

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Par

Cédric CHÉNY

ÉCOLE DOCTORALE N° 600

École doctorale Écologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation

Spécialité : Paléontologie

Taxonomie, phylogénie et biogéographie des fourmis Myrmicines

Apports des fossiles cénozoïques

Tome 1

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 17.12.2020

Unité de recherche : UMR 6118 Géosciences, Université Rennes 1, France

Équipe : Biodiversité : Interactions, Préservation, Evolution (BIPE)

Rapporteurs :

Dany AZAR Professeur d'Université (HDR) – Université du Liban, Fanar-El Matn, Liban
Frédéric LEGENDRE Maître de conférences (HDR) – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

Composition du Jury :

Président :

Didier NÉRAUDEAU Professeur d'Université – Université Rennes 1, Rennes, France

Examineurs :

Bonnie BLAIMER Chercheur – Museum für Naturkunde, Berlin, Allemagne
André NEL Professeur d'Université – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France
Mónica SOLÓRZANO-KRAEMER Chercheur – Senckenberg Research Institute, Francfort, Allemagne

Direction de thèse :

Vincent PERRICHOT Maître de conférences (HDR) – Université Rennes 1, Rennes, France
Bo WANG (codirecteur) Professeur d'Université – Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Nankin, Chine

Tome 1

Remerciements

À l'aube de conclure ce mémoire, mes pensées se tournent vers tous ceux qui m'ont aidé et soutenu - et ils sont nombreux - au cours de ces trois années de thèse, sans qui ce travail n'aurait jamais vu le jour. L'aboutissement de celui-ci est donc aussi le vôtre. Il est enfin temps pour moi, de vous remercier.

Je tiens tout d'abord à remercier du fond du cœur mes directeurs de thèse, Vincent Perrichot et Bo Wang, qui m'ont offert la possibilité de vivre cette magnifique aventure. Vous m'avez encadré de la plus belle des manières, et j'espère vous rendre honneur à travers ce manuscrit. Bo, je te remercie de m'avoir ouvert les portes de l'institut de paléontologie de Nankin où les conditions de travail qui m'ont été offertes furent remarquables. Je te remercie de m'avoir permis de découvrir l'immensité de la Chine à travers les missions de terrain, et l'incroyable richesse encore insoupçonnée de ces régions reculées, et de ses habitants. Vincent, je te remercie de m'avoir poussé à me dépasser, et de m'avoir fait confiance. Ton soutien et tes conseils toujours avisés ont été un véritable trésor pour moi.

Je tiens à saluer chaleureusement les étudiants qui m'ont ouvert les bras dès mon arrivée en Chine, et qui ont guidé mes premiers pas dans un monde qui m'était parfaitement inconnu. Je pense en particulier à Chunpeng Xu, Lingwei Li, Hui Jiang, Qingqing Zhang et Xiangdong Zhao, avec qui j'ai finalement noué une amitié sincère, que la distance ne rompra pas. Je n'oublierai jamais nos road-trips à travers Xi'an, Xiamen, Zhangpu et Suzhou. Vous êtes et resterez mes compagnons d'aventure.

De mes voyages en Chine, je garde également de très beaux souvenirs des discussions passionnantes et passionnées avec Edmund Jarzembowski, mais également avec Cédric Aria, qui à chacune de nos sorties urbaines réussissait à me faire découvrir de nouveaux lieux forts charmants et atypiques.

Une pensée particulière s'adresse à Jan Hinkelman, Pierre Cockx et Adam Khalife, des camarades doctorants avec qui j'ai partagé des moments inoubliables lors des missions de terrain en Guyane, Chine et République dominicaine. De ces aventures est née, je crois, une profonde amitié.

J'aimerais maintenant adresser des remerciements plus personnels. D'abord à mes parents et beaux-parents qui me soutiennent depuis toujours, mais aussi à mes amis de longue date, Alexis, Virginie, Valentin, Ismaël et Christophe, qui ont cru en moi plus que moi-même. Une pensée à Nathan, mon petit-frère de cœur, et Alice. Vos rêves sont aussi les miens. Une tendre pensée à mes compagnons de Licence, Alexian, Alexandre, Gabin, Marc, Florian, Mathilde et Yousra, que je n'oublie pas. Vous me manquez. Une même pensée envers Sirella et Youcef, mes compagnons et amis de Master.

Et comment oublier les magnifiques rencontres faites lors de ces années de doctorat au sein de l'Université de Rennes. Je parle évidemment de la 'meilleure promo' de l'histoire du Master PPP comme ils aiment à le rappeler. Je pense en particulier à Elvis, Michaël, Erwan, Pauline et Damien (le 'noyau dur' ?). Ah oui, et Simon l'incertain, défini *incertae sedis* au sein du groupe. Je n'oublierai jamais nos sorties et interminables soirées dans la capitale bretonne. Vous êtes ma famille de cœur.

Je remercie du fond du cœur Roch-Alexandre, Erwan, Pierre mais aussi Corentin et sa famille (qui a été adorable), qui m'ont très gentiment accueilli lorsque j'en avais le besoin, entre mes allers-retours de Chine.

J'adresse également une tendre pensée à Léa et Quentin, deux êtres au cœur et à l'énergie extraordinaire.

Je n'oublie évidemment pas la joie, la passion et l'écoute apportées par mes chers compagnons de bureau, France, Yann et Valentine, qui m'ont accompagné et épaulé au cours de ces années. Leur présence fut une véritable sinécure.

Je tiens aussi à remercier chaleureusement les membres de mon jury de thèse, D. Azar, B. Blaimer, F. Legendre, A. Nel, D. Néraudeau et M. Solórzano-Kraemer, qui ont très gentiment accepté de relire et de commenter ce travail.

Enfin, j'adresse une pensée émue à C. Peeters, avec qui j'ai eu l'inestimable chance de travailler. Ce travail lui est en partie dédié.

Résumé

Avec plus de 7000 espèces, les fourmis Myrmicinae constituent l'un des plus grands succès écologiques de l'histoire. Pourtant, leur histoire évolutive reste encore mal comprise. Les diverses études phylogénétiques ont donné des résultats particulièrement contrastés, estimant une origine des Myrmicinae au Crétacé Supérieur, allant de -75 à -107 millions d'années (Moreau et al., 2006 ; Schmidt, 2013 ; Moreau & Bell, 2013 ; Brady et al., 2014 ; Ward et al., 2015). Une dernière étude a même proposé une apparition au Paléocène, vers -61 millions d'années (Borowiec et al., 2019). Pourtant, les plus anciennes Myrmicines fossiles connues datent de l'Éocène inférieur (50-55 Ma). Ces premiers fossiles semblent par ailleurs déjà diversifiées et certains constitueraient même des représentants de genres actuels, supportant ainsi les hypothèses moléculaires d'une origine ancienne.

La découverte de nouvelles myrmicines fossiles dans les gisements éocènes de la Baltique et de l'Oise, et celles des gisements récemment découverts de l'ambre miocène de Zhangpu (Chine) et d'Éthiopie, ont par ailleurs fait apparaître des incongruences entre l'âge des fossiles et leur âge d'apparition "moléculaire" estimé plus jeune (e.g., *Lophomyrmex*, *Tetramorium*, *Trichomyrmex*). Le présent travail cherche donc à préciser : 1) quand et où est apparue la lignée ancestrale des Myrmicinae ; 2) quand sont apparues les grandes lignées actuelles (tribus et genres) et comment se sont-elles diversifiées au cours du Cénozoïque ? 3) comment expliquer leur diversité et leur répartition actuelle ?

Sur l'ensemble du matériel étudié, nous comptabilisons et décrivons 9 nouvelles occurrences de genres qui étaient jusqu'à présent inconnus du registre fossile : *Rhopalomastix* et *Trichomyrmex* dans l'ambre miocène éthiopien (16-23 Ma), et les genres *Cardiocondyla*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, *Meranoplus*, *Myrmicaria* et *Proatta* dans l'ambre miocène de Zhangpu (ca. -15 Ma). À ces taxons s'ajoutent 14 nouvelles occurrences biogéographiques : *Pheidole* dans l'ambre balte (34-38 Ma) ; *Crematogaster* et *Solenopsis* dans l'ambre dominicain (16-20 Ma), qui avaient été historiquement mentionnées et sont présentement décrites ; *Cataulacus*, *Carebara*, *Monomorium* dans l'ambre éthiopien ; *Aphaenogaster*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Strumigenys*, *Tetramorium* et *Vollenhovia* dans l'ambre de Zhangpu. De plus, nous décrivons une possible représentante basale du genre *Tetramorium* dans l'ambre de l'Oise (ca. -53 Ma), présentant des caractères dérivés des genres actuels (e.g., formule palpale 4,3 ; formule tibiale 1,1,1 ; éperons simples). Les genres *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* sont par ailleurs décrits pour la première fois en co-occurrence dans l'ambre éthiopien.

Pour retracer l'évolution temporelle du groupe, nous avons intégré ces récentes occurrences en tant que nouveaux points de calibration fossiles dans l'analyse phylogénétique, à l'aide des plus récents outils (e.g., modèle FBD, modules CladeAge, Sampled Ancestors, etc.), à laquelle nous avons également intégré des taux de diversification (BAMM) et taux d'échantillonnage (TRiPS). L'effet des diverses modalités de calibration (calibration à la racine, du groupe-couronne ou à l'origine, modèles de distribution, node-dating vs. tip-dating) sur les estimations des temps de divergence est également testé

et discuté. Des estimations sous différentes stratégies de sélection topologique (random vs. diversified sampling) ont également été réalisées. Nous avons toutefois, dans un premier temps, vérifié la phylogénie du groupe par une analyse en maximum de vraisemblance.

L'analyse phylogénétique avec un modèle GTR et un jeu non-partitionné a donné des résultats relativement satisfaisants comparativement aux précédents auteurs ayant utilisé un modèle HKY et une stratégie de partitionnement. La phylogénie inférée était rigoureusement la même à l'exception de la tribu Crematogastrini où des divergences sont apparues pour des nœuds pourtant bien supportés. Une attention particulière devra être portée sur la position topologique et la phylogénie interne du groupe [*Vollenhovia*+*Calypatomyrex*], du groupe de genres *Myrmecina* et *Mayriella sensu* [Blaimer et al. \(2018\)](#).

L'analyse des temps de divergence sous divers modes de calibration a donné des résultats variables, et nous considérons que l'analyse CladeAge (BD-random-sampling) et FBD (diversified sampling) sont des approches viables, qui permettent vraisemblablement d'éviter une sous- ou surestimation importante. D'après ces seules analyses, les Myrmicinae seraient apparues entre -88 et -95 Ma. La tribu Myrmicini (groupe-couronne) apparaît comme relativement jeune (40-50 Ma), tandis que la tribu Crematogastrini serait apparue entre -70 et -80 Ma. L'âge d'apparition des genres actuels (= groupe couronne) s'est montré généralement plus jeune que les estimations des précédents auteurs, malgré l'addition de nouvelles calibrations. Par ailleurs, l'âge d'apparition des genres nouvellement calibrés (calibration terminale) n'est pas nécessairement supérieur aux estimations de genres non calibrés, toutefois ils apparaissent bien plus précis. Les intervalles d'apparition sous le module CladeAge apparaît en revanche très souvent plus affinés que les estimations standards. Les estimations FBD ont montré des variations plus ou moins marquées en fonction des taux estimés ou non, et de la stratégie de sélection topologique utilisée, contrairement aux analyses CladeAge qui restaient relativement similaires. Le tip-dating (FBD + Sampled Ancestors) apparaît encore surestimer les temps de divergence, comparativement au node-dating.

L'histoire biogéographique a été revue, à l'aune des nouvelles occurrences et des résultats phylogénétiques. Le groupe serait apparu dans le Nouveau Monde au Crétacé Supérieur (85-95 Ma), sans toutefois montrer une appartenance plus marquée au Néarctique ou au Néotropique. Les grandes lignées se seraient ensuite rapidement dispersées, en particulier à l'Éocène à travers l'Antarctique, la Béringie et le Groenland. L'extension des latitudes tropicales à la suite d'événements hyperthermiques (e.g., ETM, MECO, etc.) auraient permis des dispersions successives, et expliquerait la disparité des distributions actuelles, où les lignées basales Myrmicini et Pogonomyrmechini sont respectivement restreintes au Néarctique-Paléarctique et au Nouveau Monde, tandis que les lignées Stenammini, Solenopsidini, Attini et Crematogastrini, plus dérivées, montrent des distributions plus larges mais aussi beaucoup plus hétérogènes. Enfin, la faune myrmicine paléarctique apparaît être un héritage de plusieurs dispersions au début de l'Éocène et au Miocène : 1) provenant du complexe indo-austral, notamment pour les Crematogastrini ; 2) de l'Afrotropique pour les Solenopsidini (e.g. *Monomorium*) et Attini (e.g. *Strumigenys*) ; 3) du Néarctique pour les Myrmicini, Stenammini (e.g. *Aphaenogaster*, *Stenamma*) et Attini (e.g. *Pheidole*).

Abstract

With more than 7000 species, the myrmicine ants constitute one of the greatest ecological success stories. Yet, their evolutionary history remains poorly understood. The various phylogenetic studies provided particularly heterogeneous results, estimating the origin of Myrmicinae during Upper Cretaceous, ranging from -75 to -107 Ma (Moreau et al., 2006; Schmidt, 2013; Moreau & Bell, 2013; Brady et al., 2014; Ward et al., 2015). A recent study even proposed Paleocene age, around -61 Ma (Borowiec et al., 2019). The oldest known fossil Myrmicines date from Early Eocene (50-55 Ma), but these first fossils seem to be already diversified and some of them might even be fossil representatives of current genera, thus supporting the hypotheses of an ancient origin.

The discovery of new fossil myrmicines in Eocene Baltic and Oise amber deposits, and those from the recently discovered Miocene Zhangpu (China) and Ethiopian amber deposits also revealed incongruences between the fossil age and their estimated younger ‘molecular’ apparition age (e.g., *Lophomyrmex*, *Tetramorium*, *Trichomyrmex*). The present work therefore seeks to clarify: 1) when did the ‘first’ Myrmicinae appear? 2) when did the current major lineages (tribes and genera) appear and how did they diversify during Cenozoic?

From the complete studied material, we report and describe 9 new occurrences of genera that were previously unknown from the fossil record: *Rhopalomastix* and *Trichomyrmex* in Ethiopian Miocene amber (16-23 Ma); *Cardiocondyla*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, *Meranoplus*, *Myrmecaria* and *Proatta* in Miocene Zhangpu amber (ca. -15 Ma). In addition to these taxa, 14 new biogeographic occurrences are described: *Pheidole* in Baltic amber (34-38 Ma); *Crematogaster* and *Solenopsis* in Dominican amber (16-20 Ma), that were mentioned historically and currently described; *Cataulacus*, *Carebara*, *Monomorium* in Ethiopian amber; *Aphaenogaster*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Strumigenys*, *Tetramorium* and *Vollenhovia* in Zhangpu amber. In addition, we describe a hypothetical basal representative of *Tetramorium* in Oise amber (ca. -53 Ma), exhibiting derived characters states (e.g., palpal formula 4,3; tibial formula 1,1,1; simple spurs). The genera *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* are also described for the first time as co-occurring in Ethiopian amber.

To trace the chronologic evolution of the group, we have integrated these recent occurrences as new fossil calibration points in phylogenetic analysis, performed with the most recent data-processing tools that allow a better consideration of palaeontological data (e.g., FBD model, CladeAge modules, Sampled Ancestors, etc.). We have also integrated diversification rates (BAMM) and sampling rates (TRiPS). The effect of various calibration modes (root-node, crown- or stem-, distribution models, node-dating vs. tip-dating) divergence dating estimates is also tested and discussed. Estimates under different topological sampling strategies (random vs. diversified sampling) were also carried out. However, we first checked the phylogeny of the group by a Maximum Likelihood analysis.

Phylogenetic analysis with a GTR model and an unpartitioned data gave relatively satisfying results compared to previous authors that used a HKY and partitioning strategy. The inferred phylogeny was consistently similar, except for the Crematogastrini tribe for which discrepancies appeared for nodes that were however well-supported. Particular attention should be given to the topological position and internal phylogeny of the [*Vollenhovia*+*Calypatomyrex*] group, the *Myrmecina* genus group and *Mayriella sensu* [Blaimer et al. \(2018\)](#).

The divergence dating under different calibration modes gave variable results, and we consider CladeAge (BD-random-sampling) and FBD (diversified sampling) analysis to be viable approaches, which are likely to avoid significant under- or over-estimation. According only to these analyses, the Myrmicinae would have appeared between -88 and -95 Ma. The Myrmicini tribe (crown-group) appears to be relatively young (40-50 Ma), while the crown Crematogastrini tribe would have appeared between -70 and -80 Ma. The crown-group estimates of current genera were generally younger than the previous estimates despite the addition of newly calibrated genera. Furthermore, the age of apparition of newly calibrated genera (terminal calibration) is not necessarily higher than the estimates of uncalibrated genera, however they appear to be much more accurate. On the other hand, the ranges of apparition under the CladeAge module very often appear more accurate than the standard estimates. The FBD estimates showed more or less significant variability depending on the estimated or fixed rates option, and the topological sampling strategy used, in contrast to the CladeAge analyses, which remained relatively similar. The tip-dating approach (FBD + Sampled Ancestors) still appears to overestimate divergence dating compared to node-dating.

The biogeographic history has been reviewed in the light of new occurrences and phylogenetic results. The group is presumed to have appeared in the New World during Upper Cretaceous (85-95 Ma), without however showing a more pronounced belonging to Nearctic or Neotropic. The major lineages would have quickly spread out across the globe, particularly during Eocene through Antarctica, Beringia and Greenland. The extension of tropical latitudes following hyperthermal events (e.g., ETM, MECO, etc.) would have led to successive dispersions between New World and Old World, and would explain the apparent disparity of actual distributions. The basal lineages Myrmicini and Pogonomyrmecini are respectively restricted to the Nearctic-Palearctic and the New World, while the more derived lineages Stenammini, Solenopsidini, Attini and Crematogastrini show wider but also more heterogeneous distributions. Finally, the Palearctic myrmecine fauna appears to be an inheritance of several dispersions during Eocene and Miocene: 1) from the Indo-Austral complex, especially for Crematogastrini; 2) from Afrotropics for Solenopsidini (e. g. *Monomorium*) and Attini (e.g. *Strumigenys*); 3) from Nearctic for Myrmicini, Stenammini (e.g. *Aphaenogaster*, *Stenamma*) and Attini (e.g. *Pheidole*).

SOMMAIRE

Chapitre 1 : Introduction.....	1
1. De l'origine des fourmis	1
1.1. Le constat actuel	1
1.2. Origine du groupe et phylogénie	2
1.2.1. L'origine ancestrale	2
1.2.2. Le modèle biologique « primitif »	4
1.2.3. Hypothèses d'apparition et diversification	4
1.2.4. Histoire de systématique.....	6
2. Des fourmis Myrmicinae.....	9
2.1. Constat actuel.....	9
2.1.1. Diversité et biogéographie	9
2.1.2. Quel impact ?.....	9
2.1.3. Diversité actuelle <i>versus</i> fossile.....	10
2.1.3.1. État de l'art	12
2.1.3.2. Un ratio révélateur	13
2.1.3.3. Registre fossile du « Big Four »	14
2.2. Des myrmicines fossiles	17
2.2.1. Registre fossile : état de l'art	17
2.2.1.1. Répartition géographique.....	17
2.2.1.2. Le signal fossile	18
2.2.1.3. Le registre par gisement.....	21
2.3. Des origines des myrmicines	25
2.3.1. Un berceau tropical ?.....	25
2.3.2. L'hypothèse africaine	25
2.3.3. “The New World Tropic Hypothesis”	27
2.3.4. Des incongruences gênantes	30
2.3.5. De nouvelles découvertes (et incongruences).....	31
2.3.6. D'étonnantes occurrences paléobiogéographiques	31
2.3.7. Intérêt de la paléontologie - et de ses nouvelles approches -	32
2.3.8. Problématiques de thèse	34
Chapitre 2 : Matériel & méthodes	37
1. Remarque préliminaire.....	39
2. Gisements d'étude	41
2.1. Gisements historiques.....	41

2.1.1. Ambre de la Baltique	41
2.1.1.1. Historique	41
2.1.1.2. Localisation géographique.....	41
2.1.1.3. Cadre géologique régional	43
2.1.1.4. Âge et origine de l'ambre	43
2.1.1.5. Diversité des inclusions	44
2.1.1.6. Paléohabitat	46
2.1.1.7. Matériel d'étude.....	46
2.1.2. Ambre de République dominicaine	47
2.1.2.1. Historique	47
2.1.2.2. Localisation géographique.....	47
2.1.2.3. Cadre géologique régional	47
2.1.2.4. Âge et origine de l'ambre	48
2.1.2.5. Diversité des inclusions	49
2.1.2.6. Paléohabitat	51
2.1.2.7. Matériel d'étude.....	51
2.1.3. Ambre de l'Oise.....	53
2.1.3.1. Historique	53
2.1.3.2. Localisation géographique.....	53
2.1.3.3. Cadre géologique régional	53
2.1.3.4. Âge et origine de l'ambre	55
2.1.3.5. Diversité des inclusions	56
2.1.3.6. Paléohabitat	56
2.1.3.7. Matériel d'étude.....	57
2.2. Gisements inédits	59
2.2.1. Ambre d'Éthiopie	59
2.2.1.1. Historique	59
2.2.1.2. Localisation géographique.....	59
2.2.1.3. Cadre géologique régional	60
2.2.1.4. Âge et origine de l'ambre	60
2.2.1.5. Diversité des inclusions	62
2.2.1.6. Paléohabitat	62
2.2.1.7. Matériel d'étude.....	63
2.2.2. Ambre de Zhangpu (Chine)	65
2.2.2.1. Historique	65
2.2.2.2. Localisation géographique.....	65
2.2.2.3. Cadre géologique régional	67
2.2.2.4. Âge et origine de l'ambre	67

2.2.2.5. Un ambre atypique.....	69
2.2.2.6. Diversité des inclusions	69
2.2.2.7. Matériel d'étude.....	72
2.2.2.8. Paléohabitat	72
3. Synthèse du matériel d'étude.....	74
4. Préparation de l'ambre	76
4.1. Polissage	76
4.2. Observation	76
4.3. Imagerie et post-traitement	76
4.4. Terminologie	78
4.5. Microtomographie	78
5. Abréviations institutionnelles	79
Chapitre 3 : Taxonomie	81
Abstract	83
1. Objectifs	97
2. Remarque préliminaire.....	99
3. Méthodologie.....	101
3.1. Richesse estimée et paramètres d'échantillonnage	101
3.2. Base de données	101
3.3. Modélisation du biais.....	102
3.4. Exécution des analyses	103
4. Résultats	107
4.1. Ambre de la Baltique.....	107
4.1.1. Inventaire des déterminations	107
4.1.1.1. Synthèse.....	107
4.1.1.2. <i>Fallomyrma</i>	107
4.1.1.3. Une étrange occurrence	109
4.1.1.4. Genres actuels.....	109
4.1.2. Discussion générale	109
4.2. Ambre de République dominicaine.....	113
4.2.1. Inventaire des déterminations	113
4.2.1.1. Synthèse.....	113
4.2.1.2. <i>Solenopsis</i>	115
4.2.1.2.1. Détermination.....	115
4.2.1.2.2. Discussion	115
4.2.2. Discussion générale	116

4.3. Ambre de l'Oise	119
4.3.1. Inventaire des déterminations	119
4.3.1.1. Synthèse.....	119
4.3.1.2. Assignation des morphotypes ailés.....	121
4.3.1.3. Ouvrières de l'Oise	123
4.3.1.3.1. Détermination.....	123
4.3.1.3.2. Discussion taxonomique.....	125
4.3.1.3.3. L'hypothèse <i>Tetramorium</i>	126
4.3.2. Discussion générale	128
4.4. Ambre d'Éthiopie	133
4.4.1. Inventaire des déterminations	133
4.4.1.1. Synthèse.....	133
4.4.1.2. Assignation des morphotypes mâles.....	135
4.4.1.3. <i>Monomorium</i>	135
4.4.1.3.1. Détermination.....	135
4.4.1.3.2. Discussion	136
4.4.1.4. <i>Trichomyrmex</i>	137
4.4.1.4.1. Détermination.....	137
4.4.1.4.2. L'hypothèse <i>Trichomyrmex</i>	139
4.4.1.5. <i>Melissotarsus</i>	146
4.4.1.5.1. Détermination.....	146
4.4.1.5.2. L'hypothèse <i>Melissotarsus</i>	146
4.4.1.6. <i>Rhopalomastix</i>	154
4.4.1.6.1. Détermination.....	154
4.4.1.6.2. L'hypothèse <i>Rhopalomastix</i>	154
4.4.1.7. <i>Cataulacus</i>	161
4.4.1.7.1. Détermination.....	161
4.4.1.7.2. Discussion	161
4.4.2. Discussion générale	161
4.5. Ambre de Zhangpu.....	163
4.5.1. Inventaire des déterminations	163
4.5.1.1. Synthèse.....	163
4.5.1.2. Remarque préliminaire	165
4.5.1.3. <i>Carebara</i> & <i>Pheidole</i>	165

