4) Vertèbre de crocodylien découverte dans la mine de la Rivière Salée. 5) Tronc fossile découvert dans la mine de la Rivière Salée.

**Figure III : La mine de la Rivière Salée (suite)**



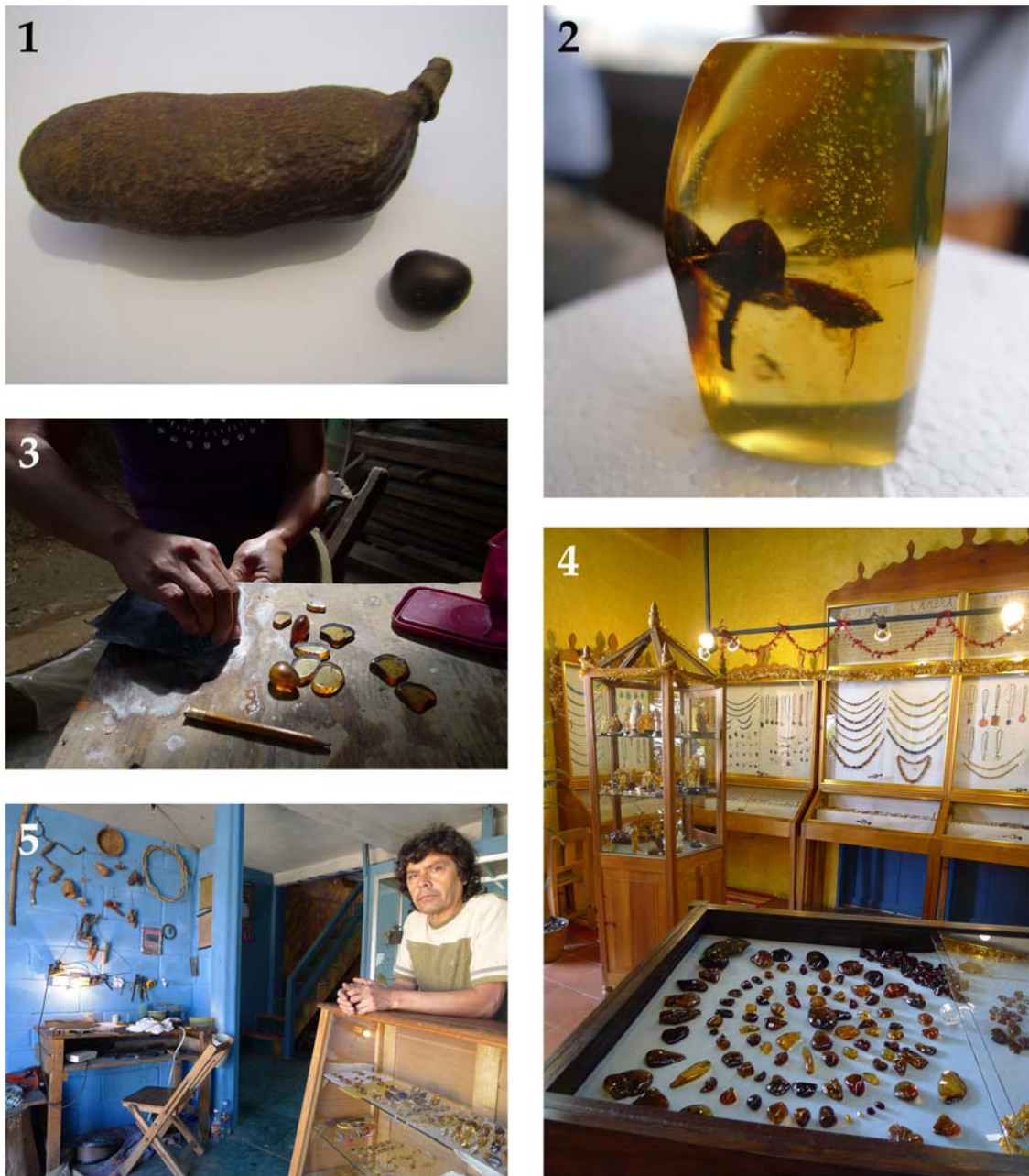
1) Vue d'une carrière de la mine de la Rivière Salée. Afin d'atteindre les couches riches en ambre, il faut faire effondrer tout le sédiment qui se trouve au-dessus. Ce travail peut prendre entre 3 et 4 jours, car il faut ensuite dégager de la carrière le sédiment effondré. 2) Morceaux d'ambre en place, découverts dans la couche "B". 3) Même morceau d'ambre qu'en "2)", une fois dégagé du sédiment. 4) Pesée de l'ambre dans la maison de Manuel Ramirez, une fois de retour de la mine. 5) Morceau d'ambre tout juste extrait du sédiment.

**Figure IV : Les mines de Simojovel**



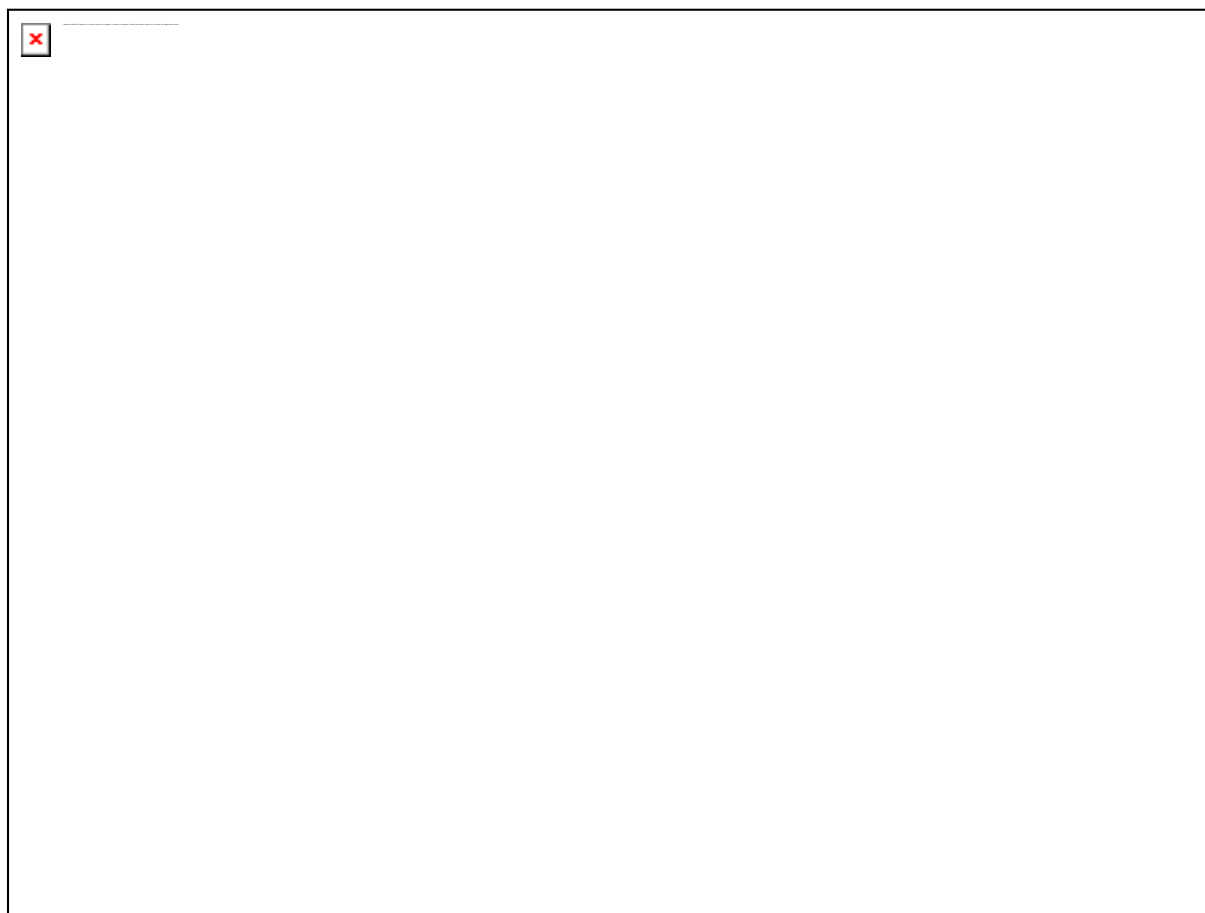
1) Des mineurs sortent le sédiment ambrifère de la mine. 2) Mineurs en pause à l'entrée de la mine. 3) Mineur en train de creuser le sédiment en quête d'ambre. 4) Mineur en train de déverser de l'eau provenant de la mine. Les infiltrations sont courantes dans les mines de Simojovel, et de nombreux mineurs sont morts dans des effondrements. 5) Morceaux d'ambre encore inclus dans le sédiment.

**Figure V : L'ambre du chiapas, origine botanique et artisanat**



1) Graine d'*Hymenaea Courbaril*. 2) Fleur d'*Hymenaea* dans un morceau d'ambre de Simojovel. 3) Artisan de Simojovel en train de polir de l'ambre. 4) Magasin d'ambre de San Cristobal de las Casas. 5) Exemple d'un atelier d'artisan, à Simojovel.

**Figure VI : Spectres FTIR de l'ambre de Totolapa**





The Liassic Western Europe is characterized by several marine outcrops with hundreds of fossil insects, especially in England, Germany, Northern part of France, and Luxembourg (Whalley, 1985; Ansorge, 1996). Among them, the entomofauna of Bascharage (Luxembourg) is exceptionally rich and diverse, although the outcrop is no longer available for study. This fauna comprises Dictyoptera, Phasmatodea, Orthoptera, Amphiesmenoptera, Hemiptera, Neuroptera, Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, and Odonata. This last order is especially interesting for the quality and diversity of the collected material, with fossils of the families Protomymeleontidae Handlirsch, 1906, Sphenophlebiidae Bechly, 1997, Liassophlebiidae Tillyard, 1925, Heterophlebiidae Handlirsch, 1908, Myopophlebiidae Bode, 1953, Henrotayiidae Fleck et al. 2003, and Liassogomphidae Tillyard, 1935 (Nel et al., 1993; Fleck et al., 2003). Surprisingly, the clade Isophlebioidea Handlirsch, 1906, very diverse during the Jurassic and early Cretaceous, was still not recorded in this entomofauna, while it is known from the Liassic of UK. We describe here the first representative of this group in the Liassic of Luxembourg.

#### Materials and methods

The specimen was examined dry using a xxxx stereomicroscope. Photographs were prepared using a xxx digital camera and the line drawings were prepared from photographs using image-editing software (CorelDraw X7 and Adobe Photoshop CS6). The nomenclature of the dragonfly wing venation used in this paper is based on the interpretations of Riek (1976) and Riek and Kukalová-Peck (1984), as modified by Nel et al. (1993) and Bechly (1996). Vein abbreviations are as follows: AA, anterior anal; AP, posterior anal; Arc, arculus; CuAa, distal branch of anterior cubitus; CuAb, proximal branch of anterior cubitus; CuP, posterior cubitus; DC, discoidal cell; MAa, anterior branch of anterior median; MAb, posterior branch of anterior median; MP, posterior median; RP, posterior radius. The higher classification of fossil and

extant Odonatoptera is based on the phylogenetic system of Bechly (1996, 2003, 2016). All measurements are given in mm.

Systematic paleontology

Order Odonata Fabricius, 1793

Clade Isophlebioptera Bechly, 1996

Subclade Isophlebiida Bechly, 1996

Superfamily Isophlebioidea Handlirsch, 1906

Family Campteropteroideidae Handlirsch, 1920

Genus *Gallodorsettia* gen. nov.

Type species. *Gallodorsettia henrotayi* sp. nov.

Diagnosis.

Etymology. After Gallia, Latin name for the area that now comprises France, Belgium, and Luxembourg.

*Gallodorsettia henrotayi* sp. nov.

Figs xxxx

Holotype. Specimen xxxx, stored at the Musée of Luxembourg.

Etymology. Named after our friend and colleague Michel Henrotay who collected and studied many fossil insects from this area.

Age and outcrop. Early Toarcian, Late Liassic, Bascharage, Grand Duché du Luxembourg.

Diagnosis. As for the genus.

Description. Hindwings apparently infusate, darker in the anal triangle. Preserved length mm, preserved width mm; distance from wing base to Arc ca. mm; wing not petiolate, anal area broad, triangular in shape, longer than broad, with 3-4 rows of irregular cells between AA and

AP, some very small and others very large; AP distinctly hairy; AA with four parallel posterior branches in anal triangle, anal angle pronounced but not hook-like (male specimen); AA nearly parallel with MP + CuA basally; main branch of AA distally strongly bent towards posterior wing margin; median area probably free of crossveins; submedian area with one crossvein; submedian and subdiscoidal areas separated by curved vein CuP; subdiscoidal space transverse, posteriorly open, with two rows of cells separated by a secondary zigzagged vein; DC closed basally, free of crossveins, with anterior side mm, basal side mm, and distal side mm long. RP separated from MA in Arc; MA basally very strong, divided into MAa and MAb distally; MAb short, mm long, well aligned with basal part of 'gaff'; MAa nearly straight in preserved part, somewhat parallel with MP basally with one row of large cells in between; CuA separating from MP mm from wing base, distally dividing into CuAa and CuAb; CuAb long, directed towards wing base, not meeting main branch of AA, leaving subdiscoidal space posteriorly open; CuAa basally somewhat parallel to posterior wing margin with 4-5 rows of cells in between, distally strongly curved towards MP, short; Area between CuAa and MP with three rows of cells, smaller distally; MP curved; RP3/4 poorly preserved but clearly undulate in its preserved part.

Discussion. The specimens, although incomplete, can be attributed to the family Campteropteroptidae following the diagnosis provided by Nel et al. (2009), emended by Li et al. (2012): the longitudinal veins of the hindwing (especially RP3/4) is more or less undulate (apomorphy). Affinities with the family Isophlebiidae (see diagnosis in Nel et al., 2009) are excluded because the distal side (MAb) of DC and the 'gaff' are not orientated in one transverse plane; and the male hindwing angle is not rounded. Few Campteropteroptidae have their hindwing subdiscoidal space posteriorly open, viz. *Pritykinia* Nel et al., 2009, *Pternopteron* Pritykina, 1970, *Oreophlebia* Pritykina, 1985, *Amnifleckia* Zhang et al., 2006, *Qibinlina* Nel et al., 2009, and *Dorsettia* Whalley, 1985 (Nel et al., 1993, 2009). Our fossil differs from all these

taxa except *Dorsettia*, *Qibinlina*, and *Pritykinia* in the absence of a hook-like anal angle in the male hindwing. *Qibinlina* has no clear posterior branches of AA in the anal triangle, unlike *Dorsettia* and xxxx. xxxx shares with *Pritykinia* the anal triangle longer than broad, unlike *Dorsettia* in which it is broader than long. Xxxx also differs from *Dorsettia* in the presence of three rows of cells in area between MP and CuAa instead of a series of long transverse cells. Xxxx shares with *Dorsettia* the distal part of subdiscoidal space crossed by a strong secondary vein separating it into two rows of cells and the absence of a secondary long straight branch of AA parallel to posterior wing margin, unlike *Pritykinia*. Xxx shares with *Dorsettia* the presence of a hairy AP along anal triangle.

The main interest of this fossil

## References

- Ansorge, J. 1996. Insekten aus dem Oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). Neue Paläontologische Abhandlungen, Dresden, 2: 1-132.
- Bechly, G., 1996. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura* 2: 1–402.
- Bechly, G., 2003. Phylogenetic Systematics of Odonata. In: Schorr, M. & Lindeboom, M. (eds.): *Dragonfly Research* 1.2003. Zerf-Tübingen (ISSN 1438-034x).
- Fleck, G., Bechly, G., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E.A., Coram, R. and Nel, A. 2003. Phylogeny and classification of the Stenophlebioptera (Odonata, Epiroctophora). *Annales de la Société Entomologique de France*, (N.S.), 39 (1): 55-93.

- Li, Y.J., Nel, A., Ren, D., Pang, H., 2012. A new damselfly from the Lower Cretaceous of China enlightens the systematics of the Isophlebioidea (Odonata: Isophlebioptera: Campteropteroidea). *Cretaceous Research* 34: 340–343.
- Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Paicheler, J.C., Henrotay, M., 1993. Les ‘Anisozygoptera’ fossiles. Phylogénie et classification (Odonata). *Martinia Numéro Hors Série* 3: 1–311.
- Nel, A., Bechly, G., Martínez-Delclòs, X., Huang, D.Y., 2009. New and poorly known Mesozoic damselflies (Odonata: Isophlebioidea: Campteropteroidea, Isophlebioidea). *Palaeodiversity* 2: 209–232.
- Riek, E.F., Kukalová-Peck, J., 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1150–1166.
- Whalley, P.E.S. 1985. The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 39 (3): 107-187.

## **A New Fossil Species of *Caulophilus* Wollaston, 1854 (Coleoptera: Curculionidae: Cossoninae) from Mexican Amber**

Author(s): Manuel Barrios-Izás and David Coty

Source: The Coleopterists Bulletin, 70(1):177-179.

Published By: The Coleopterists Society

DOI: <http://dx.doi.org/10.1649/072.070.0126>

URL: <http://www.bioone.org/doi/full/10.1649/072.070.0126>

---

BioOne ([www.bioone.org](http://www.bioone.org)) is a nonprofit, online aggregation of core research in the biological, ecological, and environmental sciences. BioOne provides a sustainable online platform for over 170 journals and books published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Web site, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at [www.bioone.org/page/terms\\_of\\_use](http://www.bioone.org/page/terms_of_use).

Usage of BioOne content is strictly limited to personal, educational, and non-commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

## A NEW FOSSIL SPECIES OF *CAULOPHILUS* WOLLASTON, 1854 (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE: COSSONINAE) FROM MEXICAN AMBER

MANUEL BARRIOS-IZÁS

Departamento de Biología Evolutiva, Museo de Zoología Alfonso L. Herrera  
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México  
Apartado postal 70-399, 04510 México D. F., MEXICO  
Centro Universitario de Zacapa, Universidad de San Carlos de Guatemala, GUATEMALA  
manuelbarriosgt@gmail.com

AND

DAVID COTY

Muséum National d'Histoire Naturelle  
Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité  
ISYEB, UMT 7205 CNRS UPMC EPHE, Paris, FRANCE  
coty.david@gmail.com

### ABSTRACT

A new fossil weevil species of the cossonine genus *Caulophilus* Wollaston, *Caulophilus ayotzinapa* Barrios-Izás, **new species**, from the late Oligocene to middle Miocene amber of Totolapa, Chiapas, Mexico, is described. This represents the first record of the genus from Mexican amber. Diagnostic characters are the subquadrate shape of the pronotum, the lesser distance between eyes in dorsal view, the shallow seriate-punctate pattern of striae, interstices 8 and 9 costate, and the shape of the basal half of the tibiae widening apicad from the base to the middle of the tibiae.

Key Words: taxonomy, weevils, Chiapas, Oligocene, Miocene

Species of *Caulophilus* Wollaston are commonly found within specific microhabitats, mainly under the bark of dead trees or in the leaf litter of broad-leaf forests where they probably feed on fungi or debris, with the exception of *Caulophilus oryzae* (Gyllenhal, 1838), which feeds on seeds of cultivated grains (Sauvard *et al.* 2010; Morrone 2014). In this work, a new species of *Caulophilus* collected from the Mexican amber of Totolapa in Chiapas, deposited between the late Oligocene and middle Miocene (Coty *et al.* 2014), is described.

A batch of crude amber was acquired by DC from Manuel Ramirez, owner of the Salty River Mine in Totolapa, Chiapas. This village is located in the central depression of Chiapas, 70 km southeast of Tuxtla Gutiérrez. The Salty River amber mine has been exploited since 2007 and is 1 km north of Totolapa, on the banks of the Salty River, which is a tributary of the Grijalva River. The arthropod fauna collected by DC is currently under study.

The original external surface of the amber piece was removed by polishing. Final lustration was done using diatomite powder. The fossil was examined using stereomicroscopes, both a Nikon SZ10<sup>®</sup> and an Olympus SZX9<sup>®</sup>. Photographs were taken with a Leica Z16 APOA stereomicroscope and an eight megapixel Leica DFC490<sup>®</sup> camera. Multi-

layer images were processed with Leica Application Suite<sup>®</sup> software.

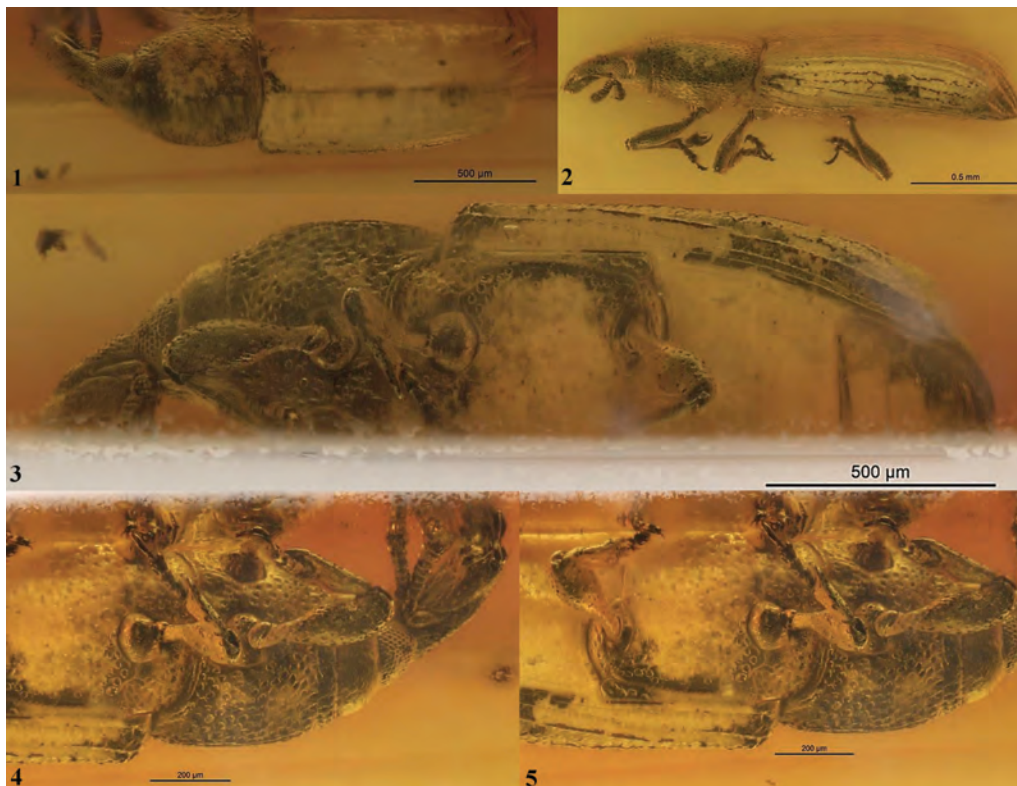
### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

**Family Curculionidae Latreille 1802**  
**Subfamily Cossoninae Schönherr 1825**  
**Tribe Dryotribini LeConte, 1876**  
**Genus *Caulophilus* Wollaston, 1854**

**Type Species.** *Caulophilus sculpturatus* Wollaston, 1854 (= *Rhyncolus oryzae* Gyllenhal, 1838).  
Champion 1909: 39–40; O'Brien and Wibmer 1982: 225; Alonso-Zarazaga and Lyal 1999: 118; Anderson 2002: 722–815.

***Caulophilus ayotzinapa* Barrios-Izás, new species**  
(Figs. 1–5)

**Diagnosis.** *Caulophilus ayotzinapa* can be distinguished from other species of *Caulophilus* by the subquadrate shape of the pronotum (subtriangular in some species), distance between eyes in dorsal view less than the width of an eye (separated by at least their own width in other species), shallow seriate-punctate pattern of striae (coarsely punctate in other species), interstices 8 and 9 costate (costate or not in other species), inner margin of



**Figs. 1–5.** *Caulophilus ayotzinapa*. **1)** Habitus, dorsal view; **2)** Habitus, lateral view; **3)** Habitus, ventral view; **4)** Head and prothorax, ventral view; **5)** Thorax and legs, ventral view.

tibia abruptly expanding from the base to the middle (subparallel in other species), and elytra glabrous (with setae in some species).

**Description.** Length 2.56 mm, including the rostrum, width 0.68 mm. Body color probably black, cylindrical, dorsoventrally compressed, glabrous, coarsely punctate, alutaceous. Rostrum stout, feebly curved, finely punctate, 0.5X length of pronotum, antenna inserted at middle, scrobes well-defined, lateral, oblique, 1.3X longer than scape, extending from 3/4 to lower anterior margin of eye. Antenna glabrous, except for club and last funicular article, funiculus 7-articulated, articles I and II moniliform, III–VII transverse, scape as long as articles I–IV, eyes rounded and large, separated by less than width of rostrum in dorsal view. Pronotum oval, almost as broad as long, narrower than base of elytra, slightly constricted in front, discoid in lateral view, short setae on front margin, punctures more or less equidistant. Prosternum flat between front coxae, intercoxal distance more than half own width and gradually increasing between meso- and metacoxae, procoxae separated by less than own diameter, pro- and mesocoxae rounded,

hind coxae transverse. Elytra twice as long as pronotum, finely striate, 10 striae, interstices much broader than striae, uniseriate-punctate, convex at elytral declivity, interstices IV and V depressed behind middle, striae X incomplete ending posterior to level of metacoxae, interstices IX and X costate, humeri quadrate, scutellum oval, semi-truncate at base. Metaventrite large, almost 3X diameter of mesocoxae, coarsely punctate, depressed across own mid-length. Abdominal ventrites I and II subequal in size, abdominal ventrite I depressed on disk, abdominal ventrites III–IV together as long as abdominal ventrite II. Punctures on abdomen weakly impressed. Femora clavate, 1.4X longer than tibiae, tibiae laterally compressed, outer margin straight, inner margin gradually widening from base to middle, unci stout, almost as large as tarsomere V, premucro present at least on pro- and mesotibiae, trochanter moderately developed, tarsomeres I–III cylindrical, tarsomere II slightly shorter than others, tarsomere III with dense vestiture of setae but not forming spongy pad.

**Material Examined.** 1♂, deposited in the Rafael Landívar University Collection. Holotype: MEXICO:



Chiapas, Totolapa, Mina del Río Salado, 2010 / TOT 052.3 Coleoptera / Holotype ♂ *Caulophilus ayotzinapa* Barrios-Izás sp. nov.