4.5.1.3.1. <i>Carebara</i>	165
4.5.1.3.2. <i>Pheidole</i>	167
4.5.1.4. <i>Lophomyrmex</i>	169
4.5.1.5. <i>Tetramorium</i>	170
4.5.1.6. <i>Crematogaster</i>	170
4.5.1.7. <i>Strumigenys</i>	174
4.5.1.8. <i>Cataulacus</i>	176
4.5.1.9. <i>Meranoplus</i>	177
4.5.1.10. <i>Monomorium</i>	177
4.5.1.11. <i>Cardiocondyla</i>	178
4.5.1.12. <i>Myrmicaria</i>	180
4.5.1.13. <i>Proatta</i>	180
4.5.1.14. <i>Lordomyrma</i>	181
4.5.1.15. <i>Gauromyrmex</i>	181
4.5.1.16. <i>Vollenhovia</i>	181
4.5.1.17. <i>Aphaenogaster</i>	182
4.5.1.18. <i>Solenopsis</i> ?	183
4.5.2. Discussion générale	185
4.6. Base de données	189
5. Diversité actuelle et passée	191
5.1. Mesure de l'impact de la thèse sur le registre fossile	191
5.2. Mesure de la diversité	192
6. Analyse TRiPS	195
6.1. Résultats	195
6.2. Limites analytiques	199
6.3. Analyse comparative du « Big Four »	200
6.4. Taux d'échantillonnage au Cénozoïque	201
6.5. Mise en perspective	202
Chapitre 4 : Phylogénie	205
Abstract	207
1. Objectifs	219
2. Méthodologie	221
2.1. Approche phylogénétique	221
2.1.1. Constat initial	221
2.1.2. Analyse de la distance	221
2.1.3. Parcimonie	222
2.1.4. Maximum de vraisemblance et bayésien	222

2.2. Base de données	224
2.2.1. Acquisition des données moléculaires	224
2.2.2. Mise à jour de la Systématique	225
2.2.3. Partitionnement ?	226
2.3. Logiciels et paramètres analytiques	227
2.3.1. Logiciel	227
2.3.2. Modules	227
2.3.3. Paramètres d'importation	227
2.4. Calibration fossile	229
2.4.1. Mise en garde	229
2.4.2. Modèles de distribution	229
2.4.3. L'incertitude inhérente du taxon fossile	230
2.4.4. "Node-dating" <i>versus</i> "Tip-dating"	234
2.4.5. Modèles de spéciation	235
2.4.5.1. Yule <i>versus</i> Birth Death	235
2.4.5.2. Birth Death <i>versus</i> Fossilized Birth Death : quelle différence pour quel intérêt ?	236
2.4.6. Modules de calibration	237
2.4.6.1. Sampled Ancestors	237
2.4.6.2. CladeAge	238
2.4.6.2.1. Principe de base	238
2.4.6.2.2. Taux d'échantillonnage	240
2.4.6.2.3. Taux de diversification et taux de renouvellement	241
2.4.6.2.4. Calibration fossile	242
2.4.6.3. Sampled Ancestors <i>versus</i> CladeAge	244
2.4.7. Calibration du « root node »	244
2.4.8. Calibration crown <i>versus</i> stem	245
2.5. Topologie	246
2.5.1. Topologie libre & fixe	246
2.5.2. Stratégie de sélection topologique	246
2.5.3. Contrainte monophylétique sous « Sampled Ancestors »	247
2.6. Base de données fossiles	249
2.6.1. Inventaire des calibrations fossiles	249
2.6.2. Remarque sur les âges de calibration	249
2.7. Résumé des analyses et objectifs	264
2.8. Estimation du taux de diversification	266
2.9. Exécution des analyses	267

2.10. Traitement des résultats	267
3. Résultats	271
3.1. Maximum de vraisemblance	271
3.1.1. Clade 1 : Myrmicini.....	271
3.1.2. Clade 2 : Pogonomyrmecini	274
3.1.3. Clade 3 : Stenammini	274
3.1.4. Clade 4 : Solenopsidini.....	274
3.1.5. Clade 5 : Attini	276
3.1.6. Clade 6 : Crematogastrini	277
3.1.7. Synthèse.....	279
3.2. Datation	283
3.2.1. Remarque préliminaire	283
3.2.2. Formicidae	283
3.2.3. Myrmicinae.....	285
3.2.3.1. Lignée basale	285
3.2.3.2. Tribus.....	287
3.2.3.2.1. Myrmicini (Tableau 15)	287
3.2.3.2.3. Stenammini (Tableau 15)	289
3.2.3.2.4. Solenopsidini (Tableau 16).....	289
3.2.3.2.5. Attini (Tableau 17)	291
3.2.3.2.6. Crematogastrini (Tableau 18).....	293
3.2.4. Chronogrammes CladeAge & FBD	294
3.3. Taux de diversification	297
4. Discussion	298
4.1. Datation	298
4.1.1. Datations CladeAge	298
4.1.1. Datations FBD	299
4.2. Effet(s) des modes de calibration	301
4.2.1. Calibration du « root node »	301
4.2.2. Node-dating & Tip-dating	301
4.2.3. Random sampling & diversified sampling	302
4.2.4. Effet des paramètres FBD et CladeAge	303
4.2.5. Calibration à l'origine ?	305
Chapitre 5 : Biogéographie	309
Abstract	311
1. Objectifs	329

2. Remarques préliminaires	331
3. Méthodologie	333
3.1. Unité biogéographique	333
3.2. Base de données	334
3.2.1. Distribution générique actuelle.....	334
3.2.2. Distribution générique fossile.....	335
3.3. Paramètres analytiques	336
3.3.1. Taux de présence et taux d'occupation des tribus.....	336
3.3.2. Mesure du « potentiel d'endémisme ».....	336
3.3.3. Analyses bayésiennes	338
3.3.3.1. Logiciel.....	338
3.3.3.2. Matrice de distribution.....	338
3.3.3.3. Configuration.....	340
3.3.3.4. Lancement de l'analyse	340
4. Résultats	343
4.1. Histoire de paléo-biogéographie	343
4.1.1. Une possible apparition au Crétacé ?.....	343
4.1.2. Cénozoïque	345
4.1.2.1. Paléocène	345
4.1.2.2. Yprésien-Lutétien : les premières occurrences avérées	345
4.1.2.3. Une présence diversifiée à l'Éocène	346
4.1.2.4. Les compressions de l'Oligocène	347
4.1.2.5. Miocène : une diversité foisonnante	349
4.1.2.6. Synthèse paléobiogéographique	352
4.1.3. Biogéographie actuelle	354
4.1.3.1. Myrmicini (Fig. 75A)	354
4.1.3.2. Pogonomyrmecini (Fig. 75B)	354
4.1.3.3. Stenammini (Fig. 75C)	354
4.1.3.3. Solenopsidini (Fig. 76D)	356
4.1.3.4. Attini (Fig. 76E)	356
4.1.3.4. Crematogastrini (Fig. 76F)	358
4.2. Taux de présence et taux d'occupation	360
4.2.1. Myrmicini	360
4.2.2. Pogonomyrmecini.....	362
4.2.3. Stenammini.....	362
4.2.4. Solenopsidini	363
4.2.5. Attini.....	363

4.2.6. Crematogastrini	364
4.3. Mesure du potentiel d'endémisme	366
4.4. Affinité générique des faunes.....	369
4.4.1. Comparaison de la faune actuelle par biorégion	369
4.4.1.1. Néarctique.....	369
4.4.1.2. Néotropique & Caraïbes	370
4.4.1.3. Paléarctique	371
4.4.1.4. Afrotropique & Madagascar	371
4.4.1.5. Indomalais et Australasie.....	373
4.4.2. Comparaison de la faune actuelle et fossile	373
4.4.2.1. Néarctique éocène (56-34 Ma)	374
4.4.2.2. Caraïbes miocène (23-5 Ma).....	374
4.4.2.3. Paléarctique éocène-miocène (56-5 Ma)	374
4.4.2.4. Afrotropique miocène (23-5 Ma).....	376
4.4.2.5. Indomalais miocène (23-5 Ma).....	376
4.5. Analyse Lagrange	378
4.5.1. Ajustements et cas problématiques.....	378
4.5.2. Résultats (Fig. 77 + Tableau 25).....	389
4.5.2.1. Lignée basale Myrmicinae.....	389
4.5.2.2. Tribus.....	389
5. Discussion	396
5.1. Une aire d'origine incertaine	396
5.2. L'affinité Paléarctique — Indomalais.....	397
5.2.1. Quid des genres persistants ou « disparus ».....	397
5.2.2. L'apport de genres éteints.....	400
5.2.3. Paléarctique : un héritage multiple ?.....	400
5.3. La discontinuité du Moyen-Orient.....	403
Conclusion.....	407
Références	413

N.B. 1 : Pour les chapitres de taxonomie, phylogénie et biogéographie, un résumé substantiel en anglais est proposé en début de chaque section. — *For chapters on taxonomy, phylogeny and biogeography, a substantial summary is provided in English at the beginning of each respective section.*

N.B. 2 : Le Tome 1 du présent travail constitue le corps du manuscrit, les annexes ayant été figurées dans un tome séparé (*cf.* Tome 2 : Annexe).

Chapitre 1 : Introduction

1. De l'origine des fourmis

1.1. Le constat actuel

Sous l'œil de l'homme, les fourmis représentent l'un des plus grands « succès » de l'histoire de l'évolution. Avec plus de 16 400 espèces décrites (Bolton, 2020), elles constituent le groupe d'insectes eusociaux le plus diversifié ayant colonisées la quasi-totalité des milieux terrestres (Hölldobler & Wilson, 1990, 2010). Des plus hautes forêts finlandaises au-delà du Cercle polaire jusqu'à la pointe du cap Horn en Amérique du Sud, en passant par les steppes arides de Patagonie ou d'Eurasie, les fourmis sont partout ou presque (Lach, 2009). De mœurs sociales, les fourmis vivent en société hiérarchisée, et les colonies peuvent aisément atteindre plusieurs millions d'individus. Le groupe est aujourd'hui un acteur majeur incontesté de l'équilibre écosystémique, et son impact sur l'environnement est à la mesure de leur nombre : prenons pour seul exemple les fourmis rousses des Alpes italiennes, chez qui l'estimation des captures s'élevaient à près de 120 tonnes d'insectes par jour (Pavan, 1959). En Allemagne encore, la prédation annuelle exercée par un seul nid de taille moyenne de fourmis rousses des bois *Formica polyctena* - une espèce commune en Europe - a été estimée à près de huit millions d'insectes (Wellenstein, 1952). Ces deux exemples illustrent ainsi la mesure de l'impact majeur des fourmis sur l'environnement actuel, et celui-ci ne date évidemment pas d'hier.

Bien qu'omniprésentes dans notre environnement et connues de tous ou presque, les fourmis laissent malgré tout de nombreuses questions en suspens : de quel ancêtre commun ont-elles divergé ? Quand sont-elles apparues ? Où s'est produite cette émergence ? Comment ont-elles évolué au cours des temps géologiques pour atteindre leur phénoménale biodiversité actuelle ? Des questions qui restent encore débattues, mais pour lesquelles nous avons toutefois quelques éléments de réponse. Mais avant de nous plonger dans le vaste mystère des Myrmicinae qui est le sujet de ce présent travail, nous devons nous attarder quelque peu sur l'origine même des fourmis (= Formicidae), dont les myrmicines en sont des représentantes majeures.

1.2. Origine du groupe et phylogénie

1.2.1. L'origine ancestrale

La monophylie des formicidés est aujourd'hui bien démontrée par les diverses études phylogénétiques combinant données morphologiques et moléculaires (Brothers, 1975 ; Bolton, 2003 ; Brady *et al.*, 2006 ; Moreau & Bell, 2013), cependant sa position systématique vis-à-vis des autres groupes d'hyménoptères aculéates restait jusqu'à récemment encore très incertaine. On a longtemps supposé que la lignée ancestrale des formicidés était issue d'un groupe de guêpes parasitoïdes (Vespoidea) (Wheeler, 1928 ; Wilson, 1971 ; Dlussky, 1983). Les études cladistiques des aculéates par Brothers (1975, 1999) plaçaient d'ailleurs le groupe comme une lignée sœur d'un clade comprenant des guêpes vespides et scoliidés, deux groupes incluant tous deux des espèces solitaires et eusociales (Gauld & Bolton, 1988). D'un point de vue morphologique, de nombreux caractères hérités dits « ancestraux » indiquaient clairement une relation de parenté étroite avec les guêpes. On peut citer par exemple la constriction métasomale marquée (d'où l'expression de « taille de guêpe ») chez l'ensemble des individus ou encore la persistance dans certains cas d'un aiguillon toujours fonctionnel. Les analyses moléculaires ont produits des résultats parfois contradictoires sur les relations de parenté au sein des aculéates, les formicidés étant tantôt rapprochées des guêpes apoïdes (à forme d'abeille) et scolioïdes (Bradynobaenidae et Scoliidae) (Pilgrim *et al.*, 2008, Debevec *et al.*, 2012), tantôt uniquement aux scolioïdes (Wilson *et al.*, 2013), et parfois même à divers groupes de guêpes ectoparasitoïdes dont notamment aux tiphioïdes - pompiloïdes (Heraty *et al.*, 2011), ou encore aux rhopalosomatides (Klopfstein *et al.*, 2013). Ces analyses étaient toutefois basées sur un nombre restreint de gènes, avec apparemment un signal évolutif relativement faible pour rendre compte de la phylogénie des aculéates.

Des études phylogénomiques récentes produites par Johnson *et al.* (2013), Branstetter *et al.* (2017) et Peters *et al.* (2017), toutes trois basées sur plusieurs centaines de gènes, ont permis de clarifier la systématique du groupe des aculéates avec des branches hautement supportées. Malgré la forte affinité morphologique entre formicidés et vespides, il apparaît que ces groupes ne sont finalement pas les plus proches phylogénétiquement. En réalité, les formicidés seraient la lignée sœur des apoïdes, dont les guêpes sphécoïdes et les abeilles font partie. La figure 1 résume la systématique nouvellement acceptée des aculéates, avec la position des Formicidae aujourd'hui admise. Cette relation de parenté avec les Apoidea suppose donc qu'il faudrait chercher du côté des lignées basales des apoïdes pour trouver des réponses sur l'origine évolutive des formicidés.

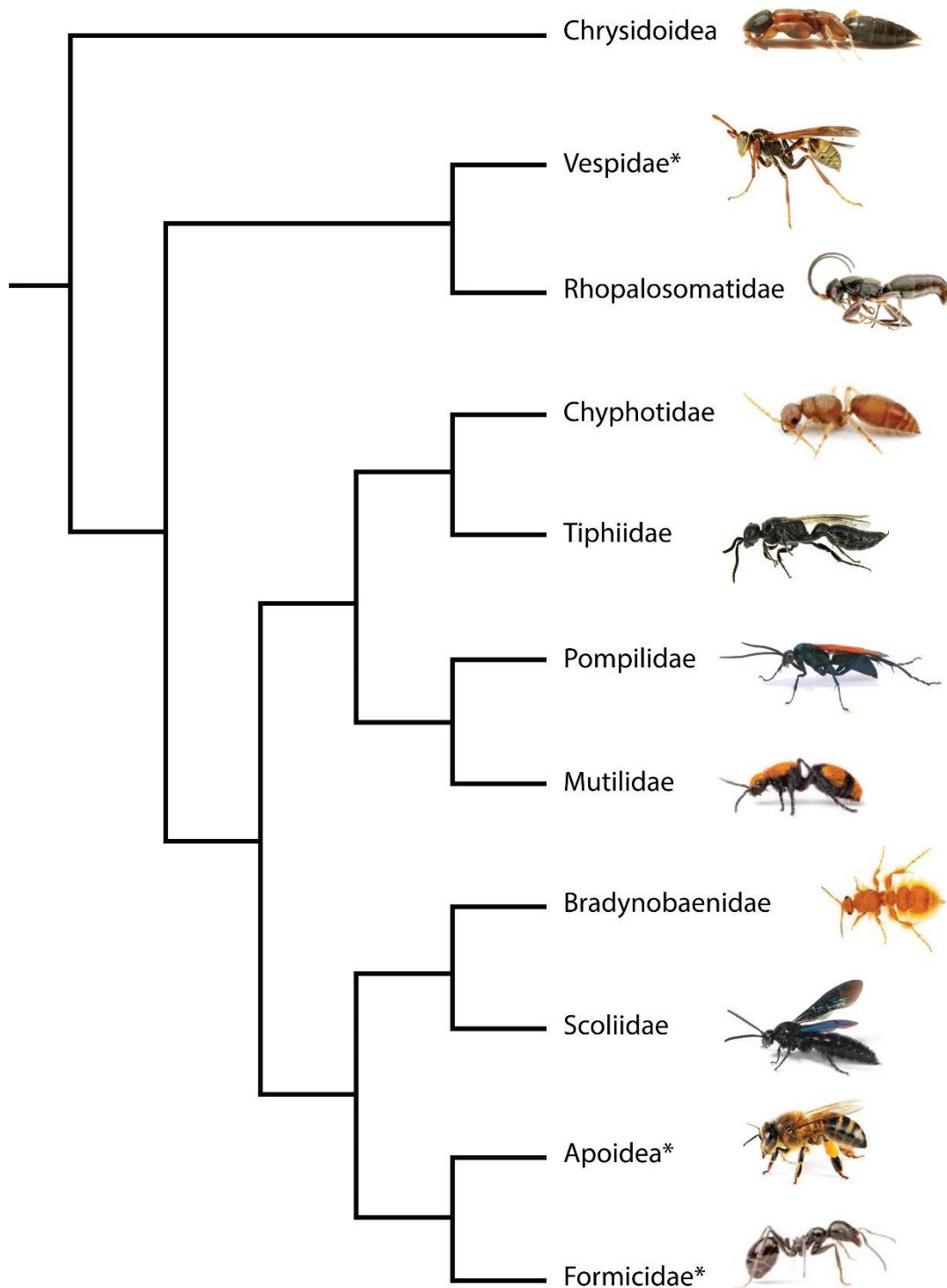


Figure 1. Phylogénie des Hyménoptères aculéates, basée sur les analyses moléculaires de [Johnson *et al.* \(2013\)](#), [Branstetter *et al.* \(2017\)](#) et [Peters *et al.* \(2017\)](#). Le placement des Rhopalosomatidae est basé sur [Pilgrim *et al.* \(2008\)](#) et [Debevec *et al.* \(2012\)](#). Les clades incluant des espèces eusociales sont marqués par un astérisque. Illustrations des spécimens : Chrysoidea © Diane Young ; Chyphotidae, Mutilidae, Formicidae © Alex Wild ; Scoliidae © Benjamin T., GFDL 1.2 ; Bradynobaenidae © Oliver Halsey ; Pompilidae © Joanie King ; Vespidae, Tiphidae © Salvador Vitanza ; Rhopalosomatidae © Victor Kolyada.

1.2.2. Le modèle biologique « primitif »

Le niveau de développement de l'eusocialité est très variable parmi les fourmis, avec des colonies parfois réduites à quelques dizaines d'individus et sans véritable différenciation de castes (une ouvrière pouvant parfois même tenir le rôle de gyne si la précédente venait à mourir), jusqu'aux immenses colonies de plusieurs millions d'individus aux castes et sous-castes bien établies. Les fourmis myrmicines font partie en majorité de ce dernier cas, et présentent un aspect eusocial très développé. L'aspect biologique et éthologique du groupe des Formicidae est particulièrement bien détaillé dans l'ouvrage de synthèse de [Passera & Aron \(2005\)](#).

Cependant, il est évident qu'il n'a pas toujours dû en être ainsi, et que ce niveau social n'est pas apparu soudainement. Les ancêtres des fourmis myrmicines, également ancêtres communs des autres sous-familles, devaient sans doute présenter les prémisses de ce développement, avec un système de petites colonies (< 100 individus), hypogées ou épigées, constituées d'ouvrières prédatrices solitaires ([Rabeling et al., 2008](#) ; [Lucky et al., 2013](#) ; [Ward, 2014](#)). C'est en tout cas le modèle biologique hypothétique le plus vraisemblable.

1.2.3. Hypothèses d'apparition et diversification

Avec 787 espèces fossiles décrites pour 163 genres ([Bolton, 2020](#)), le registre myrmécologique fossile est loin d'être le plus lacunaire de tous les groupes d'arthropodes étudiés par la paléontologie. Pourtant, la question de leur origine et de leur histoire évolutive est longtemps restée sujette à débat. La somme de ces fossiles a néanmoins permis de dresser plusieurs schémas évolutifs, de l'origine de la lignée basale à sa diversification. À la fin du 20^{ème} siècle, [Hölldobler & Wilson, \(1990\)](#) ont supposé que l'apparition de la lignée basale des formicidés remontait à la fin du Crétacé Inférieur, voire au tout début du Crétacé Supérieur, il y a près de 100 millions d'années, par coévolution avec la diversification des angiospermes. Cette hypothèse était alors en accord avec le registre fossile de l'époque et des plus anciennes occurrences connues.

Mais l'arrivée des analyses moléculaires via une approche évolutive de comparaison de séquences nucléiques et protéiniques, apparues il y a une trentaine d'années, a constitué un tournant majeur dans notre vision de leur évolution. La première étude phylogénétique utilisant une telle approche (combinant données fossiles et moléculaires) est proposée par [Crozier et al. \(1997\)](#)¹ et s'appuyait à l'époque sur la découverte récente de *Cariridris bipetiolata* [Brandão & Martins-Neto, 1990](#), une espèce fossile issue de couches datées de l'Aptien (ca. 120 Ma) au Brésil. Leur analyse suggérait alors une origine remontant au début du Jurassique, aux alentours de 200 millions d'années, c'est-à-dire avant le morcellement de la Pangée et à un âge proche des premières occurrences fossiles d'hyménoptères. Toutefois, le fossile *C. bipetiolata* est aujourd'hui considéré *incertae sedis* parmi les hyménoptères aculéates, mais les données moléculaires restaient à l'époque très lacunaires. Il est néanmoins intéressant de noter que cette

¹ L'étude se basait sur des séquences mitochondriales issues de 6 sous-familles de fourmis.

étude fut la première à proposer un âge d'apparition bien au-delà des plus anciennes occurrences fossiles du groupe. Plus récemment, l'étude de [Moreau et al. \(2006\)](#) utilisant davantage de données fossiles et moléculaires², indique à l'évidence que la lignée aurait en fait émergée entre 170 et 140 millions d'années, et qu'elle aurait finalement connue une phase de diversification lors de l'apparition des plantes à fleurs quelques dizaines de millions d'années plus tard. Selon cette même étude et sa mise à jour par [Moreau \(2009\)](#), les Leptanillinae et Martialinae, deux sous-familles mal connues car très difficiles à observer du fait de leur rareté et de leur mœurs cryptiques, constitueraient les lignées les plus anciennes, suivies par les ponéroïdes puis les formicoïdes apparues entre 140 et 100 millions d'années. Plus récemment, l'étude phylogénétique de [Moreau & Bell \(2013\)](#) associant données moléculaires et fossiles (dont 45 calibrations) converge vers un intervalle d'apparition situé entre 160 et 140 millions d'années pour la lignée basale des Formicidae.

En revanche, les plus anciennes occurrences avérées de fourmis fossiles ne remontent qu'au Crétacé Supérieur, et ont été particulièrement bien recensées et décrites dans l'ambre français des Charentes (*ca.* 99 Ma) ([Nel et al., 2004a](#) ; [Perrichot et al., 2008a, 2008b](#) ; [Perrichot, 2014](#)) et dans l'ambre du Myanmar (*ca.* 99 Ma) ([Dlussky, 1996](#) ; [Barden & Grimaldi, 2012, 2013, 2014, 2016](#) ; [Perrichot, 2014](#) ; [Perrichot et al., 2016, 2020](#) ; [Cao et al., 2020a, 2020b](#)). L'une des formes les plus anciennes est *Gerontofornica cretacica* [Nel et al., 2004a](#), dont le genre est aujourd'hui éteint, décrite dans l'ambre de l'Albien supérieur de Charente-Maritime. Les caractères qu'elle présente, tels qu'une tête prognathe et un scape relativement long, sont des caractères typiques de Formicidae. L'orifice de la glande métapleurale n'apparaît pas visible sur cette espèce mais il s'est avéré qu'il était bien présent chez d'autres espèces du genre décrites dans l'ambre du Myanmar (ex : *G. phecomyrmodes*, *G. contegus*, *G. gracilis*, etc., anciennement rattachées à *Sphecomyrmodes*, voir [Barden & Grimaldi, 2014](#)). Le genre éteint *Sphecomyrma* [Wilson & Brown, 1967](#), dont certaines formes ont été décrites dans le Turonien (-92 Ma) du New Jersey, présente effectivement une glande métapleurale, mais les antennes et les mandibules se rapprochent plus des vespoïdes. Ces fourmis fossiles présentent une morphologie variée et parfois très spécialisée (illustrée notamment par les Haydomyrmeceinae ou « fourmis de l'enfer ») et indiquent qu'elles sont issues de « lignées sœurs³ » au groupe de fourmis actuelles.

Cependant, des représentantes de lignées actuelles⁴ ont été découvertes dans l'ambre turonien du New Jersey : *Kyromyrma neffi* [Grimaldi et Agosti, 2000](#) formellement rattachée au Formicinae, ainsi que la ponéromorphe *Brownimecia clavata* [Grimaldi et al., 1997](#). Par ailleurs, des spécimens de Formicinae, Dolichoderinae et Ponerinae ont été mentionnés dans l'ambre campanien (*ca.* -72 Ma) du

² Données fossiles issues de 43 fossiles allant de 15 à 100 Ma et données moléculaires générées via le séquençage de six gènes provenant de 139 genres de fourmis regroupant 19 des 20 sous-familles recensées à l'époque de la publication.

³ Comprendre ici lignée sœur comme le groupe branche ou « stem group », c'est-à-dire des lignées ancestrales disparues n'ayant pas donné de représentants actuels.

⁴ Comprendre ici lignée actuelle comme le groupe-couronne ou « crown-group » dont tous les représentants actuels ont dérivé.