**Etymology.** Ayotzinapa comes from the Nahuatl language and is the name of a town in Guerrero, Mexico. The name is dedicated to the memory of the students of the “Escuela Normal de Ayotzinapa”, Mexico, who were victims of the crime at Iguala on 26 September 2014.

**Remarks.** The species described here is best placed within the genus *Caulophilus* by the seven funicular articles, convex and slightly transverse eyes, dorsoventrally compressed body, distance between procoxae, and distance of the procoxae from the posterior margin of the prosternum, and semiparallel rostral margins in dorsal view. *Caulophilus ayotzinapa* is similar to *Caulophilus ashei* Davis and Engel, 2006 from Dominican amber but is easily differentiated by having a pronotum narrower than the elytra, elytra with shallow impressed striae, costate interstices, and glabrous elytra.

**Discussion.** The weevil genus *Caulophilus* currently comprises 16 extant species: *C. costatus* Champion, 1909; *C. dirutus* (Champion, 1909); *C. dubius* (Horn, 1873); *C. filirostris* (Champion, 1909); *C. guatemalensis* (Champion, 1909); *C. lineatocollis* (Champion, 1909); *C. oryzae*; *C. ovatulus* (Hustache, 1938); *C. quichensis* (Champion, 1909); *C. rhyncholoides* (Champion, 1909); *C. rubicundus* (Champion, 1909); *C. rufipes* (Champion, 1909); *C. rufotestaceus* (Champion, 1909); *C. sericatus* (Champion, 1909); *C. veraepacis* (Champion, 1909); and *C. venezolanus* (Kuschel, 1959). Members of this genus are distributed in North, Central, and South America, the West Indies, Seychelles, and Europe. Moreover, eight fossil species have been previously described: *C. ashei*; *C. bennetti* Davis and Engel, 2007; *C. falini* Davis and Engel, 2007; *C. swensoni* Davis and Engel, 2007; *C. camptus* Poinar and Legalov, 2014; *C. ruidipunctus* Poinar and Legalov, 2014; *C. elongatus* Poinar and Legalov, 2014; and *C. zherikhini* Nazarenko, Legalov, and Perkovsky, 2011. *Caulophilus* is well represented in the fossil record from Dominican amber and Baltic amber.

This specimen of *C. ayotzinapa* is the first cossonine weevil described from Mexican amber and the second weevil after *Geratozygops durhami* (Zimmerman 1971) (Curculionidae: Conoderinae) that has been described from mines in northwestern Chiapas. The age of this deposit, as well as for the main Mexican amber locality, Simojovel, is still in debate. Its age has been proposed to date from the late Oligocene to middle Miocene (Coty *et al.* 2014). It is considered that the fossil resin could have been secreted by trees of *Hymenaea mexicana* Poinar and Brown (Fabaceae) or other *Hymenaea* L. species.

Considering *Caulophilus* as monophyletic, its past distribution suggests a colonization of the West Indies from Mesoamerica. A comprehensive phylogenetic and biogeographic revision of *Caulophilus* will help us to understand the patterns of colonization of the biota from Mesoamerica to the West Indies, or if reverse migration and colonization has occurred.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank Andre Nel (Muséum National d'Histoire Naturelle, France) for hosting us during our work at the collection of fossil insects, Françoise Genier and Robert Anderson (Canadian Museum of Nature) for facilitating the photography system and access to the insect collection, and the Distributed European School of Taxonomy by facilitating the academic mobility of the first author. We also appreciate the comments on this article from Juan J. Morrone Lupi and Alejandro Zaldivar from Universidad Nacional Autónoma de México.

#### REFERENCES CITED

- Alonso-Zarazaga, M. A., and C. H. C. Lyal. 1999. A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Entomopraxis, Barcelona, Spain.
- Anderson, R. S. 2002. Chapter 131. Curculionidae [pp. 722–815]. In: American Beetles Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, Volume 2 (R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas, P. Skelley, and J. H. Frank, editors). CRC Press, Boca Raton, FL.
- Champion, G. C. 1909. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Curculionidae. Curculioninae (concluded) and Calandrinae [pp. 1–48]. In: *Biologia Centrali-Americana* Vol. 4, part 7. Taylor and Francis, London, UK.
- Coty, D., C. Aria, R. Garrouste, P. Wils, F. Legendre, and A. Nel. 2014. The first ant-termite syn-inclusion in amber with CT-Scan analysis of taphonomy. PLoSONE 9(8): e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410
- Morrone, J. J. 2014. Biodiversidad de Curculionoidea (Coleoptera) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, Suplemento 85: S312–S324.
- O'Brien, C. W., and G. J. Wibmer. 1982. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae *sensu lato*) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute* 34: 1–382.
- Sauvard, D., M. Branco, F. Lakatos, M. Faccoli, and L. R. Kirkendall. 2010. Weevils and bark beetles (Coleoptera, Curculionoidea) Chapter 8.2. *BioRisk* 4(1): 219–266.
- Zimmerman, E. C. 1971. Mexican Miocene amber weevils (Insecta: Coleoptera: Curculionidae). *University of California Publications in Entomology* 63: 103–106.

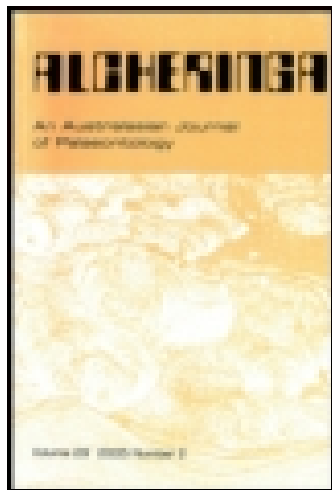
(Received 1 September 2015; accepted 30 December 2015. Publication date 18 March 2016.)

This article was downloaded by: [David Coty]

On: 21 July 2015, At: 22:29

Publisher: Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: 5 Howick Place, London, SW1P 1WG



## Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/talc20>

### First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae)

Hao Wu, David Coty & Ming Ding

Published online: 20 Jul 2015.



[Click for updates](#)

To cite this article: Hao Wu, David Coty & Ming Ding (2015): First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae), Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology, DOI: [10.1080/03115518.2015.1041306](https://doi.org/10.1080/03115518.2015.1041306)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/03115518.2015.1041306>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

# First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae)

HAO WU, DAVID COTY and MING DING

WU, H., COTY, D. & DING, M., XX.XXXX.2015. First artematopodid beetle in Mexican amber and its biogeographic implications (Coleoptera, Artematopodidae). *Alcheringa* 39, xxx-xxx. ISSN 0311-5518

Artematopodidae is a small polyphagan family forming one of the basal lineages of Elateroidea. Fossil artematopodids are rare and thus far confined to Eocene Baltic amber. Here, we report the first artematopodid, *Electribius palaeomexicanus* sp. nov., from Mexican amber. The fossil is placed in *Electribius* as supported by the following combination of characters: the presence of a setose cavity between the antennal insertion and eye, a shallow groove at the base of the pronotum connecting a pair of cavities, the elytral sutural stria deepened at the apex, and having an indistinct median part of suture between abdominal ventrites 3–5. *Electribius palaeomexicanus* is compared with all known *Electribius* species, and it is easily distinguished by its body colour, intercoxal process shape, and length of the longitudinal median ridge on ventrite 5. The new discovery suggests that the modern Central American endemic *Electribius* has survived in this region at least since the mid-Miocene. It provides new insights into the origin and evolution of *Electribius* through the Cenozoic.

Hao Wu [mason007343@163.com] and Ming Ding [dijanet@163.com], Zhejiang Museum of Natural History, No. 6 of West Lake Culture Plaza, Hangzhou, 310014, PR China; David Coty [coty.david@gmail.com], Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205 CNRS UPMC EPHE, CP50, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France. Received 9.2.2015; revised 29.3.2015; accepted 10.4.2015.

Key words: Coleoptera, Artematopodidae, *Electribius*, fossil, Mexican amber.

ARTEMATOPODIDAE is a small family of Coleoptera, containing approximately 70 species assigned to nine genera. The family is considered to be one of the basal lineages of Elateroidea (Hörschemeyer 1998, Lawrence 2005, 2010, Kundrata *et al.* 2013, 2014) and is distributed across the Holarctic realm, Mesoamerica and South America. It is subdivided into three subfamilies: Electribiinae, Allopogoninae and Artematopodinae, among which Electribiinae contains only one genus, *Electribius*. Their biology is poorly known: some species are probably bryophagous, whereas others are probably carnivorous or saprophagous (Costa *et al.* 1985, Lawrence 2010). The monogeneric subfamily Electribiinae was raised from tribe to subfamily by Lawrence (1995) to accommodate *Electribius*, because the genus possesses several obviously distinct characters: a large setose cavity beneath the antennal insertion, a deep transverse groove located at the base of the pronotum connecting a pair of large cavities, a deeply impressed elytral sutural stria, and the suture of ventrites 2–5 being incomplete or indistinct.

*Electribius* was first described from Eocene Baltic amber (Crowson 1973), and then Lawrence (1995) assigned two extant species to this fossil genus. These

two latter species were collected from Mexico and El Salvador. Hörschemeyer (1998) reported another three fossil species from Baltic amber. Furthermore, Arriaga-Varela & Escobar (2014) recorded the third extant species of *Electribius* from Mexico, and Gimmel & Bocakova (2015) reported a fourth extant species from Honduras. Thus far, *Electribius* contains four fossil species and four extant species. All fossils are known from Baltic amber, and all extant species occur in Mesoamerica. Here, we report a new fossil representative of *Electribius* from Mexican amber, which represents the oldest record of the genus in Central America.

## Material and methods

The sole specimen was discovered in a batch of crude amber acquired by David Coty, from Manuel Ramirez, owner and miner of Salt River Mine (Totolapa, Chiapas). Totolapa is a village located in the central depression of Chiapas, 70 km southeast of Tuxtla Gutierrez, the capital of Chiapas State. The Salt River amber mine, exploited since 2007 by Manuel Ramirez and his son Heriberto, is 1 km north of Totolapa, on the banks of the Salt River (Río Salado). The age of the Totolapa deposit and the other main deposit of Mexican amber, Simojovel, is disputed, ranging from late Oligocene to middle Miocene (see Coty *et al.* 2014 for further information on

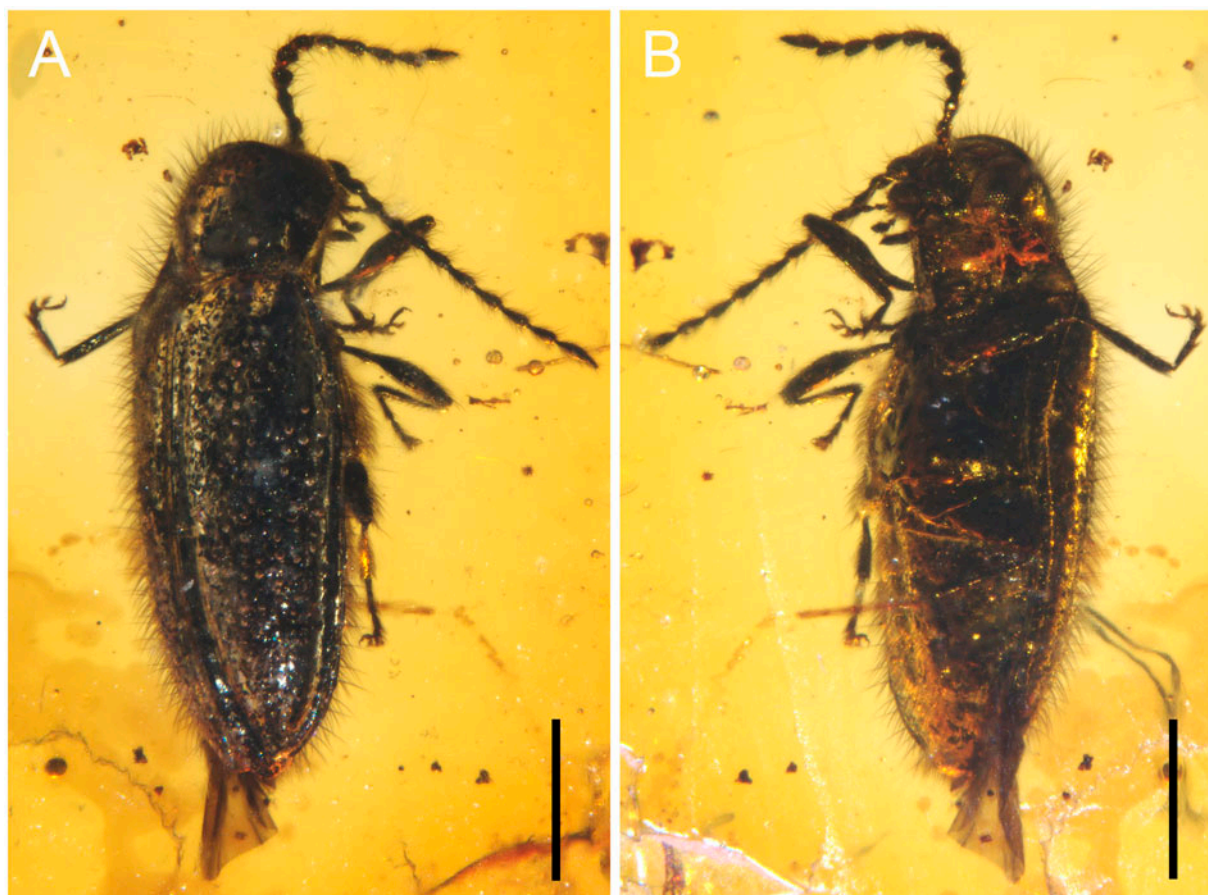


Fig. 1. *Electribius palaeomexicanus* sp. nov., holotype, M6841. A, Dorsal view; B, Ventral view. Scale bars = 0.5 mm.

this topic). Durán-Ruiz *et al.* (2013) suggested that the Totolapa amber deposit is ‘strongly associated with the Simojovel and Huitiupán amber-bearing beds, which have been assigned to a section of the Mazantic Shale and Balumtum Sandstone strata, dated as early to middle Miocene in age’, but unfortunately, they provided no evidence to support their statement. For instance, they mentioned that the early to middle Miocene age of the Totolapa amber deposit had been suggested by Frost & Langenheim (1974), Poinar (1992), Graham (1999) and Perrilliat *et al.* (2010), but after a careful review of those publications, none suggested such a hypothesis. The amber piece has been polished with emery papers of different grainsizes and ultimately with diatomite mud. The type specimen is housed in the Zhejiang Museum of Natural History, Hangzhou, China. Observations and photographs were taken using a Zeiss Discovery V20 stereo microscope with a digital camera attached. Photomicrographs with a green background were taken using a green fluorescent light source attached to a Zeiss Axio Imager 2 light microscope.

### Systematic palaeontology

Order COLEOPTERA Linnaeus, 1758

Family ARTEMATOPODIDAE Lacordaire, 1857

Subfamily ELECTRIBIINAE Crowson, 1973

### *Electribius* Crowson, 1973

*Type species. Electribius oligocenicus* Crowson, 1973

### *Electribius palaeomexicanus* sp. nov. (Figs 1–3)

*Etymology.* The specific epithet indicates that the new species is from ancient times in Mexico.

*Material.* Only one specimen is known, sex unknown, holotype M6841, housed in the Zhejiang Museum of Natural History, Hangzhou, Zhejiang Province, China (ZMNH).

*Occurrence.* Amber from Totolapa, Chiapas, Mexico, late Oligocene to middle Miocene.

*Diagnosis.* The species is distinguished by the following combination of characters: colour black, posterior part of lateral margins of pronotum not crenate, the apex of intercoxal process narrowing abruptly, the continuing ridges reaching the anterior margin of prosternum, and longitudinal median ridge on ventrite 5 reaching mid-length of ventrite 5.

*Description.* Body about 2.0 mm long. Shape cylindrical, narrowly elongate (Fig. 1). Colour black.

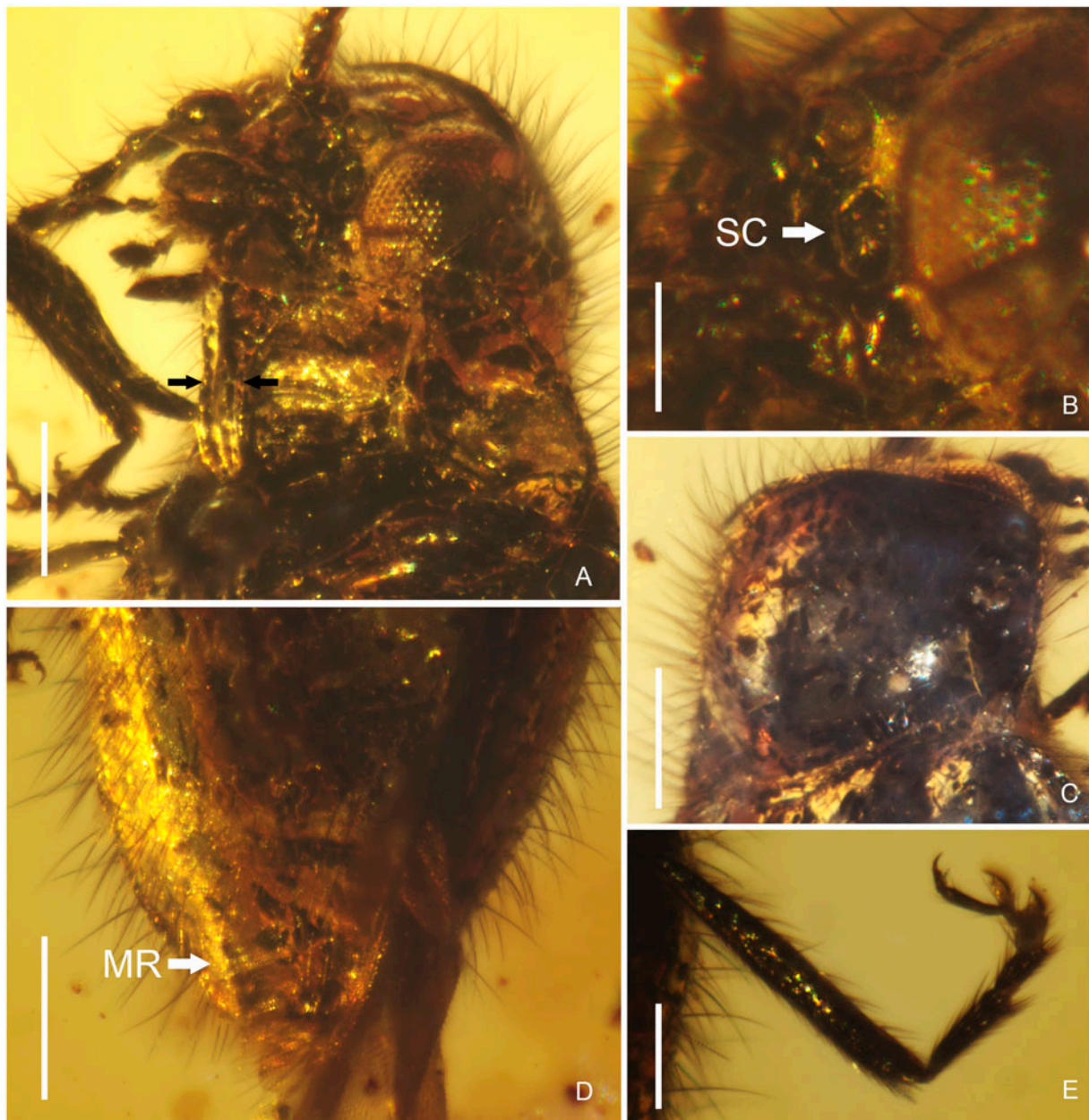


Fig. 2. Enlargements of *Electribius palaeomexicanus* sp. nov., holotype, M6841. **A**, Ventral view of head and prosternum, black arrows indicating the continuing ridges of the intercoxal process; **B**, Enlargement of the lateral-ventral side of head, white arrow indicating the setose cavity between the antennal insertion and the compound eye; **C**, Dorsal view of the pronotum, displaying the shallow groove connecting a pair of cavities; **D**, Ventral view of the apical part of the abdomen, white arrow indicating the longitudinal median ridge; **E**, Left mid-tibia and mid-tarsus; note the lobe-like structure of tarsomere 3 and 4. Scale bars = 200  $\mu$ m in A, C, D, 100  $\mu$ m in B, E.

Body mostly lustrous; dorsal and ventral surfaces punctate; rugose microsculpture present on pronotum and micro-wrinkles and rows of puncta on the elytra; surface clothed with rather long erect to sub-erect setae.

Head (Fig. 2A) slightly transverse and strongly deflexed, so only a very small portion of the head can be seen in dorsal view. Eyes large, entire, with moderately fine facets. Frontoclypeal suture absent. Antennal insertions exposed, located on dorsal surface of head, separated from eye by nearly the diameter of socket, facing anterolaterally. Antennal grooves well developed, each with a large (the longest part 0.7 mm), deep cavity

located just between antennal insertion, and its margin almost contacting the compound eye (Figs 2B, 3); cavity vertically elliptical, lined with erect setae, its shortest diameter about half that of the longest diameter. Antennae about 1 mm long, not extending beyond middle of elytra, slightly serrate (Fig. 1B); ratio of antennomere lengths: 1.30:1.00:1.15:1.20:1.10:1.20:1.40:1.40:1.40:1.90; antennomere 1 slightly thickened, 2 shorter, 3 narrower at base and a little wider at apex, 4–10 expanded apically, 11 elongate-oval and subacute at apex; all segments densely setose, first two segments with slightly less dense setae, and the longest setae obviously longer than the width of the antenna. Labrum

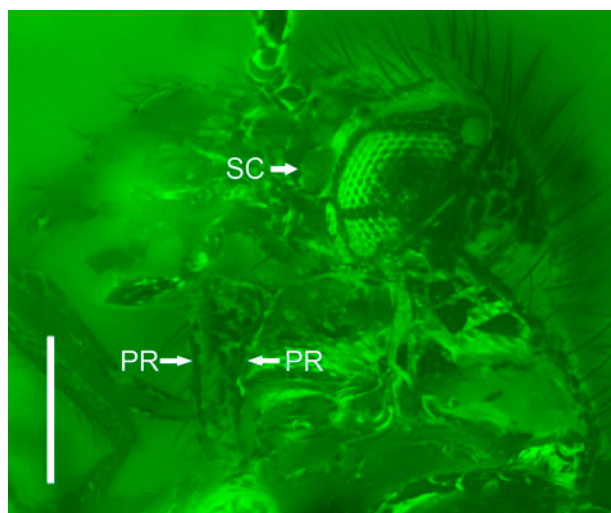


Fig. 3. Ventral view of *Electribius palaeomexicanus* sp. nov., holotype, M6841 illustrated in green fluorescent light. Abbreviations: SC, setose cavity; PR, ridges in prosternum. Scale bar = 200  $\mu$ m.

free, strongly transverse, front part rounded, not bilobed. Many fine short setae present in the location of mandible, but the details of mandible are not clear. Maxillary palp slender, with relatively narrow apical segment, widest at about middle, narrowing and rounded at apex. Labial palp three-segmented, apical segment apparently flattened laterally, considerably broader than the apical segment of maxillary palp.

Prothorax strongly transverse, length about 0.4 mm, greatest width about 0.8 mm; widest part at basal third, gradually narrowing anteriorly to apical third, not abruptly narrowing to apex; apical edge truncate, anterior angles absent; lateral edges sharp, complete, not crenate or serrate, somewhat flat posteriorly; posterior angles relatively sharp; posterior edge strongly protruded and rounded; base of pronotum with a narrow, shallow, transverse groove connecting a pair of large, deep, oblique cavities (Fig. 2C). Hypomera lacking indentations or postcoxal projections. Prosternum in front of coxae long, slightly longer than coxa; procoxa strongly transverse with a broadly exposed triangular trochantin; intercoxal process not very broad, sides parallel, with abruptly narrowing apex; two ridges present on prosternum as the continuing margin of intercoxal process, which diverge anteriorly; and two grooves present between the prosternum ridges (Fig. 2A, 3). Scutellum small, angular at apex.

Elytra elongate and moderately slender, length about 1.6 mm, width 0.6 mm, more or less parallel-sided, widest part at anterior third, broadly rounded at apex; disc moderately convex, with somewhat irregular oblique rows of puncta; sutural puncture row deeply impressed forming a stria, which deepens terminally; another deeply impressed stria at lateral edge, but shallower than sutural one. Epipleura well developed anteriorly, but tapering posteriorly and absent on posterior

half. Mesoventrite moderately short. Metaventrite much longer than mesoventrite, moderately convex without transverse suture or postcoxal lines; discrimen present. Metacoxae extending laterally to meet epipleura; femoral plates narrow. Hind wings present, with part of left hind wing protruding from the elytra.

Legs moderately long, black, covered with dense, short setae; femora moderately inflated; tibiae slender, without ridges; spurs small, slender. Tarsi slender, slightly shorter than tibiae; tarsomere length of mesotarsus: 106  $\mu$ m, 47  $\mu$ m, 36  $\mu$ m, 21  $\mu$ m, 62  $\mu$ m; generally, other tarsi have similar ratios of tarsomeres: first segment nearly as long as following three segments combined, tarsomere 2 slightly shorter than half of tarsomere 1; tarsomere 5 slightly longer than tarsomere 2; tarsomere 3 and 4 with deeply bifid ventral membranous lobe; claws simple, sickle-like (Fig. 2E).

Abdomen with all five ventrites connate but ventrites 2–5 fused solidly, with the sutures separating them being distinct laterally but indistinct mesally. Ventrite 1 short, 80  $\mu$ m, lacking postcoxal lines and with short, acute intercoxal process; ventrites 2–5 length 140  $\mu$ m, 190  $\mu$ m, 160  $\mu$ m, 280  $\mu$ m, respectively; truncate at apex. An indistinct longitudinal median ridge present, nearly half as long as ventrite 5 (Fig. 2D). Genitalia not visible.

## Discussion

The fossil is placed in the extant family Armatopodidae based on the combination of the following characters: slightly to strongly deflected head; submoniliform, filiform to somewhat serrate antenna; prosternum with paired carinae; erect or near-erect setae covering the entire body, among other characters (Lawrence 2010). *Electribius palaeomexicanus* sp. nov. displays all of these diagnostic characters, except that the tongue-like process on the ventral side of the elytra is not visible because the elytra tightly cover the abdomen. There are many unique characters supporting unequivocal placement of the fossil in *Electribius*. A large setose cavity between the antennal insertion and compound eye, a deep transverse groove in the basal part of the pronotum connecting a pair of cavities, the elytral sutural stria deepened at the apex, the suture between ventrites 3 and 5 indistinct; all these characters are diagnostic for *Electribius* (Lawrence 2005). The setose cavity between the antennal insertion and compound eye is an especially striking character. This cavity is unique in Armatopodidae, but also such a setose cavity is rare in Coleoptera as a whole (Lawrence 1995). The presence of this setose cavity can be considered an autapomorphy of *Electribius*.