Myanmar (Zheng *et al.*, 2018). Ces découvertes supposent que les lignées majeures, constituées par les formes « basales » (Armaniinae, Haidomyrmecinae et Sphecomyrminae) mais également les groupes ponéroïdes et formicoïdes, avaient déjà divergé bien avant le Crétacé Supérieur (Rust et Andersen, 1999 ; Grimaldi et Agosti, 2000), vraisemblablement au moins entre -110 et -130 millions d'années. Les différentes lignées sœurs représentées par les Armaniinae, Haidomyrmecinae et Sphecomyrminae se seraient ensuite éteintes au cours du Crétacé Supérieur ou au début du Cénozoïque, puisqu'aucun spécimen appartenant à ces taxons n'a jusqu'à présent été découvert au sein des divers dépôts tertiaires les plus anciens (La Polla *et al.*, 2013 ; Barden, 2017).

Ces découvertes attestent donc de la présence des lignées majeures au moins pendant la seconde moitié du Crétacé Inférieur sur divers continents, et suggèrent *de facto* une apparition encore plus précoce, remontant possiblement leur origine à plusieurs dizaines de millions d'années auparavant. Diverses études phylogénétiques basées sur des sous-lignées majeures actuelles sont venues corroborer les précédentes suppositions, à savoir : 1. une apparition pendant le Crétacé Inférieur ; 2. une radiation explosive initiale au début du Crétacé Supérieur contemporaine de l'émergence des angiospermes ; 3. une deuxième grande radiation à l'Éocène au sein des sous-familles actuelles (Moreau *et al.*, 2006 ; Ward, 2014 ; Ward *et al.*, 2015).

À la fin du Crétacé, au moins trois des quatre sous-familles dominant la faune actuelle (Formicinae, Dolichoderinae, et Ponerinae,) sont déjà présentes, et de toute évidence, la majorité des sous-familles actuelles seraient apparues il y a au moins 100 millions d'années et ont connu plusieurs périodes de grande diversification entre le Crétacé Supérieur et le Cénozoïque (Barden, 2017). Un doute subsiste en revanche pour la lignée des Myrmicinae, car un seul fossile crétacé fut attribué au groupe et son appartenance aux Myrmicinae est aujourd'hui plus qu'incertaine (nous en discutons plus en détail par la suite). Une synthèse récente du registre fossile des Formicidae a été proposée par LaPolla *et al.* (2013) et l'évolution des lignées actuelles est discutée en détail par Barden (2017).

1.2.4. Histoire de systématique

Au 19^{ème} et début du 20^{ème} siècle, la phylogénie interne des Formicidae n'est basée que sur de simples présomptions, comme la plupart des groupes étudiés en paléontologie à cette époque. Dans les années 1950, Brown (1954) présenta une reconstruction phylétique du groupe mais celle-ci s'appuyait uniquement sur des interprétations partagées par quelques spécialistes myrmécologues de la fin du 19^{ème} ou du début du siècle suivant (et notamment W.M. Wheeler). Il faut attendre la fin du 20^{ème} siècle pour voir apparaître les premières tentatives de reconstruction phylogénétique cladistique (Baroni Urbani, 1989 ; Baroni Urbani *et al.*, 1992 ; Bolton, 1994 ; Grimaldi *et al.*, 1997 ; Bolton, 2003). Mais malgré l'importante diversité aussi bien morphologique que comportementale du groupe, de nombreuses lignées sont marquées par une forte convergence évolutive. En effet, ces convergences incluent notamment le développement du postpétiole, la perte de l'aiguillon, la fusion de différents sclérites, la réduction des segments antennaires, l'hyperspécialisation des mandibules, ou encore un comportement

phragmotique avec l'hypertrophie de la capsule céphalique (Hölldobler & Wilson 1990 ; Bolton 2003). La convergence évolutive touche également différents aspects eusociaux tels que la polygynie, la polyandrie, ainsi que le polymorphisme de caste (Hölldobler & Wilson, 1977 ; Oster & Wilson, 1978 ; Hughes *et al.*, 2008). Cet état de fait limite les myrmécologues dans le choix de caractères (morphologiques et comportementaux) significatifs pour une analyse phylogénétique robuste (Moreau, 2009). En dépit de cette difficulté, Baroni Urbani *et al.* (1992) furent les premiers à proposer une analyse cladistique basée sur 68 caractères morphologiques. Grimaldi *et al.* (1997), en reprenant le travail des précédents auteurs, ajoutent des taxons fossiles à l'analyse, mais les relations phylogénétiques de certains groupes (ex : Amblyoponinae) restent encore mal comprises. L'avènement de la phylogénie moléculaire à la fin du 20^{ème} siècle permet alors de confirmer de nombreuses hypothèses et de valider la majorité des résultats de la phylogénie cladistique. Les diverses études phylogéniques basées sur l'examen de fourmis actuelles et fossiles (Brown, 1954 ; Baroni Urbani *et al.*, 1992 ; Grimaldi *et al.*, 1997 ; Rust & Andersen, 1999 ; Grimaldi & Agosti, 2000 ; Ward & Brady, 2003), par la suite complétées par les données moléculaires (Crozier *et al.*, 1997 ; Astruc *et al.*, 2004), ont permis à Wilson & Hölldobler (2005) de proposer un scénario évolutif plus robuste du groupe.

Plus récemment, les analyses quasi concomitantes de Moreau *et al.* (2006) et Brady *et al.* (2006) ont intégré une somme de données conséquente et sont des travaux majeurs pour la compréhension de la systématique du groupe, résolvant plusieurs problématiques de l'époque. Par la suite, Ward (2014) proposera une version intégrant les nouvelles données moléculaires (Brady *et al.*, 2006, 2014 ; Moreau *et al.*, 2006 ; Rabelling *et al.*, 2008 ; Kück *et al.*, 2011 ; Moreau & Bell, 2013 ; Ward *et al.*, 2015). La figure 2 propose une reconstruction phylogénétique basée sur celle de Ward (2014), après intégration des récentes révisions : ajout de la sous-famille Apomyrminae dont les représentants étaient anciennement inclus dans les Amblyoponinae ; résurgence de la sous-famille des Haidomyrmecinae par Perrichot *et al.* (2020), précédemment intégrée en tant que tribu des Sphecomyrminae.

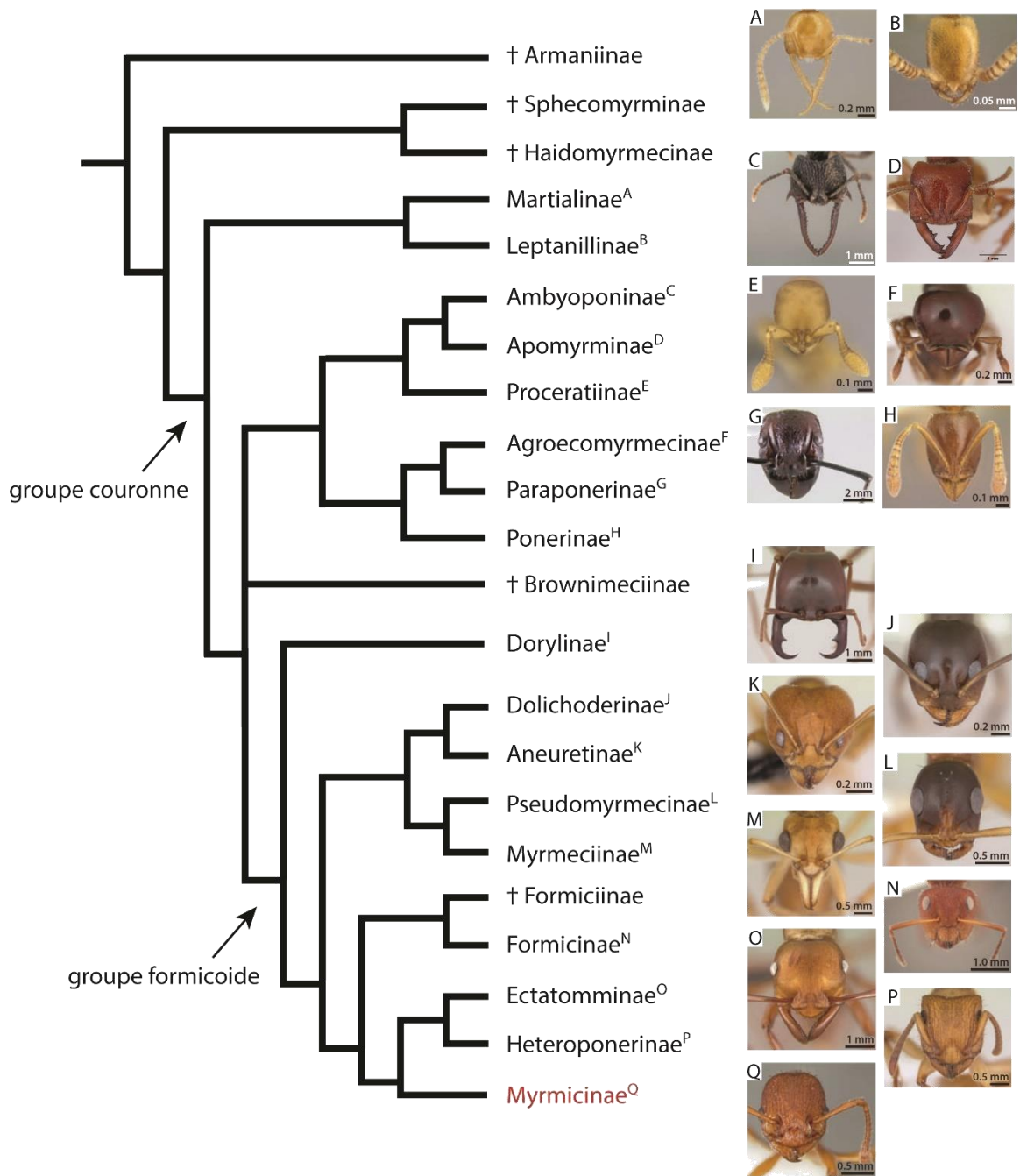


Figure 2. Phylogénie des Formicidae. Cette reconstruction phylogénétique est basée sur les études moléculaires de [Brady *et al.* \(2006, 2014\)](#), [Moreau *et al.* \(2006\)](#), [Rabelling *et al.* \(2008\)](#), [Kück *et al.* \(2011\)](#), [Moreau & Bell \(2013\)](#), et [Ward *et al.* \(2015\)](#). Les taxons fossiles (+) sont placés en suivant [Ward \(2014\)](#). Les illustrations correspondent à la tête d'une ouvrière typique de chaque sous-famille actuelle correspondante, notées de A à Q. Illustrations : AntWeb (www.antweb.org).

2. Des fourmis Myrmicinae

2.1. Constat actuel

2.1.1. Diversité et biogéographie

Parmi les grandes sous-familles actuelles, la lignée des Myrmicinae figure aujourd'hui comme la plus diversifiée avec près de 7 000 espèces actuelles, représentant près d'une espèce de fourmis sur deux (Bolton, 2020). C'est également la plus répandue autour du globe et, à l'exception évidente des pôles, ses représentantes sont visibles sur tous les continents. La majorité de la biodiversité se concentre cependant sous les latitudes tropicales et équatoriales, avec une densité dépassant plusieurs centaines d'espèces dans le bassin amazonien, en Afrique équatoriale, ou encore à Bornéo (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). La figure 3 résume la répartition géographique des espèces myrmicines actuelles connues à ce jour.

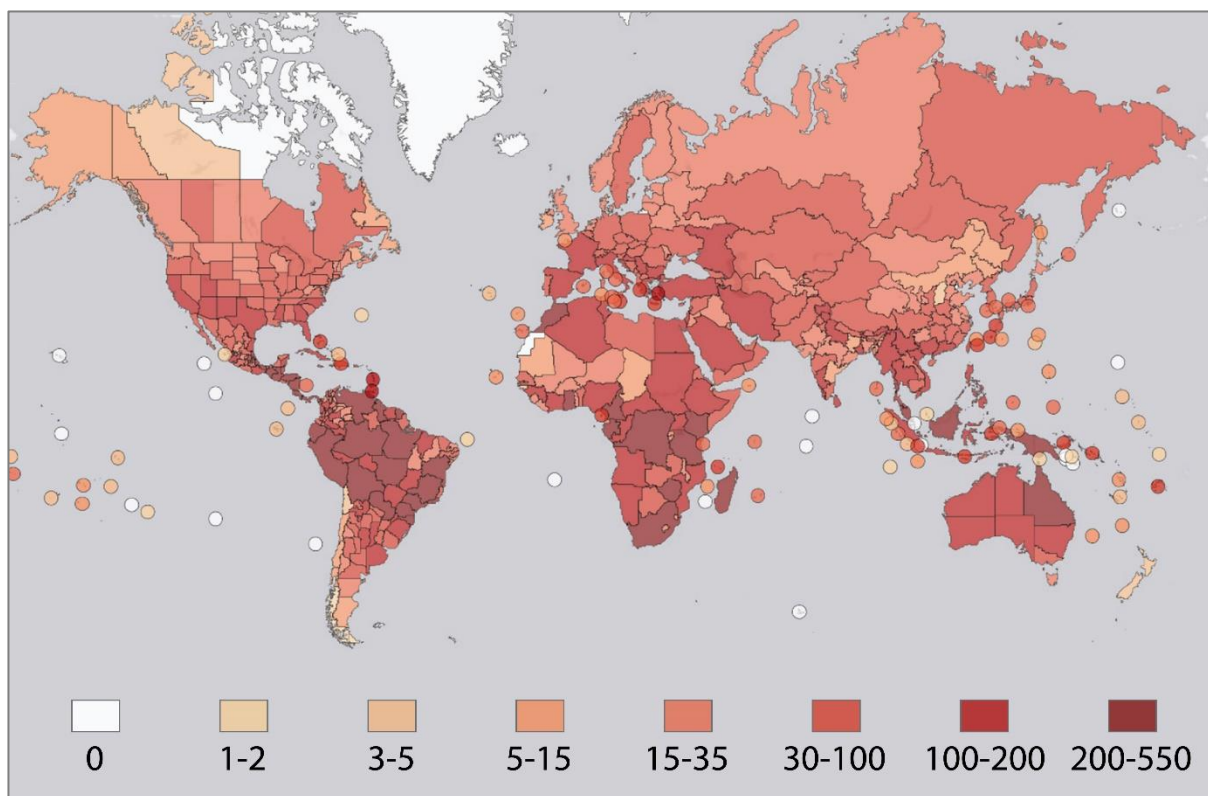


Figure 3. Distribution géographique des fourmis myrmicines actuelles. Les encarts colorés indiquent la diversité actuelle (en nombre d'espèces) en fonction des pays ou des grandes provinces administratives. Fond de carte : AntMaps (www.antmaps.org). Modifié d'après Guénard *et al.* (2017) et Janicki *et al.* (2016).

2.1.2. Quel impact ?

Le rôle écologique des fourmis myrmicines est considérable. Pour s'en rendre compte, les fourmis attines dites « fourmis coupe-feuille », vivant dans le bassin amazonien en sont un parfait exemple : pratiquant l'agriculture par la culture d'un méga-champignon au sein de la colonie, elles l'approvisionnent d'un substrat végétal qu'elles récoltent en défoliant les plantes environnantes.

L'impact de ces fourmis sur la végétation peut s'avérer impressionnant : pour le sous-continent américain, le poids sec des végétaux récoltés peut atteindre les 9 tonnes par hectare et par an pour les plus grandes colonies, bien au-delà des 5,5 tonnes d'herbe broutées par une vache dans les mêmes conditions (Cherrett *et al.* 1974 ; d'autres exemples pour les Formicidae sont par ailleurs présentés dans Passera & Aron, 2005).

D'autres groupes de myrmicines, beaucoup plus proches des sociétés humaines, représentent un véritable fléau pour le paysage rural et urbain. C'est le cas notamment des « fourmis de feu » du genre *Solenopsis*, dont l'introduction accidentelle par l'homme aux quatre coins du globe, du fait de la pression de la mondialisation, a engendré de nombreuses problématiques écologiques mais aussi socio-économiques. L'impact destructeur de la seule espèce *Solenopsis invicta* sur les infrastructures humaines aux Etats-Unis se chiffre en plusieurs centaines de millions de dollars chaque année, et sont estimés à près de 200 millions de dollars rien que pour l'île d'Hawaï (Gutrich *et al.*, 2007). Une synthèse des effets des espèces invasives de fourmis sur la biodiversité en milieu naturel et agricole est par ailleurs proposée par Lach & Hooper-Bui (2010). Au regard de leur rôle écologique incontestable, il apparaît essentiel de lever le voile subsistant sur leurs origines, afin de mieux appréhender leur évolution à travers les âges et tenter de comprendre les raisons d'une telle « réussite » écologique.

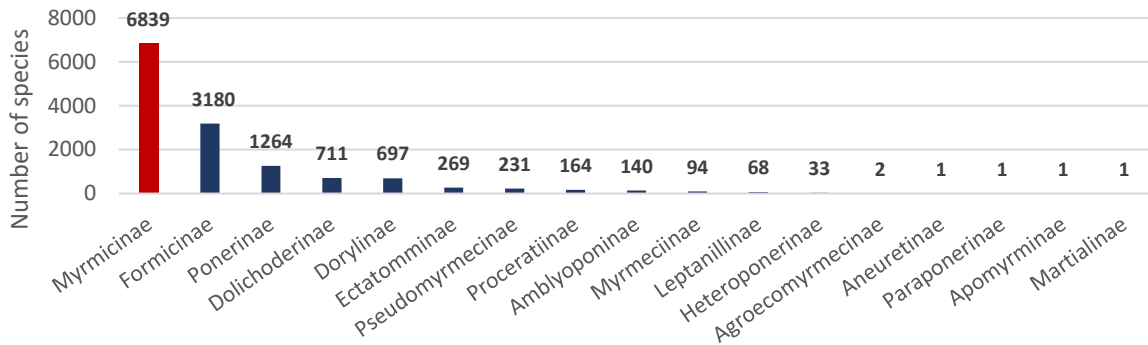
2.1.3. Diversité actuelle *versus* fossile

Comme décrit précédemment, le groupe des Formicidae est constitué de 22 sous-familles, représentant plus de 16 400 espèces actuelles et fossiles (Bolton, 2020). Certaines sous familles ne sont connues que du registre fossile comme les Armaniinae, Haidomyrmecinae, ou encore les Formiciinae, tandis que d'autres sont connues uniquement à partir de représentants actuels, comme c'est le cas pour les Leptanillinae, Heteroponerinae, Apomyrminae, ou encore les Martialinae. Afin de rendre compte de la biodiversité des fourmis myrmicines, l'intégralité des occurrences actuelles et fossiles de l'ensemble des sous-familles a été compilée à partir de la base de données AntWeb (www.antweb.org) (Bolton, 2020). Nous avons ensuite comparé la richesse spécifique actuelle des fourmis myrmicines avec chacune des sous-familles actuelles (Fig.4 A1), que nous avons rapporté à l'abondance relative du groupe des Formicidae (Fig.4 B1). Nous avons fait de même pour la richesse spécifique fossile (Fig.4 A2) et l'abondance relative fossile (Fig.4B2), que nous avons figuré en page suivante. Il est important de noter que les valeurs citées pour le registre fossile sont celles définissant l'état de l'art au départ de ce travail de thèse (= « BF 2017 » signifiant « BeFore 2017 »). L'évolution des valeurs de biodiversité à l'issue de ce travail est discutée dans la section 5. *Diversité actuelle et passée* du chapitre 3 : *Taxonomie*.

Figure 4. Diversité des myrmicines actuelles et fossiles au sein des Formicidae au début du travail de thèse (= BF 2017). A1, Mesure de la richesse spécifique pour chaque sous-famille actuelle de Formicidae. Les sous-familles uniquement fossiles n'apparaissent pas dans ce diagramme ; B1, Abondance relative pour chaque sous-famille actuelle de Formicidae. Les sous-familles uniquement fossiles n'apparaissent pas dans ce diagramme ; A2, Mesure de la richesse spécifique fossile pour chaque sous-famille connue du registre paléontologique ; B2, Abondance relative fossile pour chaque sous-famille connue du registre paléontologique. La valeur des fourmis myrmicines est illustrée en rouge. Les valeurs pour le registre fossile sont celles définissant l'état de l'art avant le travail de thèse. Données recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020).

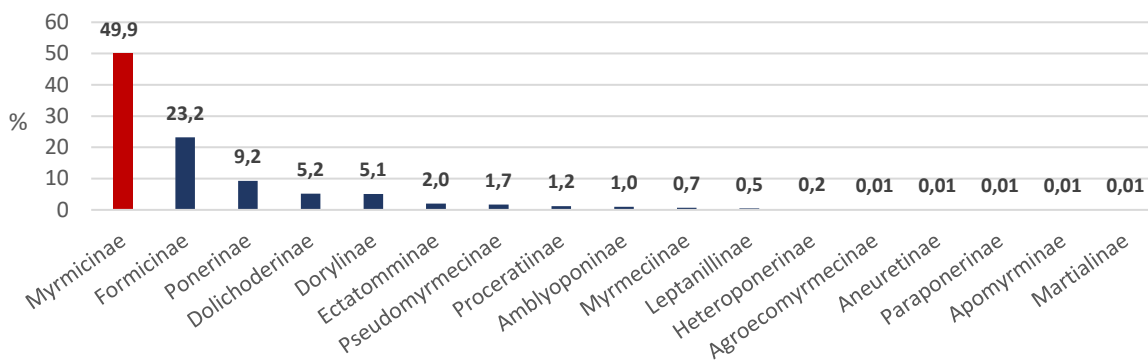
A1

Absolute richness of extant ant species by subfamilies



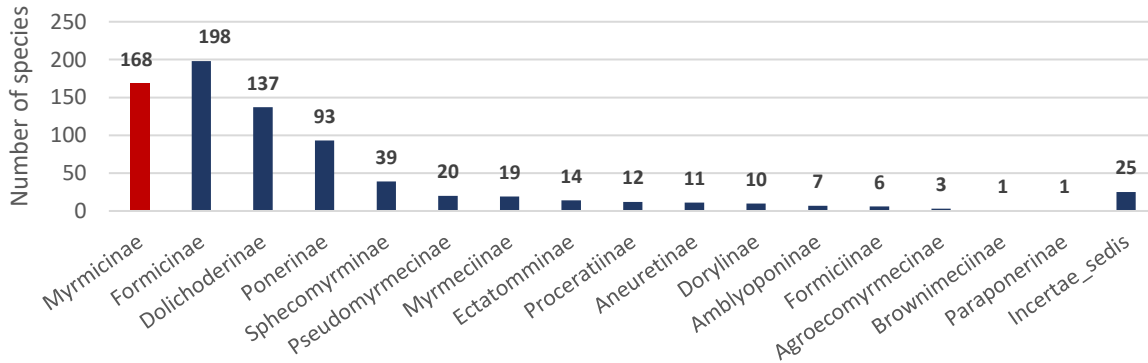
B1

Relative proportions of extant ant species by subfamilies



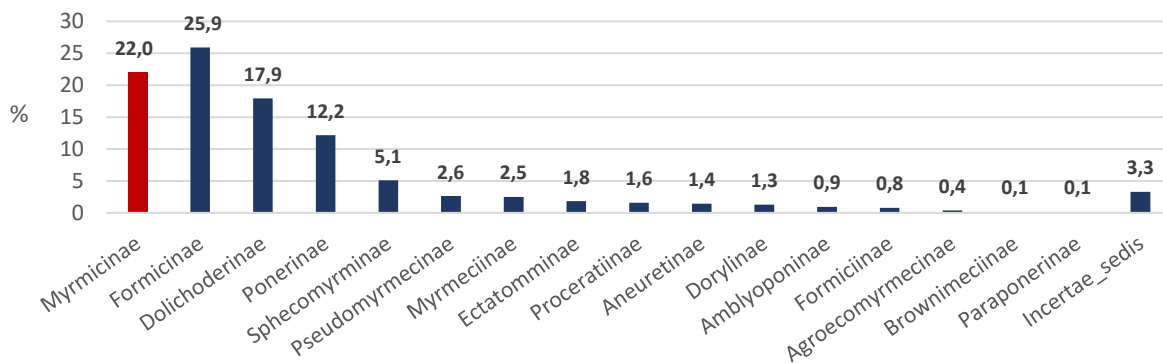
A2

Absolute richness of ant fossil species by subfamilies (BF 2017)



B2

Relative proportions of ant fossil species by subfamilies (BF 2017)



2.1.3.1. État de l'art

Les fourmis Myrmicinae font partie de ce que l'on appelle communément le « Big Four », c'est-à-dire les 4 grandes sous-familles actuelles, dont les trois autres correspondent aux Formicinae, Ponerinae, et Dolichoderinae. Et comme l'illustre les diagrammes de richesse spécifique et d'abondance relative (Fig.4 A1-B1), les fourmis myrmicines apparaissent aujourd'hui comme la sous-famille la plus diversifiée du « Big Four » avec des valeurs de biodiversité actuelle extrêmement élevées : on compte près de 6840 espèces actuelles, ce qui constitue approximativement la moitié de la biodiversité totale des Formicidae. Comparativement aux Myrmicinae, les Formicinae, Ponerinae et Dolichoderinae représentent quant à elles « seulement » 23%, 9% et 5% respectivement de la biodiversité du groupe avec 3 200, 1 260 et 700 espèces actuelles. La Figure 5 ci-après résume les informations essentielles à retenir sur la comparaison des fourmis myrmicines vis-à-vis des autres grandes sous-familles du « Big Four ».