*Electribius palaeomexicanus* has several differences from other members of the genus. The main differences between the new species and the fossil species *E. oligocenicus* include: the new species is entirely black,

whereas *E. oligocenicus* is ochreous-brown; the intercoxal processes and the continuing ridges differ in shape (in *E. palaeomexicanus*, the process narrows abruptly, whereas in *E. oligocenicus* the apex of the process is rounded); ventrite 5 is shorter in comparison with ventrite 1 to 4 combined; on ventrite 5, a long longitudinal median ridge exists in the new species but is not evident in *E. palaeomexicanus*. The new species and the fossil species *E. friederichi* both possess a longitudinal median ridge on the apex of ventrite 5, which can reach the midlength of ventrite 5; the differences lie in the colour of the legs (leg colour of *E. friederichi* is lighter than body colour, but there is no obvious difference between leg and body colour in *E. palaeomexicanus*), the shape of the intercoxal processes and the continuing ridges (the ridges in *E. friederichi* do not reach the anterior margin of the prosternum, and a V-shaped groove between the ridges is lacking in *E. palaeomexicanus*). The absence of a longitudinal median ridge on ventrite 5 of *E. procerus* and its light brown colour differ from the states in *E. palaeomexicanus*. Based on its lighter colour and longer ventrite 5, *E. balticus* is easily distinguished from *E. palaeomexicanus*. The extant species *E. crowsoni* and *E. similis* are both larger than *E. palaeomexicanus*, and both have some part of the body that is yellow; no median ridge is present on ventrite 5 of *E. crowsoni*, and only a very short one is present in *E. similis*; these characters separate the two extant species from the new fossil. The third extant species, *E. relictus*, is similar in size to the new specimen, but the lighter colour of the legs, the continuing ridges of the intercoxal process that do not reach the anterior margin of the prosternum, and the posterior part of the pronotum being crenate, separate that species from *E. palaeomexicanus*. The fourth extant species, *E. llamae* from Honduras, reported very recently, can be easily distinguished from the new fossil by the reddish head and pronotum, yellow legs, shorter median ridge on ventrite 5, and the presence of a pore near the posterior angle of the hypomerion. In addition, *E. palaeomexicanus* has a somewhat different ratio of antennal segment lengths and tarsomere lengths to all other species.

To date, only four fossil species and four extant species of *Electribius* have been described. All fossils have been collected from mid-Eocene Baltic amber (Weitschat & Wichard 2010). Extant species are all confined to Central America, *E. crowsoni* from Oaxaca and Chiapas, Mexico, *E. similis* from El Salvador, *E. relictus* from Veracruz, Mexico, *E. llamae* from Cortés Province, Honduras. The discovery of *E. palaeomexicanus* in Mexican amber confirms that, at least by the mid-Miocene, *Electribius* was already represented in Central America, and this genus acquired its modern distribution more than 15 million years ago. How did the dispersal and evolution of *Electribius*

occur? Whether the distribution of the genus is now relictual or it migrated from northern Europe to Central America over nearly 20 million years of the mid-Cenozoic is uncertain. In the Eocene, the palaeoclimate of the Baltic area was warm and humid, and supported tropical- to subtropical-type rainforest (Weitschat & Wichard 2010). After the Palaeocene–Eocene Thermal Maximum (PETM), the global temperature cooled progressively (Zachos *et al.* 2001). The warm-climate-preferring *Electribius* may have begun to shift its range southward, and this process may have continued for more than 20 million years. An alternative interpretation is that *Electribius* was once distributed widely, but their preferred habitats became confined to the tropical and subtropical regions of the Americas concurrent with the global cooling from the Eocene, and eventually retaining a relictual distribution. To evaluate the alternative biogeographic scenarios, however, more fossils from this key interval are needed.

## Acknowledgements

We thank Chenyang Cai (Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Nanjing, China), for providing constructive suggestions; the reviewers, for providing relevant comments; and Matthew Gimmel, for providing the copy of his paper. Financial support was from Zhejiang Museum of Natural History.

## References

- ARRIAGA-VARELA, E. & ESCOBAR, F., 2014. *Electribius relictus*, a new extant species of Armatopodidae (Coleoptera: Elateroidea) from Veracruz, Mexico. *Zootaxa* 3895, 292–296.
- COSTA, C., CARARI-CHEN, S.A. & VANIN, S.A., 1985. Larvae of Neotropical Coleoptera. XII. *Armatopodea*. *Revista Brasileira de Entomologia* 29, 309–314.
- COTY, D., ARIA, C., GARROUSTE, R., WILS, P., LEGENDRE, F. & NEL, A., 2014. The first ant-termite syninclusion in amber with CT-scan analysis of taphonomy. *PLoS ONE* 9(8), e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410.
- CROWSON, R.A., 1973. On a new superfamily Armatopodea of polyphagan beetles, with the definition of two new fossil genera from the Baltic Amber. *Journal of Natural History* 7, 225–238.
- DURÁN-RUIZ, C., RIQUELME, F., COUTIÑO-JOSÉ, M., CARBOT-CHANONA, G., CASTAÑO-MENESES, G. & RAMOS-ARIAS, M., 2013. Ants from the Miocene Totolapa amber (Chiapas, México), with the first record of the genus *Forelius* (Hymenoptera, Formicidae). *Canadian Journal of Earth Sciences* 50, 495–502.
- FROST, S.H. & LANGENHEIM, R.L., 1974. *Cenozoic reef biofacies; Tertiary larger foraminifera and scleractinian corals from Chiapas*. Northern Illinois University Press, De Kalb, Mexico, 388 pp.
- GIMMEL, M.L. & BOCAKOVA, M., 2015. A new extant species of *Electribius* Crowson from Honduras (Coleoptera: Elateroidea: Armatopodidae). *Zootaxa* 3926, 296–300.
- GRAHAM, A., 1999. Studies in neotropical paleobotany. XIII. An Oligo-Miocene palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico). *American Journal of Botany* 86, 17–31.
- HÖRNSCHEMEYER, T., 1998. New species of *Electribius* Crowson 1973 (Coleoptera: Armatopodidae) from Baltic amber. *Paläontologische Zeitschrift* 72, 299–306.
- KUNDRATA, R., BOCAKOVA, M. & BOCAK, L., 2013. The phylogenetic position of Armatopodidae (Coleoptera: Elateroidea), with

- description of the first two *Eurypogon* species from China. *Contributions to Zoology* 82, 199–208.
- KUNDRATA, R., BOCAKOVA, M. & BOCAK, L., 2014. The comprehensive phylogeny of the superfamily Elateroidea (Coleoptera: Elateriformia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 76, 162–171.
- LACORDAIRE, T., 1857. *Histoire naturelle des insectes—Genera des Coléoptères. Tome quatrième*. Roret, Paris, 579 pp.
- LAWRENCE, J.F., 1995. *Electribius* Crowson: alive and well in Mesoamerica, with notes on *Ctesibius* Champion and the classification of Artematopodidae. In *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. PAKALUK, J. & ŚLIPINSKI, S.A., eds, Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw, 411–431.
- LAWRENCE, J.F., 2005. *Brevipogon*, a new genus of North American Artematopodidae (Coleoptera). *The Coleopterists Bulletin* 59, 223–236.
- LAWRENCE, J.F., 2010. 4.2. Artematopodidae Lacordaire, 1857. In *Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology. Band/Volume IV Arthropoda: Insecta Teilband/Part 38. Coleoptera, Beetles. Volume 2. Morphology and Systematics (Polyphaga partim)*. LESCHEN, R.A.B., BEUTEL, R.G. & LAWRENCE, J.F., eds, W. DeGruyter, Berlin, 42–47.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. 10th edition, Volume 1*. Holmiae Salvii, 824 pp.
- PERRILLIAT, M.C., VEGA, F.J. & COUTINO, M.A., 2010. Miocene mollusks from the Simojovel area in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of the South American Earth Sciences* 30, 111–119.
- POINAR, G., 1992. *Life in Amber*. Stanford University Press, California 37–46, 189–190.
- WEITSCHAT, W. & WICHARD, W., 2010. Chapter 6 Baltic Amber. In *Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits*. PENNNEY, D., ed., Siri Scientific Press, Manchester, NH, 80–115.
- ZACHOS, J., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E. & BILLUPS, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686–693.

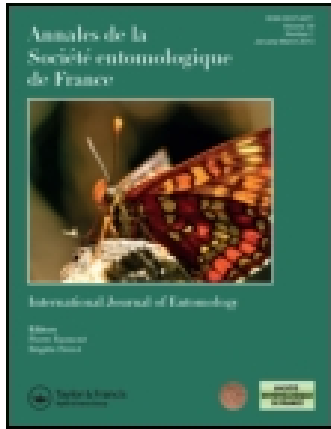


This article was downloaded by: [David Coty]

On: 18 February 2015, At: 10:49

Publisher: Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



## Annales de la Société entomologique de France (N.S.): International Journal of Entomology

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/tase20>

### The first lace bug from Chiapas amber (Totolapa, Mexico) (Hemiptera: Tingidae)

David Coty<sup>a</sup>, Romain Garrouste<sup>a</sup> & André Nel<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205 CNRS UPMC EPHE, CP50, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

Published online: 16 Feb 2014.



[Click for updates](#)

To cite this article: David Coty, Romain Garrouste & André Nel (2014) The first lace bug from Chiapas amber (Totolapa, Mexico) (Hemiptera: Tingidae), *Annales de la Société entomologique de France (N.S.): International Journal of Entomology*, 50:3-4, 286-290

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/00379271.2014.982024>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

## The first lace bug from Chiapas amber (Totolapa, Mexico) (Hemiptera: Tingidae)

David Coty\*, Romain Garrouste & André Nel

Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205 CNRS UPMC EPHE, CP50, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

(Accepté le 23 octobre 2014)

**Summary.** *Leptopharsa tacanae* sp. nov., the first Tingidae from Mexican amber, is described and its morphological affinities are discussed.

**Résumé.** La première espèce de Tingidae de l'ambre du Chiapas (Totolapa, Mexico) (: Hemiptera : Tingidae). *Leptopharsa tacanae* sp. nov., première espèce de Tingidae de l'ambre du Mexique, est décrit et ces affinités morphologiques sont discutées.

**Keywords:** lace bug; Mexican amber; late Oligocene–middle Miocene

Tingid bugs are all plant feeders, frequently rather specialized in their trophic habits, their main host plants being generally angiosperms (Brailovsky & Torre 1986; Schuh & Slater 1995). Both adults and nymphs live on the under surface of the plant leaves, sucking out the fluids from the cell of living tissues. They are widely distributed in inter-tropical and temperate zones, but are absent from the Arctic and Antarctic (Drake & Ruhoff 1965).

The oldest fossil Tingidae were found in Lower Cretaceous formations of Eastern Siberia (Golub & Popov 2008), Mid-Cretaceous French amber (Perrichot et al. 2006), and Mid-Cretaceous Burmese amber (Heiss & Guilbert 2013). From Cenozoic ages, Tingidae have been described from Lowermost Eocene Oise amber (Nel et al. 2004), Eocene Baltic amber, Mid Eocene Messel shale deposits (Wappler 2003, 2006), the Oligocene of Céreste (Wappler 2004), and from Dominican amber. The fossil record of Dominican amber Tingidae includes one species of the small Neotropical genus *Eocader* (Golub & Popov 2000a), three species of the large modern genus *Leptopharsa* (Golub & Popov 2000b, 2003), one species from another large genus *Stephanitis* (Golub & Popov 2003), and one species belonging to the small Neotropical genus *Phymacysta* (Golub et al. 2008).

The amber piece in which our specimen was found, together with a Collembola (Figures 1, 2), comes from a deposit located on the banks of the Yalbantuc River, approximately 2 km north of Totolapa village, in the Central Depression of Chiapas (Mexico). It is therefore quite far from the main amber deposits of Chiapas, located

in the Simojovel region. Furthermore, the area surrounding Totolapa is supposed to be Eocene in age after the geological map of the sector (Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) 1985), clearly not in accordance with the still controversial age of Chiapas amber, ranging from the late Oligocene to the middle Miocene. However, the precise geological settings of this deposit still need to be studied. Various elements strongly suggest that this amber fauna is closely related to those of other Chiapas amber deposits and the Dominican ones (for further discussions see Lambert et al. 1989 and Coty et al. 2014), therefore suggesting a late Oligocene to middle Miocene age for this amber.

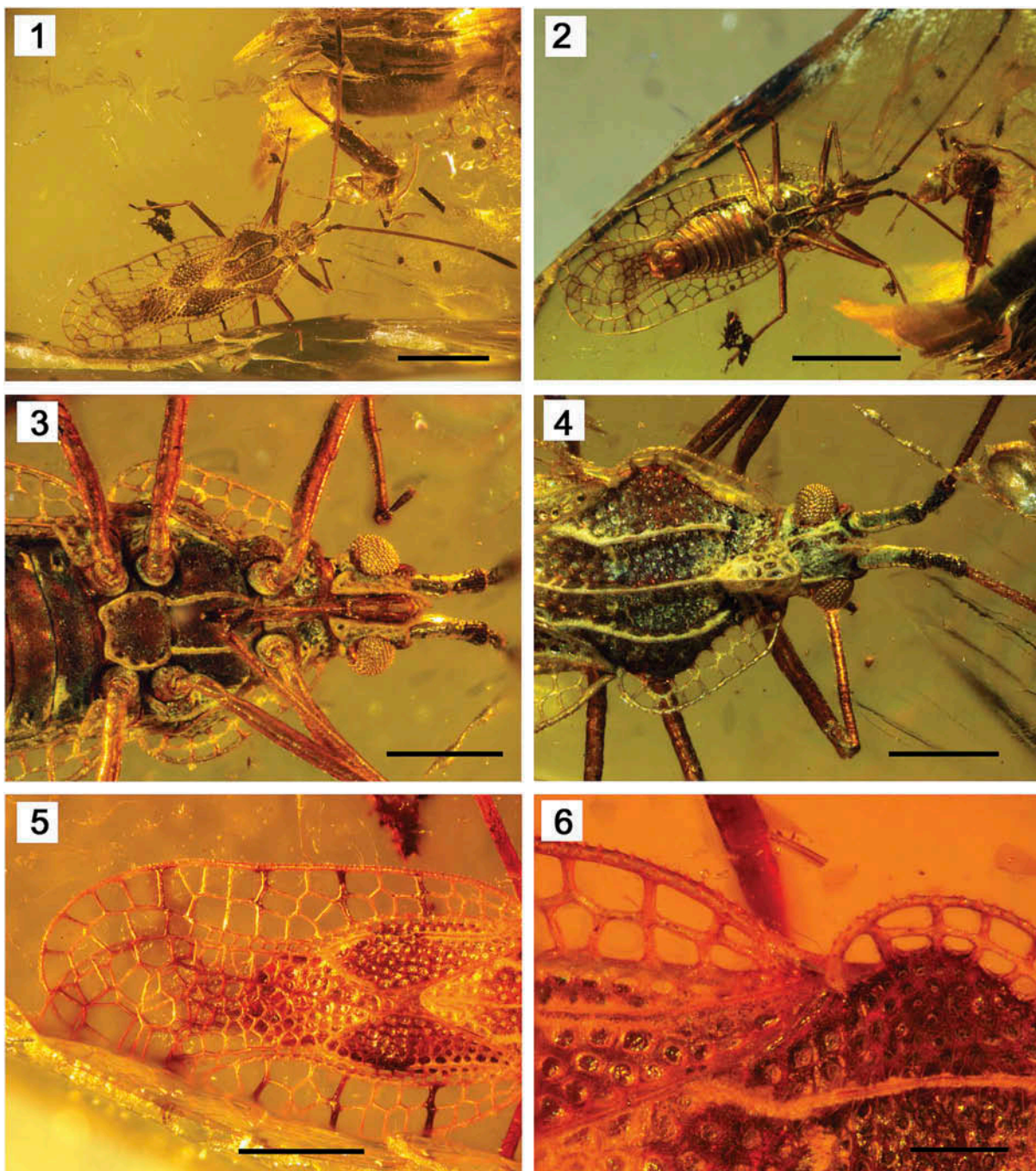
### Material and methods

The amber piece was cut and shaped. The original external surface of the piece has been removed by polishing. Final lustration was done using diatomite powder. The specimen was examined under Nikon SZ10 and Olympus SZX9 stereomicroscopes. Photographs were taken with an Olympus E-3 digital camera and an MU900 Amscope digital camera. All digital pictures have been reconstructed using Helicon Focus software.

### Systematic paleontology

**Family:** Tingidae (Laporte, 1832)  
**Subfamily:** Tinginae (Laporte, 1832)  
**Genus:** *Leptopharsa* (Stål, 1873)  
*Leptopharsa tacanae* n. sp

\*Corresponding author. Email: [coty.david@gmail.com](mailto:coty.david@gmail.com)



**Figures 1–6.** 1, General dorsal view of *Leptopharsa tacanae*, with a springtail (*Collembola* sp.). 2, General ventral view of *Leptopharsa tacanae*, with a springtail (*Collembola* sp.). 3, Ventral view of the thorax and head. 4, Dorsal view of thorax and head. 5, General view of Hemelytra. 6, Detail of the marginal veins of hemelytra and paranota, and of the pronotal carinae.

**Type specimen.** TOT158.1, coll. David Coty, provisionally stored in the Entomology Department, MNHN, Paris.

**Diagnosis.** Minute spinules bearing short, thin and erected setae on marginal veins of hemelytra and paranota; four cross-veins of the costal area are much darker than the rest of hemelytra; diameter of eyes is almost equal to head length; hemelytra not divergent; antennae

almost as long as body length; sutural area divided in two parts, separated by a posterior branch of Cu; hood high and narrow, triangular in dorsal and in lateral view, not covering head; paranota with two rows of subrectangular cells.

**Age and locality.** Late Oligocene–middle Miocene, Yalbantuc River, Totolapa, Chiapas, Mexico.

**Etymology.** The species name is derived from the Tacana volcano, second highest peak in Central America, located at the border between Mexico and Guatemala.

**Measurements (in mm).** Body length (with wings) 3.20 (without wings) 2.14; body width (with wings) 1.11; pronotum length (without hood, with pronotal process) 0.93; pronotum width (with paranota) 0.90 (without paranota) 0.73; head length (not taking in account the spines) 0.26; head width 0.42; general length of antenna 2.50; length of antennal segments I: II: III: IV = 0.27: 0.13: 1.62: 0.48; length of hemelytra 2.12; length of discoidal area 0.94; width of discoidal area 0.25; legs lengths not given, as they cannot be measured with accuracy.

**Description.** This specimen is somewhat elongate and moderately narrow; hemelytra hyaline; true colors hard to determine, slightly altered by taphonomy, but at least differences between lighter and darker color patterns well distinguishable; parameres partly visible (male).

Head short and broad, 1.6 times as wide as long, bearing five long spines, two occipital spines and three frontal spines; the two occipital spines, located on both side of vertex, are long, thin and slender, very acute and very slightly curved, fully plated against head; unlike occipital spines, the three occipital spines have a cone-like appearance; distinctly arisen upward; the “paired” frontal spines are very contiguous, converging, looking like a spine that would have been cut in two, and located just above and between the two antennal bases; third frontal spine located above the “paired” spines, as wide and as long as one of paired spines; eyes large, rounded, strongly convex and protruding, almost as long as head; antennae thin and long, almost reaching total body size; scape almost two times as long as pedicel; third antennal segment long, more than three times longer than apical segment, bearing dense, thin and very short semi-erected setae; apical segment dark, with dense, short, semi erected setae, articulated at apex of third segment; bucculae contiguous, closed anteriorly and covering the rostrum in lateral view; rostrum quite short, not reaching hind margin of metathorax; rostral sulcus distinctly wide, not interrupted by two transverse carinae between meso- and metathorax; mesosternal carinae almost parallel, but slightly converging in anterior part; metasternal carinae very slightly elevated, forming very low rectangular cells; metasternal carinae forming posteriorly a transverse rib closing rostral sulcus (Figure 3).

Hood high and narrow, triangular in dorsal and in lateral view, not covering head; each paranota with two rows of subrectangular cells and with marginal veins sparsely covered with minute spinules bearing short, thin and erected setae (Figure 6); anterior part of paranotum very slightly sinuous; posterior part of paranotum strongly curved, not forming an angle, and distinctly

more vertically arisen than middle and anterior part of paranotum; pronotal disc strongly convex, covered with large punctures, and very sparse and short setae; pronotal process flat; pronotum with three white, parallel, longitudinal carinae, bearing one row of very low rectangular cells; a pair of moderately long, thin, horizontally erected setae located on both sides of carinae (Figure 6); median carina slightly higher at boundary of disc and posterior pronotal process.

Hemelytra hyaline, not divergent (marginal veins parallel) long, extended much beyond abdominal apex, divided into costal, sub-costal, discoidal, and sutural area; as for paranota, marginal veins sparsely covered with minute spinules bearing short, thin and erected setae (Figure 6); four cross-veins in costal area clearly much darker than rest of Hemelytra (Figure 5); costal area wide, with two rows of subrectangular and sub-pentagonal cells in its major part, except in median part, where two cells intercalate between two rows (see Figure 5); subcostal area very narrow and with two rows of very small cells on most of its length, turning into one row where cells, basally very small, are becoming increasingly larger in apical part; discoidal area rather short and wide, representing 0.44% of hemelytral length, with very small cells, containing five rows of cells on widest part; vein M+R+CU, separating subcostal and sutural area slightly curved; sutural area divided in two parts, separated by a posterior branch of Cu, almost straight basally but slightly zigzagged distally, emerging at 2/3 of posterior margin of discoidal area; first part of sutural area located beyond distal part of discoidal area and above posterior branch of Cu, containing in most of its length four rows of small cells, getting larger while advancing to apex; second part of sutural area located between posterior branch of Cu and posterior margin of wing, containing one row of moderately large and mostly subrectangular cells, with all cross-veins almost parallel.

### Discussion

After the key to genera from North and Central America of Hurd (1946), our specimen falls in the genus *Leptopharsa* by the following characters: scutellum concealed and clavus not apparent, hemelytra areas distinct (Tinginae); pronotum without a posteromedian vesicle; hemelytra not three times as broad as pronotum; paranota not produced forward, with lateral margins convex; antennae not longer than entire insect; paranota without spiniferous margins; paranota biseriate, not reflexed downward, not limited to humeri, without basal fold anteriorly, not reflexed over disc of pronotum; rostral channel not interrupted by transverse carinae at meso–metasternal suture; antenna with segment 4 articulated at apex of segment 3; collar inflated into a distinct hood; bucculae contiguous;

five head spines; median carina uniseriate, low; paranota reflexed; discoidal area not greatly raised, flat, not over half as long as hemelytra; rostral channel with carinae parallel on mesosternum. It also falls in the same genus following the key to the Mexican Tingidae of Brailovsky & Torre (1986).

Among the genera more or less similar to *Leptopharsa* that are not taken into account in Hurd (1946) or Brailovsky & Torre (1986), our specimen differs from *Dicrotingis* Drake and Ruhoff, 1960 in the presence of five head spines (Drake & Ruhoff 1960b). It differs from *Corythauma* Drake and Poor, 1939 in the smaller thoracic hood (Drake & Poor 1939). It differs from *Pliobyrsa* Drake and Hambleton 1946 in the hemelytra not gradually widened posteriorly (see Drake & Hambleton 1938, figure 1; 1946).

The habitus of our fossil is very similar to that of the type species of *Leptopharsa*, *L. elegantula* Stål, 1873, the differences being in the coloration of the hemelytra (see photograph of the type of *L. elegantula* at [http://www2.nrm.se/en/het\\_nrm/e/leptopharsa\\_elegantula.html](http://www2.nrm.se/en/het_nrm/e/leptopharsa_elegantula.html)). Our fossil is also quite similar to the fossil species *Leptopharsa poinarii* (Golub & Popov 2000b). It differs from this species because it has a larger head compared to the body size, larger eyes compared to head size, four cross-veins in the costal area that are clearly much darker than the rest of hemelytra; while in *Leptopharsa poinarii*, the coloration seems to be homogeneous, a smaller size (3.20 mm long instead of 4.25 mm in *L. poinarii*), and sutural area divided in two parts, separated by a posterior branch of Cu. Our specimen can therefore be considered as a new species, showing that the Totolapa amber paleoentomofauna seems to have some close affinities with the Dominican one (Coty et al. 2013).

However, we avoid comparing our fossil with the modern species of *Leptopharsa*, as the phylogeny of the Tingidae is still poorly investigated (Guilbert 2004). No molecular phylogeny is available, and cladistics analyses of the family are still scarce and controversial (Lis 1999; Guilbert 2001, 2004). Therefore, no general revision of the family is available, rendering quite delicate any attempt to insert our specimen in an evolutionary and worldwide biogeographic perspective, even if it adds a new fossil taxon for this future revisionary work. It is not surprising that, as already mentioned by Drake & Ruhoff (1960a), large polytypic genera of the family (like *Leptopharsa*) need much more thorough analyses. Froeschner (1976) and Duarte Rodriguez (1987) also pointed out the necessity of a revision for this mostly Nearctic and Neotropical genus; Duarte Rodriguez (1987) questioned the validity of the attributions of some species to this genus from the Malagasy and Afrotropical regions, out of the America.

As the current classification of the Tingidae is mainly based on external morphology (Drake and Ruhoff 1965; Péricart 1983; Guilbert 2004), as the sexual dimorphism is very weak (Péricart 1982), and as Tingidae are generally very well preserved in amber (Golub & Popov 2000b, 2003; Nel et al. 2004; Golub et al. 2008), it will be possible to include these fossils in future phylogenetic analyses, which are infrequent in paleoentomology.

#### Acknowledgments

DC thanks his friends, Manuel Ramirez and his son Heriberto, owners and miners of Salt River Mine (Totolapa), and their family, for their great help in field research.

#### References

- Brailovsky H, Torre L. 1986. Hemiptera-Heteroptera de Mexico 36. Revisión genérica de la familia Tingidae Laporte. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología. 56(3):869–932.
- Coty D, Salamé Y, Nel A, Azar D. 2013. A new psychodid fly from Mexican amber (Diptera; Psychodidae). In: Azar D, Engel MS, Jarzembowski E, Krogmann L, Nel A, Santiago-Blay J, editors. Insect evolution in an amberiferous and stone alphabet. Proceedings of the 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Brill, Leiden, Boston; April 2013, Byblos, Lebanon. p. 13–25.
- Coty D, Aria C, Garrouste R, Wils P, Legendre F, & Nel A. 2014. The First Ant-Termite Syninclusion in Amber with CT-Scan Analysis of Taphonomy. PLoS ONE. 9(8): e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410
- Drake CJ, Hambleton EJ. 1938. Brazilian Tingitoidea (Hemiptera) (Part IV). Arquivos do Instituto Biológico Sao Paulo. 9:51–57.
- Drake CJ, Hambleton EJ. 1946. Three new species and a new genus of American Tingidae. Entomological News. 57:121–125.
- Drake CJ, Poor ME. 1939. Some Tingitidae (Hemiptera) from the eastern hemisphere. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society. 10:203–207.
- Drake CJ, Ruhoff FA. 1960a. Lace-bug genera of the World. Proceedings of the United States National Museum. 112:1–105.
- Drake CJ, Ruhoff FA. 1960b. Tingidae: new genera, species, homonyms, and synonyms (Hemiptera: Tingidae). Great Basin Naturalist. 20:29–38.
- Drake CJ, Ruhoff FA. 1965. Lace-bugs of the World: a catalog (Tingidae). Bulletin of the United States National Museum. 243:634.
- Duarte Rodriguez P. 1987. African Tingidae. 42: on the species currently treated as *Leptopharsa* Stal and *Perissonemia* Drake et Poor, with the description of a new genus. Entomologica Scandinavica. 18:105–109.
- Froeschner RC. 1976. Description of a new species of lace bug attacking the oil palm in Colombia (Hemiptera: Tingidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington. 78:104–107.
- Golub VB, Popov YA. 2000a. New cantacaderid lace bugs from Dominican amber (Heteroptera: Tingidae, Cantacaderinae). Acta Geologica Hispanica. 35:165–169.

- Golub VB, Popov YA. 2000b. New Cenozoic lace bugs (Heteroptera: Tingidae). *Paleontological Journal*. 34(Suppl. 3):S.290–S.297.
- Golub VB, Popov YA. 2003. Two new species of lace bugs from Dominican amber (Heteroptera: Tingidae: Tinginae). *Annals of the Upper Silesian Museum (Entomology)*. 12:101–110.
- Golub VB, Popov YA. 2008. A new species of Tingoidea (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. *Paleontologicheskii Zhurnal*. 1:88–91.
- Golub VB, Popov YA, Guilbert E. 2008. *Phymacysta stysi*, a new species of lace bug from Dominican amber (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae: Tinginae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. 48:485–490.
- Guilbert E. 2001. Phylogeny and evolution of exaggerated traits among the Tingidae (Heteroptera: Cimicomorpha). *Zoologica Scripta*. 30:313–324.
- Guilbert E. 2004. Do larvae evolve the same way as adults in Tingidae (Insecta: Heteroptera)? *Cladistics*. 20:139–150.
- Heiss E, Guilbert E. 2013. Two new genera and species of Tingidae from Cretaceous amber from Myanmar (Burma) (Hemiptera: Heteroptera). *Zootaxa*. 3736:379–386.
- Hurd MP. 1946. Generic classification of North American Tingoidea (Hemiptera-Heteroptera). *Iowa State College Journal of Science*. 20:429–493.
- INEGI. 1985. Carta Geológica, E15–11 (Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. Mexico City, Mexico: SPP/INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática.
- Lambert JB, Frye JS, Lee TA Jr, Welch CJ, Poinar GO Jr. 1989. Analysis of Mexican amber by Carbon-13 NMR Spectroscopy. *Archeological Chemistry*. 4:381–388.
- Lis B. 1999. Phylogeny and classification of Cantacaderini [= Cantacaderidae stat. nov.] (Hemiptera: Tingoidea). *Annales Zoologici*. 49:157–196.
- Nel A, Waller A, De Ploëg G. 2004. The oldest fossil Tingidae from the lowermost Eocene amber of the Paris basin (Heteroptera: Cimicomorpha: Tingoidea). *Geologica Acta*. 2:37–43.
- Péricart J. 1982. Les Hémiptères Tingidae: position systématique, morphologie, biologie et importance économique. *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 87:239–244.
- Péricart J. 1983. Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens. *Faune de France*. 69:620.
- Perrichot V, Nel A, Guilbert E, Neraudeau V. 2006. Fossil Tingoidea (Heteroptera: Cimicomorpha) from French Cretaceous amber, including Tingidae and a new family, Ebboidae. *Zootaxa*. 1203:57–68.
- Schuh RT, Slater JA. 1995. *True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera)*. Classification and natural history. Ithaca and London: Comstock Publishing Associates, Cornell University Press.
- Wappler T. 2003. New fossil lacebugs (Heteroptera: Tingidae) from the Middle Eocene of the Grube Messel (Germany) with a catalog of fossil lace bugs. *Zootaxa*. 374:1–26.
- Wappler T. 2004. The first lace bug (Insecta: Heteroptera: Tingidae) from the Lower Oligocene deposits near Céreste, France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 5:278–288.
- Wappler T. 2006. *Lutetiacader*, a puzzling new genus of Cantacaderid lace bugs (Heteroptera: Tingidae) from the Middle Eocene Messel maar, Germany. *Palaeontology*. 49:435–444.



# The First Ant-Termite Syninclusion in Amber with CT-Scan Analysis of Taphonomy

David Coty<sup>1\*</sup>, Cédric Aria<sup>2,3</sup>, Romain Garrouste<sup>1</sup>, Patricia Wils<sup>4</sup>, Frédéric Legendre<sup>1</sup>, André Nel<sup>1</sup>

**1** Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB, UMR 7205 CNRS UPMC EPHE, Paris, France, **2** Department of Natural History-Palaeobiology, Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canada, **3** Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada, **4** CNRS UMS 2700, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

## Abstract

We describe here a co-occurrence (i.e. a syninclusion) of ants and termites in a piece of Mexican amber (Totolapa deposit, Chiapas), whose importance is two-fold. First, this finding suggests at least a middle Miocene antiquity for the modern, though poorly documented, relationship between *Azteca* ants and *Nasutitermes* termites. Second, the presence of a *Neivamyrmex* army ant documents an in situ raiding behaviour of the same age and within the same community, confirmed by the fact that the army ant is holding one of the termite worker between its mandibles and by the presence of a termite with bitten abdomen. In addition, we present how CT-scan imaging can be an efficient tool to describe the topology of resin flows within amber pieces, and to point out the different states of preservation of the embedded insects. This can help achieving a better understanding of taphonomical processes, and tests ethological and ecological hypotheses in such complex syninclusions.

**Citation:** Coty D, Aria C, Garrouste R, Wils P, Legendre F, et al. (2014) The First Ant-Termite Syninclusion in Amber with CT-Scan Analysis of Taphonomy. PLoS ONE 9(8): e104410. doi:10.1371/journal.pone.0104410

**Editor:** Judith Korb, University of Freiburg, Germany

**Received:** February 21, 2014; **Accepted:** July 8, 2014; **Published:** August 20, 2014

**Copyright:** © 2014 Coty et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Funding:** This study is supported by the French ISYEB, UMR 7205 CNRS, UPMC and EPHE, and the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness project CGL2011-23948/BTE. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

\* Email: coty.david@gmail.com

## Introduction

Ants and termites represent ecologically critical organisms in intertropical and subtropical ecosystems, impacting by their abundance, organization and variety of occupied niches the availability of nutrients as well as the composition of soils [1–5]. Although conspicuous and ecologically meaningful, the relationships between these key eusocial insects are sparsely documented. The data gathered so far have reported on ant predatory behaviour over termites [6–9] and/or termite nest (termitaria) occupation by ants [10–13]. The question of the antiquity of these relationships remains untackled, which overlaps with elucidating the age and stability of modern ‘hot spots’ of biodiversity occupied by these insects. Ants and termites are recorded since the early Cretaceous [14,15], but there is yet no fossil record of interactions between these two taxa. This is despite the fact that ants are very common in the Neogene Neotropical and Eocene Baltic amber [16]. They can be found in syninclusions with numerous other insects of various groups, therefore giving possibilities to track the origin of extant behaviours involving these organisms in the fossil record [17,18]. The term ‘syninclusion’ is therefore intended here in the sense of Koteja [19], for multiple organic inclusions in the same piece of amber, essential for understanding arthropods paleobehaviours in past environments.

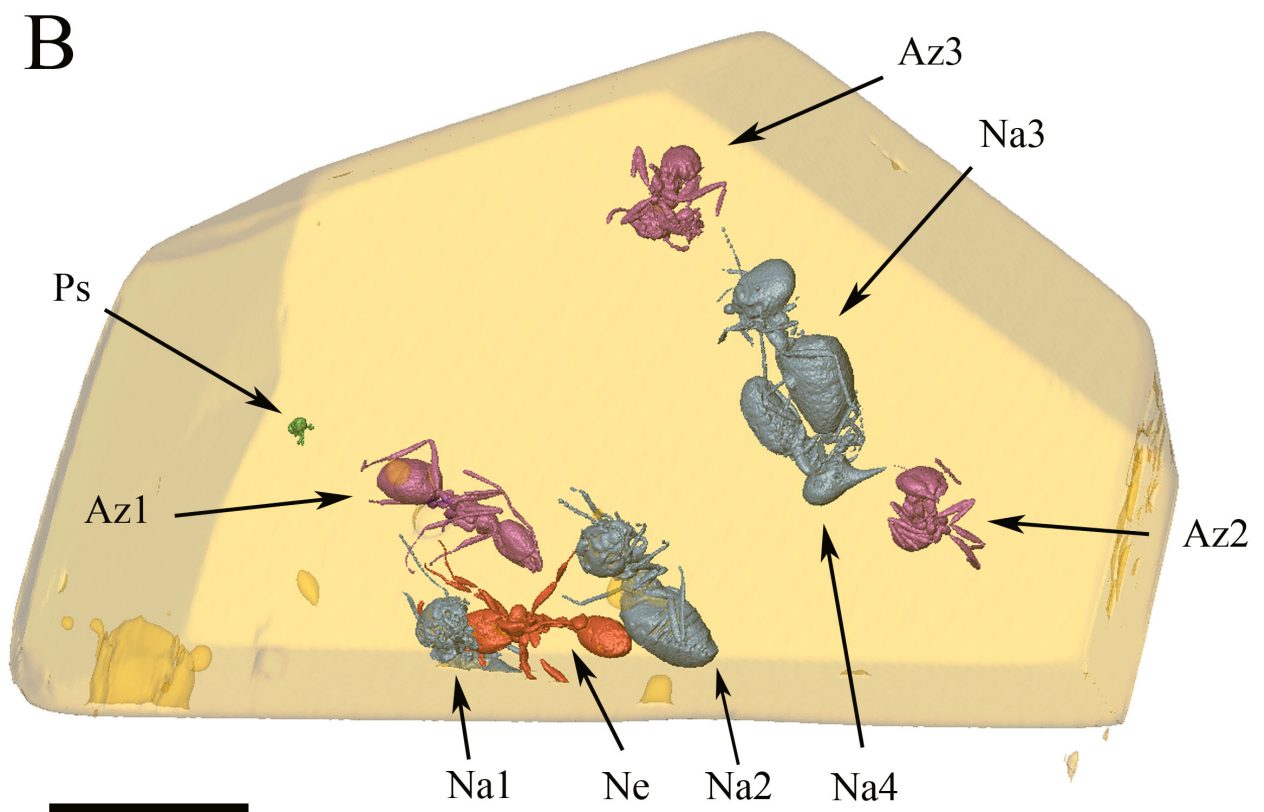
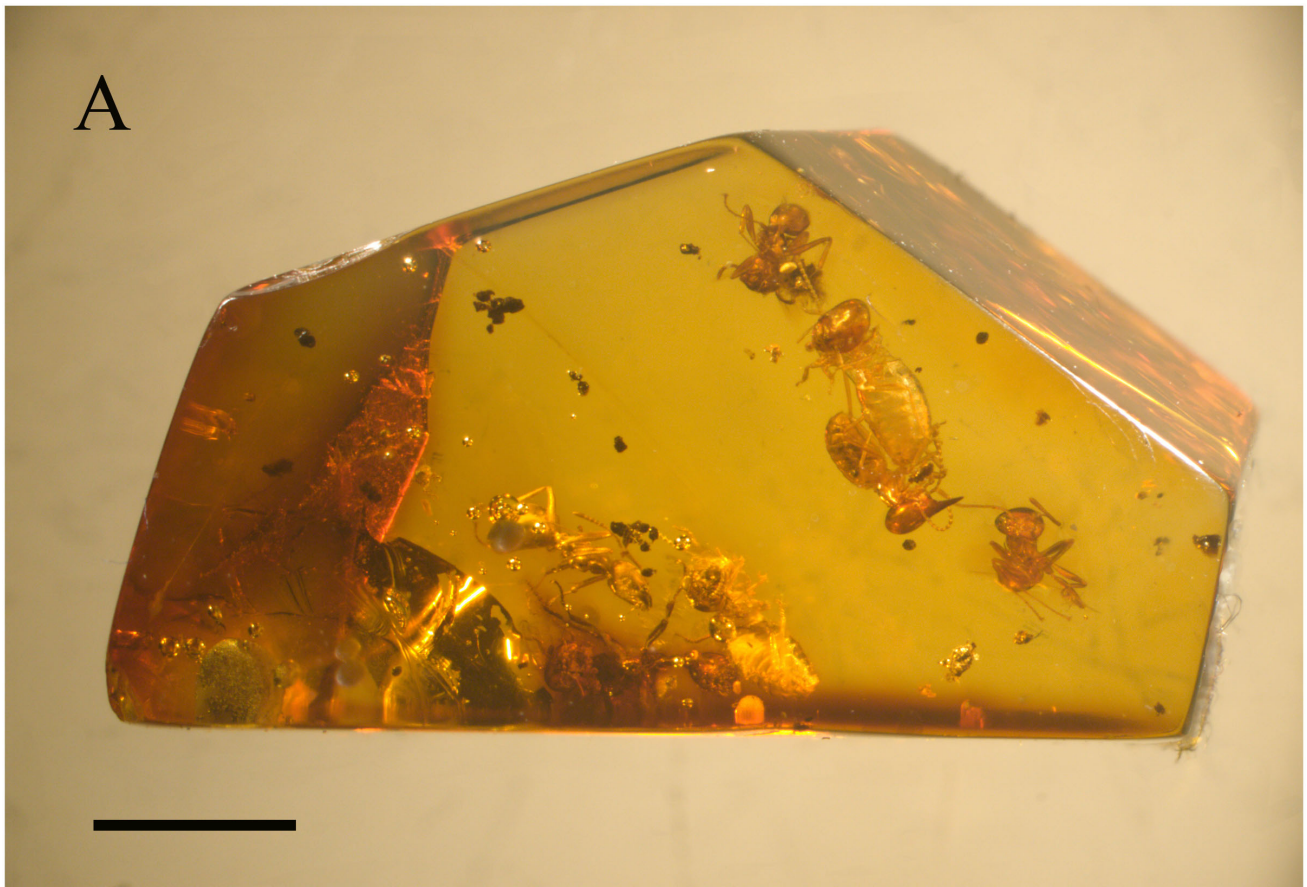
We aim here to describe the first syninclusion of termites and ants (for a review of syninclusions see [18]) in a piece of Mexican amber from the Totolapa deposit, together with an adult Psocodea (Figures 1A–B, S1, S2). The exceptional feature of this syninclusion lies in the fact that a raider ant (*Neivamyrmex*) and inquiline ants (*Azteca*) are entrapped together with *Nasutitermes* termites,

thus ensuring that these genera were present at exactly the same time and shared at least a part of their ecological niche.

Using CT-scan analysis with the purpose to improve access to taphonomically concealed features, we discovered that our amber piece was the result of several different flows and that the preservation of internal organic structures differed between insects. If tomographic analyses have already been widely used for taxonomical studies of insects, reconstructions of their external and internal morphology [20–26], and to illustrate a syninclusion in amber [27], we also use here the CT-scan as a tool to analyze the results of taphonomical processes in an amber syninclusion.

## Material, Locality and Method

This amber piece was discovered in a batch of crude amber acquired by one of us (DC) from locals exploiting the Totolapa amber deposit (Salt River Mine). Later, the piece was offered to the Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (specimen MNHN.F.A49933). Totolapa is a village located in the central depression of Chiapas, 70 km south-east of Tuxtla Gutiérrez, the capital of Chiapas State. The Salt River amber mine, exploited since 2007 by Manuel Ramirez and his son Heriberto, is 1 km north of Totolapa, on the banks of the Salt River. The arthropod fauna collected by DC is currently under study. The age of the main Mexican amber locality, Simojovel, is still in debate, between Late Oligocene to Middle Miocene [28–33]. According to a geological map of the Instituto Nacional de Estadística y Geografía [34] Totolapa amber would be Eocene in age, but a recent geological study of the Totolapa deposit suggests that the material originates from the Early Miocene Mazantic and Balumtum





**Figure 1. General configuration of the syninclusion.** (A) Overview of the amber piece, under optical microscope. scale bar = 3 mm. (B) Three-dimensional replica of the same; colours define taxonomic groups, viz. purple for *Azteca* ants, blue for *Nasutitermes* termites, red for *Neivamyrmex* ant, green for small Psocodea. Labels: Az1, *Azteca* ant nearest to predation scene; Az2 and Az3, two other *Azteca* ants, both trapped in a flow distinct to that of the others inclusions and whose physical density matches that of the *Nasutitermes* soldier; Na1, *Nasutitermes* worker trapped between the *Neivamyrmex* mandibles; Na2, isolated *Nasutitermes* termite closest to predation scene; Na3, *Nasutitermes* worker with damaged gaster; Na4, *Nasutitermes* soldier; Ne, *Neivamyrmex* ant; Ps, Psocodea; Scale bar = 3 mm. doi:10.1371/journal.pone.0104410.g001

formations on top of Eocene marine facies [35]. As a matter of fact, Lambert et al. [36] suggested after a Carbon13 NMR spectroscopy study made on Baltic, Dominican and Mexican amber, that Simojovel and Totolapa amber came from the same palaeobotanical source; while Dominican amber, even if also closely related, shows more differences with both Mexican deposits. We therefore consider that the age of Totolapa amber is most probably between late Oligocene to middle Miocene and that the producing tree could also be *Hymenaea mexicana* [37] or a *Hymenaea* of undetermined species. Further geological studies are therefore needed to discover the precise age of Totolapa amber.

The original external surface of the amber piece has been removed by polishing; final lustration was done using diatomite powder. The specimens were examined under Nikon SZ10 and Olympus SZX9 stereomicroscopes. Photos were taken with an Olympus E-3 digital camera. Several digital pictures were reconstructed using Helicon Focus software.

X-ray tomography was realised in the AST-RX service (CT scan facility of the MNHN, UMS 2700), using a v|tome|x L240-180 from GE Sensing and Inspection Technologies phoenix|x-ray, with a X-Ray 180 KV/15 W nanofocus transmission tube, as well as a movable detector formed by a 20242 pixels (200 microns pixel). The voxel size of the reconstructed volume is 11.2  $\mu\text{m}$ . 3D reconstructions and movies have been made using AVIZO 7.0 software. Variations in the material density in the amber piece are visible through changes of coloration from black (low density) to white (high density).

No permits were required for the described study.

### Systematic palaeontology

Identifications of the specimens were possible at the generic level but not at the specific level, for the reasons indicated below.

Order Isoptera Brullé, 1832; Family Termitidae Latreille, 1802; Subfamily Nasutitermitinae Hare, 1937; Genus *Nasutitermes* Dudley, 1890; *Nasutitermes* species (Figures 1B, 2A–C).

Comments. Typical workers and soldier termites assignable to *Nasutitermes* sp. by the following diagnostic characters: soldier with vestigial mandibles, with points; head capsule rounded, without constriction behind antennae; presence of a glabrous and narrow-tipped conical frontal tube (nasus); pronotum saddle-shaped and proctodeal segment not forming a loop on the right side of abdomen.

In Mexican amber, *Nasutitermes* was hitherto known only from imagos [38], to which our fossil soldier cannot be compared. From the two species known by soldiers in coeval Dominican amber, i.e. *N. electornasutus* Krishna, 1996 and *N. rotundicephalus* Krishna and Grimaldi, 1999, our fossil differs by its bare head as opposed to a head with long setae [39,40]. Finally comparison of a new fossil *Nasutitermes* with the approximately 260 known modern species is highly difficult, given the absence of a reliable key and the uneven reliability of the various descriptions. We therefore do not ascribe our fossil to any particular species, and instead left it as *Nasutitermes* sp.

Order Hymenoptera Linné, 1758; Family Formicidae Latreille, 1809; Subfamily Dolichoderinae Forel, 1878; Genus *Azteca* Forel, 1878; *Azteca* species. (Figures 1A–B, 2A).

Comments. Dolichoderine ant with the following characters: nodiform petiole; unarmed hypostoma and propodeum; developed eyes; vertical first gastral tergite and anterior clypeal margin without a broad median concavity [41].

These *Azteca* ants will be described in a future paper, encompassing all the other *Azteca* present in the David Coty Totolapa amber collection.

Order Hymenoptera Linné, 1758; Family Formicidae Latreille, 1809; Subfamily Ecitoninae Forel, 1893; Genus *Neivamyrmex* Borgmeier, 1940; *Neivamyrmex* sp. (Figures 1A–B, 2A–C).

Comments. Ecitonine ant with the following diagnostic characters: eyes absent or reduced to an ommatidium; promesonotal suture absent or vestigial; antenna 12-segmented; antennal sockets fully exposed; absence of a preapical tooth on inner curvature of mid and hind pretarsal claws.

Only two fossil Ecitoninae, both from Dominican amber, are currently recorded: *Neivamyrmex ectopus* [42] and an undescribed army ant associated with a prey wasp pupa [43]. *Neivamyrmex ectopus* differs from our specimen in having a petiole with a subpetiolar process. Nevertheless, as the cuticle of our fossil specimen is badly preserved, and as we cannot reshape the amber piece (to preserve the syninclusion as a whole) in order to access further taxonomic details, we refrain from ascribing a new species.

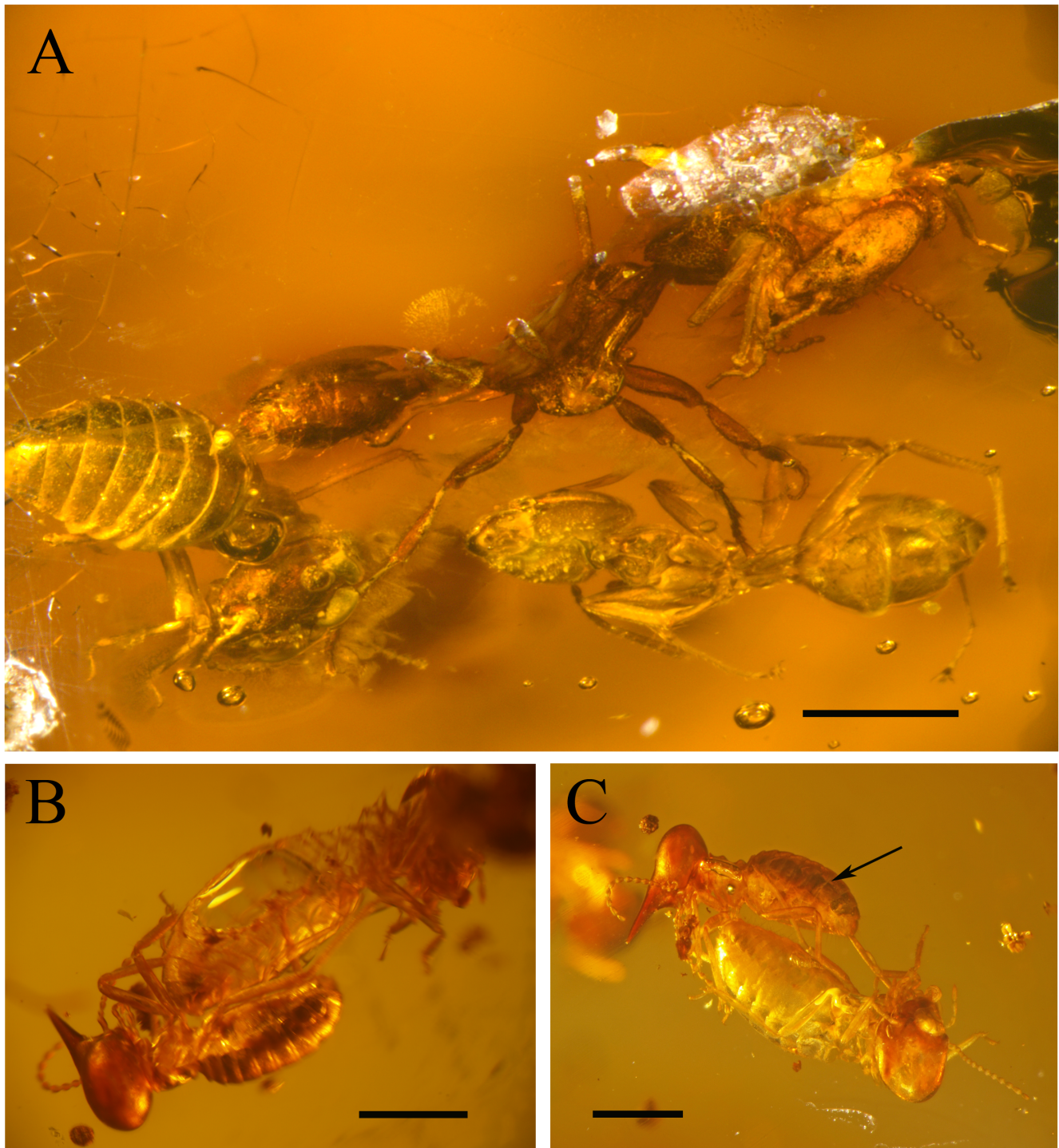
### General description of the amber piece

Our amber piece is 1.6 cm long, 1.0 cm wide and 1.2 cm high. It contains three *Azteca* ants (specimens Az1, Az2, and Az3 in Figure 1B), one *Neivamyrmex* ant (specimen Ne in Figure 1B), four *Nasutitermes* termites (Na1, Na2, Na3, and Na4, in Figure 1B), and a Psocoptera (specimen Ps in Figure 1B). The *Neivamyrmex* ant (Ne) holds a minor termite worker (Na1) between its mandibles (Figure 2A). In their vicinity, we can find one of the *Nasutitermes* workers (Na2) an *Azteca* ant (Az1), and a Psocoptera (Ps). Further away are grouped together two contiguous *Nasutitermes* termites, a soldier (Na4) with preserved digestive tube (Figure 2C), and a worker (Na3) with the gaster partly damaged (Figure 2B). The two remaining *Azteca* ants (Az2 and Az3) stand aside from both groups, and one from the other. See Figure S1 for a 3D view of the syninclusion.