Mais si les myrmicines apparaissent aujourd'hui comme la sous-famille la plus diversifiée, il n'en a pas toujours été ainsi. En effet, si l'on compare la biodiversité actuelle et fossile du groupe (Fig.5) avec la biodiversité des autres sous-familles, on constate que les myrmicines, qui représentent aujourd'hui près de 50% de la diversité des fourmis actuelles, atteignent « seulement » 24% de la diversité fossile, avec un ratio proche de 2:1 (Fig.5B). La sous-famille des Formicinae possède un registre fossile légèrement plus conséquent, représentant 26% de la diversité fossile des fourmis. Cependant le nombre d'espèces actuelles de formicines est bien moins conséquent que les myrmicines, et n'atteint que la moitié de sa valeur. D'un point de vue général, la richesse spécifique fossile des formicines et myrmicines apparaît donc comme équivalente. En revanche, si l'on compare effectivement leur richesse spécifique actuelle, on constate une différence considérable en faveur des myrmicines. Ainsi, l'abondance relative des formicines apparaît être restée relativement la même puisque qu'elle représente 25% de la diversité des formicidés, avec près de 3 200 espèces actuelles, tandis que celle des myrmicines a presque doublé pour atteindre 47%, avec un peu plus de 6800 espèces.

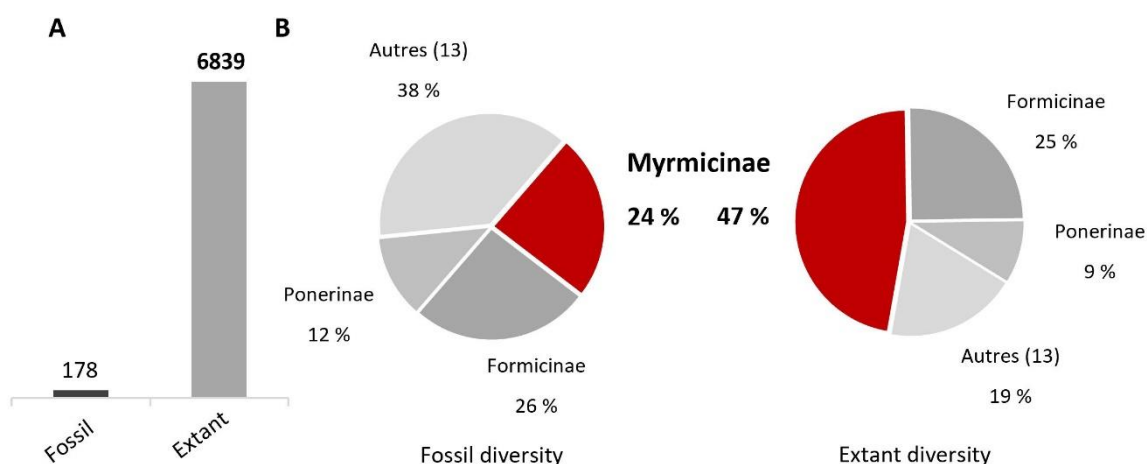


Figure 5. Diversité des myrmicines fossiles et actuelles au sein des Formicidae. A, Nombre d'espèces fossiles et actuelles décrites ; B, Abondance relative des myrmicines (illustrée en rouge) au regard des autres sous-familles de fourmis. L'abondance est calculée en fonction du nombre relatif d'espèces fossiles (diagramme gauche) et actuelles (diagramme droite). Données recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020).

2.1.3.2. Un ratio révélateur

D'autre part, si l'on considère le ratio entre le nombre d'espèces myrmicines fossiles et actuelles et qu'on le compare au ratio des principales sous-familles actuelles connues du registre fossile (Fig.6), le constat suit la même direction. Alors que la quasi-totalité des sous-familles présente un ratio compris entre 5 (Dolichoderinae, Myrmeciinae) et 20 (Ectatomminae, Amblyoponinae), les Myrmicinae arborent un ratio atteignant 1:40, soit 1 espèce fossile pour 40 espèces actuelles. Seules les Dorylinae affichent un ratio supérieur, atteignant 1:70 mais cela s'explique majoritairement par un faible registre fossile comparativement aux myrmicines avec 10 espèces fossiles contre 178. De plus, la diversité des dorylines est très inférieure à celle des myrmicines, avec un ratio proche de 1:10 (700 espèces contre 6900), ce qui nuance grandement leur ratio particulièrement marqué.

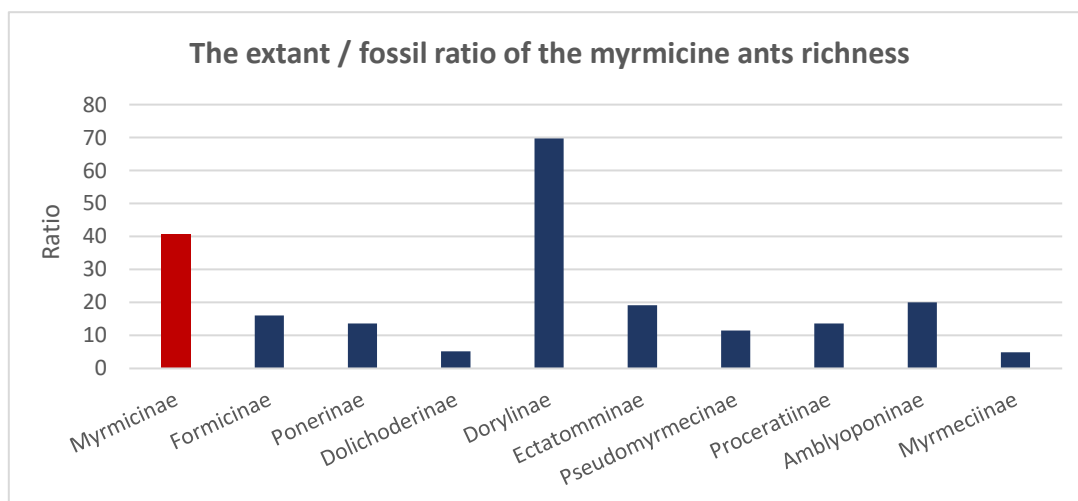


Figure 6. Ratio de diversité des fourmis myrmicines et des principales autres sous-familles actuelles déjà connues dans le registre fossile. Le ratio est calculé sur la base du nombre d'espèces actuelles décrites divisées par le nombre d'espèces fossiles. Les sous-familles Agroecomyrmecinae et Paraponerinae, connues dans le registre fossile par une unique espèce, n'apparaissent pas dans ce diagramme. Données recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020).

Le constat d'un nombre beaucoup plus réduit d'espèces fossiles est évidemment logique, cependant cela ne peut expliquer une telle évolution statistique d'une biodiversité passée relativement contrainte à une biodiversité actuelle hyperdominante, surpassant très largement les valeurs des autres sous-familles. Si l'on nuance la valeur ratio des dorylines comme expliqué ci-avant, la valeur constatée pour les myrmicines est impressionnant et il est d'ailleurs révélateur car il suppose un degré de diversification bien supérieur à toute autre sous-famille au sein des Formicidae. La question est donc la suivante : la diversification a-t-elle été progressive ou explosive (à l'échelle des temps géologiques), et dans tous les cas, comment peut-on expliquer une telle évolution ainsi qu'une telle explosion de la diversité ?

2.1.3.3. Registre fossile du « Big Four »

Avant de se plonger directement dans la lecture du registre fossile des fourmis myrmicines, il serait intéressant de comparer l'évolution générale (comprendre ici statistique) de la paléobiodiversité vis-à-vis des autres sous-familles, et plus particulièrement celles constituant le « Big Four ». Nous constaterons ainsi si le registre fossile est similaire ou non, et si ces sous-familles présentent les mêmes tendances, et si elles sont donc sujettes à des causes potentiellement semblables.

Pour le travail de comparaison, nous avons compilé l'intégralité du registre fossile des Formicidae disponible via la plateforme Antweb ([Bolton, 2020](#)). La figure 7 illustre : A) la richesse spécifique pour chaque sous-famille du « Big Four » au cours du Cénozoïque, défini pour chaque Série (et sous-division) stratigraphique ; B) l'abondance relative définie de manière identique ; C) l'abondance relative rapportée à l'intégralité du registre fossile au cours du Cénozoïque. Les fourmis myrmicines sont figurées en rouge. Les valeurs utilisées pour la figure sont disponibles en annexe (Tableau A1).

Tout d'abord, on peut constater l'absence flagrante de fossiles au Paléocène (66-56 Ma), à l'exception d'une unique occurrence⁵ représentée par le genre éteint *Napakimyрма* (Aneuretinae) récemment décrite par [La Polla & Barden \(2018\)](#) dans la Formation Paskapoo (62-57 Ma, Alberta, Canada). Aucune occurrence n'a pour le moment été signalée pour le reste des sous-familles, qu'elles fassent partie de lignées actuelles ou bien des sous-familles éteintes présentes au Crétacé. À l'Éocène (56-34 Ma), on remarque que le « Big Four » représente déjà la majorité de la diversité avec près de 80% de la richesse spécifique (Fig. 7B, Global Eocene). D'un point de vue absolu, le registre fossile à l'Éocène est le plus important en termes de quantité d'espèces décrites, représentant plus de 10% de la richesse spécifique respective des Myrmicinae, Formicinae et Dolichoderinae (Fig.7C). Mais si l'on considère l'Éocène en 3 sous-divisions⁶, on remarque que le registre fossile des myrmicines (comme celui des autres sous-familles) est quasiment absent à l'Éocène inférieur (56-48 Ma) et moyen (48-38 Ma), ces deux intervalles cumulés représentant à peine 3% de l'intégralité du registre myrmicine (Fig.7C), alors qu'il atteint les 8% pour l'Éocène supérieur (38-34 Ma).

À l'Oligocène (34-23 Ma), seule une quinzaine d'espèces myrmicines sont répertoriées au sein du registre paléontologique, et celui du « Big Four » suit la même tendance à l'appauvrissement.

⁵ Bien qu'elle soit légèrement ultérieure au début de ce travail de thèse, l'occurrence *Napakimyрма* a été intégrée à la figure 7 afin de représenter le vide paléontologique majeur subsistant au Paléocène.

⁶ Ces sous-divisions n'ont - pour le moment - pas de réalité au sens de *l'International Commission on Stratigraphy*, cependant elles sont couramment employées par la communauté scientifique pour d'évidentes raisons de praticité. Cette remarque vaut également pour les sous-divisions du Miocène employées par la suite.

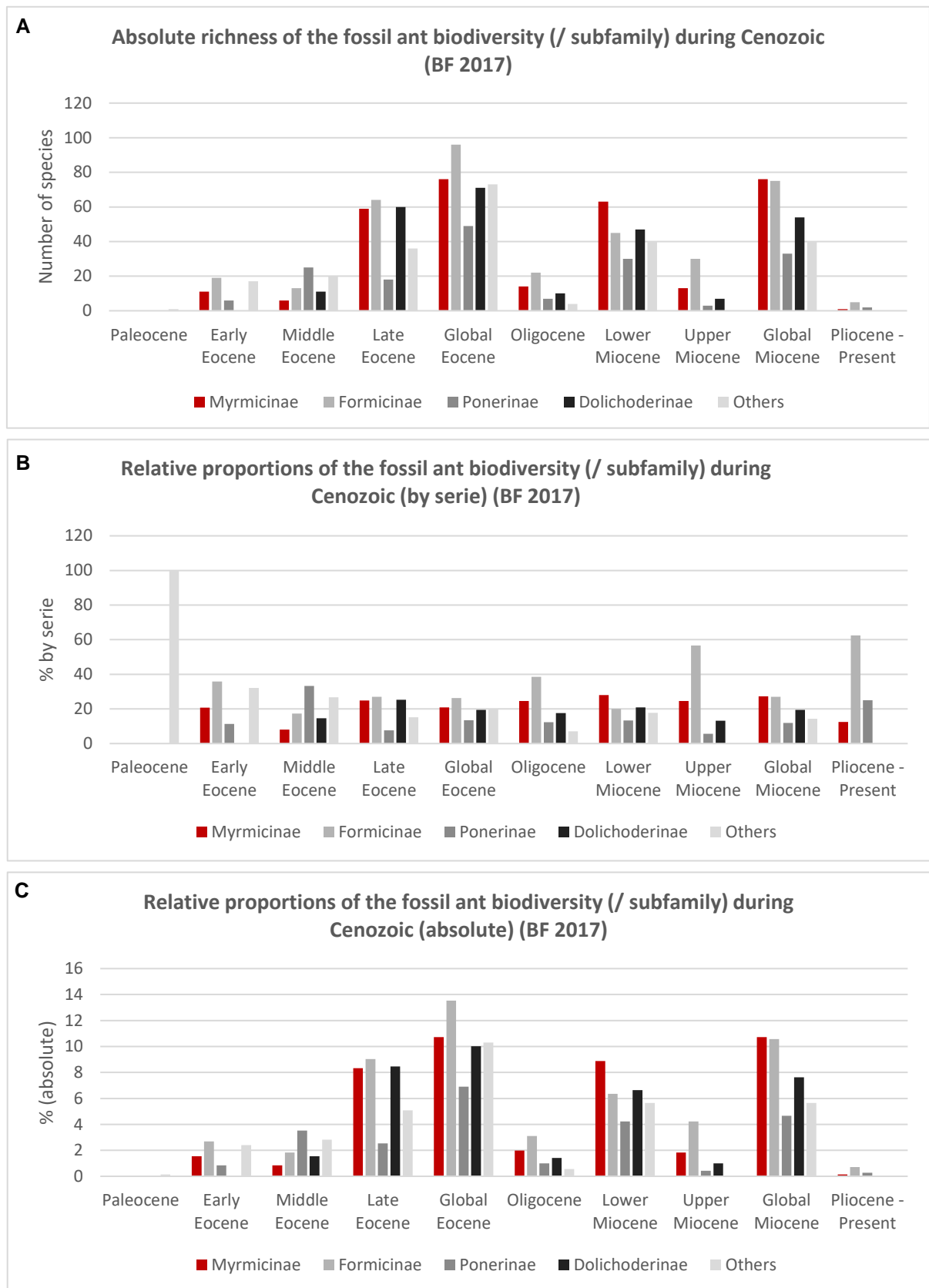


Figure 7. Richesse spécifique du « Big Four » au cours du Cénozoïque au début du travail de thèse (= BF 2017). A, richesse spécifique par sous-famille pour chaque Série stratigraphique ; B, Abondance relative par sous-famille rapportée à chaque Série ; C, Abondance relative rapportée à l'intégralité du Cénozoïque. Les fourmis myrmicinaes sont figurées en rouge. Données recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020).

Au Miocène (23-5 Ma), la richesse augmente drastiquement avec près de 80 espèces myrmicines décrites, pour une richesse spécifique à égalité avec les Formicinae. Mais une fois n'est pas coutume, puisque ces descriptions se concentrent essentiellement sur l'intervalle du Miocène inférieur (23-14 Ma) où les Myrmicinae vont pour la première fois « dominer » le registre fossile avec 63 espèces fossiles décrites (Fig.7A), représentant près de 30% en abondance relative des Formicidae sur ce seul intervalle et 10% sur l'intégralité du Cénozoïque.

Le Miocène supérieur (14-5 Ma) quant à lui, d'une durée pourtant égale à son prédécesseur, voit le registre myrmicine chuter à une dizaine d'espèces fossiles, constituant tout de même un quart du registre myrmécologique de l'intervalle (mais seulement 2% du Cénozoïque), tandis que le registre des Formicinae équivalait alors à plus du double avec 30 espèces décrites, soit près de 60% de l'abondance myrmécologique de l'intervalle. Enfin, une seule espèce⁷ est décrite au Pliocène (5-2 Ma).

D'un point de vue général et si l'on considère l'intégralité des intervalles géologiques constituant le Cénozoïque, le registre myrmicine fossile (168 espèces) ne semble pas dominer la paléobiodiversité myrmécologique (d'un point de vue statistique uniquement) mais affiche des valeurs la situant entre les Dolichoderinae (135 espèces fossiles) et les Formicinae (198 espèces fossiles), la plaçant donc au second rang du registre fossile du « Big Four » en termes de richesse spécifique (voir Tableau A1 pour les valeurs totales, dernière colonne de droite). En revanche, on observe une tendance générale similaire aux sous-familles du « Big Four » quant à la distribution de la richesse au cours du Cénozoïque. Alors que le registre fossile est particulièrement riche à l'Éocène et au Miocène, il s'appauvrit considérablement à l'Oligocène et au Pliocène, et est quasiment inexistant au Paléocène. Cependant la distribution se concentre sur une période particulière de l'Éocène et du Miocène, à savoir au cours du Priabonien (38-34 Ma) pour l'Éocène, et entre l'Aquitainien (23-20 Ma) et le Burdigalien (20-16 Ma) pour le début du Miocène. Un élément important à noter est la pauvreté du registre fossile myrmicine au Langhien (16-14 Ma) avec 7 espèces fossiles décrites. Le Langhien est un Étage stratigraphique particulier au regard de ce travail de thèse, que nous aborderons plus en détail au chapitre *Taxonomie* de la partie *Résultats*.

⁷ Quelques occurrences telles que *Pheidole rasnitsyni* (probablement d'âge pléistocène) qui a été décrite dans du copal, n'ont pas été comptabilisées dans le présent registre car leur âge restait particulièrement incertain, celles-ci seraient donc possiblement datées du Quaternaire.

2.2. Des myrmicines fossiles

2.2.1. Registre fossile : état de l'art

Nous avons vu que le registre fossile myrmicine - aussi bien que myrmécologique - est distribué inégalement à travers les âges. Mais avant d'émettre toute hypothèse expliquant une telle explosion de la diversité, il est important de dresser un état de l'art du registre paléontologique des fourmis myrmicines. Ce constat permettra non seulement de poser les bases d'une problématique par la contextualisation du sujet, mais introduira également la première partie du travail de thèse, c'est-à-dire l'étude taxonomique des fourmis myrmicines.

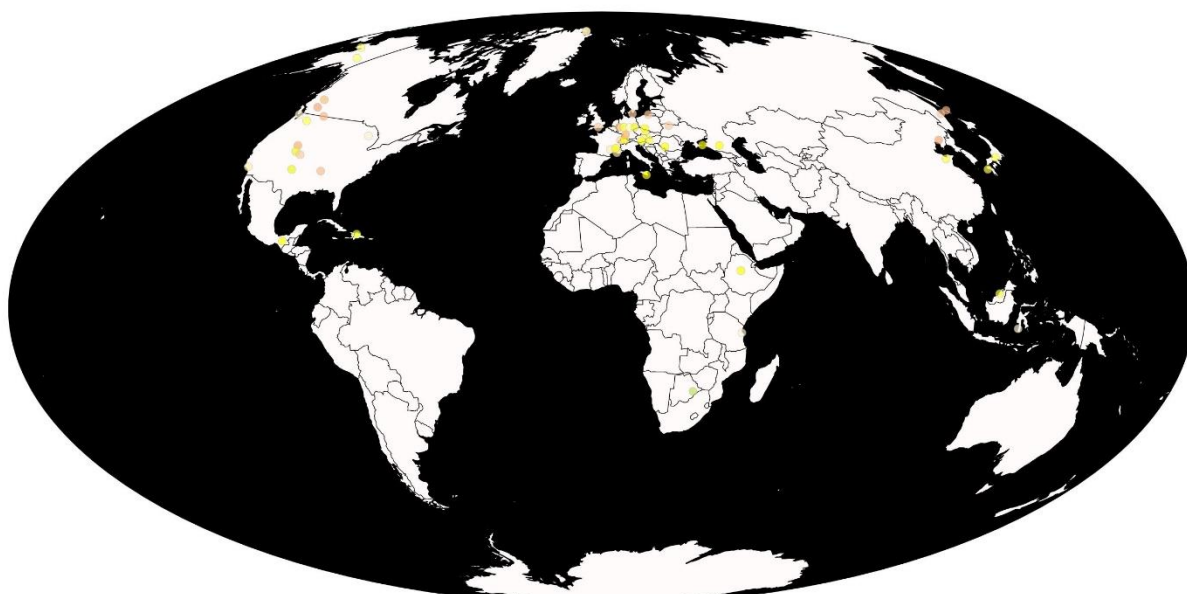


Figure 8. Répartition géographique actuelle du registre fossile des fourmis myrmicines. Un cercle coloré représente une occurrence d'un taxon fossile. Le code couleur est celui de l'International Chronostratigraphic Chart (International Commission on Stratigraphy). Illustration : Paleobiology Database CC BY 4.0 International.

2.2.1.1. Répartition géographique

Le premier constat concerne la répartition géographique du registre myrmicine. Comme l'illustre la figure 8, on observe de manière somme toute évidente, que les occurrences fossiles sont réparties inégalement sur la surface du globe. Il existe d'abord un gradient nord / sud marqué, avec près de 90% du registre dans l'hémisphère nord, et quelques rares occurrences sous les tropiques, notamment en République Dominicaine, au Mexique, ainsi qu'en Éthiopie. Il est à noter que quelques taxons de genres actuels relativement communs ont été historiquement décrits dans du copal des Célèbes en Indonésie (Viehmeyer, 1912) (*Pristomyrmex*, *Cataulacus* et *Pheidole*), et du copal est-africain (Dalman, 1826 ; Gorochov, 2007) (*Aphaenogaster*, *Pheidole*), tous deux d'âge quaternaire, et plus récemment dans l'ambre de Bornéo (De Andrade & Baroni Urbani, 2004) (*Cataulacus*) qui est supposé d'âge miocène (23-5 Ma), mais dont la datation précise reste à établir. L'unique occurrence attribuée aux Myrmicinae

et située dans l'hémisphère sud est un taxon décrit dans les argiles lacustres turoniennes (- 91 Ma ; Crétacé Supérieur) d'Orapa au Botswana. Cependant, cette occurrence reste très discutée parmi la communauté paléontologique, et nous reviendrons par ailleurs plus en détail sur celui-ci par la suite.

Le second constat concernant la répartition géographique est la concentration de la majorité des gisements en deux régions principales sous des latitudes proches, et aujourd'hui défini par un climat tempéré : l'Europe de l'Ouest et l'Amérique du Nord.

2.2.1.2. Le signal fossile

Le registre fossile des fourmis myrmicines n'est pas seulement réparti inégalement dans l'espace, il l'est également dans le temps comme l'illustre la figure 9. Nous avons ici volontairement utilisé un histogramme à barres à intervalle régulier d'un million d'années. Si l'on considère les gisements comme des fenêtres temporelles réduites équivalentes à un million d'années, la première évidence qui se dégage d'un tel enregistrement est le caractère lacunaire du registre paléontologique. Les plus anciennes myrmicines fossiles avérées remontent à 50 millions d'années, puis s'en suit une lacune de près de 5 millions d'années, à laquelle se succèdent quelques occurrences aux alentours de 45 millions d'années. Une nouvelle lacune similaire est observée de 44 à 38 millions d'années, puis plusieurs pics s'observent entre 38 et 32 millions d'années, avec un pic maximal atteignant les 35 espèces décrites, constituant le second pic le plus important. Entre 34 et 18 millions d'années, le registre est fortement lacunaire, avec quelques rares espèces décrites vers 26 millions d'années, puis il faut attendre l'intervalle de 18 à 13 millions d'années pour observer une forte concentration d'espèces décrites, avec un pic maximal atteignant les 37 espèces décrites. Notons que la richesse dans la première moitié de l'intervalle (18 à 16 millions d'années) est la plus forte de tout le registre fossile, avec 56 espèces décrites sur 3 millions d'années, tandis qu'elle s'affaiblit fortement dans la seconde moitié (15 à 13 millions d'années) avec « seulement » 8 occurrences sur 3 millions d'années.

Une nouvelle lacune est présente entre 13 et 8 millions d'années, puis 12 espèces sont décrites entre 8 et 5 millions d'années. Enfin, seule une espèce est décrite sur les 5 derniers millions d'années. Si l'on considère donc les gisements comme des fenêtres temporelles ponctuelles dépassant rarement le million d'années, on se rend pleinement compte de l'omniprésence des lacunes dans le registre fossile.

Ce constat fait, nous nous attacherons un peu plus loin à décrire en détail le registre fossile des fourmis myrmicines en suivant la stratigraphie, en comparaison avec les autres grandes sous-familles.

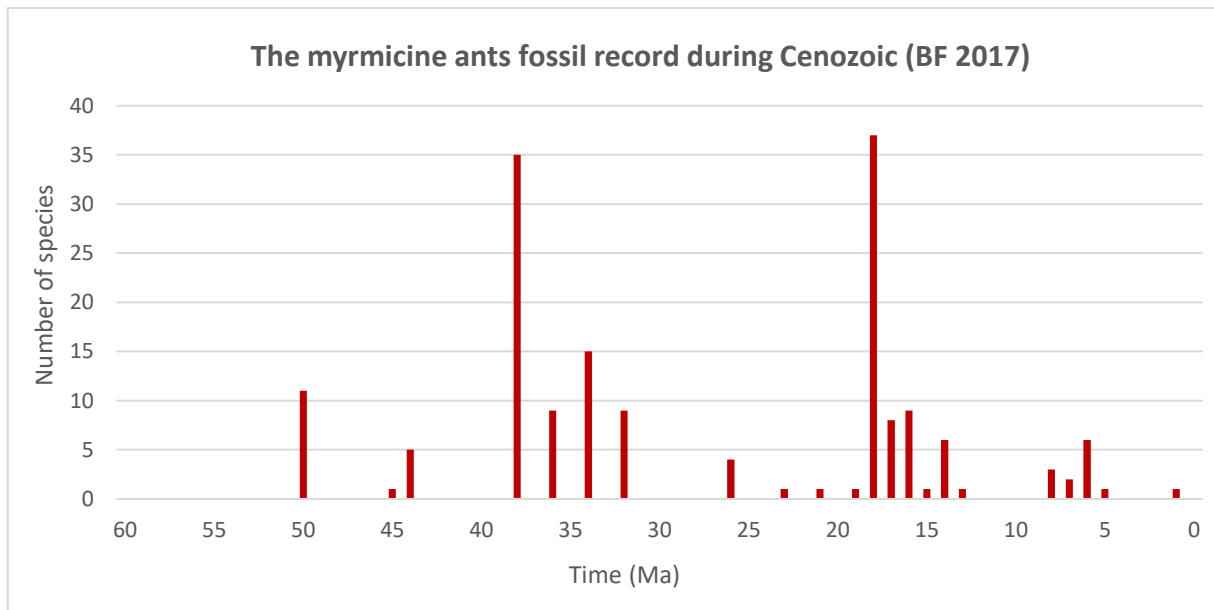


Figure 9. Registre fossile myrmicine par million d'années au cours du Cénozoïque. Une barre correspond au nombre d'espèces fossiles décrites pour chaque million d'années. Chaque gisement est volontairement défini sur un intervalle d'un million d'années. Données recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020). Les résultats issus du travail de thèse n'ont pas été intégrés (= partie introductive).