### CT-scan results

X-ray tomographic analysis revealed that our amber piece is in fact made of eight distinct layers corresponding to different flows, and that the distribution of the insects does not reflect a synchronous event. The layers are delimited by sinuose surfaces whose intersections with the different tomographic slicing are rendered as sinuate lines (variations of matter density visible in the images, see Figures 3, and S2).

The fossil specimens are entrapped in two of the eight visible flows hereby identified (Figures 3, S2). Other flows are devoid of insect inclusions. The first flow with inclusions, herein named the 'predation flow set', contains the *Neivamyrmex* ant holding the minor termite between its mandibles (Ne+Na1), one *Azteca* ant



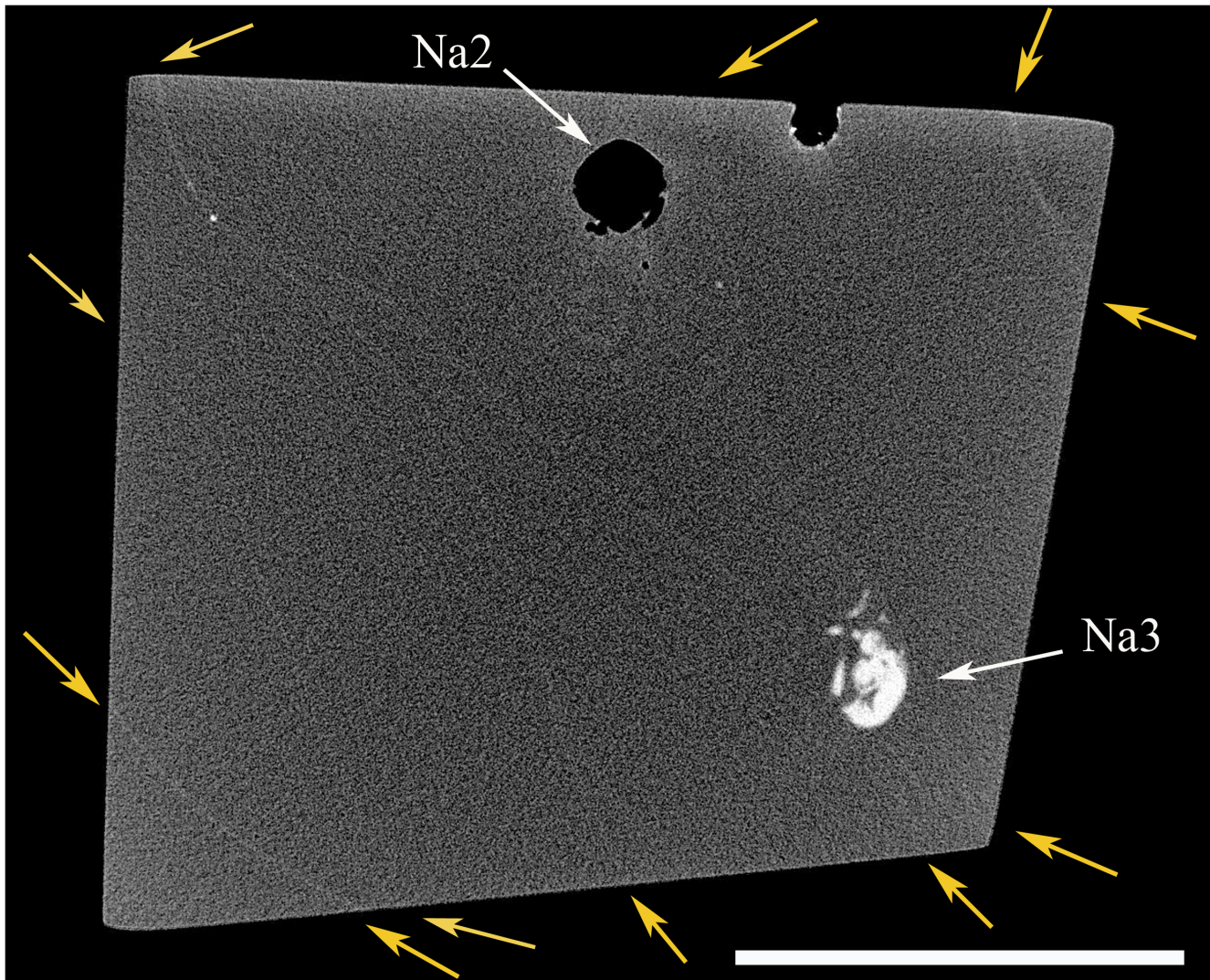
**Figure 2. Details of the syninclusion.** (A) General side view of the *Neivamyrmex* ant holding a *Nasutitermes* termite (Na1) between its mandibles, under optical microscope, scale bar = 1 mm. (B) detail of damaged gaster of *Nasutitermes* worker (Na3) closely contiguous to a *Nasutitermes* soldier (Na4), scale bar = 1 mm. (C) side view of closely contiguous *Nasutitermes* soldier (Na4) and worker (Na3), black arrow: digestive tube of *Nasutitermes* worker scale bar = 1 mm.

doi:10.1371/journal.pone.0104410.g002

(Az1), one *Nasutitermes* worker (Na2) the Psocoptera (Ps), and the two contiguous *Nasutitermes* termites (Na3+Na4). The second flow, named the 'Azteca flow set' contains the two isolated *Azteca* specimens (Az2 and Az3).

CT-scan analysis also emphasised variations in the physical density of the specimens. Empty specimens appear in black (low

density registered) on the slices obtained with the CT-scan. In our case, the *Neivamyrmex* ant (Ne), the minor termite worker trapped between its mandibles (Na1), one *Nasutitermes* worker (Na2), and one *Azteca* ant (Az1) appear as empty structures inside the amber piece (in black on the slices, see Figures 3, 4C). On the contrary, the *Nasutitermes* soldier (Na4), the *Nasutitermes* worker with the



**Figure 3. Virtual slicing from CT scan analysis showing flow boundaries.** Yellow arrows shows starting and ending points of flows limits. Na2 and Na3 belong to the same flow, strong disparity in density matter between specimens from same taxonomic groups, scale bar=5 mm. doi:10.1371/journal.pone.0104410.g003

damaged gaster (Na3) and two *Azteca* ants (Az2 and Az3) appear as full structure, denser than the amber (in white and light gray on the slices, see Figures 3, 4C–F). Thus, two coherent density sets can be distinguished in our piece of amber: the ‘*Nasutitermes* soldier density set’ and the ‘*Neivamyrmex* density set’ (Figures 4A–B).

## Discussion

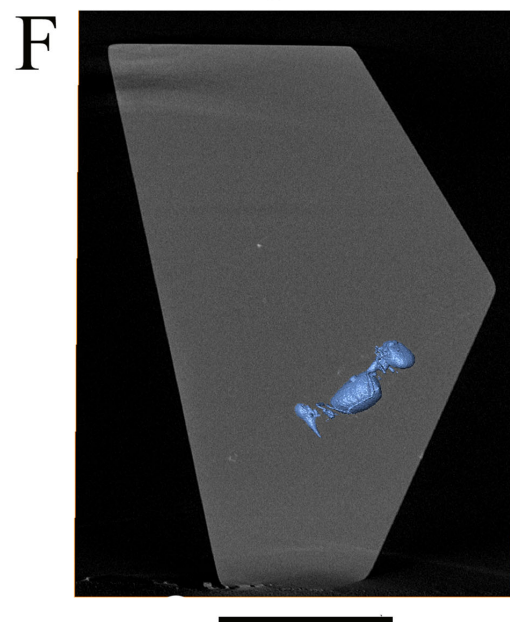
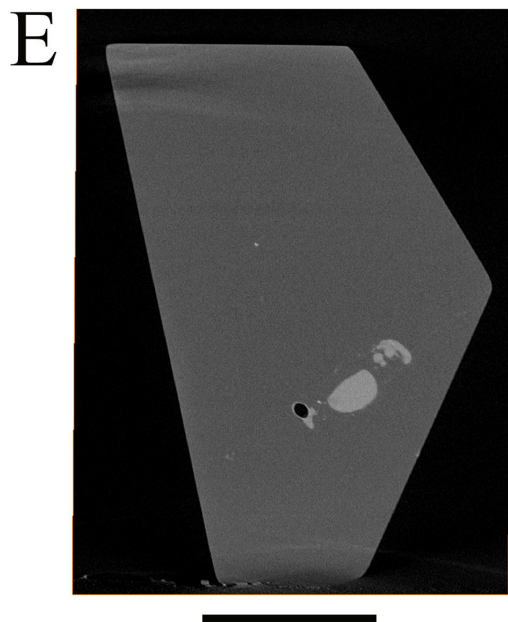
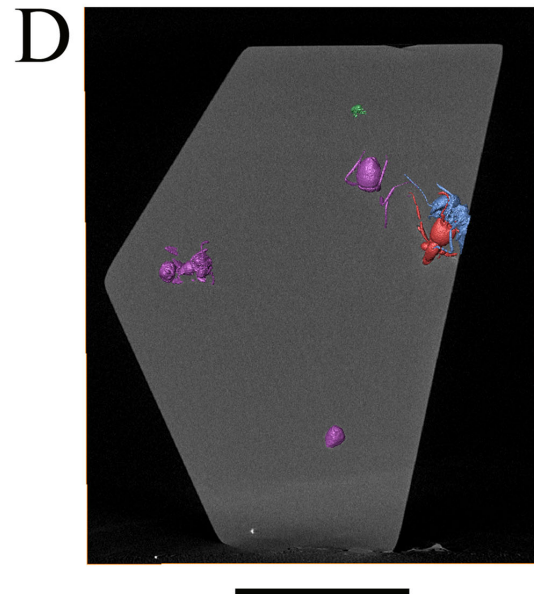
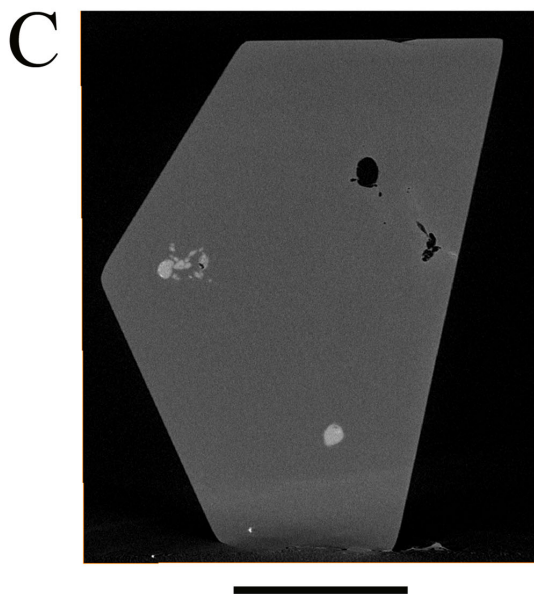
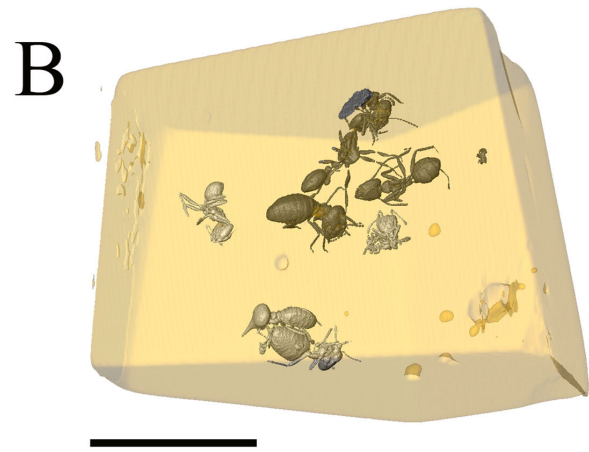
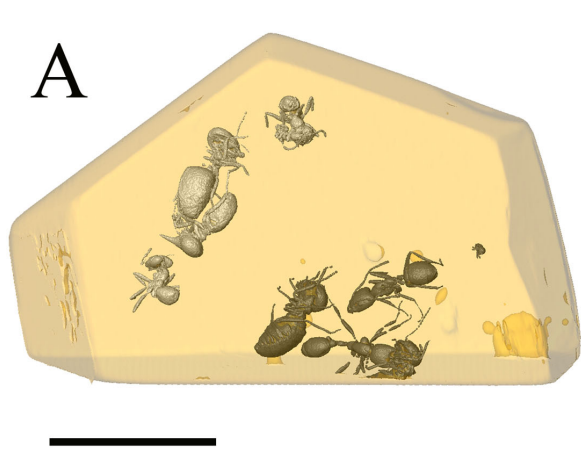
### Ants-termites interactions – palaeoecological interpretation of the syninclusion

In the Neotropics, *Nasutitermes* is often involved in relationships with ants, possibly in relation with the fact that it is the termite genus with the highest number of species building conspicuous nests [4,11]. A total of 54 extant ant species have been reported living in the different stages of the *Nasutitermes* nests [11]. Among those, *Azteca* species (*A. chartifex* Forel, 1896 and *A. gnava* Forel, 1906) have been found living at the three categorized termitaria stages (active, decadent, abandoned). The implications of extant *Azteca* in the opportunistic occupation of termitaria have been

briefly described elsewhere [10,11], but the nature of interactions is mostly unknown.

In the modern Venezuelan forests, it seems that some ants (including undetermined *Azteca* spp.) occupy the nests of *Nasutitermes corniger* (Motschulsky, 1855) to protect themselves during the flooding events of the wet season [10]. During this temporary association, termites tolerate the predation of ants on their colony, as they themselves take the opportunity to feed on dead ants which constitute a valuable source of nitrogen. Nutrients flows occur both way between termites and ant in such association. Termites may also take benefits of the presence of inquilines ants in their nests to defend their common colony against predators [1,44–46].

Cases of termites occupying parts of an active ant colony are also known [47–50]. Reasons of such cohabitations are generally unknown, although it has been noted that the contacts between ants and termites are rare in such cases, and qualified as neutral. Trager [50] mentioned that this type of association is frequent in the Neotropical region, involving different species of termites and ants.



**Figure 4. Density differences identified by CT scan.** (A–B) Three-dimensional reconstruction artificially coloured representing two different density sets. '*Nasutitermes* soldier' set in white, '*Neivamyrmex*' set in black, as in CT-scan slices, Scale bar = 5 mm. (C) reslice of the original CT scan slice showing density differences between specimens. High density in white or light gray, low density in black or dark gray (darker than amber). Az2 and Az3 clearly denser than amber, Az1 and Ne empty structures, scale bar = 5 mm. (D) same slice as in B, but with 3D reconstruction of specimens, showing slice position in syninclusion, and specimen correspondences, scale bar = 5 mm. (E) reslice of original CT-scan slices, showing *Nasutitermes* soldier (Na4) and *Nasutitermes* worker (Na3), both denser than amber, scale bar = 5 mm. (F) same slice than E, but with 3D reconstruction of specimens, showing positions of specimens, scale bar = 5 mm.  
doi:10.1371/journal.pone.0104410.g004

Also called 'The Huns of the insect world' [51], all the modern species of army ants are major predators of both invertebrates and vertebrates [52–54]. They are also known to have a preference for preying on other eusocial insects, and ants in particular [49,54–56]. Cases of predation of army ants on *Nasutitermes* are recorded in the Neotropics [57]. As mentioned by Brady [58], army ants 'never hunt or forage solitarily' but 'dispatch a mass of cooperative, leaderless foragers to locate and overwhelm prey simultaneously'.

By phylogenetic inference, it is possible to say that our Mexican amber *Neivamyrmex* had the same behaviour and biology as its modern relatives (see [59], for inferences from recent fossil). The fact that this *Neivamyrmex* army ant holds a minor termite between its mandibles (Figure 2A) supports this hypothesis. Also, the gaster of the Na3 *Nasutitermes* termite is damaged, clearly showing traces of an ant bite (size and shape of the bite marks visible in Figure 2B). Lastly a phylogenetic inference shows that the *Azteca* ants were not predated the termites but more likely living with them in the same nest, as for their modern relatives. The presence of a *Nasutitermes* soldier (generally confined inside the nest and surging out of it for defence purpose), contiguous to the termite worker that exhibits an ant bite, also enhance the hypothesis (here again for an inference of a modern behaviour, see [59]) that the resin flowed close to a *Nasutitermes* nest.

This beam of evidences suggests that the fossil army ant present in our amber piece was part of a raid, during which the *Nasutitermes* termites and *Azteca* ants, sharing the same nest or interacting in some other degree might have been attacked, as it can typically occur in modern Neotropical settings.

The predation scene could also be the result of a peculiar type of scavenger behaviour, viz. when a predator is embedded while eating a dead insect only partly embedded in resin. However, the tomography shows that there is no discontinuity (a limit between two flows) between these two animals (see below for the study of flows using tomographic slices), which implies that they have been trapped in the same resin flow and thus invalidates this hypothesis.

The stress occurring during the embedment of the living ant together with a termite could have caused it to bite the termite randomly, but in this case, the presence of another termite partly eaten is not explained.

The presence of numerous *Azteca* ants (three specimens) and *Nasutitermes* termites (four specimens) in this small piece of amber, together with a *Neivamyrmex* ant reduces the possibility that *Azteca* ants and *Nasutitermes* termites have been randomly entrapped in the resin. It suggests that they were defending their common nest against an army ant 'raid' or interacting in some other degree while attacked. A 'raid' of army ants is always a strong perturbation for these eusocial communities, against which they have to defend, which bring many individuals out of their nest, therefore enhancing the probability to have many specimens of these different taxa entrapped together in a resin flow on the tree trunk.

## Interpretation of CT-scan results

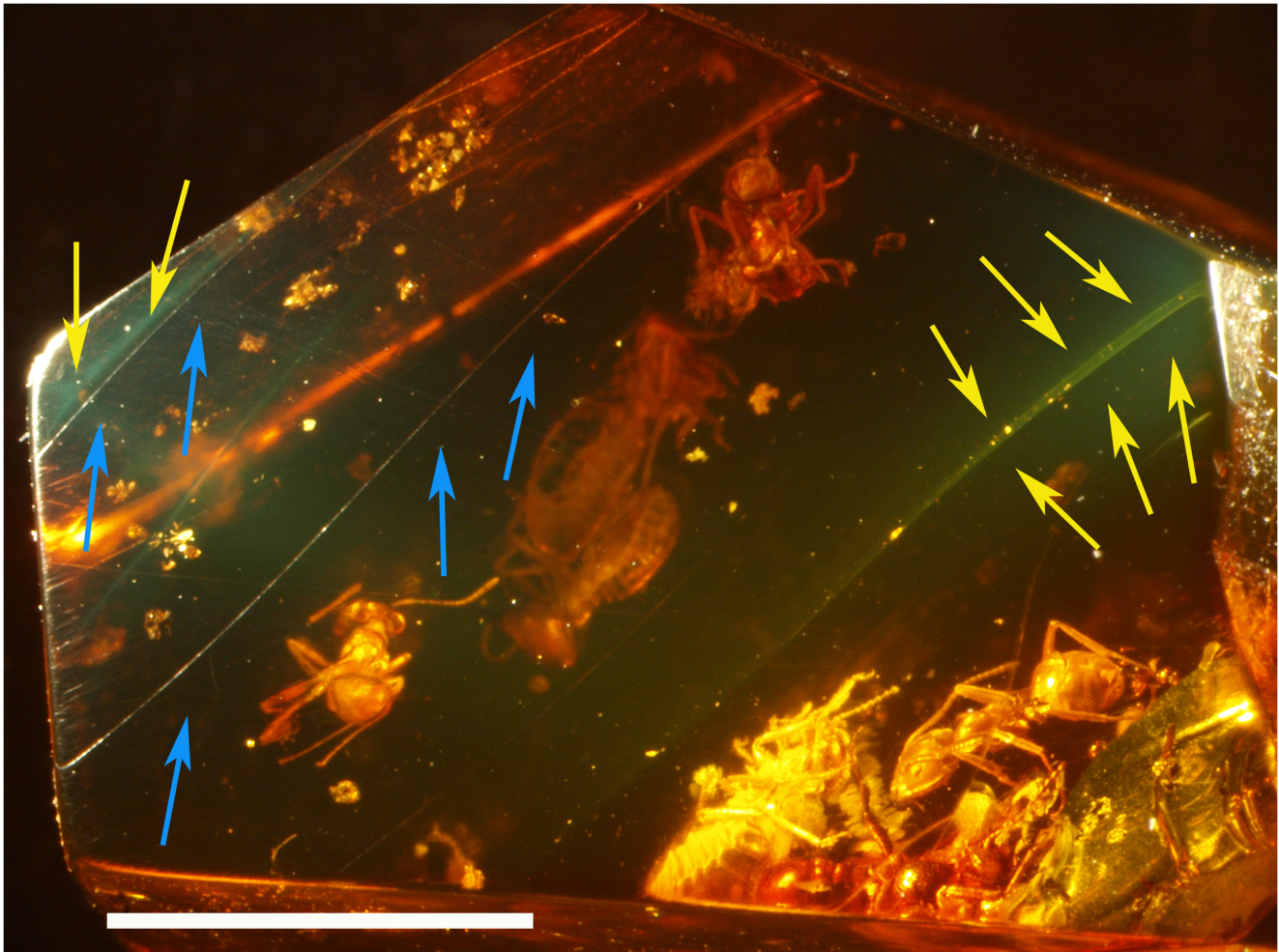
**Structure of the amber.** The fact that amber pieces are almost always the result of several flowing event has been pointed out by various authors [60,61]. Although the flow boundaries are partly visible at the surface of the amber piece (Figure 5), they are within the piece only detectable through greenish or brownish translucent surfaces, which appear under some particular view points, and light orientations (Figure 5). The CT-scan analysis therefore represents an informative enhancement allowing the clear mapping of the topology of each flow (Figure S2).

We discard the possibility that those sinuate lines could be cracks that may have occurred during the biostratinomy or the diagenesis of the amber, for two main reasons: 1) cracks never form smooth sinuate surfaces running across all the amber pieces; 2) they never follow the shape of inclusions but often damage them.

The surfaces of the flows appearing in CT-scan slices are always denser (i.e. lighter in the CT scan images) than the surrounding amber (also observed on other CT-scan slices of different amber pieces), suggesting that micro-particles, denser than the resin (not visible under optic microscope), deposited onto the amber surface before the arrival of the succeeding flow, or that a very thin layer of amber is harder at the surface contact between the two flows, as the resin was consolidated by polymerisation through sunlight and wind. The flow surfaces are nonetheless very weakly defined on the CT-scan slices and mostly not visible under optic microscope, possibly suggesting that the delays between flows might have been extremely short to limit the effects of polymerization on the flow surface, and avoid the deposition of dusts and debris on the fresh resin. It would therefore be likely that at least some relative degree of relation could exist between the density level of flow margins (in CT-scan imaging) and the time they were exposed to external elements, but further study on other material will be necessary to confirm such a hypothesis.

**Differences of density between specimens.** Since the relative density of the insects is unrelated to their taxonomy (*Azteca* ants and *Nasutitermes* termites are present in different density sets), and since there is a clear spatial homogeneity between the two density groups (Figures 4A–B), variations of physical density between the specimens themselves is likely to express taphonomical disparities. This may be related to differences in the preservation of the cuticle and the inner organic structures [61], and differences between the insects before their entombment in the fresh resin, i.e. dead versus living animals, animals with or without filled digestive tubes, etc. As a matter of fact, insects in amber are frequently empty, since most of the internal organic content is anaerobically degraded, as a result of autolysis and the activity of endogenous bacteria [62,63]. On the other hand, the preservation of internal structures (i.e. the digestive tube in the gaster of the *Nasutitermes* soldier, Figure 2C) may be due to a phenomenon of dehydration before the complete embedment in resin, as it has been shown that a pre-entombment dehydration of the insects inhibits the latter degradation process of their body inside the resin [64,65].

Following this logic, it would therefore be possible that the specimens of the '*Nasutitermes* density set' where embedded



**Figure 5. Flow margins visible under optic microscope.** Yellow arrows: 'green veils' representing limits between two flows, blue arrows: 'sinuate line' visible on surface of the amber piece, scale bar = 5 mm. doi:10.1371/journal.pone.0104410.g005

already dead, while the specimens of the '*Neivamyrmex* density set' where embedded alive.

It has to be noted that the presence of a white aureole surrounding the body of inclusions, considered to be a foam of microscopic bubbles by Mierzejewski [66] and Weitschat and Wichard [67] can also help in some cases to reveal which insects where trapped alive or dead in the resin [61], as it is possibly the result of an early diagenesis reaction between fluids, produced by decay and decomposition of labile tissues, with sugar and terpenes in the resin. However, such foams are rare in Mexican and Dominican ambers. In the present case, no foam is visible around our specimens to help us in our analysis.

The two homogenous density groups are not distinguishable under optic microscope. Some preserved internal organs are visible, but the level of preservation of the cuticles is difficult to evaluate. One particularly odd case is the *Nasutitermes* with the damaged gaster (Na3) as this gaster is obviously empty of any kind of internal structures, while CT-scan images show that its whole body is denser than the amber. The fact that the damaged part of the gaster exhibits a bite mark caused by an ant, and is entirely covered by what seems to be the edge of an air bubble (Figure 2B) strongly suggests that this specimen was dead before entombment in fresh resin. In fact, regarding what we mentioned above, if the two closely contiguous *Nasutitermes* (Na3 and Na4) are likely to

have been both dead before entombment in the resin, the similarity of their density levels may not have the same taphonomical origin, and remain to be elucidated for specimen Na3 (*Nasutitermes*).