The myrmicine ants fossil record by outcrop (BF 2017)

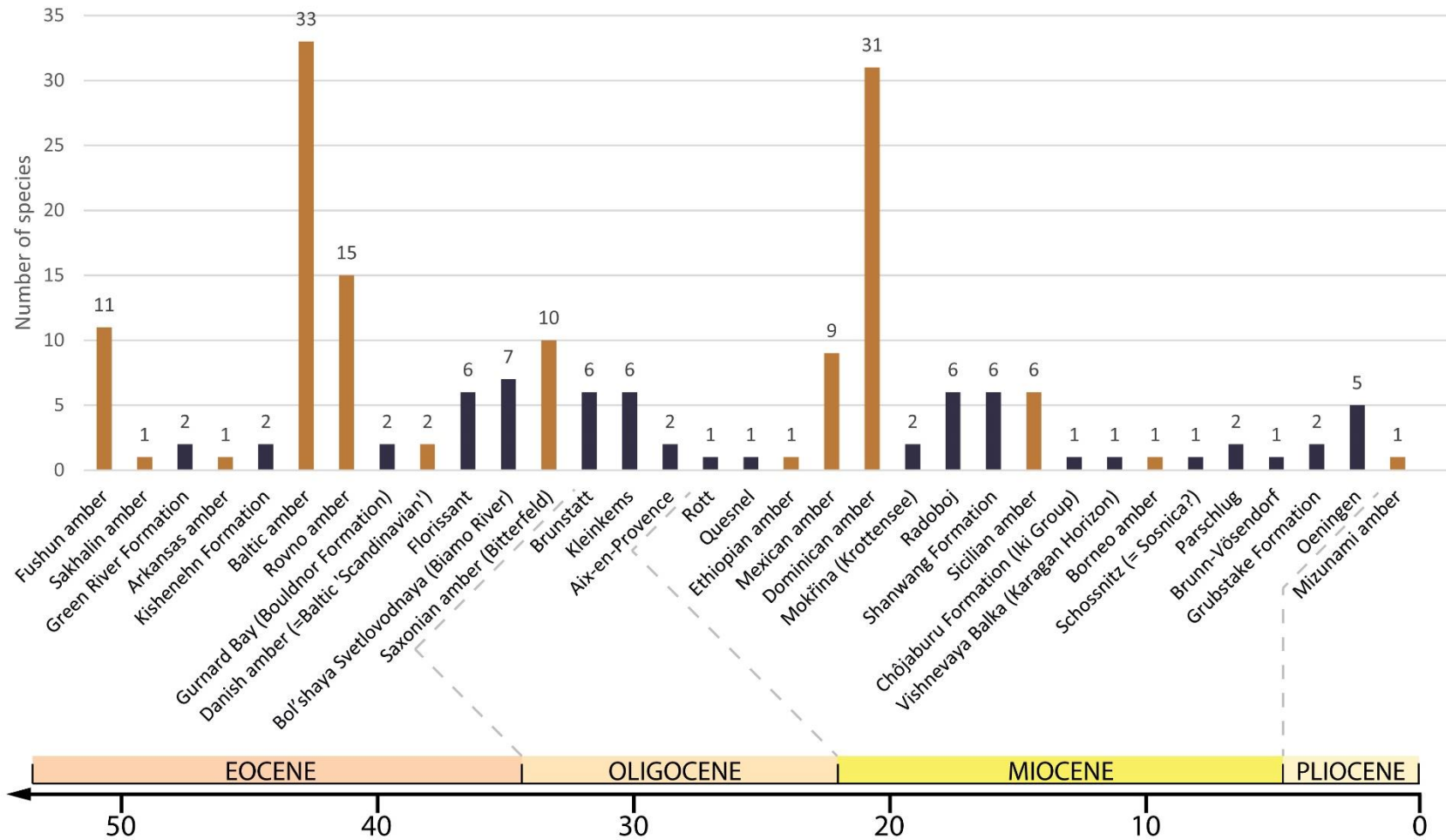


Figure 10. Registre fossile myrmicine par gisement (ambre ou compression) et à travers le temps. La couleur définit la nature du gisement à ambre (orange) ou à compression (noir). La valeur en ordonnées correspond au nombre d'espèces fossiles décrites pour chaque gisement. Une même espèce peut avoir été décrite dans deux gisements différents, ceci expliquant les possibles légères variations de recensement entre ce diagramme et les graphes précédents. Données recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020). Les résultats issus du travail de thèse n'ont pas été intégré (= partie introductive). Le fossile du Turonien du Botswana (ca. -92 Ma), dont l'appartenance aux Myrmicinae est controversée, a été délibérément omis dans le présent registre.

2.2.1.3. Le registre par gisement

Nous avons vu que le registre fossile des fourmis myrmicines était réparti inégalement dans l'espace et dans le temps. Il l'est également en fonction de l'origine et de la nature du gisement, comme l'illustre la figure 10. Nous avons ici compilé l'ensemble des gisements paléontologiques pour lesquels des fourmis myrmicines fossiles ont été décrites. À noter qu'une même espèce peut avoir été décrite dans deux gisements différents, ceci expliquant les possibles variations de recensement entre ce diagramme et les autres graphes. Nous retrouvons par ailleurs le contraste de diversité illustrée en figure 9.

Les plus anciennes occurrences avérées et publiées de myrmicines datent du début de l'Éocène (56-41 Ma), avec des espèces décrites dans l'ambre de Fushun (Chine) daté de l'Yprésien (~ 53-50 Ma), et dans l'ambre lutétien (47-43 Ma) de Sakhaline (Russie). Ces occurrences correspondent à des genres éteints pour l'ambre de Fushun, tels que *Fushunomyrmex*, *Sinomyrmex*, ou encore *Brachytarsites*, et ont été décrits par [Hong \(2002\)](#) (manuscrit en chinois). Ces occurrences n'ont pas fait l'objet d'une seconde expertise, et malgré la présence de photos attestant de la présence de caractères myrmicines typiques, il serait sans doute nécessaire de vérifier leur description originale, ainsi que l'assignation de ces spécimens aux différents genres décrits. En revanche, pour l'ambre de Sakhaline, [Radchenko & Perkovsky \(2016\)](#) ont décrit *Aphaenogaster dluskyana* (Fig.11 A1-A2), qui appartient à un genre encore actuel. Bien que légèrement détérioré, le spécimen présente les caractères diagnostiques du genre et présente de façon assez surprenante une morphologie proche de ces représentants actuels. Cette inclusion dans l'ambre constitue encore à l'heure actuelle la plus ancienne occurrence d'un genre actuel de fourmis myrmicines. De plus, la seconde plus ancienne description d'un genre actuel de fourmis myrmicines serait une gyne en compression⁸ assignée à *Crematogaster aurora* (Fig.11 B1) par [LaPolla & Greenwalt \(2015\)](#) décrite dans les schistes bitumineux de la Formation Kishenehn (Montana, U.S.A.) datés de l'Éocène inférieur (Lutétien, ca. 46 Ma). Malgré un potentiel de préservation de la roche bien inférieur à l'ambre, la présence de caractères diagnostiques du genre est particulièrement remarquable⁹. De nombreuses occurrences fossiles jalonnent la fin de la première moitié de l'Éocène, mais ce sont exclusivement des spécimens appartenant à des genres éteints tels que *Solenopsites* (Fig.11 B2) et *Myrmecites* (Fig.11 C) tous deux décrits dans les compressions de la Formation Green River (Lutétien, 48-41 Ma) ([Dlussky & Rasnitsyn, 2003](#)), ou encore *Eocenidris crassa* [Wilson, 1985a](#) dans l'ambre lutétien de l'Arkansas (U.S.A.). Concernant les genres actuels, quelques occurrences ont été mentionnées à l'Éocène inférieur mais elles demeurent pour la majorité non identifiées à l'échelle générique.

⁸ Cette occurrence constitue également la plus ancienne description d'une fourmi myrmicine fossile préservée dans ce type de fossilisation.

⁹ L'assignation de la gyne au genre actuel *Crematogaster*, et à la potentielle lignée *Orthocrema* se fonde essentiellement sur la présence associée d'un club antennaire à deux segments, un mésosome allongé et aplati dorsalement, et la combinaison d'un processus subpétiole et subpostpétiole très distinctif. Ces caractères semblent être uniques à cette lignée de *Crematogaster*.

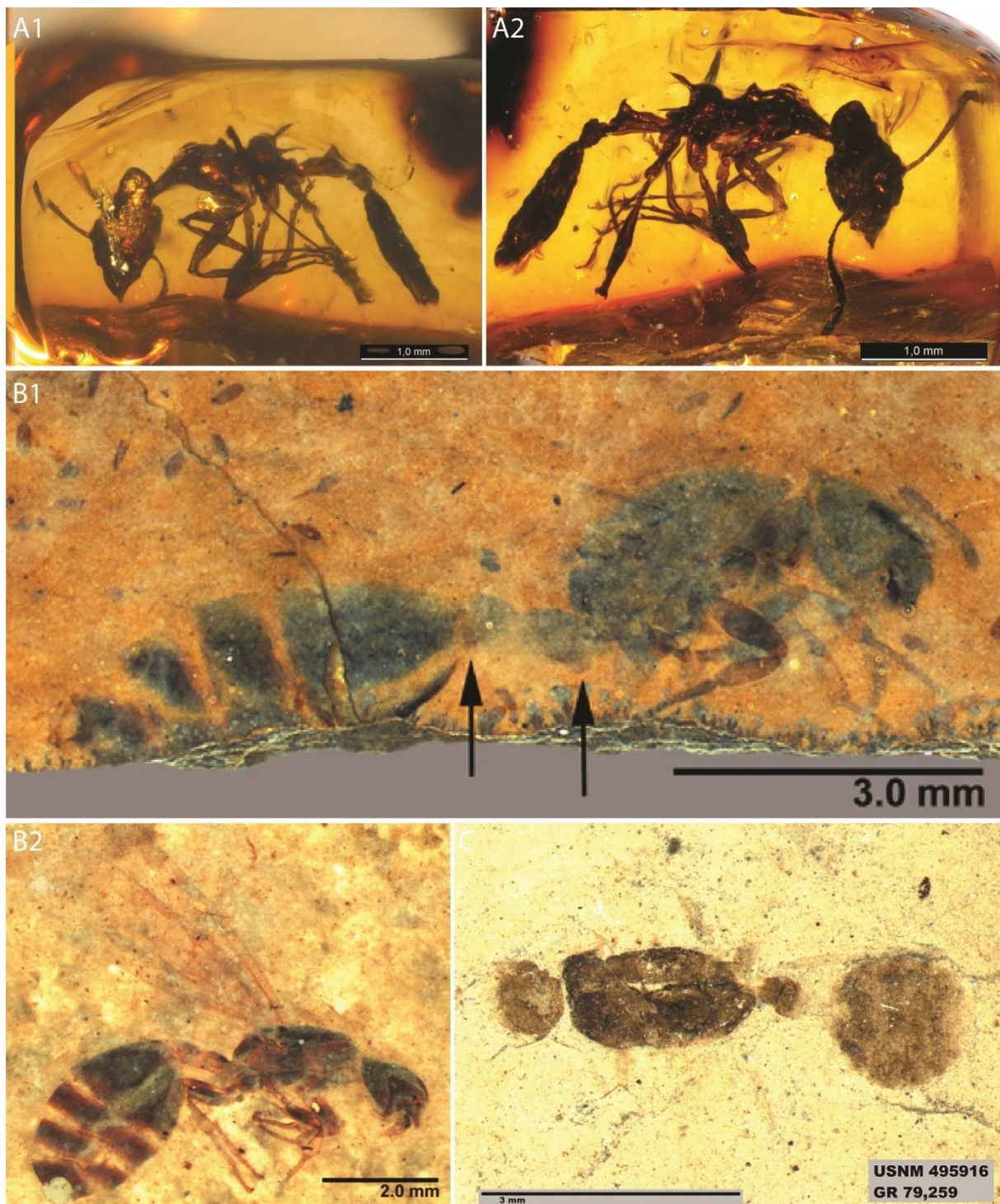


Figure 11. Quelques-unes des plus anciennes occurrences de fourmis myrmicines de genres éteints ou actuels. A1-A2, *Aphaenogaster dluskyana* Radchenko & Perkovsky (2016), ouvrière holotype PIN 3387/192 (A1, vue latérale gauche ; A2, vue latérale droite) décrite dans l'ambre lutétien de Sakhaline (47-43 Ma, Russie), constituant l'une des plus anciennes occurrences d'un genre actuel de fourmis myrmicines ; B1, *Crematogaster aurora* LaPolla & Greenwalt (2015), Gyne holotype USNM 609595, (vue latérale droite) décrite dans les schistes bitumineux lutéliens de la Formation Kishenehn (ca. 46 Ma, Montana, U.S.A.), constituant une autre des plus anciennes occurrences d'un genre actuel de fourmis myrmicines, et la plus ancienne préservée en compression. Les flèches indiquent les processus subpétiole et subpostpétiole ; B2, *Solenopsis abdita* LaPolla & Greenwalt (2015), gyne holotype USNM 609597, (vue latérale droite) également décrite dans les schistes bitumineux de la Formation Kishenehn ; C, *Myrmecites rotundiceps* Dlussky & Rasnitsyn (2003), gyne (?) holotype USNM 495916 décrite dans les argiles d'Anvil Points de la Formation Green River (Lutétien, 48-41 Ma). Ces deux derniers genres éteints sont typiques des gisements de l'Éocène.

C'est le cas notamment de spécimens dans l'ambre de l'Oise en France (*ca.* 53 Ma) (Aria *et al.*, 2011), l'ambre de Cambay en Inde (*ca.* 50-52 Ma) (Rust *et al.*, 2010) ou encore l'ambre de Hat Creek au Canada (*ca.* 52 Ma) (Archibald *et al.*, 2018). Concernant l'ambre canadien, un spécimen figuré par Poinar *et al.* (1999: fig. 4) puis Archibald *et al.* (2018: fig. 10I) a successivement été assigné au genre *Leptothorax* puis *Tetramorium* (Radchenko & Dlussky, 2015). Il a également été fait mention d'une gyne assignée au genre *Tetramorium* dans les schistes bitumineux de Messel (*ca.* -47 Ma) par Radchenko et Dlussky (2015). En revanche ces occurrences n'ont pas encore fait l'objet d'une description formelle.

Le début de la seconde moitié de l'Éocène (41-34 Ma) est caractérisé par le pic maximal du nombre d'espèces décrites par gisement, détenu par l'ambre de la Baltique et daté vraisemblablement du Priabonien (38-34 Ma). Nous retrouvons des occurrences de genres éteints typiques de cet intervalle, tels que *Eocenomyrma*, *Fallomyrma*, ou encore *Parameranoplus*. Nous discutons d'ailleurs du genre éteint *Fallomyrma* au chapitre *Taxonomie*. Ces genres éteints figurent cette fois pour la première fois au côté de plusieurs occurrences de genres actuels tels que *Aphaenogaster* (Mayr, 1868 ; Wheeler, 1915), *Carebara* (Fernández, 2004) ou encore *Temnothorax* (Bolton, 2003). De nombreuses occurrences similaires sont également présentes dans l'ambre de Rovno, considéré comme contemporain¹⁰ de l'ambre balte.

La fin de la seconde moitié de l'Éocène et l'intégralité de l'Oligocène (34-23 Ma) sont caractérisés par la présence de plusieurs gisements à compression uniquement, dont la majorité est située dans l'Europe de l'Ouest : Aix-en-Provence et Brunstatt en France, Kleinkems et Rott en Allemagne. Des spécimens attribués aux genres actuels *Aphaenogaster* et *Carebara* (déjà connus du registre fossile comme mentionnés précédemment) ont été historiquement décrits par Théobald (1937a-b) dans les marnes oligocènes d'Aix-en-Provence (28-24 Ma), mais ceux-ci n'ont fait l'objet d'aucune révision jusqu'à présent. Plusieurs espèces de *Solenopsis* ont également été décrites conjointement dans les marnes rupéliennes (34-30 Ma) de Brunstatt et Kleinkems (descriptions originales par Förster, 1891) mais leur détermination n'a pas été revue depuis près d'un siècle et leur appartenance à ce genre reste aujourd'hui plus qu'incertaine.

Bien loin de répondre à toutes nos questions quant aux mécanismes de diversification des fourmis myrmicines, le constat de ce registre fossile permet malgré tout de poser le cadre de la problématique : nous avons vu que les fourmis myrmicines étaient bien présentes et apparemment déjà diversifiées à l'Éocène, en attestent les nombreuses occurrences de genres aujourd'hui disparus, en association directe avec les plus anciennes occurrences connues de genres myrmicines actuels. Certaines lignées comme *Aphaenogaster*, *Stenamma*, *Carebara* ou encore *Crematogaster* ont une histoire évolutive remontant au moins à la fin de l'Éocène, puisque le registre paléontologique est le témoin de leur présence dès le

¹⁰ La question du sens de la notion « d'ambre balte » et de la contemporanéité des gisements d'ambre de la Baltique, de Rovno, de l'ambre scandinave (dont l'ambre danois) et de l'ambre saxon (dont l'ambre de Bitterfeld) est décrit en détail au chapitre *Matériel & méthodes*.

Priabonien (34-38 Ma), voire même au Lutétien (47-43 Ma) pour *Aphaenogaster* et *Crematogaster*. Cela pose évidemment une autre question : à quand remonte « l'origine », ou en tout cas l'apparition de la lignée ancestrale des fourmis myrmicines, et en fin de compte de toutes les lignées dérivées actuelles ? Dans quel contexte auraient-elles pu apparaître, et que nous dit la phylogénie à propos de l'histoire évolutive des lignées modernes ? Au regard des lacunes considérables existant au sein du registre fossile, la question de l'origine et de l'apparition est un aspect fondamental de la paléomyrmécologie, et qui plus est, un élément essentiel permettant la contextualisation de l'évolution des fourmis myrmicines dans l'espace et dans le temps. Nous présenterons donc un état de l'art sur ces aspects cruciaux de l'histoire des fourmis myrmicines, qui nous aidera ensuite à comprendre les grands axes d'étude de ce présent travail.

2.3. Des origines des myrmicines

2.3.1. Un berceau tropical ?

Plusieurs hypothèses ont été avancées concernant les conditions d'apparition de la lignée et les prémices de son évolution spatio-temporelle. Les premières d'entre elles portent sur l'habitat type qui aurait pu être propice à leur progressive apparition. Radchenko & Dlussky (2013a) ont récemment supposé qu'elles devaient être arboricoles, tandis que Wilson & Hölldobler (2005) penchaient plutôt pour un habitat à la frontière entre hypo- et épigée, en tout cas bien plus proche des litières. Selon ces derniers auteurs, les prémices de leur évolution sont à chercher dans le sol des forêts tropicales. La strate herbacée constituée d'angiospermes et la litière qui y est associée sont interprétées comme la zone la plus propice à leur évolution. En vivant dans la litière, les colonies auraient pu soutenir la production d'azote, ce qui aurait eu un impact bénéfique sur la croissance des angiospermes (Berendse & Scheffer, 2009). Wilson & Hölldobler (2005) affirment également que les myrmicines vivant dans de tels habitats auraient connu une période de diversification¹¹ au début de l'Éocène, et auraient surpassés les Ponerinae en termes de biodiversité et de biomasse. De plus, certaines lignées myrmicines auraient été « capables » d'ajouter des graines (élaïosomes compris) à leur régime alimentaire, et auraient par la suite « réussi » à s'installer aussi bien dans des régions tempérées (prairies herbeuses, forêts et sous-bois, etc.) que dans des zones arides ou semi-arides. Si l'hypothèse d'une apparition sur un sol tropical est convaincante et largement acceptée par la communauté myrmécologique, cet hypothétique cadre écologique d'apparition ne permet pas de définir précisément une aire géographique précise d'apparition. Pour tenter d'y répondre, il faut dans un premier temps revenir sur les plus anciennes traces de myrmicines fossiles, en lien direct avec le contexte géologique de l'époque.

2.3.2. L'hypothèse africaine

L'hypothèse d'une origine africaine, ou du moins de son apparition sur le continent africain, a été plusieurs fois envisagée par Dlussky *et al.* (2004), Dlussky (2005), et Radchenko & Dlussky (2013a). Cette hypothèse est essentiellement basée sur l'occurrence fossile d'une gyne en compression dans les séries d'argilites lacustres d'Orapa au Botswana, qui ont été datées du Turonien (- 91 Ma ; Crétacé Supérieur). Décrite comme *Afromyrma petrosa* (Fig. 12), les auteurs la décrivent comme l'hypothétique plus ancienne occurrence de fourmis myrmicines. Malgré la préservation toute relative de ces compressions, les auteurs décrivent des caractères typiques de la sous-famille des myrmicines. Ils observent notamment un gastre précédé d'un pétiole et un post-pétiole ainsi que des mandibules

¹¹ Wilson & Hölldobler (2005) évoquent une forte période de diversification au début de l'Éocène, pourtant ce n'est pas ce qu'illustre le registre fossile, comme nous l'avons vu en détail un peu plus tôt. Au regard du registre fossile, le début de l'Éocène apparaît comme une des périodes les plus pauvres en termes de diversité. Malgré tout, ces auteurs ont peut-être eu la bonne intuition - nous en discuterons par la suite - mais le registre fossile ne fait ici pas argument. Toutefois, et comme nous l'avons vu précédemment, le registre fossile est si lacunaire qu'il est presque impossible de tirer une conclusion définitive sur la réelle diversité des temps passés.

triangulaires avec une longue marge masticatrice. Ces auteurs considèrent que ces caractères sont suffisants pour attribuer ce fossile aux Myrmicinae. Malheureusement et contre toute attente, aucune photographie n'est disponible dans la publication originale, et nous ne pouvons que nous reporter au dessin interprétatif figuré ci-contre. Si la morphologie générale rappelle effectivement celle d'une myrmicine, et que la présence d'une association pétiole – post-pétiole est clairement visible, aux vues de l'état de préservation, de la taille importante et des caractères décrits, il pourrait tout aussi bien s'agir d'une Myrmeciinae. C'est pourquoi Archibald *et al.* (2006) ont redéfini ce taxon comme *incertae sedis* au sein des Myrmicinae¹². Pourtant, les mandibules triangulaires à longue marge masticatrice ainsi que le post-pétiole ne sont pas des caractères uniques aux myrmicines, puisque d'autres sous-familles éloignées phylogénétiquement les possèdent également, probablement par convergence évolutive. C'est le cas notamment des Agroecomymecinae (groupe non formicoïde), des Pseudomyrmecinae, ou encore des Myrmeciinae. Il est important de signaler que le genre fossile *Afromyrma* ne sera d'ailleurs pas retenu comme point de calibration dans les futures analyses phylogénétiques menées par Moreau & Bell (2013) ou Ward *et al.* (2015), étant donné l'incertitude clairement exprimée par la communauté myrmécologique quant à l'appartenance du fossile à la lignée des Myrmicinae (Wilson & Hölldobler, 2005 ; Archibald *et al.* 2006). Tant que ce taxon n'aura pas fait l'objet d'une réexpertise, et avec la même prudence que ces précédents auteurs, nous ne considérerons pas ici *Afromyrma* comme une occurrence valide au sein des Myrmicinae, c'est pourquoi nous ne l'incluons ni dans les bases de données, ni dans les analyses taxonomiques, phylogénétiques ou biogéographiques de ce présent travail.

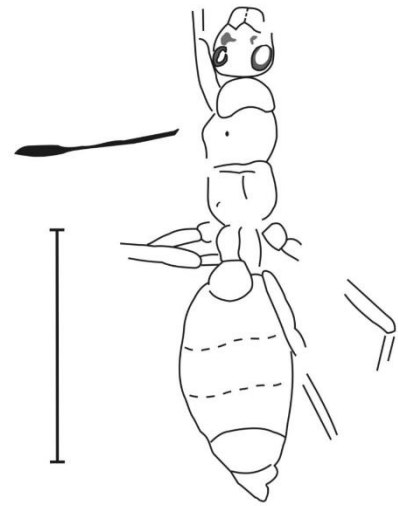


Figure 12. *Afromyrma petrosa* Dlussky, Brothers & Rasnitsyn, 2004 (gyne, holotype BP/2/26501). Ce taxon est considéré comme la plus ancienne occurrence fossile des fourmis Myrmicinae par ces auteurs, mais cette assignation apparaît très incertaine. Barre d'échelle : 5 mm.