Biostratinomic processes (the period between the moment when resin is exuded from the tree to the moment when it is buried in sediment) could also be responsible for these differences in matter density, as great differences can occur between flows in term of duration of the flowing event (viscosity), degree of humidity of the air, level and time of exposure to air and to UV, etc. Such variations can therefore create disparities in the taphonomic process between inclusions present in different flows.

If we therefore cross-compare the density distribution between specimens with the different flows in which they were embedded, our amber piece shows that the two density groups almost fit with the distribution of the specimens inside the flows, except for the closely contiguous *Nasutitermes* soldier and the *Nasutitermes* worker with a damaged gaster, as they share the same density level as the two *Azteca* ants that belong to a different flow. Regarding what has been mentioned above, this result can be due to differences between the insects themselves before entombment in the resin.

## Conclusion

Our study provides evidence that some degree of relationship between *Azteca* ants and *Nasutitermes* termites might have already existed in Central America during the late Oligocene-middle Miocene period, together with the predation of army ants on other eusocial insects in the same community. However, the condition that led to the apparition of such interactions and their stability through time are still to be elucidated.

We also show here that beside anatomic reconstruction, CT-scan imaging can be used to study the taphonomy of syninclusions by allowing a more exhaustive description of resin flow topology and sequences, as well as a ‘cartography’ of density patterns of biotic inclusions. The main question to further address is to know in which measure both flow structures of the amber pieces and physical density variations of insect bodies can help to further reconstruct necrolysis, biostatinomic and diagenetic processes that occurred in the amber and its inclusions.

## Supporting Information

### Figure S1 PDF 3D of the syninclusion.

## References

- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Belknap Harvard University Press, Springer (publ.), Cambridge, Massachusetts, USA: [xiii] + 732.
- Kaspari M (2001) Taxonomic level, trophic biology, and the regulation of local abundance. *Global Ecology & Biogeography* 10: 229–244.
- Lavelle P, Bignell D, Lepage M (1997) Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159–193.
- Martius C (1994) Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. *Pedobiologia* 38: 407–428.
- Bignell DE, Roisin Y, Lo N (2010) Biology of termites: a modern synthesis. Springer publ: 576.
- Deligne J, Quenmedey A, Blum MS (1981) The enemies and defense mechanisms of termites. In Hermann, H. R. (ed.), *Social Insects*. Volume II, Academic Press, New York: 1–76.
- Gonçalves TT, Ronaldo R Jr, DeSouza O, Ribeiro SP (2005) Predation and interference competition between ants (Hymenoptera: Formicidae) and arboreal termites (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology* 46: 1–11.
- Wilson EO (1971) The insect societies. Harvard University Press, Massachusetts: 562.
- Cornelius ML, Grace JK (1995) Laboratory evaluations of interactions of three ant species with the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 26: 291–298.
- Jaffe K, Ramos SC, Issa S (1995) Trophic interaction between ant and termites that share common nests. *Annals of the Entomological Society of America* 88: 328–333.
- Santos PP, Vasconcellos A, Jahyny B, Delabie JHC (2010) Ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) associated to arboreal nests of *Nasutitermes* spp. (Isoptera, Termitidae) in a cacao plantation in southeastern Bahia. *Revista Brasileira de Entomologia* 54: 450–454.
- Leponce M, Roisin Y, Pasteels JM (1999) Community interactions between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations. *Insectes Sociaux* 46: 126–130.
- Quinet Y, Tekule N, De Biseau JC (2004) Behavioural interactions between *Crematogaster brevispinosa rochai* Forel (Hymenoptera: Formicidae) and two *Nasutitermes* species (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 18: 1–17.
- Perrichot V, Lacau S, Néraudeau D, Nel A (2008) Fossil evidence for the early ant evolution. *Naturwissenschaften* 95: 85–90.
- Krishna K, Engel MS, Grimaldi DA, Krishna V (2013) Treatise on the Isoptera of the world. *Bulletin of American Museum of Natural History* 377: 2704.
- LaPolla JS, Dlussky GM, Perrichot V (2013) Ants and the fossil record. *Annual Review of Entomology* 58: 609–630.
- Perkovsky EE, Rasnitsyn AP, Vlaskin AP, Rasnitsyn SP (2012) Contribution to the study of the structure of amber forest communities based on analysis of syninclusions in the Rovno amber (Late Eocene of Ukraine). *Paleontological Journal* 46: 293–301.
- Boucot AJ, Poinar GO Jr (2010) Fossil behavior compendium. CRC Press, Taylor & Francis group, Boca Raton, FL, USA: 391.
- Kotcja J (1989) Syninclusions. *Wrosteck*, 8: 7–8.
- Lak M, Néraudeau D, Nel A, Cloetens P, Perrichot V, et al. (2008) Phase contrast X-Ray synchrotron imaging: opening access to fossil inclusions in opaque amber. *Microscopy and Microanalysis* 14: 251–259.
- Grimaldi D, Nguyen T, Ketcham R (2000) Ultra-high-resolution X-ray computed tomography (UHR CT) and the study of fossils in amber. 77–92, in D. Grimaldi (ed.), 2000.
- Henderickx H, Cnudde V, Masschaele B, Dierick M, Vlassenbroeck J, et al. (2006) Description of a new fossil *Pseudogarypus* (Pseudoscorpiones: Pseudogarypidae) with the use of X-ray micro CT to penetrate opaque amber. *Zootaxa* 1305: 41–50.
- Tafforeau P, Boistel R, Boller E, Bravin A, Brunet M, et al. (2006) Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A: Materials Science & Processing* 83: 195–202.
- Penney D, Dierick M, Cnudde V, Masschaele B, Vlassenbroeck J, et al. (2007) First fossil Micropholcommatidae (Araneae), imaged in Eocene Paris amber using X-ray computed tomography. *Zootaxa* 1623: 47–53.
- Soriano C, Archer M, Azar D, Creaser P, Delclos X, et al. (2010) Synchrotron X-ray imaging of inclusions in amber. *Comptes Rendus Palevol* 9: 361–368.
- Sutton MD, Rahman I, Garwood R (2014) Techniques for virtual paleontology (analytical methods in Earth and environmental science). Wiley-Blackwell/John Wiley & Sons: i–viii + 1–200.
- Penney D, McNeil A, Green DI, Bradley R, Jepson JE, et al. (2012) Ancient Ephemeroptera-Collembola symbiosis predicts contemporary phoretic associations. *PLoS ONE* 7(10): e47651.
- Frost SH, Langenheim RL (1974) Cenozoic reef biofacies; Tertiary larger foraminifera and scleractinian corals from Chiapas, Mexico. Northern Illinois University Press, De Kalb, 1–388.
- Ferrusquía-Villafraña I (2006) The first Paleogene mammal record of Middle America: *Simojovelhyus pociosense* (Heloxyidae, Artiodactyla). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 989–1001.
- Castaneda-Posadas C, Cevallos-Ferriz SRS (2007) *Swietenia* (Meliaceae) flower in Late Oligocene–Early Miocene amber from Simojovel De Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal of Botany* 94: 1821–1827.
- Solórzano-Kraemer MM (2007) Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica (A)* 282: 1–133.
- Vega FJT, Nyborg T, Coutino MA, Solé JM, Hernández-Monzón O (2009) Neogene Crustacea from southeastern Mexico. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 35: 51–69.
- Perrilliat MC, Vega FJ, Coutino MA (2010) Miocene mollusks from the Simojovel area in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of the South American Earth Sciences* 30: 111–119.
- INEGI (1985) Carta Geológica, E15–11 (Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática, Mexico City, Mexico.
- Durán-Ruiz C, Riquelme F, Coutiño-José M, Carbot-Chanona G, Castañero-Meneses G, et al. (2013) Ants from the Miocene Totolapa amber (Chiapas, México), with the first record of the genus *Forelius* (Hymenoptera, Formicidae). *Canadian Journal of Earth Sciences* 50: 495–502.
- Lambert JB, Frye JS, Lee TA Jr, Welch CJ, Poinar GO Jr (1989) Analysis of Mexican amber by Carbon-13 NMR Spectroscopy. *Archeological Chemistry* 4: 381–388.

(PDF)

**Figure S2 Movie of the syninclusion, showing the different flows of the resin that comprise the amber piece.**

(MPG)

## Acknowledgments

We thank the two anonymous referees for their useful comments on the first version of the paper. DC thanks his friends, Manuel Ramirez and his son Heriberto, owners and miners of Salt River Mine, and their family, for their great help in his field research. We also thank Miguel Garcia Sanz (MNHN UMS 2700) for operating CT scan analysis.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: DC CA AN. Performed the experiments: DC RG PW AN. Analyzed the data: DC CA RG PW FL AN. Contributed reagents/materials/analysis tools: DC CA RG PW FL AN. Wrote the paper: DC CA RG PW FL AN.

37. Poinar GO Jr, Brown AE (2002) *Hymenea mexicana* spp. nov. (Leguminosae: Caesalpinoideae) from Mexican amber indicates Old World connections. Botanical Journal of the Linnean Society 139: 125–132.
38. Krishna K, Engel MS, Grimaldi DA, Krishna V (2013) Treatise on the Isoptera of the world. Bulletin of the American Museum of Natural History 377: 1–2704.
39. Krishna K (1996) New fossil species of termites of the subfamily Nasutitermitinae from Dominican and Mexican amber. American Museum Novitates, 3176: 1–13.
40. Krishna K, Grimaldi DA (2009) Diverse Rhinotermitidae and Termitidae (Isoptera) in Dominican amber. American Museum Novitates 3640: 1–48.
41. Bolton B (1994) Identification guide to the ant genera of the World. Harvard University Press, Cambridge, London, Massachusetts, England: [iv] + 1–222.
42. Wilson EO (1985) Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae) 2. The first fossil army ants. Psyche 92: 11–16.
43. Poinar GO Jr, Poinar R (1999) The amber forest. A reconstruction of a vanished World. Princeton University Press, Princeton, New Jersey: i–xiii + 1–239.
44. Howse P (1984) Alarm defense and chemical ecology of social insect. In: Lewis, T. (ed.). Insect communication. Academic Press, London: 151–164.
45. Jolivet P (1986) Les fourmis et les plantes, un exemple de coévolution. Boubée Publ., Paris. 255.
46. Highashi S, Ito F (1989) Defense of termitaria by termitophilous ants. Oecologia 80: 145–147.
47. Wheeler WM (1936) Ecological relations of Ponerinae and other ants to termites. Proceedings of the National Academy of Sciences 71: 159–243.
48. Gray B (1974) Associated fauna found in a nests of *Myrmecia* (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux 21: 289–300.
49. Sennepin A (1999) Symbioses entre fourmis et termites: structures et implications. Actes des Colloques des Insectes Sociaux 12: 181–190.
50. Trager JC (1991) A revision of the fire ants *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera, Formicidae: Myrmicinae). Journal of the New York Entomological Society 99: 141–198.
51. Wheeler WM (1910) Ants, their structure, development and behavior. Columbia University Biological Series, New York 9: xxvi + 663.
52. Rettenmeyer CW (1963) Behavioral study of army ant. University of Kansas Science Bulletin 44: 281–465.
53. Schneirla TC (1971) Army ants: a study in social organization. W.H. Freeman & Co Ltd, San Francisco: 349.
54. Gotwald WH Jr (1995) Army ants: the biology of social predation. Cornell University Press, Ithaca, New York: 302.
55. LaPolla JS, Mueller UG, Seid M, Cover SP (2002) Predation by the army ant *Neivamyrmex rugulosus* on the fungus-growing ant *Trachymyrmex arizonensis*. Insectes Sociaux 49: 251–256.
56. Le Breton J, Dejean A, Snelling G, Orivel J (2007) Specialized predation on *Wasmannia auropunctata* by the army ant species *Neivamyrmex compressinodis*. Journal of Applied Entomology 131: 740–743.
57. Souza JLP, Moura CAR (2008) Predation of ants and termites by army ants, *Nomamyrmex esenbeckii* (Formicidae, Ecitoninae) in the Brazilian Amazon. Sociobiology 52: 399–402.
58. Brady SG (2003) Evolution of the army ant syndrome: long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. Proceedings of the National Academy of Sciences 100: 6575–6579.
59. Nel A (1997) The probabilistic inference of unknown data in phylogenetic analysis. In: Grandcolas P (ed.). The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 173: 305–327.
60. Grimaldi D, Engel MS (2005) Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York/Cambridge, USA, 755 p.
61. Martínez-Delclòs X, Briggs DEG, Peñalver E (2004) Taphonomy of insects in carbonates and amber. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 3225: 1–46.
62. Allison PA, Briggs DEG (1991a) The taphonomy of soft-bodied animals. In: Donovan S.K. (Ed.), The Processes of Fossilization. Belhaven Press, London: 120–140.
63. Allison PA, Briggs DEG (1991b) Taphonomy of non-mineralized tissues. In: Allison PA, Briggs DEG, (Eds.), Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record. Plenum Press, New York: 25–70.
64. Henwood A (1992a) Insect taphonomy from Tertiary Amber of the Dominican Republic. Ph.D. Thesis, University of Cambridge 166.
65. Henwood A (1992b) Exceptional preservation of dipteran flight muscle and the taphonomy of insects in amber. Palaios 7: 203–212.
66. Mierzejewski P (1978) Electron microscopy study on the milky impurities covering arthropod inclusions in the Baltic amber. Prace Muzeum Zeimi 28: 81–84.
67. Weitschat W, Wichard W (1998) Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. Pfeil, München: 256.



This article was downloaded by: [MNHN Muséum National D'Histoire Naturelle], [David Coty]

On: 20 December 2013, At: 07:07

Publisher: Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



## Annales de la Société entomologique de France (N.S.): International Journal of Entomology

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/tase20>

### New fossil Pachygastrinae from Mexican amber (Diptera: Stratiomyidae)

David Coty<sup>a</sup> & André Nel<sup>a</sup>

<sup>a</sup> CNRS UMR 7205, Muséum National d'Histoire Naturelle, CP 50, Entomologie, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

Published online: 18 Dec 2013.

To cite this article: David Coty & André Nel (2013) New fossil Pachygastrinae from Mexican amber (Diptera: Stratiomyidae), *Annales de la Société entomologique de France (N.S.): International Journal of Entomology*, 49:3, 267-272

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/00379271.2013.845473>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

## New fossil Pachygastrinae from Mexican amber (Diptera: Stratiomyidae)

David Coty\* & André Nel

CNRS UMR 7205, Muséum National d'Histoire Naturelle, CP 50, Entomologie, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

(Accepted le 23 mai 2013)

**Summary.** We describe the new genus *Elektrothopomyia* n. gen., with two new species *E. saltensis* n. sp. and *E. tzotzili* n. sp. as second and third fossil Pachygastrinae from the Mexican amber. These fossils from the Totolapa amber deposit confirm the presence of this group in Central America during the late Oligocene to middle Miocene period. Their exact affinities remain uncertain because of the current problems in the phylogenetic classification of these flies. These fossils are new elements of comparison between the entomofaunas of the Dominican and Mexican amber.

**Résumé.** Nouveaux Pachygastrinae fossiles de l'ambre mexicain (Diptera: Stratiomyidae). Le nouveau genre *Elektrothopomyia* n. gen. et les deux espèces nouvelles *E. saltensis* n. sp. et *E. tzotzili* n. sp. sont décrits en tant que second et troisième Pachygastrinae fossiles de l'ambre du Mexique. Ces fossiles de l'ambre de Totolapa confirmer la présence de ce groupe en Amérique centrale entre la fin de l'Oligocène et le milieu du Miocène. Leurs affinités exactes demeurent incertaines à cause des problèmes actuels dans la classification phylogénétique de ces mouches. Ces fossiles constituent de nouveaux éléments de comparaison entre les entomofaunes des ambres du Mexique et de Saint-Domingue.

**Keywords:** *Elektrothopomyia*; late Oligocene-middle Miocene; Neotropical; Chiapas; Totolapa; n. gen.; n. sp.

Larvae of the Stratiomyinae are aquatic. Some can endure highly saline waters or the high temperature of hot springs. Stratiomyids flies breed mostly in decaying plant or animal materials, in excrement, or under the bark of fallen trees, which can explain why they are found in amber. Many of them live under bark and are predacious, e.g. the Pachygastrinae, and some are predators on bark beetles (James 1971). Fossil stratiomyids are known in the Cretaceous, with several extinct related families going back to the Jurassic period. Nine species in eight genera are currently known from North America, namely one from the late Oligocene to Middle Miocene Chiapas amber (Mexico) (James 1971), one from Miocene Dominican amber (Grund & Hauser 2005), one from Cretaceous Canadian amber (Teskey 1971), and the six other species are from the Lower Oligocene Florissant deposits in Colorado (James 1937; Melander 1949).

Here we describe a new genus with two species on the basis of fossils found in the Chiapas amber outcrop of Totolapa (rediscovered by Bryant in 1983, see references), in Salt River Mine. Totolapa is a small town located in the central depression of Chiapas, 70 km south-east of Tuxtla Gutierrez, the capital of Chiapas State. Salt River Mine, exploited since 2007, is 1 km north of Totolapa, on the banks of the Salt River. The insect fauna of this deposit awaits extensive description, together with its geological study. The geological map of the central depression region

of Chiapas (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI] 1985), show that the amber deposits of Totolapa would be Eocene, which would mark a large difference in age compared to the late Oligocene to Middle Miocene age of the other Mexican deposits. Nevertheless, geological map information cannot be taken as a proof of an Eocene age of our amber because a more precise study may reveal a small Oligocene–Miocene area around Totolapa, itself surrounded by large Eocene and Paleocene zone. A re-deposition phenomenon is always possible. Furthermore, two elements go in favor of the late Oligocene to Middle Miocene period for the Totolapa amber: (1) a carbon-13 NMR spectroscopy study (Lambert et al. 1989) was made on Baltic, Dominican and Mexican amber from various deposits, and suggested that amber from Simojovel and Totolapa has the same palaeobotanical source, while Dominican amber, even if related, shows more differences to these two Mexican resins; (2) an ant (*Pheidole primigenia*) was discovered in Totolapa amber that had already been described from the Dominican amber (Aria et al. in press.).

### Materials and methods

The amber fossils were carefully prepared in Canada balsam medium, following the method described by Azar et al. (2003), in order to observe as many characters as possible. Thus the “absences” of structures are accurate, which is different to

\*Corresponding author. Email: [coty.david@gmail.com](mailto:coty.david@gmail.com)

structures that are “not visible” but may be present. The specimens were examined with an Olympus SZ9 stereomicroscope and an Olympus inverted compound microscope, both equipped with camera lucida for line drawings and digital cameras.

### Systematic palaeontology

#### Family: Stratiomyidae

#### Subfamily: Pachygastrinae

#### Genus *Electrothomyia* n. gen.

**Type species.** *Electrothomyia saltensis* n. sp., by present designation. Other species *Electrothomyia tzotzili* n. sp. (see below).

**Diagnosis.** Head strongly wider than long, as long as high or nearly so; scutellum flat and subtriangular, with numerous setigerous tooth-like prominences, longer than wide; eyes protruding; flagellar complex reniform, as long as high, with four flagellomeres; sides of scutum before suture without hairs; strongly elevated ocellar area; very slightly flattened frons; abdominal sternites bare.

**Etymology.** Named after Elektron, Greek name for amber and the stratiomyid genus *Thomyia*, gender feminine.

#### *Electrothomyia saltensis* n. sp.

##### Figure 1

**Type specimen.** TOT 084a, coll. David Coty, provisionally stored in the Entomology Department, MNHN, Paris.

**Diagnosis.** *E. saltensis* n. sp. differs from *E. tzotzili* n. sp. in the vein R2+3 arising exactly at the level of r-m; in the presence of a very short vein between cell dm and vein R4+5; in the head slightly higher than long in profile, while the head of *E. tzotzili* is as long as high; and in the arista shorter (as long as flagellar complex, instead of two times as long in *E. tzotzili*). The cuticle of the type of *E. tzotzili* is altered, so that the colour differences cannot be taken into account to separate these species. Nevertheless *E. saltensis* has white tibiae and tarsi, and white flagellar complex, versus dark brown legs and brown flagellar complex in *E. tzotzili*.

**Age and locality.** late Oligocene-middle Miocene, Salt River Mine, Totolapa, Chiapas, Mexico.

**Etymology.** Named after the Salt River, on the banks of which can be found the amber mine where our specimen came from.

**Description.** In profile, head higher than wide and transverse; frons slightly flattened, not exceeding edge of eyes; eyes protruding, covering almost all head in lateral view, separated by 1/5 of head width in dorsal view; antenna inserted slightly below middle of head, with flagellar complex reniform, as long as high,

composed of four flagellomeres difficult to distinguish; arista with short, sparse hairs, inserted in middle of flagellar complex, as long as flagellar complex; strongly elevated ocellar area, with ocelli separated by less than one ocellus diameter; head not extended beyond eyes.

Thorax black, with deep transverse suture, sparsely covered with short setae; scutellum flat subtriangular, without strong and long spines but with numerous setigerous teeth, longer than wide on posterior margin. Femora brownish; tibiae and tarsus distinctly lighter than rest of legs, white.

Wing hyaline (see Figure 1C), covered with sparse microtrichia; cell dm present; three veins arising from cell dm; R4 and R5 distally separated; R2+3 arising at level of r-m.

Abdomen distinctly wider than and as long as thorax, but altered by taphonomy so that its real shape may not correspond to what is visible. Probably five-segmented, but tergites are hard to distinguish; all wider than long; abdominal sternites bare; cerci distinctly visible, so our specimen is a female.

Measurements. Head 0.78 mm wide, 0.49 mm high, 0.42 mm long; wing 2.14 mm long, 0.81 mm wide; body 2.16 mm long.

#### *Electrothomyia tzotzili* n. sp.

##### Figure 2

**Type specimen.** TOT 100, coll. David Coty, provisionally stored in the Entomology Department, MNHN, Paris.

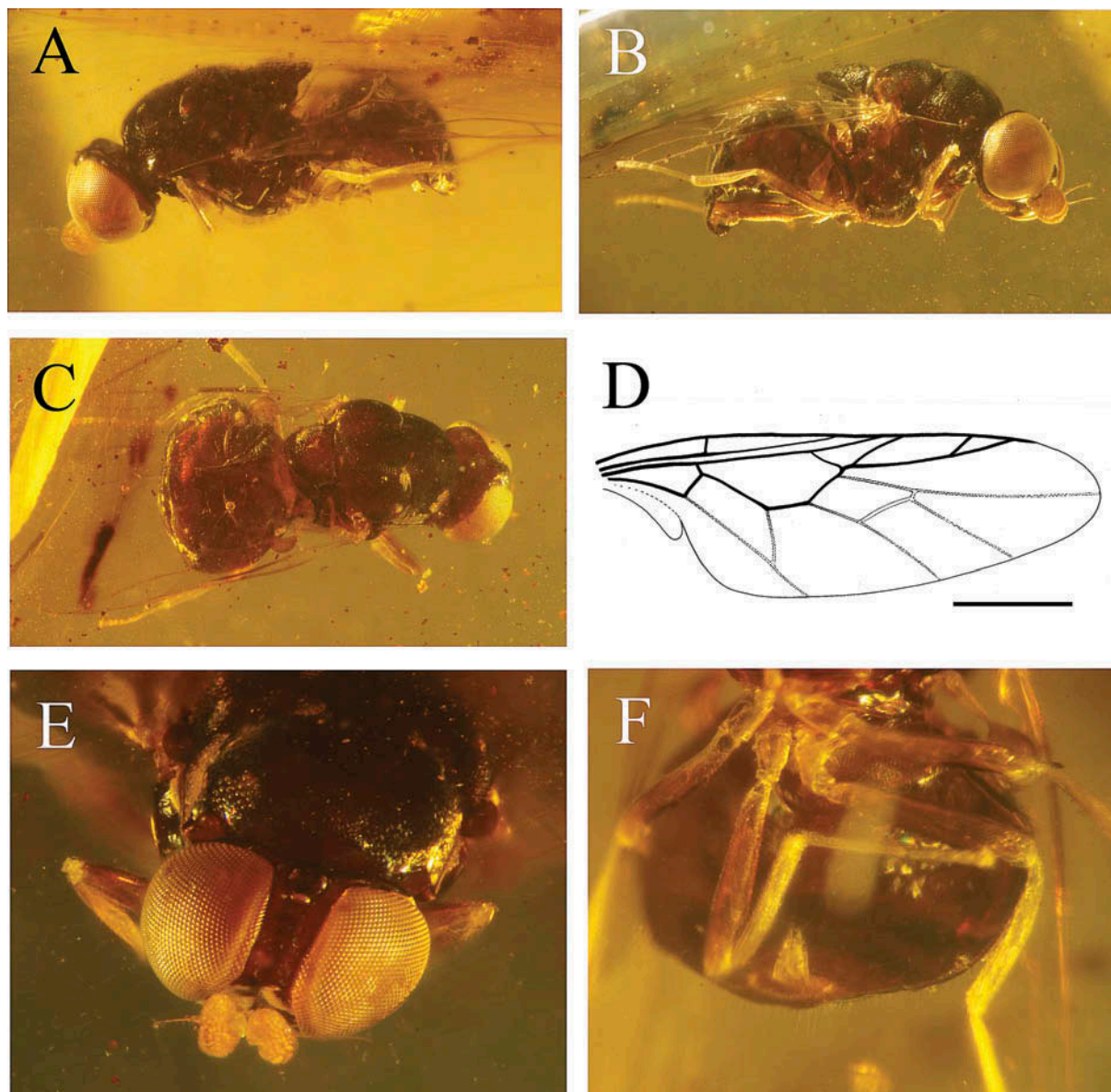
**Diagnosis.** See above the differences with *Electrothomyia saltensis* n. sp.

**Age and locality.** late Oligocene-middle Miocene, Salt River Mine, Totolapa, Chiapas, Mexico.

**Etymology.** Named after the ancient dialect and culture of Totolapa area, still in use in some parts of Chiapas.

**Description.** Head almost rounded in profile but transverse in dorsal view, very slightly longer than high and wider than high; frons very slightly flattened not exceeding edge of eyes in lateral view; eyes strongly protruding, covering all head in lateral view, separated by 1/5 of head width in dorsal view; arista bare, inserted in middle of flagellar complex, two times as long as flagellar complex; flagellar complex reniform, as long as high, composed of four flagellomeres difficult to distinguish; antenna inserted slightly below middle of head; strongly elevated ocellar area, with ocelli separated by less than one ocelli diameter; head not extended beyond eyes; labrum, labella, clypeus, and palps hidden by a gas bubble.