Cependant, que l'occurrence soit ou non une véritable myrmicine, si l'on suit l'hypothèse de l'origine africaine décrite par Dlussky (2005) et Radchenko & Dlussky (2013a), les myrmicines auraient pu gagner l'Europe et l'Asie, possiblement par rafting via la Téthys, et se seraient ensuite diversifiées suivant leur environnement, expliquant ainsi le nombre important de nouveaux genres apparaissant entre l'Éocène et le Miocène. Selon ces auteurs, les « premières » espèces de myrmicines devaient être principalement arboricoles, ou du moins fourrageaient jusque dans cette strate, aux vues du nombre d'ouvrières piégées dans l'ambre comparé au nombre d'ouvrières appartenant à un taxon réellement

¹² Archibald *et al.* (2006) émettent de sérieuses réserves quant à l'appartenance de l'espèce *Afromyrma petrosa* au groupe des Myrmicinae. Pourtant ces auteurs redéfiniront ce taxon comme *incertae sedis* au sein des Myrmicinae. Il aurait cependant été sans doute plus prudent de le destituer de son assignation aux Myrmicinae, tant la plausibilité d'une appartenance à une autre sous-famille, telle que les Myrmeciinae, est grande.

épigéique. Et bien que la proportion de myrmicines trouvées dans l'ambre éocène d'Europe soit relativement faible (Dlussky & Rasnitsyn, 2009), ces derniers auteurs soulignent également que l'apparition de nouvelles lignées¹³ de myrmicines à la fin de l'Éocène pourrait expliquer la diminution de la présence de taxons ponéroïdes, alors que leur proportion était encore forte comme le montrent notamment les dépôts de Messel datés du milieu de l'Éocène (Lutétien, *ca.* -47 Ma) (Dlussky & Wedmann, 2012). De nombreuses lignées de myrmicines apparues à l'Éocène, devaient sans doute être en compétition entre elles (ainsi qu'avec d'autres sous-familles) pour les mêmes niches écologiques, et le nombre important de genres typiques de cette époque (ex : *Boltonidris*, *Eocenomyrma*, *Fallomyrma*...) ayant disparu avant l'Oligocène-Miocène, s'expliquerait par une valeur fitness moins importante et témoignerait de cette compétition écologique. Si l'hypothèse d'une origine africaine est à considérer avec sérieux, elle n'est plus la seule à être envisagée, car de récentes études phylogénétiques (indépendantes) sont venues proposer une origine géographique bien différente.

2.3.3. "The New World Tropic Hypothesis"

L'étude phylogénétique des Formicidae par Moreau & Bell (2013) est un premier tournant pour la compréhension de l'histoire évolutive du groupe. Celle-ci s'appuyait sur des données moléculaires de 295 taxons associées à 45 calibrations fossiles. Leurs résultats ont montré non seulement que les sous-familles seraient majoritairement originaires de la région néotropicale (c'est-à-dire d'Amérique du Sud), mais surtout que la lignée des Myrmicinae y seraient également originaires, et qu'elle inclurait également une seconde origine néarctique (= Amérique du Nord) pour une plus faible proportion de ses représentants. La dimension des travaux de Moreau & Bell (2013) résultant à l'hypothèse d'une origine néotropicale-néarctique pour la lignée des myrmicines remettait clairement en question une possible origine africaine, puisque l'étude se basait non seulement sur des données moléculaires mais également des données paléontologiques, cette combinaison ayant été ensuite analysée par inférence bayésienne.

À la suite de ces travaux, Ward *et al.* (2015) se sont concentrés sur la phylogénie au sein même des Myrmicinae. Leur étude s'est basée sur du séquençage nucléique et protéinique de 234 taxons actuels de myrmicines, associé à 20 calibrations myrmicines fossiles. Dans cette étude, le groupe des Myrmicinae apparaît clairement comme monophylétique, bien qu'il y ait quelques rares cas un peu complexe de paraphylie. Les principaux résultats significatifs au regard de l'histoire évolutive du groupe sont illustrés en figure 13, et peuvent être résumés comme suit :

1. L'apparition du groupe couronne remonterait aux alentours de 100 millions d'années (98.6 Ma, avec un 95% HPD dans l'intervalle 88–110 Ma), repoussant de plusieurs millions d'années l'âge d'apparition estimé à 90-91 Ma pour le groupe par Moreau & Bell (2013).
2. La lignée basale se diversifie progressivement en six lignées majeures définies en tribus par ces auteurs : Myrmicini, Pogonomyrmecini, Stenammini, Solenopsidini, Attini et Crematogastrini. Les

¹³ Comprendre ici le terme « lignée » équivalent à « genre ».

lignées Solenopsidini, Attini et Crematogastrini seraient les plus « dérivées » mais aussi les plus diversifiées, et leur groupe couronne apparaîtrait aux alentours de 80 à 70 Ma. En revanche, les lignées les plus « basales », à savoir les Myrmicini, Pogonomyrmecini et Stenammini seraient les moins diversifiées, leur groupe couronne apparaissant entre 55 et 50 Ma. L'apparition plus récente d'un groupe couronne pour les lignées les plus basales (et donc les plus anciennes) pourrait paraître étonnante, comme le remarquait d'ailleurs [Ward et al. \(2015\)](#). Ceci témoignerait, selon ces auteurs, d'un fort taux d'extinction des « stem group » de ces lignées, expliquant ainsi leur diversité réduite et l'apparente jeunesse du groupe couronne.

3. Les lignées majeures seraient toutes issues de la région néotropicale à l'exception des Myrmicini qui seraient originaires de la région néarctique (= Amérique du Nord). Leurs résultats corroborent ainsi ceux de [Moreau & Bell \(2013\)](#), et démontrent l'importance de la région néotropicale déjà soulignée par ces derniers auteurs.

4. La lignée des Crematogastrini serait la lignée la plus ancienne (âge du groupe couronne estimé entre -78 et -64 Ma (95%HPD)) mais aussi la plus diversifiée et leur diversification se serait effectuée majoritairement dans la région indomalayenne (et minoritairement en Afrotropique), mais la lignée basale serait malgré tout issue de la région néotropicale.

5. Les lignées auraient ensuite connu deux grands intervalles de diversification, une première au cours de l'Éocène (-55 à -45 Ma), et une seconde au cours de l'Oligocène-Miocène (-35 à -20 Ma). Ces Époques constitueraient les pics de diversification des fourmis myrmicines. Cet intervalle de diversification concorde d'ailleurs sensiblement avec les présomptions évoquées un peu plus tôt par [Wilson & Hölldobler \(2005\)](#), et malgré un registre fossile assez contradictoire.

La figure 13 est un chronogramme résumant les principaux résultats obtenus par [Moreau & Bell \(2013\)](#) et [Ward et al. \(2015\)](#), qui illustre la phylogénie des grandes lignées (= tribus) à travers l'hypothèse d'une origine néotropicale-néarctique. L'origine biogéographique (et l'âge associé) des grandes radiations est illustrée par les encarts circulaires colorés. Cette hypothèse, corroborée par différentes études indépendantes, a été nommée "The New World Tropic Hypothesis" par [Ward et al. \(2015\)](#), que l'on pourrait traduire par « l'hypothèse des tropiques du Nouveau Monde ».

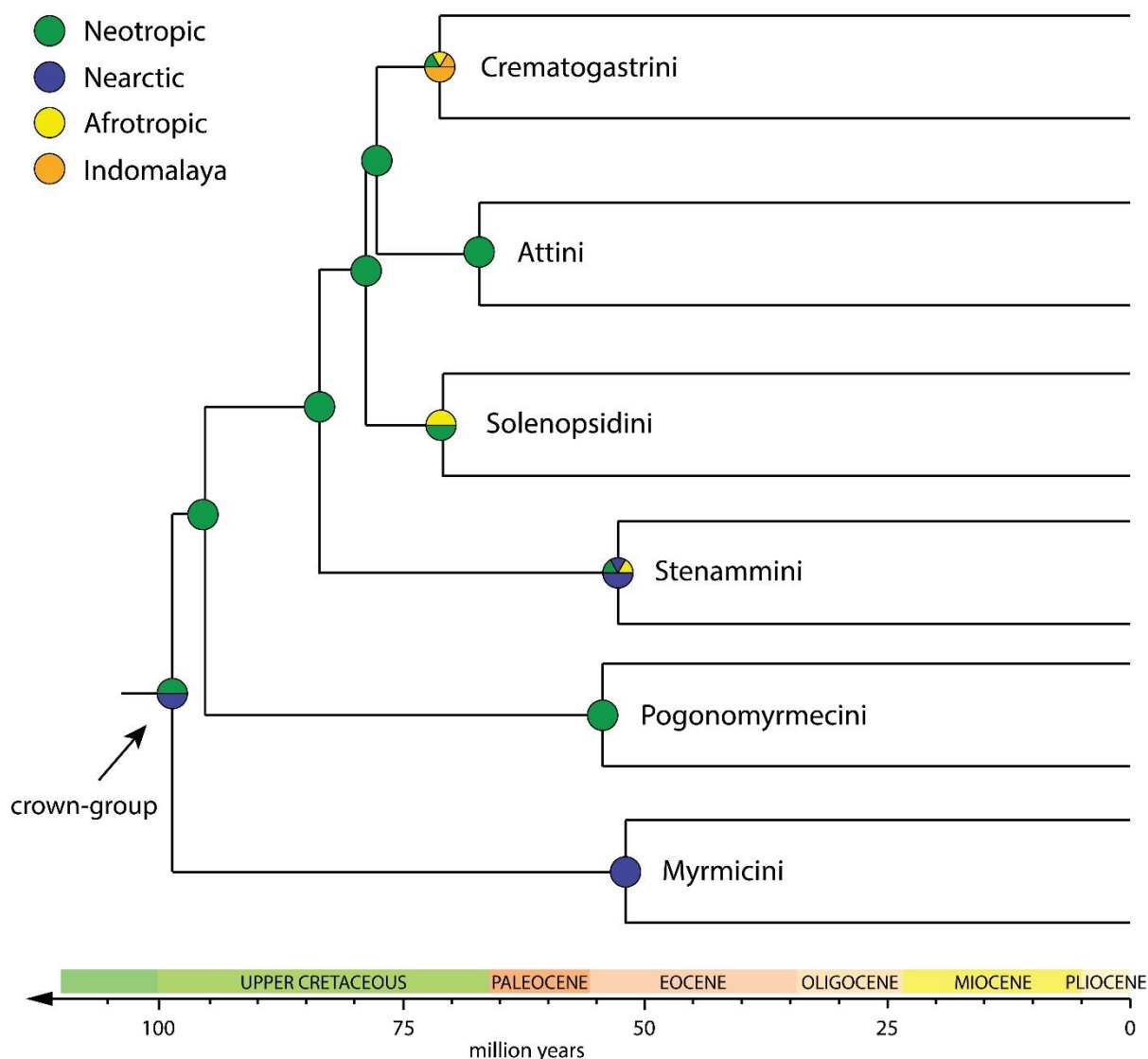


Figure 13. Chronogramme et phylogénie simplifiée des Myrmicinae. Les six principales branches illustrées représentent les lignées majeures définies en tant que tribus par [Ward et al. \(2015\)](#). Le placement du nœud précédant une lignée représente l'âge de divergence de celle-ci (= lignée branche ou « stem-group ») et son origine biogéographique probable. Les nœuds terminaux représentent l'apparition du groupe-couronne pour chacune des lignées. Les figurés circulaires (figurant le nœud) indiquent l'origine biogéographique. Illustration basée sur les résultats de [Moreau & Bell, 2013](#), et [Ward et al. \(2015\)](#).

Enfin, [Blaimer et al. \(2018\)](#) ont étudié en détail la phylogénie des Crematogastrini et leurs résultats corroborent non seulement l'âge d'apparition du groupe-couronne au Crétacé Supérieur (bien que leurs valeurs soient légèrement plus élevées, allant de -80 à -75 Ma), mais également la diversification biogéographique rapide et majoritairement indomalayenne. Ces dernières études phylogénétiques ([Moreau & Bell, 2013](#) ; [Ward et al., 2015](#) ; [Blaimer et al., 2018](#)) ne vont donc pas dans le sens d'une origine africaine pour la lignée mère, ni d'ailleurs pour l'origine des six lignées majeures (= tribus au sens de [Ward et al., \(2015\)](#), à l'exception de quelques sous-lignées chez les Crematogastrini, les

Solenopsidini, et les Stenammini, mais nous y reviendrons par la suite. Avant l'Éocène, seule une branche respective de chacune de ces trois tribus serait vraisemblablement d'origine afrotropicale, bien que la diversification des Crematogastrini apparait étroitement liée à la région indomalayenne (Fig. 13).

2.3.4. Des incongruences gênantes

Nous l'avons vu, les travaux récents sur l'histoire évolutive des fourmis, incluant phylogénie moléculaire, calibration fossile et hypothèses de diversification, suggèrent une origine du groupe des Myrmicinae au Crétacé Supérieur, entre 75 et 100 millions d'années (Brady *et al.*, 2006 ; Moreau, 2009 ; Moreau & Bell, 2013 ; Moreau *et al.*, 2006). De plus, l'analyse phylogénétique de Ward *et al.*, 2015 basée uniquement sur les Myrmicinae donne un âge d'apparition des lignées majeures entre le Crétacé Supérieur et l'Éocène, compris entre -80 et -50 Ma. L'âge d'apparition estimé des Crematogastrini par Blaimer *et al.*, 2018 corrobore par ailleurs celui de Ward *et al.* (2015), compris entre -80 et -65 Ma. Pourtant, les plus anciennes occurrences fossiles de myrmicines avérées (*Afromyrma* mis à part) remontent seulement à l'Éocène, et non au Crétacé. L'écart temporel entre l'estimation de l'horloge moléculaire et les premières traces fossiles est donc loin d'être négligeable, puisqu'il est compris entre 20 et 50 millions d'années. Les fourmis myrmicines de l'Éocène semblent de surcroît déjà très diversifiées, certaines d'entre elles représentant même des genres actuels, et supportant ainsi les hypothèses moléculaires d'une origine plus ancienne.

Des incongruences sont par ailleurs récemment apparues entre des fossiles découverts récemment et leur âge "moléculaire" estimé plus jeune. C'est le cas, par exemple des genres hyper diversifiés *Crematogaster* et *Tetramorium* dont les intervalles d'apparition sont estimés respectivement entre -42 et -28 Ma (Brady *et al.*, 2006) pour le premier, et entre -25 et -15 Ma (Ward *et al.*, 2015) pour le second. Pourtant, des représentants fossiles de ces deux genres ont été récemment décrits dans des gisements plus anciens, comme nous l'avons vu plus tôt : *Crematogaster aurora* dans les carbonates éocènes de Formation Kishenehn (42 Ma ; Coal Creek Member, Montana, U.S.A.) (LaPolla & Greenwalt, 2015) ; *Tetramorium paraarmatum* et *Tetramorium kulickae* dans l'ambre balte de Pologne (38-34 Ma) (Radchenko & Dlussky, 2015). Par ailleurs, des spécimens de *Tetramorium* ont été mentionnés dans les schistes bitumineux de Messel (ca. 47 Ma) (Radchenko et Dlussky, 2015), ce qui remet en question les âges précédemment établis. D'autres myrmicines comme celles assignées à *Leptothorax* dans l'ambre encore plus ancien de Hat Creek (Yprésien, ca. 52 Ma) corroborent une apparition ancienne pour au moins certaines lignées. Ces fossiles n'étaient à l'époque pas connus de ces chercheurs - ou bien pas formellement décrits - et n'ont pas été intégrés aux analyses phylogénétiques en tant que point de calibration.

2.3.5. De nouvelles découvertes (et incongruences)

De plus, la découverte récente de nouveaux gisements cénozoïques, dont la première étude constitue l'un des objectifs de cette thèse, vient apporter de nouveaux éléments d'importance au regard du registre fossile myrmicine. Ces gisements livrent en effet de nouvelles occurrences de genres myrmicines actuels encore jamais découverts dans le registre paléontologique. Ces nouveaux fossiles vont ainsi être déterminés et étudiés en détail dans le chapitre 3 : Taxonomie. Ces nouvelles données seront ensuite intégrées aux analyses phylogénétiques et biogéographiques, et pourront *in fine* être accessibles à la communauté scientifique.

Pour mettre en lumière les enjeux et les perspectives de telles découvertes (mais pour révéler le moins possible d'éléments issus des résultats du travail de thèse), nous illustrerons notre propos à l'aide d'un seul exemple : au cours de l'étude taxonomique sur l'ambre miocène éthiopien (*ca.* 20 Ma), nous avons identifié la toute première occurrence fossile du genre *Trichomyrmex*. L'apparition du genre a été estimée aux alentours de 15 Ma par [Blaimer *et al.* \(2018\)](#) (pas d'estimation issue de [Ward *et al.*, 2015](#)). Or, nos spécimens présentent tous les caractères typiques de leurs représentants actuels. L'occurrence fossile identifiée est donc ici plus ancienne que l'âge de divergence estimée, ce qui est quelque peu problématique.

Ces quelques exemples d'incongruences ne sont pas des cas isolés et ne se limitent évidemment pas à la seule sous-famille des myrmicines. En revanche, elles révèlent d'une part les limites des analyses phylogénomiques seules, et d'autre part, de l'importance cruciale de l'intégration progressive du registre fossile dans les analyses phylogénétiques, et donc, de la nécessité d'une collaboration étroite entre phylogénéticiens et paléontologues.

2.3.6. D'étonnantes occurrences paléobiogéographiques

La biogéographie des fourmis, comme celle de nombreux autres groupes d'arthropodes, est un sujet hautement complexe. Avec une histoire évolutive aussi ancienne que le Cénozoïque, et une répartition aujourd'hui cosmopolite, les scénarios potentiels pouvant expliquer une telle distribution sont nombreux, et impliquent logiquement la prise en compte de la tectonique des plaques, de l'évolution climatique, mais également des processus biologiques de dissémination des espèces. Ces facteurs sont essentiels si l'on veut établir les hypothèses de dispersion les plus vraisemblables. La considération du registre fossile est également déterminant. Pourtant, les récentes études sur le sujet n'ont pas toujours pris en compte, ont écarté, ou n'ont pas considéré certaines occurrences dans leurs analyses, ou ne seraient-ce que dans leur discussion. C'est le cas par exemple de *Crematogaster aurora* de la Formation Kishenehn (Montana, U.S.A.) (Lutétien, *ca.* 46 Ma) décrit par [LaPolla & Greenwalt \(2015\)](#). D'après l'analyse sur les Crematogastrini de [Blaimer *et al.* \(2018\)](#), le genre *Crematogaster* serait apparu dans la région indomalayenne aux alentours de 40 Ma, et se serait ensuite dispersé sur les continents. Pourtant, aux vues des caractères préservés sur la gyne de l'espèce nord-américaine *C. aurora*, son appartenance au groupe-couronne de *Crematogaster* paraît bien fondée ; si cela s'avérait exact, une apparition du

groupe à cet âge et en région indomalayenne paraît peu vraisemblable. Malheureusement et en dépit de preuves sérieuses et tangibles, ce fossile a été laissé de côté pour les analyses de ces précédents auteurs, pour une raison qui n'a même pas été évoquée. Et que penser de l'origine supposée néarctique de la tribu des Myrmicini, quant on considère la présence d'espèces fossiles de *Myrmica* dans l'ambre balte (Radchenko *et al.*, 2007 ; Radchenko & Elmes, 2010), et donc en région paléarctique dès le Priabonien (34-38 Ma) ?

De surcroît, la découverte de nouveaux gisements, et donc de nouvelles occurrences, apportent également son lot de nouvelles données biogéographiques. Prenons encore une fois un unique exemple issu de ce travail de thèse : l'étude de nouveau matériel d'ambre de la Baltique (34-38 Ma), qui est pourtant le gisement d'ambre le plus étudié au monde, a révélé la présence de genres aux mœurs tropicales comme *Pheidole* ou *Monomorium*. Le premier est un genre de la tribu Attini, actuellement absent en Europe du Nord et surtout typique des régions tropicales, et le second est un représentant des Solenopsidini, qui est quant à lui absent d'une grande partie de l'Europe. Ces deux genres seraient par ailleurs originaires respectivement de l'Afrotropique et des régions néotropicale-néarctique, et ont pourtant été observés dans l'ambre éocène balte...

2.3.7. Intérêt de la paléontologie - et de ses nouvelles approches -

Comme nous venons de le constater, des progrès substantiels ont été réalisés sur l'histoire évolutive du groupe depuis ces deux dernières décennies. Cependant, les résultats phylogénétiques (relation de parenté et temps de divergence) demeurent essentiellement basés sur des analyses moléculaires et sont encore peu confortés par les données fossiles. L'absence de telles données dans les analyses phylogénétiques s'explique en partie du fait d'un registre paléontologique lacunaire, mais aussi par l'ignorance même de leur existence, et quelques rares fois du fait d'une sous-estimation de leur importance dans les calibrations. Les phylogénéticiens, puristes dirons-nous, sont parfois rétifs à l'idée d'intégrer des données fossiles, les considérant comme peu fiables par nature, qu'il s'agisse de l'incertitude de l'âge ou de l'assignation taxonomique (et plus particulièrement les fossiles en impression ou compression), ce qui est parfois dû à une simple méconnaissance des principes fondamentaux de géologie, de paléontologie, et de paléobiologie¹⁴. Les dernières analyses phylogénétiques sur le groupe (Ward *et al.* 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018 [Crematogastrini uniquement]) ont intégré des données issues du registre fossile mais l'intégralité du registre paléontologique n'a toutefois jamais été encore exploitée.

Pourtant, les fossiles s'avèrent d'excellents supports à l'analyse phylogénétique, en ce sens qu'ils peuvent non seulement être intégrés aux analyses phylogénétiques moléculaires pour calibrer les nœuds (méthode du node-dating utilisée notamment dans les analyses de Ward *et al.*, 2015), mais ils peuvent

¹⁴ Les phylogénéticiens ne sont d'ailleurs pas toujours à même de déterminer la validité de l'assignation d'un spécimen fossile, et celle de l'âge qu'on lui attribue, qui peut parfois être sujet à débat, d'où l'importance cruciale des collaborations entre équipe de chercheurs.

désormais être utilisés pour calibrer les branches (méthode du tip-dating), ce qui permet de ne plus contraindre le nœud et donc d'obtenir des estimations d'âge des nœuds (de branches ascendantes et descendantes) théoriquement plus réalistes puisque non contraintes arbitrairement. Bien que cette méthode est récente et montre parfois des difficultés à rendre des estimations fiables, elle n'a jusqu'à présent jamais été testée pour le groupe des Myrmicinae.

Depuis quelques années, de nouveaux outils ont vu le jour, ouvrant des perspectives nouvelles aux traditionnelles bases de données paléontologiques. Il est désormais possible de réaliser diverses mesures de la paléobiodiversité, comme l'estimation du taux d'échantillonnage, de la probabilité d'échantillonnage, ou encore du taux de diversification. Ces différentes analyses ont l'avantage d'exploiter l'intégralité du registre paléontologique. En outre, la mesure de ces différents taux peut désormais être intégrée aux analyses phylogénétiques via un modèle récemment développé : le modèle « Fossilized Birth-Death » (Stadler, 2010 ; Heath *et al.*, 2014). Ce modèle particulièrement intéressant permet d'intégrer ces divers paramètres issus de données biologiques, géologiques et paléontologiques qui n'ont jusqu'à présent pas été utilisées dans l'analyse des temps de divergence des fourmis Myrmicinae. Par ailleurs, alors que les anciens modèles ne pouvaient intégrer plus d'une calibration par lignée, le modèle FBD permet désormais d'intégrer l'intégralité du registre fossile. C'est pourquoi ce modèle est aujourd'hui considéré comme une approche prometteuse pour l'estimation des temps de divergence (Heath, 2015). Bien que récent, il vient d'être employé par Borowiec *et al.* (2019) pour l'étude des Formicidae, qui ont apporté des résultats particulièrement contrastés, apparaissant même venir à l'encontre des dernières découvertes paléontologiques, en particulier sur l'âge d'apparition des Myrmicinae. Cependant, le modèle est encore jeune et son fonctionnement complexe n'est pas toujours bien maîtrisé. En outre, il n'a pas encore été testé pour l'estimation des âges de divergence des fourmis Myrmicinae. Un de nos objectifs sera donc de réaliser des analyses sous ce nouveau modèle, en considérant les nombreux paramètres aujourd'hui disponibles. Sans l'approche du modèle « FBD », et donc en l'absence de tous les points de calibration fossiles pertinents, les âges estimés ainsi que les analyses biogéographiques pourraient demeurer incertains puisque le registre fossile ne serait pas exploité à sa juste valeur. Le modèle FBD permet théoriquement de combler ces lacunes.

En parallèle au développement des mesures de la paléobiodiversité et des nouveaux modèles de spéciation, de nouveaux modules (ou « packages ») font leur apparition, développés par la communauté scientifique et accessibles la plupart du temps gratuitement. Ces modules peuvent être intégrés aux différents programmes d'analyse phylogénétique ou biogéographique. Le module « Sampled Ancestors » permet par exemple d'effectuer des analyses en « tip-dating » en considérant des intervalles d'incertitude, sous une distribution uniforme, pour les calibrations fossiles (Gavryushkina *et al.*, 2014). Le module « CladeAge » permet quant à lui de considérer des taux de diversification, de renouvellement et d'échantillonnage variables suivant les lignées calibrées (Matschiner *et al.*, 2017). Un avantage non négligeable du module CladeAge est également de réaliser des auto-calibrations des distributions en fonction des différents taux configurés. Ceci permet d'éviter le recours à la classique distribution log-

normale, à la calibration raisonnée mais arbitraire, qui a longtemps été utilisée par la communauté phylogénéticienne. Ces modules sont des alternatives aux modèles de calibration fossile « standard » utilisés depuis des décennies. Un autre de nos objectifs sera donc de réaliser des analyses de temps de divergence en combinant l'ensemble de ces nouveaux outils à notre disposition. Les estimations générées sous différents modes de calibration (node-dating vs. tip-dating ; distribution log-normale vs. auto-calibration CladeAge, etc.) permettront ensuite de comparer la cohérence des résultats, et enfin d'infirmer ou confirmer les résultats des études précédentes. Ainsi, l'approche combinée des données moléculaires et fossiles est d'autant plus envisageable que des applications sont aujourd'hui pensées et développées en ce sens, et que les âges stratigraphiques sont de plus en plus « robustes » et contraignent souvent les taxons fossiles sur un intervalle de confiance relativement étroit. Nous proposons donc, dans ce présent travail, d'exploiter l'ensemble de ces nouvelles pistes évoquées au cours des précédents paragraphes.

Dans un premier temps, et dans un chapitre consacré (chapitre 2 : Matériel & méthodes), nous présentons le contexte géologique et paléoenvironnemental des principaux gisements d'étude, ainsi que la nature du matériel et les principales méthodes de préparation à l'étude taxonomique dans l'ambre. Ensuite, pour des raisons pratiques et dans un souci de clarté, une section *Matériel & méthodes* sera proposée pour chacun des chapitres suivants (taxonomie, phylogénie, biogéographie). Bien que le matériel exploité reste le même d'un chapitre à l'autre, les outils employés entre chacun des chapitres varient grandement malgré tout.

2.3.8. Problématiques de thèse

La considération de l'état de l'art vis-à-vis du registre paléontologique, des résultats apportés par les différentes études sur le groupe, et la prise en compte des incongruences générées par les nouvelles données paléontologiques amènent à questionner non seulement la robustesse des hypothèses d'apparition et de diversification communément admises, mais également des âges d'apparition et plus généralement de l'histoire évolutive des fourmis myrmicines. Quand sont apparues les premières Myrmicinae, ainsi que les lignées (= genres) actuelles, et comment se sont-elles diversifiées au cours du Cénozoïque ? Quelle a pu être leur dynamique évolutive à travers l'espace et le temps, pouvant expliquer une telle biodiversité actuelle ? Que peuvent apporter les découvertes récentes à ce sujet ?

Certains aspects de ce questionnement sont d'ordre général et trouveront difficilement une réponse satisfaisante. D'autres en revanche sont plus facilement atteignables. Nous tenterons ainsi de dégager des éléments concrets de réponse, par une reconsidération du registre fossile, et plus particulièrement par la mise en application de nouvelles approches abordées tout au long de ces dernières pages.

Chapitre 2 : Matériel & méthodes

1. Remarque préliminaire

Nous nous attacherons dans un premier temps à décrire l'ensemble des gisements paléontologiques sur lesquels nous avons eu l'opportunité de travailler. Ceux-ci sont de deux ordres : les gisements historiques, pour lesquels du matériel paléontologique a déjà été décrit mais dont du matériel inédit permettra de compléter l'assemblage myrmécologique ; les gisements récemment découverts dont le matériel n'a jamais fait l'objet de publication, exception faite de quelques publications pour l'un d'entre eux, mais sur un matériel particulièrement restreint. L'accès récent à une quantité importante de matériel inédit constitue un potentiel remarquable pour de nouvelles occurrences fossiles, y compris de fourmis myrmicines. La description de matériel fossile induit naturellement une contextualisation, ce qui ouvre la voie à une description du site (localisation géographique, nature du sédiment, etc.) et à la position stratigraphique du matériel. Cet aspect est d'autant plus important que nous présenterons des gisements peu voire pas encore décrits.

Par ailleurs, certains gisements historiques, pourtant mondialement connus et étudiés, peuvent encore révéler quelques ambiguïtés, notamment en ce qui concerne l'âge stratigraphique dont le matériel est issu. Aux vues de ce constat et de nos objectifs, il est crucial de lever ces embuches et de mettre en lumière ces éventuelles difficultés. Par ailleurs, dans le cadre du présent travail de thèse à l'approche résolument paléontologique, la considération du contexte géologique (stratigraphie, sédimentologie, paléoenvironnement) s'avère fondamentale. Pourtant, cet aspect est parfois délaissé par les études taxonomiques, ou les travaux de thèse. C'est pourquoi nous tâcherons de présenter du mieux possible les sites paléontologiques auxquels nous avons affaire, qu'ils soient historiques ou inédits. Naturellement, nous nous concentrerons davantage sur les gisements récemment découverts (traités en seconde partie), sans délaissé toutefois les gisements historiques.

Aussi, le travail de taxonomie a été en grande partie focalisée sur l'ambre d'un site paléontologique en particulier : celui de Zhangpu, en Chine. Ce gisement, quasiment vierge de toute recherche scientifique, et le matériel considérable qu'il a livré, m'a été rendu accessible dans le cadre de ma codirection de thèse avec le Nanjing Institute of Geology and Palaeontology de l'Académie des Sciences de Chine. C'est pourquoi les parties le concernant - aussi bien le *Matériel & méthodes* que la section *Résultats* - seront naturellement plus développées que d'autres. Ce matériel fait théoriquement office de base pour la suite du travail.

Enfin, l'inventaire taxonomique étant par définition une composante des résultats (étant issu de l'identification des spécimens), celui-ci sera dressé à la suite de la présentation des occurrences décrites en section *Résultats* du chapitre 3 : Taxonomie. Toutefois, nous avons dressé l'inventaire général du matériel étudié (quantité, type de collection, etc.) pour l'ensemble des gisements ainsi que leur provenance géographique respectivement en tableau 1 et figure 29 situées à la toute fin de ce chapitre.

2. Gisements d'étude

2.1. Gisements historiques

2.1.1. Ambre de la Baltique

2.1.1.1. Historique

La recherche sur l'ambre balte et ses inclusions remonte au 18^{ème} siècle, avec les travaux de Nathaniel Sendel (1686-1757), aujourd'hui considéré comme un pionnier de la paléoentomologie, et qui publia le *Historia succinorum corpora aliena involventium et nature poere pictorum et caelatorum*, un ouvrage de plus de 300 pages regroupant une sélection d'inclusions animales et végétales, et ouvrant la voie à la recherche paléontologique sur l'ambre de la Baltique. Depuis, plusieurs centaines de publications décrivent les inclusions dans l'ambre balte, et celui-ci demeure le plus étudié à ce jour. Une synthèse historique des ouvrages majeurs du gisement est disponible dans [Penney \(2010\)](#).

2.1.1.2. Localisation géographique

Les gisements d'ambre de la Baltique proviennent d'une vaste zone géographique le long des rives de la mer Baltique, et incluent même les rives de l'est de l'Angleterre et de l'Écosse dans leur acceptation la plus large (pour plus de détails, voir [Weitschat et Wichard, 2010](#)). Cependant, la majorité des inclusions décrites par la publication scientifique proviendrait des rives de l'est de la mer Baltique, en particulier sur la péninsule de Samland. Malheureusement, la provenance exacte des fragments d'ambre est rarement précisée, voire même très souvent absente, le matériel étant presque systématiquement cédé ou vendu sous l'étiquette « ambre balte », ce qui ne permet aucune supposition quant à sa provenance exacte. Le problème se vérifie encore davantage dans les collections privées de particuliers autorisant parfois un accès à des fins scientifiques ([Chény et al., 2019](#)).

La notion « d'ambre balte » revêt un sens pouvant par ailleurs légèrement différer suivant les auteurs et les époques, car les dépôts d'ambre dans la Mer Baltique s'étendent sur plusieurs centaines de kilomètres, et il est impossible de bâtir des certitudes quant à une hypothétique origine géographique commune, ou même à leur parfaite contemporanéité. Les dépôts le long des côtes du Danemark et de la Suède sont considérés par certains auteurs comme étant un dépôt indépendant des dépôts d'ambre balte « commun » (derniers exemples en date : [Radchenko & Dlussky, 2018a, 2018b](#) ; [Radchenko et al., 2019](#)), c'est-à-dire de ceux issus des côtes sud de la Mer Baltique au large de la péninsule de Samland (oblast de Kaliningrad) et de la baie de Gdańsk, situés entre les terres polonaises et l'enclave russe. Cependant, les dépôts le long des côtes lituaniennes, lettones, estoniennes, polonaises, allemandes, danoises et suédoises feraient partie d'une même unité géologique, et auraient fait l'objet d'un remaniement de couches par la fonte des glaciers depuis le Pléistocène (*ca.* -2 Ma), dont l'ambre se serait redéposé sous l'effet de la dérive littorale ([Standke, 2008](#) ; [Penney, 2010](#)). D'après les derniers relevés stratigraphiques, l'ambre scandinave et les autres dépôts sur les côtes mentionnées feraient partie d'une même unité géologique, et seraient donc par définition contemporains.

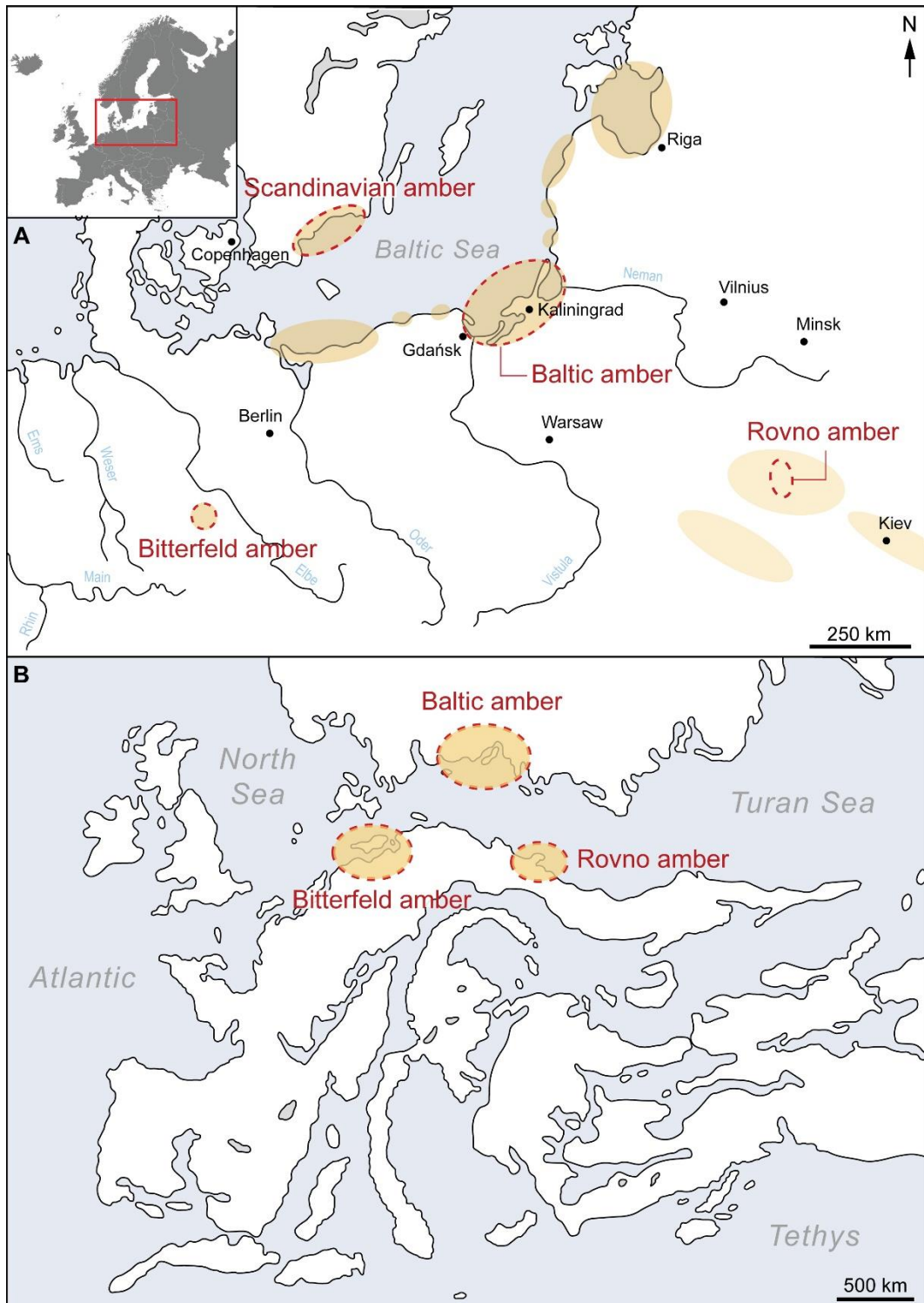


Figure 14. A. Répartition géographique des principaux gisements à ambre connus d'Europe : ambre de la Baltique (de la région de Kaliningrad et de Pologne, Éocène, *ca.* 38-34 Ma) ; ambre de Scandinavie (dont l'ambre danois, *ca.* 38-34 Ma) ; ambre de Rovno (Éocène, *ca.* 38-34 Ma) ; ambre de Bitterfeld (= ambre saxon, Late Oligocène, *ca.* 25-23 Ma). Les figurés circulaires orange indiquent les principaux dépôts d'ambre environnants, mais ceux-ci ne devaient sans doute pas se limiter à ces zones. B. Carte paléogéographique de l'Europe au cours de l'Éocène Moyen. Les figurés circulaires orange indiquent la position initiale supposée des dépôts à ambre connus aujourd'hui. Modifié d'après Popov *et al.* (2004), Denk & Grimm (2009), Blakey (2011), Szwedlo & Sontag (2013), Wolfe *et al.* (2016), et Dunlop *et al.* (2018).

Nous prenons ici le parti de décrire ces dépôts comme étant de l'ambre balte au sens large, tandis que l'ambre balte défini dans son sens strict sera restreint au matériel issu des côtes polonaises de la baie de Gdańsk et de la péninsule russe de Samland.

La figure 14 illustre la répartition géographique actuelle des principaux gisements à ambre de la Baltique (ambre scandinave et autres dépôts littoraux) ainsi que d'autres gisements affiliés potentiellement contemporains (ambre de Rovno, ambre de Bitterfeld) et leur répartition paléogéographique au cours de leur dépôt entre l'Éocène et l'Oligocène.

2.1.1.3. Cadre géologique régional

La majeure partie de l'ambre qui n'a subi aucune mobilisation (puis dépôt secondaire) est contenue dans des sédiments argilo-gréseux à forte concentration en glauconite définissant la formation de la « Terre bleue » ou « Blue Earth Formation », dont les principaux dépôts à ambre sont localisés au large de la péninsule de Samland et exploités par la compagnie *AG Russian Amber* (Penney, 2010). Ces dépôts se répartissent sur plusieurs mètres à dizaines de mètres définissant l'« Amber Formation », une unité géologique d'une puissance estimée entre 50 et 70 mètres pour la localité de Yantarnyi dans l'Oblast de Kaliningrad (Ritzkowski, 1999 ; Penney, 2010). Pour plus de détails sur le cadre géologique, consulter conjointement Weitschat & Wichard (2010) et Sadowski *et al.* (2017).

2.1.1.4. Âge et origine de l'ambre

Les sécrétions de résine à l'origine des dépôts d'ambre balte auraient été principalement produites pendant la « Blue Earth Formation », un événement daté du Bartonien tardif au Priabonien (Éocène Supérieur, *ca.* 38-34 Ma) d'après les données palynologiques (Aleksandrova & Zaporozhets, 2008 ; Kosmoswska-Ceranowicz *et al.*, 1997). Un âge plus ancien, aux environs du Lutétien (*ca.* 48-41 Ma), a été suggéré pour cet événement par Ritzkowski (1997) sur la base d'une datation de la glauconite, mais cette méthode pourrait surestimer les datations (Clauer *et al.*, 2005). De plus faibles quantités d'ambre auraient cependant été produites aux prémices de cet épisode géologique au Lutétien (appelée « Lower Blue Earth Formation »), ainsi qu'à l'Oligocène. Ces dépôts oligocènes se retrouvent aujourd'hui en Allemagne, sous l'appellation d'ambre de Bitterfeld ou ambre saxon. Toutefois, cet ambre oligocène pourrait également correspondre à un remaniement de matériel éocène provenant des côtes de la mer balte plus au nord (Standke, 2008).

Ces dernières années, plusieurs études ont mis en exergue les similitudes et les différences entre ambre de la Baltique, de Rovno et de Bitterfeld, partageant notamment une paléoflore et une paléofaune commune, ainsi qu'une signature $\delta^{13}\text{C}$ proche, suggérant un âge proche pour ces trois ambres (Dlussky & Rasnitsyn, 2009 ; Dunlop *et al.*, 2018 ; Mänd *et al.*, 2018 ; Perkovsky, 2018 ; Perkovsky *et al.*, 2010 ; Tolkanitz & Perkovsky, 2018). Cependant, on retrouve l'ambre de Bitterfeld concentré majoritairement dans une strate de l'Oligocène tardif (23,8-25,3 Ma) et le débat quant à l'âge exact (= Oligocène ou Éocène tardif ?) de cet ambre reste ouvert, bien qu'un âge plus avancé à l'Éocène semble aujourd'hui

exclu (Dunlop *et al.*, 2018 ; Schmidt & Dörfelt, 2007 ; Standke, 2008 ; Wimmer *et al.*, 2008). Pourtant, certains auteurs persistent à attribuer un âge Éocène tardif à l'ambre de Bitterfeld (Radchenko & Dlussky, 2018a, 2018b ; Radchenko *et al.*, 2019), et le considèrent encore comme contemporain à l'ambre balte, scandinave et de Rovno, alors que les arguments semblent de moins en moins concorder avec une telle contemporanéité. Cependant, nos observations basées sur une étude morphologique comparative entre des fourmis myrmicines *Fallomyrma* dans l'ambre balte et de Bitterfeld - dont le genre est aujourd'hui éteint - remettent quelque peu en question l'idée d'un grand écart temporel séparant l'ambre balte de l'ambre saxon. En effet, les morphotypes, bien qu'ils présentent de légères différences, restent sensiblement similaires et le genre *Fallomyrma* est un genre supposément typique de l'Éocène, ce qui tend à rapprocher temporellement les dépôts. L'écart les séparant est vraisemblablement de quelques millions d'années tout au plus. Nous discutons de la question dans Chény *et al.* (*Fallomyrma*, in prep).

Toutefois, si l'on considère l'ensemble des dépôts d'ambre fossilifère ouest-européens, l'âge « moyen » consensuel est défini autour du Priabonien (*ca.* 38-34 Ma), un âge qui est ici retenu, bien qu'un âge lutétien plus ancien ne puisse être exclu pour une quantité plus restreinte. Pour davantage d'informations, les discussions de Weitschat & Wichard (2010) et Sadowski *et al.* (2017) apportent de nombreux détails concernant le cadre géologique, l'âge et la paléobiocénose de l'ambre de la Baltique.

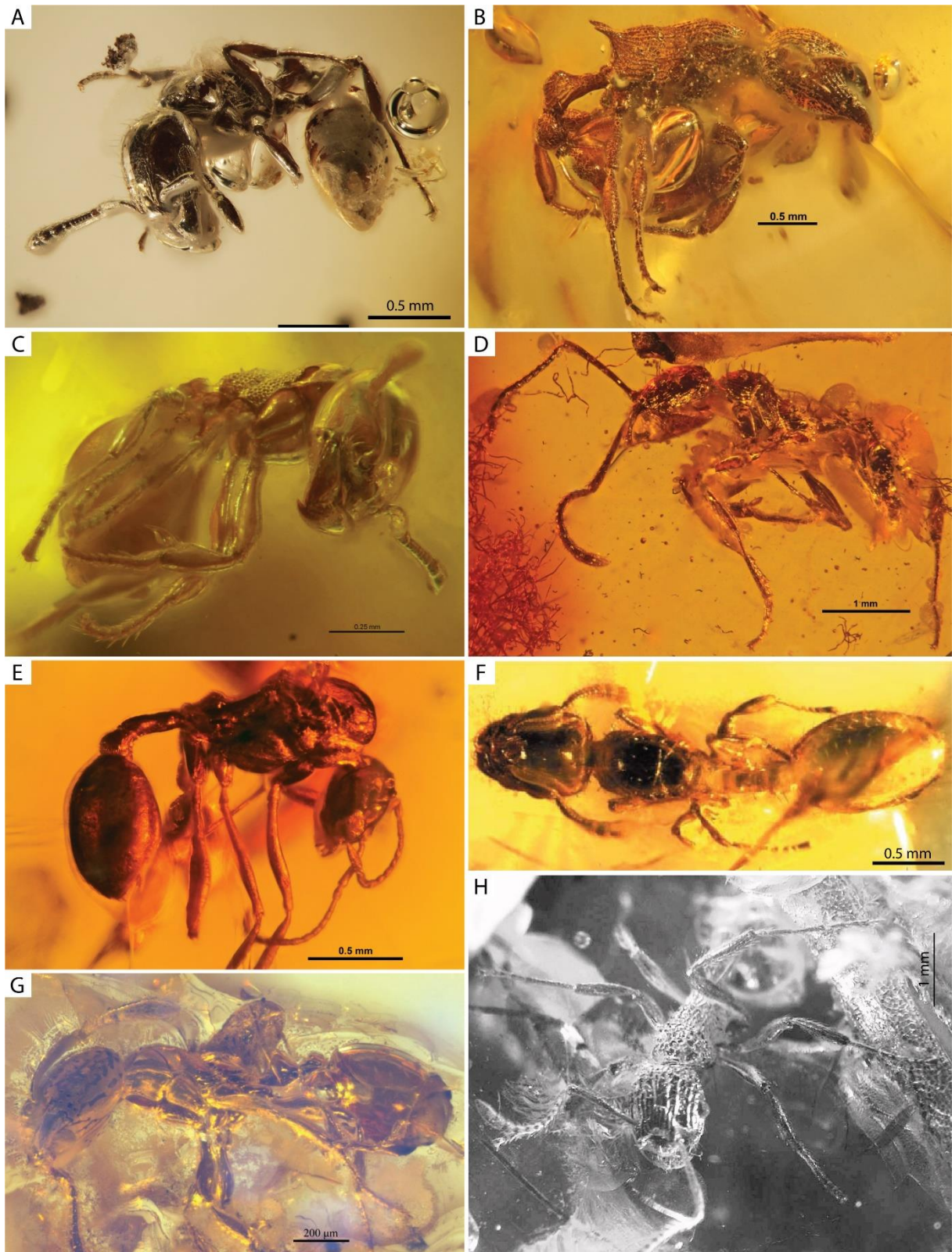
2.1.1.5. Diversité des inclusions

Des résumés de la phénoménale paléobiodiversité de l'ambre balte ont été proposés par Penney (2010), Hoffeins & Hoffeins (2003), Sontag (2003), ou encore Wichard & Weitschat (2004).

Pour ce qui concerne les fourmis Myrmicinae, plusieurs genres uniquement fossiles ont été décrits comme *Enneamerus* Mayr, 1868, *Fallomyrma* Dlussky & Radchenko, 2006a (Fig. 15A), *Eocenomyrma* Dlussky & Radchenko, 2006b (Fig. 15B), *Parameranoplus* Wheeler, 1915, *Protomyrmica* Dlussky & Radchenko, 2009, dont la majorité est rattachée morphologiquement à la tribu des Crematogastrini.

Plusieurs espèces de genres actuels de la même tribu ont également été décrites dont *Carebara* (Fig. 15C), *Temnothorax*, *Vollenhovia* (Mayr, 1868 ; Wheeler, 1915) mais également *Pristomyrmex* (Dlussky & Radchenko, 2011) et *Tetramorium* (Fig. 15F) (Radchenko & Dlussky, 2015). La tribu des Stenammini est présente avec *Aphaenogaster* (Fig. 15D) et *Stenamma* (Fig. 15E). La tribu des Solenopsidini est représentée par quelques occurrences attribuées historiquement à *Monomorium* (Fig. 15G) (Mayr, 1868 ; Wheeler, 1915). Enfin, ces auteurs ont décrit plusieurs espèces de Myrmicini dont le genre type *Myrmica* (Fig. 15H), auxquelles deux espèces sont venues se rajouter (Radchenko *et al.*, 2007).

Figure 15. Aperçu du registre fossile des fourmis myrmicines dans l'ambre de la Baltique (Éocène, 38-34 Ma). A, *Fallomyrma* sp., ouvrière MAIG-4370-1 dans l'ambre de la Baltique (Priabonien, *ca.* 38 Ma). Cette occurrence est traitée au 4.1.1.2. *Fallomyrma* du chapitre 3 : Taxonomie ; B, *Eocenomyrma elegantula*, ouvrière holotype GPIH-BE4505, coll. Groehn), d'après Dlussky & Radchenko (2006b) ; C, *Carebara antiqua*, ouvrière SMFBE1237). Le spécimen holotype de l'espèce a été vraisemblablement perdu ; D, *Aphaenogaster sommerfeldti*, ouvrière type MBIGB001, d'après Dlussky & Rasnitsyn (2009) ; E, *Stenamma berendti*, mâle holotype MBIGB002 (coll. Berendt) ; F, *Tetramorium paraarmatum*, gyne holotype MZ.PAN.15440, d'après Radchenko & Dlussky (2015) ;



G, *Monomorium mayrianum*, ouvrière syntype NHMW1984-31-260), d'après [Wheeler \(1915\)](#). Une partie du matériel type serait conservé au Geowissenschaftlicher Zentrum Georg-August Universität, Göttingen, Allemagne ; H, *Myrmica eocenica*, ouvrière holotype PIN 964/479, d'après [Radchenko et al. \(2007\)](#) ; Photographies : A, C. Chény ; B-E, G, V. Perrichot.