Thorax black, with deep transverse suture, sparsely covered with short setae; scutellum flat subtriangular, without strong and long spines but with numerous



**Figure 1.** *Elektrothopomyia saltensis* n. gen., n. sp., holotype TOT84a. **A**, photograph of left side view of general habitus; **B**, photograph of right side view of general habitus; **C**, photograph of dorsal view of general habitus; **D**, drawing of wing (scale bar represents 0.5 mm); **E**, photograph of frontal view of head; **F**, photograph of cerci.

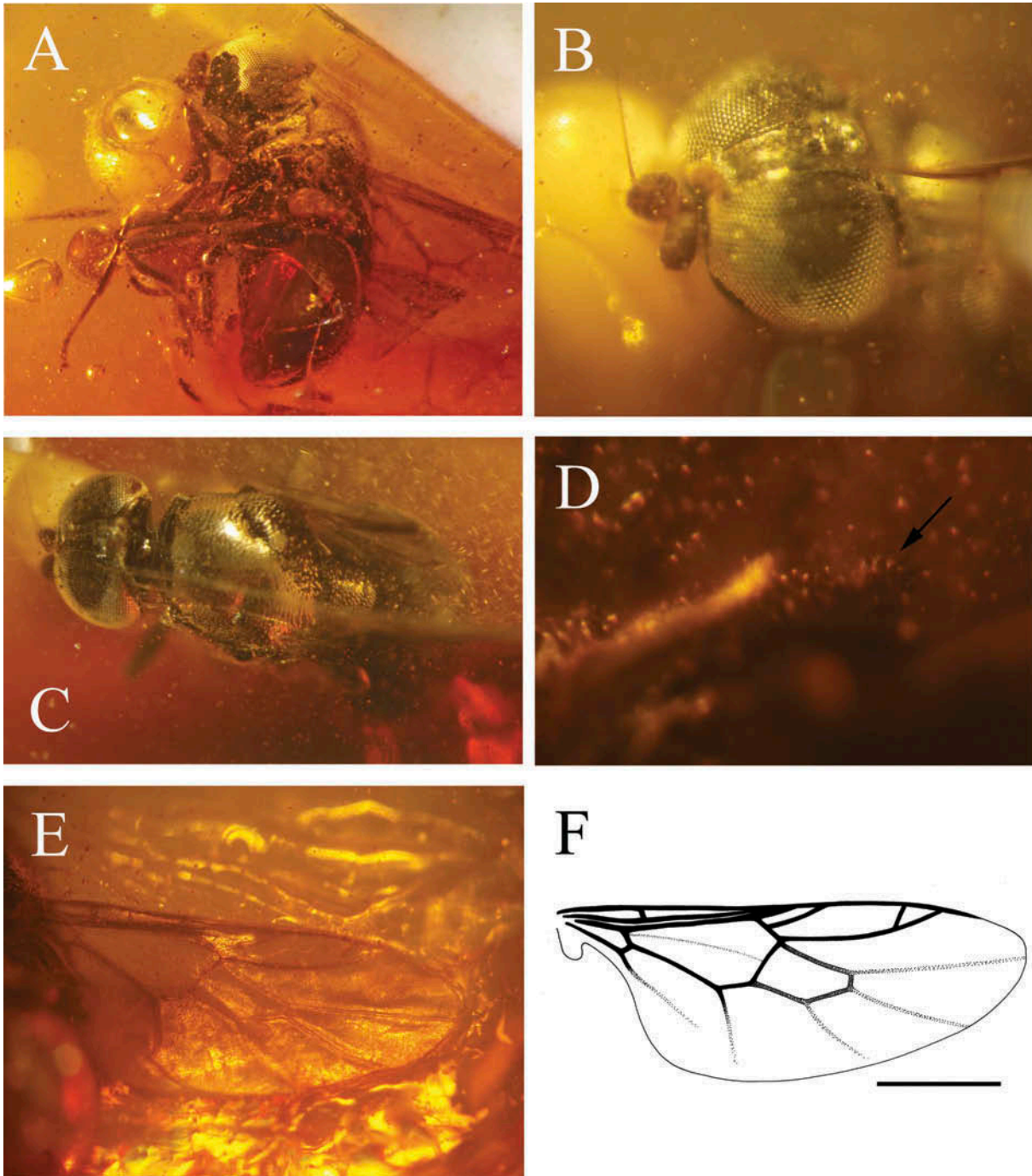
setigerous teeth, longer than wide on posterior margin; legs dark brown.

Wing hyaline (see Figure 2E), covered with sparse microtrichia; cell dm present; three veins arising from cell dm; R4 and R5 distally separated; R2+3 arising well proximal of level of r-m. Abdomen five-segmented, rounded, as wide as long, slightly wider and as long as thorax; abdominal sternites bare; genitalia hidden. We suppose that our specimen is a female, because the eyes are well separated, which occurs in many genera of Pachygastrinae, but see the case of genus *Chlamydonotum*, in which both male and female do not have contiguous eyes.

Measurements. Head 0.71 mm wide, 0.43 mm high, 0.41 mm long; wing 1.95 mm long, 0.84 mm wide; body 2.19 mm long.

#### Discussion

If we follow the key of James (1981), these two fossils fall in the Pachygastrinae because of the following characters: abdomen with five visible tergites (very hardly visible in TOT084, but gaster is altered by taphonomy), scutellum with a series of spinules, crossvein m-cu absent. It also corresponds to this subfamily after the key to subfamilies of Rozkošný (1982): “all M-veins arising from discal



**Figure 2.** *Elektrothopomyia tzotzili* n. gen., n. sp., holotype TOT 100. **A**, photograph of side view of general habitus; **B**, photograph of dorsal view of head; **C**, photograph of dorsal view of general habitus; **D**, photograph of side view of posterior part of scutellum, showing setigerous tooth-like prominences (arrow); **E**, photograph of wing; **F**, drawing of wing (scale bar represents 0.5 mm).

cell”, “antennal flagellum disc-shaped with an apical arista”, “only three median veins present”. Woodley (2001, p. 11) indicated that the Pachygastrinae are characterized by the loss of vein  $M_3$  (= m-cu), a homoplastic character present in many other stratiomyids, and this author questioned the monophyly of this subfamily.

Nevertheless the great similarity of our fossil with some recent pachygastrine genera allows us to include it in this “group”. Woodley (2001) added that the classification of the Pachygastrinae should be entirely revised. Many genera are monospecific and poorly known (see Lindner 1964).

Following the key to genera of James (1981) of Nearctic Stratiomyidae, our fossils would be close to *Pachygaster* Meigen, 1803, but they have scutellum with setigerous teeth longer than wide on posterior margin, while *Pachygaster* has a distinct posterior rim. They also differ from other Nearctic Pachygastrinae such as *Berkshiria* Johnson, 1914 because both have four distinct flagellomeres instead of five; from *Neopachygaster* Austen, 1901 because they have no smooth dark shiny area on the inner surface of the flagellum, and from *Gowdeyana* Curran, 1928 and *Eidalimus* Kertész, 1914 because our fossils have sides of scutum before suture without hairs, while the two latter modern genera have single conspicuous flattened hairs or small groups of these hairs aligned in longitudinal rows.

If we follow the key of James (1967) for the Argentinian Stratiomyidae, our specimens would fall in the genus *Chlamydonotum* Lindner, 1949 because of the scutellum with setigerous teeth longer than wide on posterior margin. They differ from *Manotes* Kertész, 1916 because of very slightly flattened frons versus a strongly flattened frons, and from *Eupachygaster* Kertész, 1911 because of their heads as long as high versus notably higher than long. James (1974) mentioned the genus *Thopomyia* Kertész, 1916 as being closely related to *Chlamydonotum* but differing in a more elongate and more strongly convex head, which rather resembles the situation in our fossils. In the key to the Pachygastrinae of Middle America of James et al. (1980), our fossils would fall near *Psephiocera* Enderlein, 1914 and *Pachygaster*, rather than to *Manotes* (a genus with the same ornamentation of the scutellum as our fossil), because their fronts are not flattened above. Our fossils would also fall near the genera *Manotes*, *Pachygaster*, *Eupachygaster*, and *Psephiocera* if we follow the key to Central American stratiomyids of Woodley (2009). We have already excluded *Pachygaster*. We can also add that *Pachygaster* has a scutellum at slight angle to scutum in lateral view, unlike our fossils. *Psephiocera* has the same ornamentation of the scutellum as our fossils, but this structure is straightened in this genus while it is flat in our fossils (see Enderlein 1914, p. 300; Johnson 1920, figures 3, 4). Furthermore *Psephiocera* has its base of R2+3 opposite r-m, which is the case in *Elektrothopomyia saltensis* n. sp., but not in *Elektrothopomyia tzotzili* n. sp. (Woodley 2009). James et al. (1980, p. 31) also noted that *Psephiocera* is a rather poorly defined genus that needs a revision.

Because of the lack of general revision of the New World Pachygastrinae, there is no key in which all these genera could be compared. Thus any attribution can only be tentative. Nevertheless, our specimens seem to be more similar to *Thopomyia*, *Chlamydonotum* and *Psephiocera* than to any other genera, and to the former than to the later. But the head of *Thopomyia* is higher than long in

profile as for *Elektrothopomyia saltensis*, while *Elektrothopomyia tzotzili* has a head in frontal view as long as high in profile (Kertész 1916; James 1974). Thus this character is not very useful. But *Thopomyia* has its abdominal sternites densely pilose, unlike our fossils. The genera *Thopomyia*, *Manotes*, *Chlamydonotum*, *Pachygaster*, *Eupachygaster* and *Psephiocera* seem to be the most similar and probably the closest relative to our fossils, but the phylogenetic relationships between these taxa are still poorly understood. Because it was not possible to include our fossils with some accuracy in any of the known recent genera, we preferred to create a new genus *Elektrothopomyia* for our fossils rather than to propose a hazardous genus attribution that would complicate future works on the Pachygastrinae. The exact affinities of *Elektrothopomyia* gen. n. within the Pachygastrinae will be established only after a general phylogenetic analysis of this group that would also include the fossils.

Grund & Hauser (2005, p. 30) described *Pachygaster hymenaea*, a fossil pachygastrine from the Dominican amber, supporting their attribution by an evasive sentence: "The new species fits within the limits of the Palearctic genus *Pachygaster*, even if it is not very likely that the fossil and the Palearctic species of *Pachygaster* are closely related." Grund & Hauser (2005, figure 2b) figured a scutellum with setigerous teeth longer than wide on posterior margin, which is not typical of *Pachygaster*. Thus its generic attribution should be confirmed. *P. hymenaea* differs from *Elektrothopomyia* in a few characters, i.e. flagellar complex reniform, as long as high in *Elektrothopomyia* while it is longer than high in *P. hymenaea*; wing 1.95 mm long in our specimen, while it is 2.2 mm in *P. hymenaea*.

The attribution of *Pachygaster antiqua* James, 1971 from the Mexican (Simojovel) amber to *Pachygaster* is based on wing venation and structure and position of the antennae, but with some reserves due to the missing scutellum in this fossil. Thus its generic position is still debatable. It differs from *Elektrothopomyia* in the relative positions of apex of R2+3 and r-m, opposite in *P. antiqua* while the apex of R2+3 is much more distal in *Elektrothopomyia* (James 1971, figure 2).

#### Acknowledgements

We thank our friends Manuel and Heriberto Ramirez, owners and miners of Salt River Mine, and their whole family, for their great help in our field research.

#### References

- Aria et al. (In press). New insight into the generic diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) from the late Oligocene-early Miocene of Chiapas (Mexico) and evolution of the modern neotropics.

- Azar D, Perrichot V, Néraudeau D, Nel A. 2003. New psychodid flies 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*. 96:117–127.
- Bryant DD. 1983. A recently discovered amber source near Totolapa, Chiapas, Mexico. *American Antiquity*. 48:354–357.
- Enderlein G. 1914. Dipterologische Studien. VIII. Zur Kenntnis der Stratiomyiiden-Unterfamilien mit 2ästiger Media Pachygasterinae, Lophotelinae und Prosopochrysinæ. *Zoologischer Anzeiger*. 43:289–315.
- Grund M, Hauser M. 2005. *Pachygaster hymenaea* n. sp. and *P. antiqua* James, 1971 (Diptera: Stratiomyidae) in Neotropical ambers. *Zootaxa*. 1061:29–34.
- INEGI 1985. Carta Geológica, E15–11 (Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. Mexico City, Mexico: SPP/INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática.
- James MT. 1937. A preliminary review of certain families of Diptera from the Florissant Miocene beds. *Journal of Paleontology*. 11:241–245, 247.
- James MT. 1967. A preliminary review of the Argentine genera and species of Stratiomyidae (Diptera). Part 2. Pachygasterinae. *Acta Zoologica Lilloana*. 21:95–121.
- James MT. 1971. A stratiomyid fly (Diptera) from the amber of Chiapas, Mexico. University of California Publications in Entomology 63:71–73.
- James MT. 1974. The Pachygastrine genera *Dactylodeictes*, *Chalcidomorphina*, and *Thopomyia* in South America (Diptera, Stratiomyidae). *Melanderia*. 14:23–32.
- James MT. 1981. Chapter 36. Stratiomyidae. In: McAlpine JF, Peterson BV, Shewell GE, Teskey HJ, Vockeroth JR, Wood DM, coordinators. *Manual of Nearctic Diptera*, 1, Research Branch, Agricultural Canada Monograph, Ottawa, Ontario, 27:674 p.; p. 497–511.
- James MT, McFadden NW, Woodley NE. 1980. The Pachygastrinae (Diptera, Stratiomyidae) of Middle America. *Melanderia*. 34:1–36.
- Johnson CW. 1920. Descriptions of some new tropical Pachygastrinae. *Psyche*. 27:112–115.
- Kertész KC. 1916. Vorarbeiten zu einer Monographie der Notacanthen; XXXVI-XXXVIII. Beschreibung neuer oder weniger bekannten Gattungen und Arten (Diptera, Stratiomyidae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*. 14:123–218.
- Lambert JB, Frye JS, Lee TA Jr, Welch CJ, Poinar GO Jr. 1989. Analysis of Mexican amber by Carbon-13 NMR Spectroscopy. *Archeological Chemistry*. 4:381–388.
- Lindner E. 1964. Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Pachygasterinae (Stratiomyidae, Diptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (A)*. 129:1–22.
- Melander AL. 1949. A report on some Miocene Diptera from Florissant, Colorado. *American Museum Novitates*. 1407:1–63.
- Rozkošný R. 1982. A biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Vol. 1: Introduction, Beridinae, Sarginae, Stratiomyinae. *Series Entomologica*. 21:1–401.
- Teskey HJ. 1971. A new soldier fly from Canadian amber (Diptera: Stratiomyidae). *The Canadian Entomologist*. 103:1659–1661.
- Woodley NE. 2001. A world catalog of the Stratiomyidae (Insecta: Diptera). *Myia*, International Journal of the North American Dipterists' Society. 11:1–473.
- Woodley NE. 2009. Stratiomyidae (soldier flies). In: Brown BV, Borkent A, Cumming JM, Wood DM, Woodley NE, Zumbado M, editors. *Manual of Central American Diptera*. Ottawa, Canada: National Research Council Research Press. p. 521–549.

# The second fossil ceratocombid bug from the Miocene amber of Chiapas (Mexico) (Hemiptera: Ceratocombidae)

DANY AZAR<sup>(1)</sup>, ANDRÉ NEL<sup>(2)</sup>, DAVID COTY<sup>(3)</sup> & ROMAIN GARROUSTE<sup>(4)</sup>

<sup>(1)</sup>Lebanese University, Faculty of Sciences II, Department of Biology, Fanar – Matn - P. O. box 26110217, Lebanon

<sup>(2)</sup>UMR CNRS 7205, Muséum National d'Histoire Naturelle, Entomologie, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

<sup>(3)</sup>2 rue du Bois de Boulogne, F-92210 St Cloud, France

<sup>(4)</sup>USM 203 / DHT, Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

**Abstract.** The second fossil Ceratocombidae *Leptonannus miocenicus* n. sp. is described as first extinct representative of the genus, from the Middle Miocene Mexican amber. The species is distinguished from its related taxa, a discussion is given.

**Résumé.** Le second Ceratocombidae fossile dans l'ambre miocène du Chiapas (Mexique) (Hemiptera). *Leptonannus miocenicus* n. sp., premier représentant fossile du genre, est décrit de l'ambre miocène moyen du Mexique. Cette espèce est comparée aux taxons apparentés; une discussion est donnée.

**Keywords:** Hemiptera; Heteroptera; Ceratocombidae; *Leptonannus*; Mexican amber.

The Ceratocombidae is a small family of dipsocoromorphan bugs living in humid leaf litter, decaying vegetation, mosses, etc. (Stys 1995). Only one fossil species is described, *Ceratocombus hurdi* Wygodzinsky 1959 from the Miocene Mexican Chiapas amber (Wygodzinsky 1959). Here we describe the second fossil representative of this family that we attribute to the recent genus *Leptonannus* Reuter 1891, closely related to *Ceratocombus* Signoret 1852. The fossil comes from a small new outcrop close to the village Rio Totolapa Salado (Chiapas, Mexico), probably of the same age as the other Chiapas amber (Kraemer 2007). This area was already known for archaeological amber (Bryant 1983).

## Family Ceratocombidae Fieber 1861

### Genus *Leptonannus* Reuter 1891

#### *Leptonannus miocenicus* n. sp. (Figs. 1–5)

**Material.** Holotype specimen in collection David Coty (sex unknown), provisionally stored in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

**Etymology.** Named after the Miocene period.

**Age and outcrop.** Middle Miocene, Rio Totolapa Salado Village, Chiapas, Mexico.

**Diagnosis.** Very small size (pronotum 0.4 mm wide); unusually robust, broad shape; only two large cells in forewing membrane; corium sclerotized only in basal part of costal margin; six or more pairs of fine and short dorsal hairs on second rostral segment; two long bristles on the lateral margin of pronotum.

**Description.** Macropterous, length to apex of forewing 1.2 mm; body shape elongate oval; color brown, with pronotum and scutellum polished, shining; wings brown with apex of membrane hyaline; head 0.23 mm long, 0.3 mm wide; 1+1+1 macrochaetae dorsally near border of eyes, 2+2 on eyes but no central bristle in eye, small ocelli present near eyes; rostrum slender reaching to midcoxae, with first segment the shortest, second distinctly longer than third + fourth, second with six or more pairs of fine and short dorsal hairs; pronotum transverse, length 0.2 mm, width 0.4 mm, with one pair of macrochaetae near posterior angles and one near anterior angles; surface with numerous uniformly distributed microchaetae; scutellum somewhat depressed on disc.

Tarsal formula 3/3/3; tarsi long and slender, very strong simple claws.

Fore- and hind wings as in fig. 5. Hind wing with one visible incision.

No asymmetrical and no appendage-like laterotergite of abdomen.

## Discussion

This fossil can be attributed to the Ceratocombidae on the basis of its general habitus and forewing venation typical of this family, and in the Ceratocombinae: Ceratocombini for the absence of strong central bristle in the eyes and the forewing with only two large cells in distal part (one vein emanating from discal

E-mail: azar@mnhn.fr, anel@mnhn.fr, coty.david@gmail.com, romain.garrouste@univ-tln.fr  
 Accepté le e 29 juin 2009



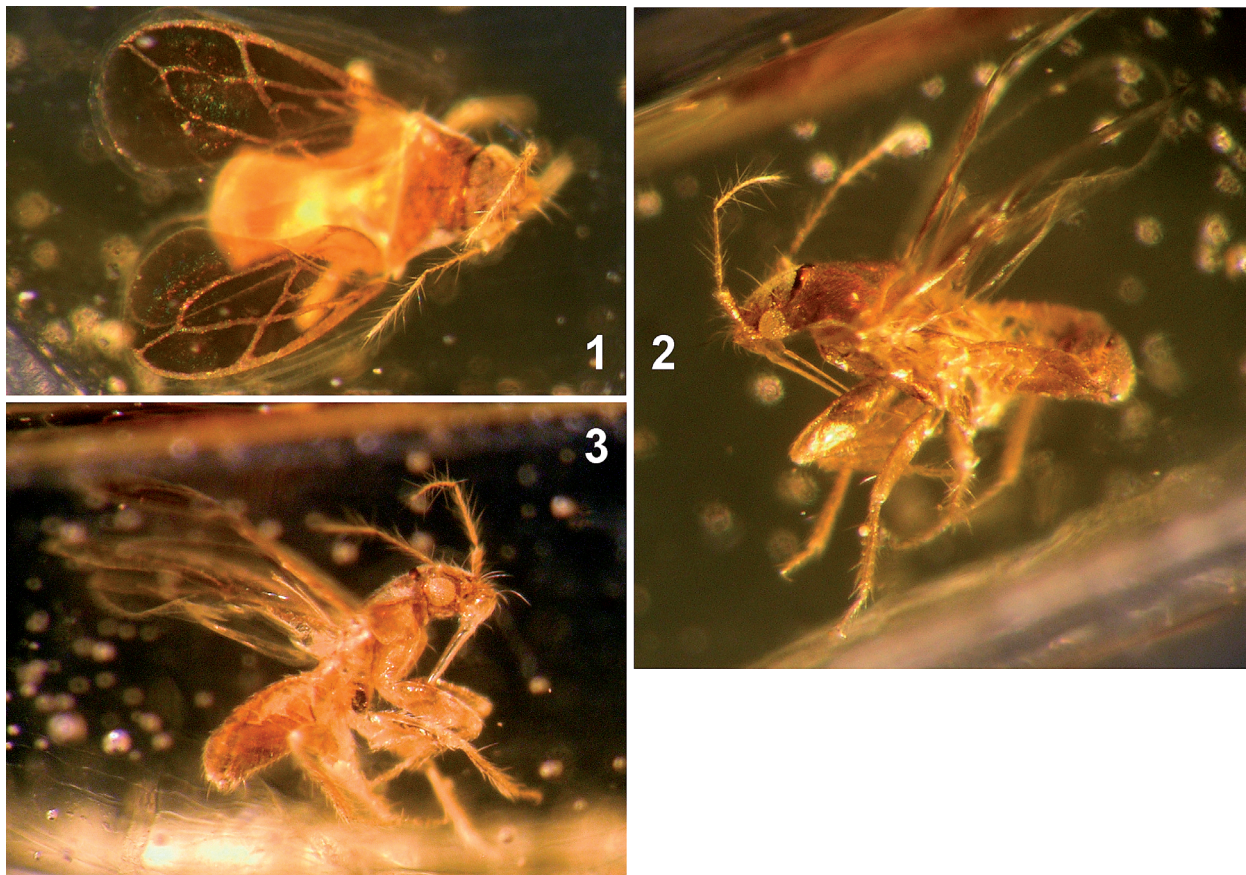
cell) (McAtee & Malloch 1925; Štys 1983, 1995). Furthermore *Leptonannus miocenicus* n. sp. falls in the genus *Leptonannus* for its habitus non-coleopteriform, collum reduced, pilosity of head, thorax and legs with a few outstanding hairs (synapomorphy of the Ceratocombinae), a bristle behind eye and two on lateral margin of pronotum, and membrane of forewing with two cells (autapomorphy) (McAtee & Malloch 1925; Štys 1982). The recent genus *Leptonannus* comprises three species: *L. biguttulus* Reuter 1891 from Africa, and the two New World species *L. latipennis* (Uhler 1904) and *L. minutus* (Uhler 1894) (Wygodzinsky 1953). *Leptonannus* is a cosmopolitan, probably polyphyletic genus (Štys comm. pers.). *L. miocenicus* n. sp. and *L. latipennis* differ from *L. biguttulus* in the presence of only two large cells in the forewing membrane, instead of two large plus one very small, and in the corium sclerotized only in basal part of the costal margin (McAtee & Malloch 1925; Wygodzinsky 1953). *L. miocenicus* n. sp. and *L. latipennis* differ from *L. minutus* in the presence of six or more pairs of

fine and short dorsal hairs on second rostral segment (McAtee & Malloch 1925). *L. miocenicus* n. sp. differs from *L. latipennis* in its distinctly smaller size (pronotum 0.4 mm wide instead of 0.75 mm in the latter) (Uhler 1904).

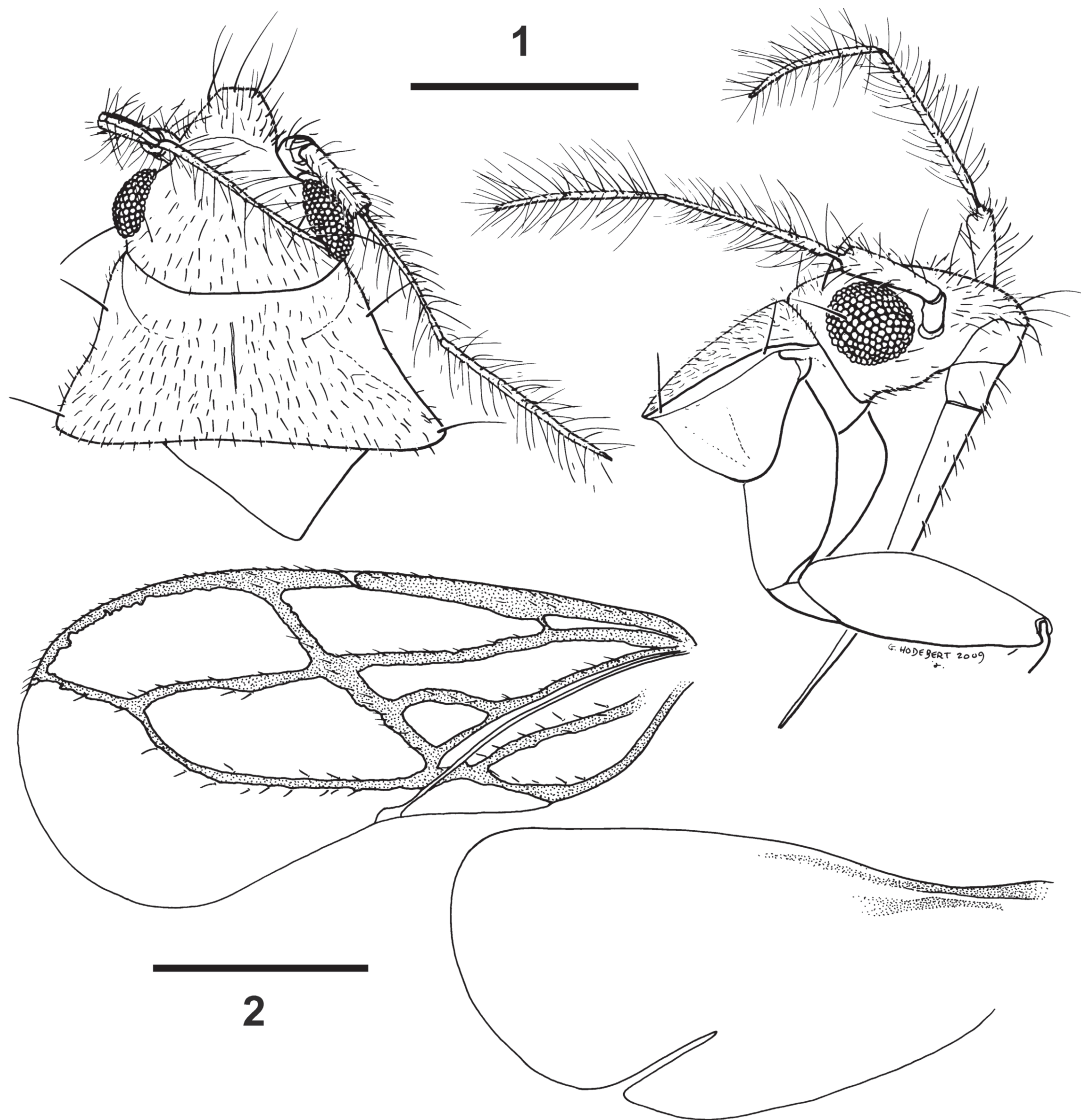
*L. miocenicus* n. sp. differs from the fossil *Ceratocombus hurdi* from the same amber in the presence of only two large cells in forewing membrane instead of three, plus only two long bristles on the lateral margin of pronotum, instead of three (Wygodzinsky 1959).

Kraemer (2007) interpreted the palaeoenvironment of the Chiapas amber as a 'lowland tropical dry forest with a mangrove region', which could fit well with the presence of these ceratocombid bugs.

**Acknowledgements.** We sincerely thank Pr Pavel Štys and Dr Dominique Pluot-Sigwald for their helpful and kind review of the first version of the paper. This work is a contribution to the project 'The Study of the Fossil Insects and their Outcrops: Geology of the Outcrops – Historical and Biodiversity Evolution' accorded by the Lebanese University to DA.



Figures 1–3  
*Leptonannus miocenicus* n. sp., holotype, photograph of specimen; 1, dorsal view; 2, left lateral view; 3, right lateral view.



Figures 4–5

*Leptonannus miocenicus* n. sp., holotype; 4, drawing of dorsal and right lateral view of head and prothorax (scale bar represents 0.5 mm); 5, drawing of fore and hind wings (scale bar represents 0.3 mm).

## References

- Bryant D.D. 1983. A recently discovered amber source near Totolapa, Chiapas, Mexico. *American Antiquity* **48**: 354-357.
- Kraemer M.M.S. 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica (A)* **282**: 1-133.
- McAtee W.L., Malloch J.R. 1925. Revision of the bugs of the family Cryptostemmatidae in the collection of the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum* **67**: 1-42.
- Štys P. 1982. A new Oriental genus of Ceratocombidae and higher classification of the family (Heteroptera). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **79**: 354-376.
- Štys P. 1983. A new coleopteriform genus and species of Ceratocombinae from Zaire (Dipsocoromorpha). *Vestník Československo Spolia Zoologica* **47**: 221-230.
- Štys P. 1995. Chapter 15. Ceratocombidae, p. 75-78 in: Schuh R.T., Slater J.A. (eds). *True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London, xii + 336 p.
- Uhler P.R. 1904. List of Hemiptera-Heteroptera of Las Vegas hot springs, New Mexico, collected by Messrs. E.A. Schwarz and Herbert S. Barber. *Proceedings of the United States National Museum* **27**: 349-364.
- Wygodzinsky P. 1953. Cryptostemmatinae from Angola (Cryptostemmatidae, Hemiptera). *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola* **16**: 29-47.
- Wygodzinsky P. 1959. A new hemipteran (Dipsocoridae) from the Miocene amber of Chiapas (Mexico). *Journal of Paleontology* **33**: 853-854.

# **Azteca ants from the Totolapa amber deposit (Chiapas, Mexico)**

David Coty and Cedric Aria

## **Abstract**

*In prep*

## **Introduction**

*In Prep*

## **Deposit, material and method**

*Totolapa, amber type and outcrop geological settings.* Totolapa is located in the central depression of Chiapas, 70 km at the south-east of Tuxtla Gutierrez, the capital of Chiapas State. Salt River mine, exploited since 2007, is 1 km north of Totolapa, on the banks of the Salt River. As a complete geological study is lacking, we are therefore in the incapacity to give here a precise age, and consider that the amber from Salt River Mine must be from Late Oligocene to middle Miocene (25-15Ma. See Coty et al. 2014 for a synthesis of this problematic).

*Preparation and storage location of the material.* The original external surface of the amber pieces has been removed by polishing; final lustration was done using diatomite powder. The specimens were examined under Nikon SZ10 and Olympus SZX9 stereomicroscopes. Photos

were taken with an Olympus E-3 digital camera. Several digital pictures were reconstructed using Helicon Focus software.

*Acronyms for measurements.* BL: body length, HL: head length; HW: head width; CI: cephalic index (HW/HL); ED: eye diameter; OI (ED/HL): ocular index; MFC: maximum distance between frontal carinae; FCI (MFC/HW): frontal carinae index; SL: scape length; SI (SL/HW): scape index; PW: maximum width of pronotum; ML: mesosoma length; MI (PW/ML): mesosoma index; FL: femur length; FW: femur width; FI: femur index; PtL: petiole length; PtH: petiole height; Ptl (PtH/PtL): petiole index; PPL: post-petiole length ; PPW: post-petiole width; PPWI (PPW/PPL) post-petiole width index; PPH: post-petiole height.

## **Subfamily Dolichoderinae Forel, 1878**

### **Genus *Azteca* Forel, 1878**

#### ***Azteca totolapensis* sp. n. 1**

(Figures 1)

**Material examined:** Holotype (TOT002, minor worker).

**Diagnosis:** *Azteca* ant with the following characters: dorso-lateral margin of mesonotum unwell impressed, suggested by the anterior short bifurcation of the promesonotal groove, mesonotum higher than pronotum; mandibles developed, covered with large punctuations, triangular with convex external margins, seven teeth on masticatory margin; apical tooth longer than the others; anterolateral extremities of clypeus sub-angulate (obtuse), with strip-like cuticular projections; no frontal triangle, anterior margin of clypeus straight; petiole fully exposed, somewhat like a truncate conicle, with small diameter directed posteriorward, a pair of rounded wing-shaped extensions orns the dorsal side.

**Measurements:** BL 3.84; HL 0.86; HW 0.79; CI 0.91; ED 0.17; OI 0.19; MFC 0.32; FCI 0.40; SL 0.69; SI 0.87; PW 0.48; ML 0.88. MI 0.54; FL 0.74; FW 0.12; FI 0.16; PtL 0.28; PtH 0.11; Ptl 0.39.

**Description (minor worker):** Integument smooth and shiny, body sculpture globally punctuate, visible from head to mesosoma and less conspicuous on the gaster. Original color altered, supposedly reddish-brown. Pilosity consisting of appressed hair on the whole body, and sparse mid-long erect hair on the gaster. No visible pilosity on the legs and antennae.

*Head.* Subrectangular in full-face view. Occipital margin (in full-face view) rather straight; occipital angles rounded. Eyes developed and elliptic, with long axis directed antero-dorsally and located at mid-length of head. Scapes markedly bent, slightly surpassing the occipital margin. 12-segmented antennae. Flagellomeres of equal size, except pedicle ca. 1/3 longer with remarkable tightening at base. Terminal flagellomere unknown. Frons anteriorly depressed so that the carinae, frontal lobes and median part of clypeus protrude. Antennal sockets fully exposed. Frontal carinae well separated and defined. Median portion of clypeus bulged, anteriormost margin rounded, orned with three short and strong setae. Anterolateral extremities of clypeus sub-angulate (obtuse), with strip-like cuticular projections. Mandibles developed, covered with large pucntuations, triangular with convex external margins, seven teeth on masticatory margin. Palpi short; palp formula 6,4.

*Mesosoma.* Dorsally convex, with mesonotum higher than pronotum. Promesonotal and mesopropodeal sutures well defined. Dorso-lateral margin of mesonotum poorly defined, suggested by the anterior short bifurcation of the promesonotal groove. Mesopropodeal margin dorsally impressed, so that it forms in lateral view a triangular discontinuity in the convex mesosomal dorsum. Propodeal dorsum very short, whilst the declivity long and little steep. Propodeal spiracle conspicuous and round. Orifice of metapleural gland large and next to the posteriormost margin of metapleuron. Legs moderately long, spur formula 1,1,1.

*Petiole and gaster.* Petiole fully exposed, somewhat like a truncate conicle, with small diameter directed posteriorward. A pair of rounded wing-shaped extensions orns the dorsal side. Helcium small and distinct, branched on sternite of

first gastral segment (abdominal 3), closely to tergite's low margin and anterior tip of gaster. Gaster ovoid-shaped. Four gastral segments visible in dorsal view, five in lateral view, the fifth tergite very slightly extending beyond the margin of fourth, whose sternite is reflexed partially below the third.

**Discussion:** The absence of sting and acidopore, of a helcial tergite with an extensive U- or V-shaped emargination dorsally in its anterior margin (visible if gaster is slightly depressed) in addition to slit-like and unarmed anal orifice point out this morphotype as a Dolichoderinae. The combination of a nodiform petiole, unarmed hypostoma and propodeum, developed eyes, vertical first gastral tergite and anterior clypeal margin without a broad median concavity identifies this ant as an *Azteca* (see Bolton 2004).

Ranging nowadays from Mexico to Argentina, *Azteca* ants are ubiquitous and conspicuous inhabitants of warm and humid neotropical forests. Usually generalized foragers, many species have developed an adaptation to myrmecophytic plants, notably *Cecropia*, with which additional symbiosis with coccoid Hemiptera is frequent. A recent review encompassing a large number of *Azteca* species is given by Longino (2007). Differences in external morphology between extant species are subtle, which makes the systematic of the genus hard to establish without additional biological, biogeographical and ecological data. It is therefore challenging to establish new morphospecies in this context based on one or two fossil specimens. Until morphology-based phylogeny study is undertaken for this genus, in which fossils can be included, we wish not to discuss relationships with extant species, though, and we use the assumption that these fossil morphotypes from the late Oligocene / early Miocene are distinct from the extant ones. This notably serves analytical purposes on the fossil record.

There are currently three published descriptions of fossil *Azteca* morphotypes, but many await description in some collections of Dominican and Mexican ambers (Perrichot, pers. comm.). This morphotype differs from *A. alpha* Wilson, 1985 worker (particularly abundant in Dominican amber), in the length of the scapes, mesosomal pilosity, shape of the mesonotum, of the pronotum, shape and length of the petiole, number of mandibular teeth on the masticatory margin (Wilson, 1985); it is as well distinguished from *A. eumeces* Wilson, 1985 in lots of characters, including relative

length and shape of the head, eyes, mandibles, clypeus and thickness of the petiole. The *Azteca* morphotype described in amber from Simojovel (Kraemer 2007), called *Azteca* sp. 1, is, according to the author herself, not fully identifiable due to taphonomical reasons. According to the description however, one can notice differences in head length, length of flagellomeres, pilosity and number of teeth.

### ***Azteca grijalvae* sp. n. 2**

(Figures 2)

**Material examined:** Holotype (TOT003, minor worker).

**Diagnosis:** *Azteca* ant with the following characters: opposed mandibles (i.e. not decussate), long dark hairs on gastral presclerites, frontal triangle absent, eight teeth on masticatory margin of mandibles, petiole with small and round node directed anteriorward, anterior petiolar peduncle present and attached to the first third of first gastral sternite.

**Measurements:** HL 0.54; HW 0.46; CI 0.80; ED 0.10; OI 0.18; MFC 0.23; FCI 0.50; SL 0.42; SI 0.91; PW 0.27; FL 0.43; FW 0.11; FI 0.25; PtL 0.23; PtH 0.10; PtI 0.43.

**Description (minor worker):** Integument smooth and shiny, cuticular sculpture punctuate from head to gaster, intercalary space between punctuations ca. 1.5 at most on the head. Original color altered. Pilosity mostly consisting of appressed hair on the body and a few long and coarse hairs on the gaster. Some decumbent setae on the side of the head. Hairs also present on the legs and antennae.

*Head.* Sub-trapezoidal in full-face view. Occipital margin (in full-face view) slightly concave; occipital angles rounded. Eyes developed and elliptic, with long axis

directed anteromesially-dorsolaterally and located at mid-length of head. Tip of scapes somewhat bent, barely reaching occipital margin. 12-segmented antennae. Flagellomeres of equal size, except apical segment slightly twice as long as the precedent. Antennal sockets exposed. Frontal lobes unobtrusive, frontal carinae rounded, poorly defined. Median portion of clypeus only slightly bulged; posterolateral margins straight; anteriormost median margin small and rounded, setae sparse and very short. Mandibles well developed, ca. 1/3 of total head size, slightly curved downward. Eight teeth on masticatory margin; fifth tooth shorter than the others. Palpi short; palp formula 6,4.

*Mesosoma.* Dorsally convex; most of propodeum concealed by air bubble and curling up of the ant. Mesonotum aligned with pronotum. Promesonotal suture well defined. Metapleural gland orifice present and conspicuous, positioned next to the posteriormost margin of metapleuron. Legs moderately long, spur formula 1,1,1.

*Petiole and gaster.* Presence of small and round node directed anteriorward. Anterior peduncle present, attached to the first third of first gastral sternite. Four gastral segments visible in dorsal and lateral view, the fifth being reflexed under the fourth.

**Discussion:** See above for the determination to the genus and its presentation. *A. grijalvae* is distinct from *A. alpha*, *A. eumeces* and *A. sp. 1* from Simojovel, mainly by the shape of the petiole and the atypical pilosity of the gaster. It has, however, comparable size and mesosoma, although taphonomical position prevents to see some characters such as pronotal spiracle and metapleural orifice. *A. grijalvae* differs from *A. totolapensis* mainly in size, number of teeth on the masticatory margin of the mandible, shape of antero-lateral corners of the clypeus and shape of the petiole,

### ***Azteca ramirezi* sp. n. 3**

(Figures 3A-C)

**Material examined:** Holotype MNHN\*\*\*\*\* (TOT007A, minor worker), paratypes MNHN\*\*\*\*\* (TOT007B, major worker), MNHN\*\*\*\*\* (TOT006, medium worker).



**Diagnosis:** *Azteca* ant with the following characters: promesonotum uniformly convex, pronotal tergite thick, anteriorly rounded and largely exposing the anterodorsal face of propleuron ('neck') and a substantial part of lateral propleural surfaces, mandibles developed and slightly less than 1/3 of total head size in both minor and major workers, eight teeth on masticatory margin of mandibles, apical mandibular tooth longer than the others, frontal triangle absent, petiolar sclerite with a rounded lobe directed anteriorly, petiole sternite with a rounded symmetrical lobe located posteriorly to the tergal lobe and orned with three setae, anterior petiolar peduncle vestigial, concealed by a developed abdominal II presclerite.

**Measurements:** HL 0.75; HW 0.75; CI 1.00; ED 0.19; FL 0.59; FW 0.15; FI 0.25; OI 0.25; PtL 0.26; PtH 0.13; Ptl 0,50; PW 0.44; MFC 0.28; FCI 0.37; SL 0.57; SI 0.76; ML: 1.05; MI: 0.42.

**Description (minor worker):** Integument smooth, punctuate sculpture very fine, un conspicuous, except on the propleural anterodorsal face ('neck'), where punctuation is very tight, without interspace between points. Sides of mesosoma punctuo-rugate. Darkish erect pilosity conspicuous on mesosoma and gaster, but sparse. Decumbent to semi-decumbent setae on the legs and antennae. Head mostly glabrous, except the top displaying a set of erect hairs.

*Head.* Sub-trapezoidal in full-face view, with vertexal margin remarkably concave. Eyes developed and elliptic, with long axis directed antero-dorsally, and located approximately at mid-length of head. Scapes slightly surpassing occipital margin. 12-segmented antennae. Flagellomeres somewhat of equal size, except apical segment two and half times longer than the penultimate. Antennal sockets exposed at ca. 50%. Frontal lobes flat, poorly developed. Frontal carinae short. Posterior clypeal margin straight. Median portion of clypeus only slightly bulged; lateral margins angular; anteriormost median margin straight. Mandibles developed, slightly less than 1/3 of total head size in both minor and major workers. Eight teeth on masticatory margin. Six or more denticles on basal margin.

*Mesosoma.* Promesonotum uniformly convex. Pronotal tergite thick, anteriorly rounded and largely exposing the anterodorsal face of propleuron ('neck') and a substantial part of lateral propleural surfaces. Promesonotal suture conspicuous and

straight, mesonotal tergite not overlapping over pronotum. Promesonotal groove not impressed. Propodeal dorsum rounded, further description being hampered by taphonomical position. Legs moderately long. Spur formula 1,1,1.

*Petiole and gaster.* Petiolar sclerite with a rounded lobe directed anteriorly; petiole sternite with a rounded symmetrical lobe located posteriorly to the tergal lobe and orned with three setae. Both lobes form a seemingly unique structure with oblique posterior and anterior margins. Anterior peduncle vestigial, concealed by a developed abdominal II presclerite. Petiole attached to the gaster within the first third of the first segment's sternite. Five gastral segments visible in dorsal and lateral view.

**Remark:** Contrarily to the common procedure, the minor worker has been chosen for holotype specimen and for the description, owing to the mediocre state of preservation and challenging taphonomic position of the other specimens.

**Discussion:** See above for the determination to the genus and its presentation. Whether TOT006 (MNHN\*\*\*\*\*) is a medium worker or a large minor, we found no substantial morphological argument to place it in a morphotype of its own. Trimorphism in *Azteca* worker castes is uncommon in extant species, but known in a few. Further material is expected to clarify this assessment.

*A. ramirezi* can be distinguished from previously described fossil *Azteca* mainly by its uniformly convex promesonotum, shape of pronotum, anterior median margin of clypeus and shape of petiole. Nonetheless, length of scapes, mandibles and frontal carinae, in addition to the size and position of the eyes remind those of *A. alpha*. Uniformly convex promesonotum and exposed propleuron looks like *A. eumeces*, but its petiole is of different shape. It is not known whether head elongation in *A. eumeces* is due to polyphenism.

*A. ramirezi* differs from *A. totolapensis* by the number of teeth of the masticatory margin, shape of the petiole, pilosity and shape of the pronotum. Differences with *A. grijalvae* include pilosity as well as the shape of the petiole, the pronotum and the clypeus.

#### ***Azteca sabinesi* sp. n. 4**

(Figures 4A-B)

**Material examined:** Holotype MNHN\*\*\*\*\* (TOT008, minor worker), paratype MNHN\*\*\*\*\* (TOT004, major worker).

**Diagnosis:** *Azteca* ant with the following characters: apical mandibular tooth longer than the others, in dorsal view, pronotum more or less 1.7 time larger than mesonotum and propodeum, petiole as small squamiform node with apex directed anteriorward, posterior petiolar peduncle present.

**Measurements:** BL 2.42; HL 0.61; HW 0.55; CI 0.90; ED 0.09; OI 0.14; MFC 0.22; FCI 0.40; SL 0.53; SI 0.96; PW 0.30; ML 0.84; MI 0.35; FL 0.51; FW 0.10; FI 0.19; PtL 0.21; PtH 0.11; Ptl 0,52.

**Description (minor worker):** Integument smooth and grossly punctate from head to gaster; intercalary space ca.1 between punctuations on mesosoma and gaster and ca. 2 to 3 on the head. Original color unknown. Pilosity sparse: few erect hairs on head, mesosoma and gaster, inconspicuous appressed setae on mesosoma. Sparse semi-decumbent setae on flagellum. Semi-decumbent setae on exterior margin of masticatory portion of mandibles and palpi.

*Head.* Sub-trapezoidal; vertexal margin slightly concave in full-face view; occipital angles rounded. Eyes developed and elliptic, with long axis directed antero-dorsally and located at mid-length of head. Antennae 12-segmented. Antennal sockets fully exposed frontal lobe much reduced. Scape reaching occipital margin of head. Flagellomeres somewhat of equal size, except apical segment, a bit more than twice as long as the penultimate. Frontal carinae short, not extending beyond anterior margin of the eyes. Clypeus altered by taphonomy; transparent bubble concealing lower portion of clypeus and half of mandibles. Median clypeal area somewhat bulged, with frontal triangle rounded, extending posteriorly between the frontal lobes so to reach the anterior margin of the eyes; antero-median clypeal margin poorly visible, seemingly straight. Mandibles triangular, developed but short, somewhat decussate. Masticatory margin 8 or 9-teethed. Palpi short; palpal formula 6,4.

*Mesosoma*. Pronotum, mesonotum, propodeum distinct, each dorsally convex; Promesonotal and mesopropodeal sutures clearly defined. Pronotum and mesonotum at equal height; propodeum significantly lower than the promesonotal complex. In dorsal view, pronotum more or less 1.7 time larger than mesonotum and propodeum. Mesonotum button-like, somewhat overlapping the pronotum. In profile view, no angle between dorsal and declivity of the propodeum, so that it form a uniform curvature. Metapleural gland and propodeal spiracle un conspicuous. Legs moderately long. Spur formula 1,1,1.

*Petiole and gaster*. Petiole as small squamiform node with apex directed anteriorward. Posterior peduncle present. Gaster with four visible segments in dorsal and lateral views.

**Discussion:** See above for the determination to the genus and its presentation. *A. sabinesi* can be notably distinguished from *A. alpha*, *eumeces* and sp.1 by its posterior petiolar peduncle, which is also a difference with *Azteca* spp. described herein.

### **Acknowledgements**

We thanks Manuel and Heriberto Ramirez, owners and miners of Salt River Mine, Totolapa, and their whole family for helping David Coty in our field research.

### **References**

Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71: 1-370.

Longino, J.T. 2007. A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the *aurita* group. *Zootaxa*, 1491: 1-63.

Solòrzano-Kraemer MM. (2007). Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica (A)*. 282:1–133.

Wilson EO. (1985). Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 3. The subfamily Dolichoderinae. *Psyche*. 92(1):17-37.

## **Figures**

Figure 1 : General view of *Azteca totolapensis*

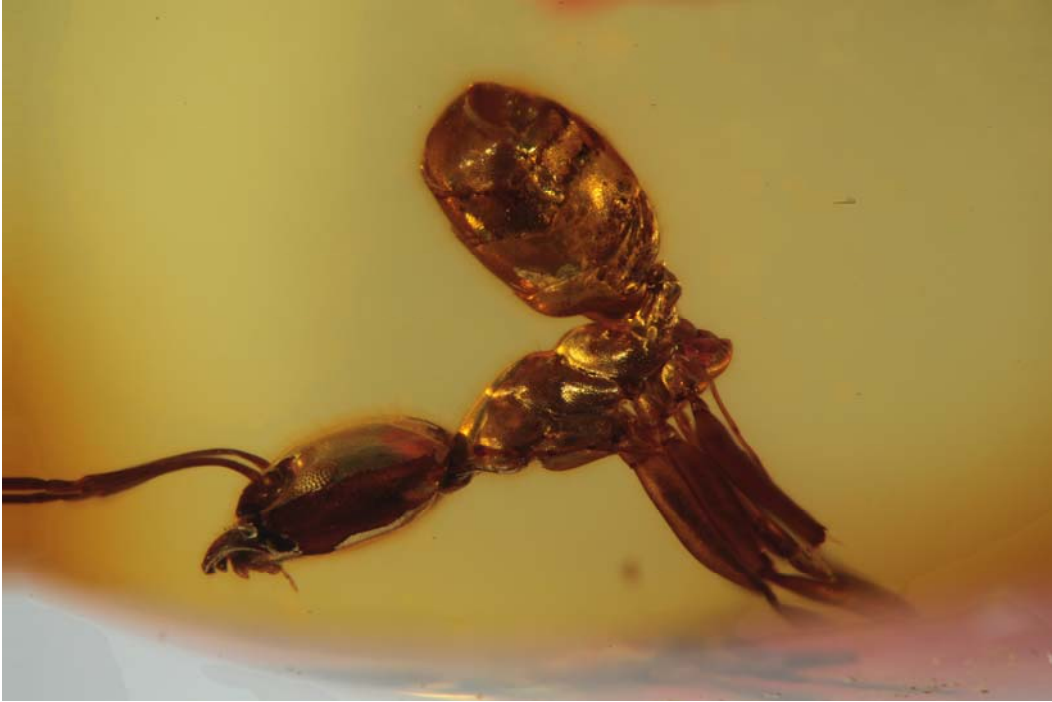


Figure 2 : General view of *Azteca grijalvae*



Figure 3 : General view of *Azteca Ramirezii*

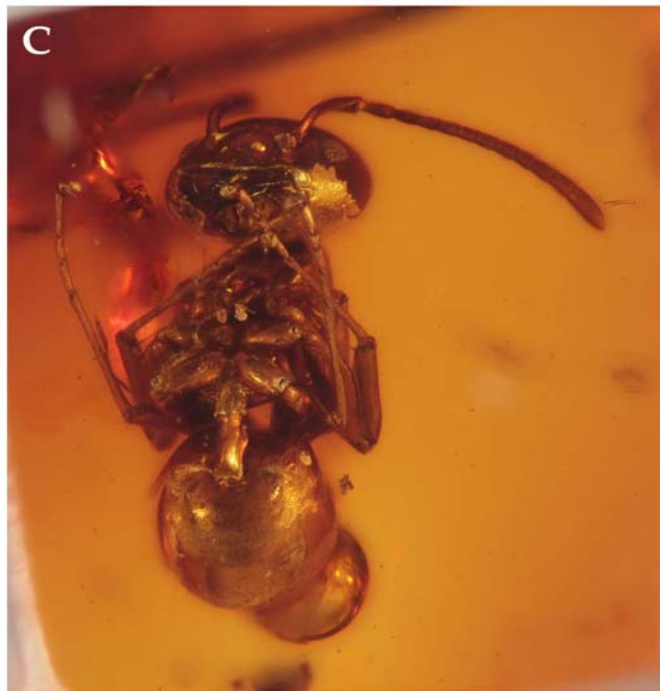


Figure 4 : General view of *Azteca sabinesi*