2.1.1.6. Paléohabitat

À l'Éocène (56-34 Ma), le continent européen est constitué d'un ensemble d'archipels baignés par des mers épicontinentales. À l'est, l'Oural et la mer de Tourgaï ¹⁵ sépare l'Europe de l'Asie. Le nord-ouest et le sud de l'Europe sont délimités respectivement par l'océan Atlantique et l'océan Téthys. Le climat est décrit comme tempéré chaud et humide, dans lequel une flore à affinité subtropicale a pu se développer et recouvrir l'ensemble du nord de l'Europe (Penney, 2010). Ces successions de forêts, qui devaient recouvrir une large partie du continent, seront à l'origine des dépôts d'ambre dans et autour de l'actuelle mer Baltique. L'identité précise des arbres producteurs de ces résines ayant donné l'ambre reste encore controversée. La comparaison de l'ambre balte avec les résines de Pinaceae par étude spectroscopique a montré une signature bien différente de ces dernières, qui serait plus proche des espèces d'Araucariacées actuelles connues notamment en Nouvelle-Zélande (Langenheim, 1969 ; Kucharska & Kwiatkowski, 1978). Pourtant l'acide succinique typique de l'ambre balte n'est pas un composant chimique des résines des Araucariacées. De plus, la présence de cônes mâles et d'aiguilles de Pinaceae et l'absence de traces d'Araucariacées corroborent toutefois la présence d'une population de plantes à feuilles persistantes de l'ordre des conifères. Par ailleurs, l'étude un peu plus récente des pollens a amené à l'identification de pollens « vésiculés » qui seraient typiques de gymnospermes Pinales (Arnold, 1998). De nombreuses rivières transportaient probablement des débris d'arbres morts, et parmi ces débris la résine qui était ensuite acheminée vers la côte.

2.1.1.7. Matériel d'étude

Des spécimens baltes inédits ont été étudiés dans le cadre de cette thèse, issus de prêts et conservés dans des collections reconnues internationalement :

- Géosciences Rennes, Université Rennes 1, France (IGR)
- Museum of Amber Inclusions, Université de Gdańsk (UG), Pologne (MAIG).
- Collection Christel & Hans-Werner Hoffeins, Hambourg, Allemagne (CCHH, coll. privée). Les types ont été déposés au Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Allemagne (SDEI)
- Collection privée Hans-Werner & Christel Hoffeins, Hambourg, Allemagne (CCHH). Le matériel type est déposé au Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Allemagne (SDEI).
- Collection Hans-Jörn Freiheit, Offenbach, Allemagne (HJF, coll. privée). Prêt de matériel au laboratoire Géosciences Rennes, Université Rennes 1, Rennes, France.
- Forschungsinstitut und Naturmuseum. Senckenberg, Francfort-sur-le-Main, Allemagne (SMF).

¹⁵ Le morcellement du continent eurasiatique par le détroit de Tourgaï eut pour effet d'isoler certaines populations animales, comme par exemple les Ceratopsia ou « dinosaures à cornes » au Crétacé, dont l'aire de répartition était restreinte à l'Asie et à l'ouest de l'Amérique du Nord, jusqu'ici connectés (Culver & Rawson, 2006). La présence de la mer de Tourgaï influença inévitablement la répartition de nombreuses autres espèces aquatiques ou terrestres.

2.1.2. Ambre de République dominicaine

2.1.2.1. Historique

La première référence écrite faisant mention d'ambre dominicain remonte au XV^{ème} siècle, et plus exactement au 16 décembre 1492 sous la plume de Christophe Colomb. Celui-ci raconte dans le journal de bord, la rencontre entre l'équipage et un chef Taïno¹⁶ à bord de la Santa Maria. Ce dernier aurait offert au capitaine une paire de chaussures décorées de perles d'ambre (Penney, 2010). Une seconde note, de la main de C. Colomb, témoigne déjà de l'intérêt des conquistadors pour l'ambre dont l'extraction ne tarda guère après leur naufrage sur l'île¹⁷ (Massoni, R., 1992). Mais les populations locales exploitaient déjà l'ambre comme pierre d'ornement pour les éléments de parures ou les sépultures (Penney, 2010). La première mention de fossiles dans l'ambre est quant à elle attestée par Lengweiler (1939), mais il faut attendre le XX^{ème} siècle pour que l'ambre dominicain retienne l'intérêt de la communauté scientifique (Sanderson & Farr, 1960). Depuis, plus d'un millier d'espèces fossiles ont été décrites dans l'ambre d'Hispaniola (Penney, 2010).

2.1.2.2. Localisation géographique

L'ambre dominicain provient de l'île d'Hispaniola qui est située dans l'archipel des Grandes Antilles séparant l'Océan Atlantique de la mer des Caraïbes. Sur l'île, de nombreuses mines sont creusées chaque année sur une large zone du flanc nord de la chaîne montagneuse de la Cordillera qui traverse l'île d'est en ouest (Fig. 16). L'ambre extrait des mines provient de deux zones géographiquement distinctes, et présentées ci-après. Le détail des localités de l'ambre étudié sera exposé par la suite.

2.1.2.3. Cadre géologique régional

L'ambre se concentre au sein de deux unités géologiques différentes : les principaux dépôts à ambre ayant livré la majorité du matériel publié sont situés dans la Cordillère Septentrionale au nord du pays (« Northern District ») dans la Formation de La Toca ; la seconde unité est la Formation de Yanigua, située dans la Cordillère Orientale au nord-est d'Hispaniola, et pour laquelle la quantité d'ambre est bien plus réduite mais tout de même existante (Penney, 2008). La Formation de La Toca se compose d'une série de grès à conglomérats plus ou moins grossiers avec des intercalations de fines lentilles de lignite, sur une puissance totale de 1 200 mètres, allant de l'Oligocène jusqu'au milieu du Miocène. Les fragments d'ambre sont quant à eux concentrés dans les 300 mètres de la partie supérieure de la Formation (Iturralde-Vinent & MacPhee, 2019).

¹⁶ Les Taïnos, ou Tainos, sont une ethnie amérindienne considérée comme distincte du groupe des Arawaks, qui occupait les grandes Antilles lors de l'arrivée des Européens au XV^{ème} siècle.

¹⁷ Voici l'extrait de la note de C. Colomb, disponible dans Massoni (1992) : « De l'ambre il est certain qu'on en trouve dans l'Inde sous terre. J'en ai fait extraire dans plusieurs montagnes de l'île de Feyti, ou d'Ophir ou de Cypango, à laquelle j'ai donné le nom d'Hispaniola, et j'en ai trouvé un morceau grand comme la tête, mais non tout clair, sauf celui gris-clair et un autre noir, avec assez de veines. ».

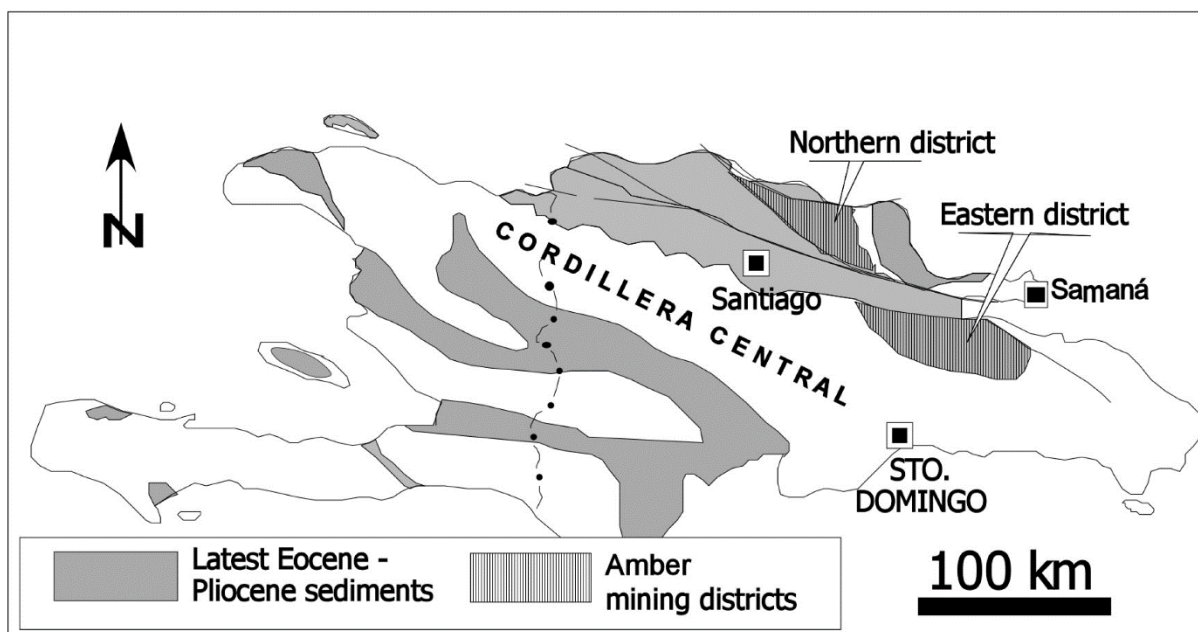


Figure 16. Localisation géographique des gisements à ambre de République dominicaine. Les mines d'extraction d'ambre sont situées dans deux zones distinctes le long du flanc nord de la chaîne montagneuse de la Cordillera traversant l'île d'Hispaniola : la « Northern District » et la « Eastern District » (figuré hachuré) correspondant à deux formations géologiques différentes. Modifié d'après [Iturralde-Vinent & MacPhee \(2019\)](#).

2.1.2.4. Âge et origine de l'ambre

L'âge véritable de l'ambre dominicain est depuis toujours sujet à controverse. Au cours des dernières décennies, une grande variété d'âge a été proposée, allant du Crétacé ([Brouwer & Brouwer, 1982](#)), de l'Éocène « moyen » ([Landis & Snee, 1991](#), par datation $^{39}\text{Ar}-^{40}\text{Ar}$) ou plus tardif ([Lambert et al., 1985](#), par spectroscopie à résonance magnétique nucléaire), de l'Oligocène ([Grimaldi, 1995](#), par étude des foraminifères et des nanofossiles) jusqu'au Miocène « inférieur » ([Baroni-Urbani & Saunders, 1982](#)). [Iturralde-Vinent & MacPhee \(1996\)](#) ont tenté de résoudre ces divergences à partir des données biostratigraphiques et paléogéographiques. Ces auteurs ont émis l'hypothèse que tous les dépôts à ambre fossilifère de République dominicaine seraient issus d'un seul et même bassin sédimentaire de la fin du Miocène « inférieur » au début du Miocène « moyen » (20-15 Ma).

L'âge de l'ambre a ensuite été contraint à environ 16 Ma ([Iturralde-Vinent 2001](#)), par une datation des sédiments desquels proviennent les dépôts d'ambre. Cette estimation a été largement acceptée par la communauté scientifique et une étude additionnelle a par la suite corroboré cette hypothèse ([Ortega-Ariza et al., 2015](#)). Il subsiste cependant une certaine incertitude quant à la contemporanéité entre les dépôts d'ambre de la Formation La Toca et Yanigua. En effet, d'après l'étude des foraminifères planctoniques par [Braga et al. \(2012\)](#), les auteurs ont supposé que la Formation Yanigua devait plutôt se situer dans la transition Pliocène-Pléistocène (*ca.* 5-1,7 Ma). Toutefois, l'estimation de ces auteurs ne concorde pas avec les précédentes analyses. Par ailleurs, la présence de foraminifères planctoniques provenant de milieux de dépôt terrestres ou littoraux serait plutôt rare et est considérée comme très inhabituelle ([Bermúdez, 1950](#) ; [Li et al., 1997](#) ; [Mao et al., 2018](#) ; [Yu et al., 2019](#)), pourtant [Braga et al.](#)

(2012) les auraient trouvés dans chaque échantillon qu'ils ont récupérés des Formations Yanigua et Los Haitises. En outre, comme l'ont remarqué [Iturralde-Vinent & MacPhee \(2019\)](#), les auteurs n'ont pas échantillonné les strates correspondant aux dépôts à ambre fossilifère. Ainsi, par l'absence de données plus concrètes, nous préférons conserver l'âge Miocène pour la Formation Yanigua, comme conseillé par [Iturralde-Vinent & MacPhee \(2019\)](#), et nous reconsidérerons notre position lorsque de nouvelles investigations seront faites.

2.1.2.5. Diversité des inclusions

L'ambre dominicain est non seulement renommé pour sa grande diversité d'inclusions, mais aussi pour la qualité de sa préservation. Le registre paléontologique est incroyablement diversifié : l'ambre dominicain comprend des protozoaires, des bactéries, des champignons, des plantes, des invertébrés et des vertébrés ([Penney, 2008](#)). Mais le groupe présentant la plus grande diversité est sans conteste celui des arthropodes. Un aperçu de la biodiversité est disponible à travers [Grimaldi, 1996](#), [Poinar & Poinar, 1999](#), [Grimaldi & Engel, 2005](#), et [Penney, 2010](#).

Concernant le groupe des Formicidae, au moins 9 sous-familles ont été identifiées dont les Dolichoderinae (*Azteca*, *Dolichoderus*, *Tapinoma*), Ectatomminae (*Gnamptogenys*), Myrmicinae (voir ci-après), Ponerinae (*Anochetus*, *Odontomachus*, *Platythyrea*), et Pseudomyrmecinae (*Pseudomyrmex*) sont parmi les plus abondantes.

Quant aux fourmis Myrmicinae, qui comptent le plus grand nombre d'espèces décrites de tout le registre myrmécologique, plusieurs espèces de genres actuels ont été décrits, en particulier : *Acanthognathus* ([Baroni Urbani & De Andrade, 1994](#)), *Apterostigma* ([Schultz, 2007](#)), *Pheidole* ([Wilson, 1985b, 1985c](#) ; [Baroni Urbani, 1995](#) ; [Casadei-Ferreira et al., 2019](#)) (Fig. 17A), *Cephalotes* ([Vierbergen & Scheven, 1995](#) ; [De Andrade & Baroni Urbani, 1999](#)) (Fig. 17B), *Strumigenys* ([Baroni Urbani & De Andrade, 1994](#)) (Fig. 17C), et *Mycetomoellerius* (*M. primaevus* anciennement attribuée à *Trachymyrmex* par [Baroni Urbani, 1980](#), réassignée par [Solomon et al., 2019](#)). Ces genres font partie de la même tribu des Attini, dont l'origine géographique serait néotropicale, comme nous l'avons vu plus tôt. Les genres *Cephalotes*, *Pheidole* et *Strumigenys* sont les plus abondants, aussi bien en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus. D'autres espèces de genres actuels ont également fait l'objet de quelques descriptions, notamment *Aphaenogaster* (Stenammini) ([De Andrade, 1995](#)), *Temnothorax* (Crematogastrini, Fig. 17D) ([De Andrade, 1992](#)), et *Nesomyrmex* (Crematogastrini, Fig. 17E) ([De Andrade et al., 1999](#)). La présence du genre *Crematogaster* (Crematogastrini) a par ailleurs été mentionnée par [Blaimer \(2012\)](#) sans toutefois faire objet d'une description. Enfin, les genres éteints *Ilemomyrmex* et *Oxydris* ont également été décrits par [Wilson \(1985a\)](#).

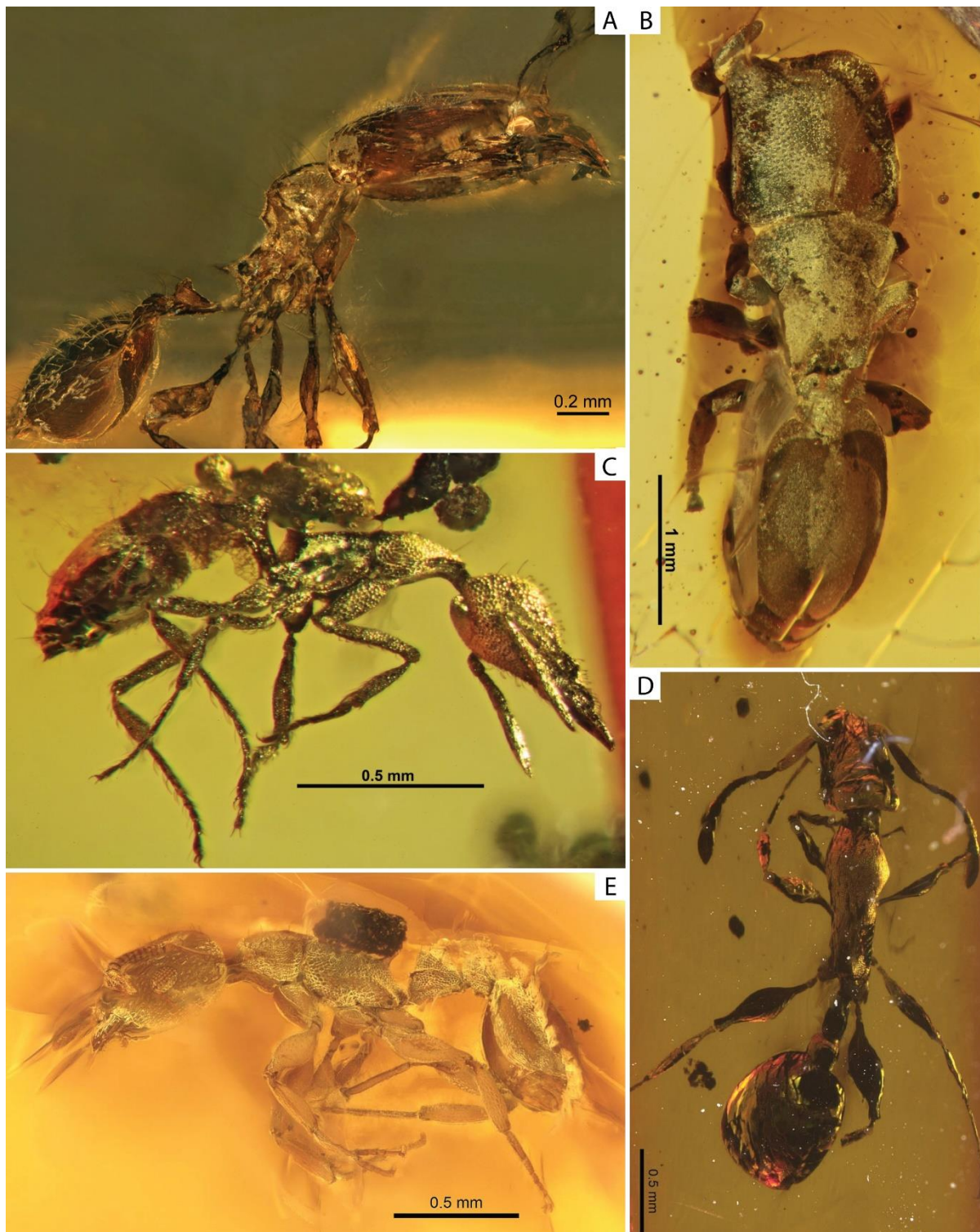


Figure 17. Aperçu du registre fossile des fourmis myrmecines dans l'ambre dominicain (Miocène, 16-20 Ma). A, *Pheidole antia*, ouvrière holotype (DZUP), modifié d'après Casadei-Ferreira *et al.* (2019); B, *Cephalotes caribicus*, ouvrière holotype SMNSDO5383, d'après De Andrade & Baroni Urbani (1999); C, *Strumigenys electrina*, ouvrière paratype SMNSDO3854-2, d'après Baroni Urbani & De Andrade (1994); D, *Temnothorax praecreolus*, ouvrière holotype NHMB PE-107, d'après De Andrade (1992); E, *Nesomyrmex dominicanus*, ouvrière holotype NHMB H-10-208-A, d'après De Andrade *et al.* (1999).

2.1.2.6. Paléohabitat

La présence abondante d'inclusions végétales dans l'ambre a permis la description de l'espèce éteinte *Hymenaea protera* qui serait le principal producteur d'ambre dominicain (Hueber & Langenheim, 1986 ; Poinar, 1991). Cette hypothèse est corroborée par l'étude chimique de l'ambre par Langenheim (1995). L'importante quantité d'inclusions animales et végétales a permis d'établir l'hypothèse d'une forêt tropicale humide semblable aux forêts ombrophiles tropicales présentes actuellement en région néotropicale (Grimaldi, 1996 ; Poinar & Poinar, 1999).

2.1.2.7. Matériel d'étude

Le Museum of Comparative Zoology de l'Université Harvard (Cambridge, U.S.A.) abrite dans ses locaux une collection historique considérable d'ambre de République dominicaine. Une partie de ce matériel a été étudiée et décrite par Wilson (1985b), qui discute de l'évolution biogéographique des fourmis antillaises. Dans son étude, l'auteur fait mention de la présence de fourmis myrmicines du genre actuel *Solenopsis* dans l'ambre dominicain. Le présent travail s'est penché sur ce matériel non décrit qui été mentionné pour la première fois par Wilson (1985b) et qui est entreposé au Museum of Comparative Zoology du Harvard University (Cambridge Massachusetts, USA). Quelques spécimens issus d'une collection privée (coll. P. Müller, Allemagne) ont également été étudiés.

2.1.3. Ambre de l'Oise

2.1.3.1. Historique

Au 19^{ème} siècle, les premiers gisements à succin¹⁸ français sont signalés dans le bassin de Paris, notamment à Auteuil (Becquerel, 1819) près de Paris, puis à Noyers (Passy, 1824) dans l'Eure. Mais peu d'intérêt est alors accordé à ces gisements, et à cette époque les études se destinent de préférence vers l'ambre de la Baltique, considéré comme beaucoup plus riche et plus abondant. Mais alors que l'ambre balte reste très largement étudié entre le 19 et le 20^{ème} siècle, l'ambre du bassin de Paris est presque totalement ignoré, et ce en dépit des nombreux dépôts nouvellement signalés (Combes, 1907) dans la Marne et dans l'Oise. Lacroix (1910) fait la synthèse des gisements d'ambre français, dénombre 75 gisements datés du Carbonifère jusqu'au Miocène, pour une vingtaine de localités dans l'Oise ou dans les départements limitrophes. Entre le début et la fin du siècle, seul deux localités de l'Oise sont répertoriées : tout d'abord par Feugueur (1963) pour le gisement éocène de Ribécourt, puis Du Gardin (1990) pour le gisement de Moru (Pontpoint). Mais aucune de ces localités n'est véritablement étudiée pour l'ambre qu'elle renferme. La situation va finalement évoluer en 1996, avec la découverte dans l'Oise d'un important gisement à ambre situé à une cinquantaine de kilomètres au nord de Paris. Entre 1996 et 2003, près de 350 kg d'ambre seront prélevés lors de plusieurs campagnes de fouilles en collaboration avec le Muséum national d'Histoire naturelle (Nel *et al.*, 1999). La figure 18 résume les principaux gisements à ambre répertoriés dans le bassin de Paris.

2.1.3.2. Localisation géographique

Le gisement du lieu-dit Le Quesnoy est une ancienne sablière localisée dans le département de l'Oise et située entre les communes de Chevrières et Houdancourt sur la route de Creil à Compiègne (Fig. 19). Les coordonnées GPS sont les suivantes : 49°19'31" N, 2°40'22" E. Situé au cœur de la plaine alluviale du fleuve de l'Oise, le gisement se trouve dans une dépression marécageuse, les marais de Sacy-le-Grand, longeant la cuesta de l'Île de France. On y exploitait autrefois les alluvions quaternaires déposés par les crues. L'affleurement concerné est aujourd'hui ennoyé, les couches sédimentaires n'étant donc plus accessibles.

2.1.3.3. Cadre géologique régional

Le gisement et plus généralement le département de l'Oise, appartient à la grande unité du bassin de Paris, dont il occupe la partie septentrionale, entre le bassin de la Somme et l'Île-de-France au sud. Les dépôts environnants de l'Éocène Inférieur sont riches de nombreux gisements à ambre sparnacien, dont les principaux ont été figurés sur la carte en figure 18.

¹⁸ Le succin désigne l'ambre constitué d'acide succinique, comme l'ambre balte ou l'ambre de l'Oise.

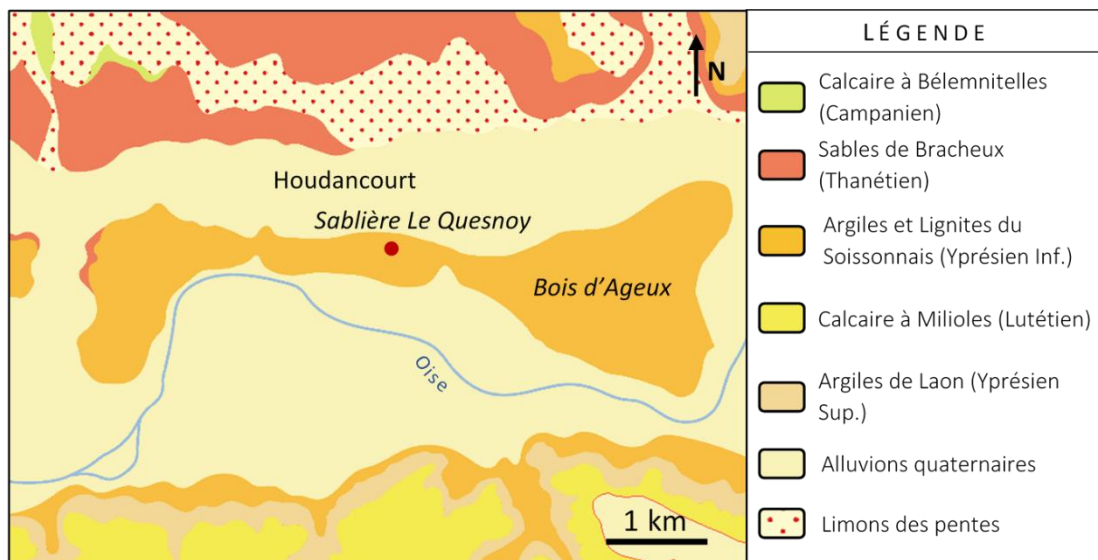
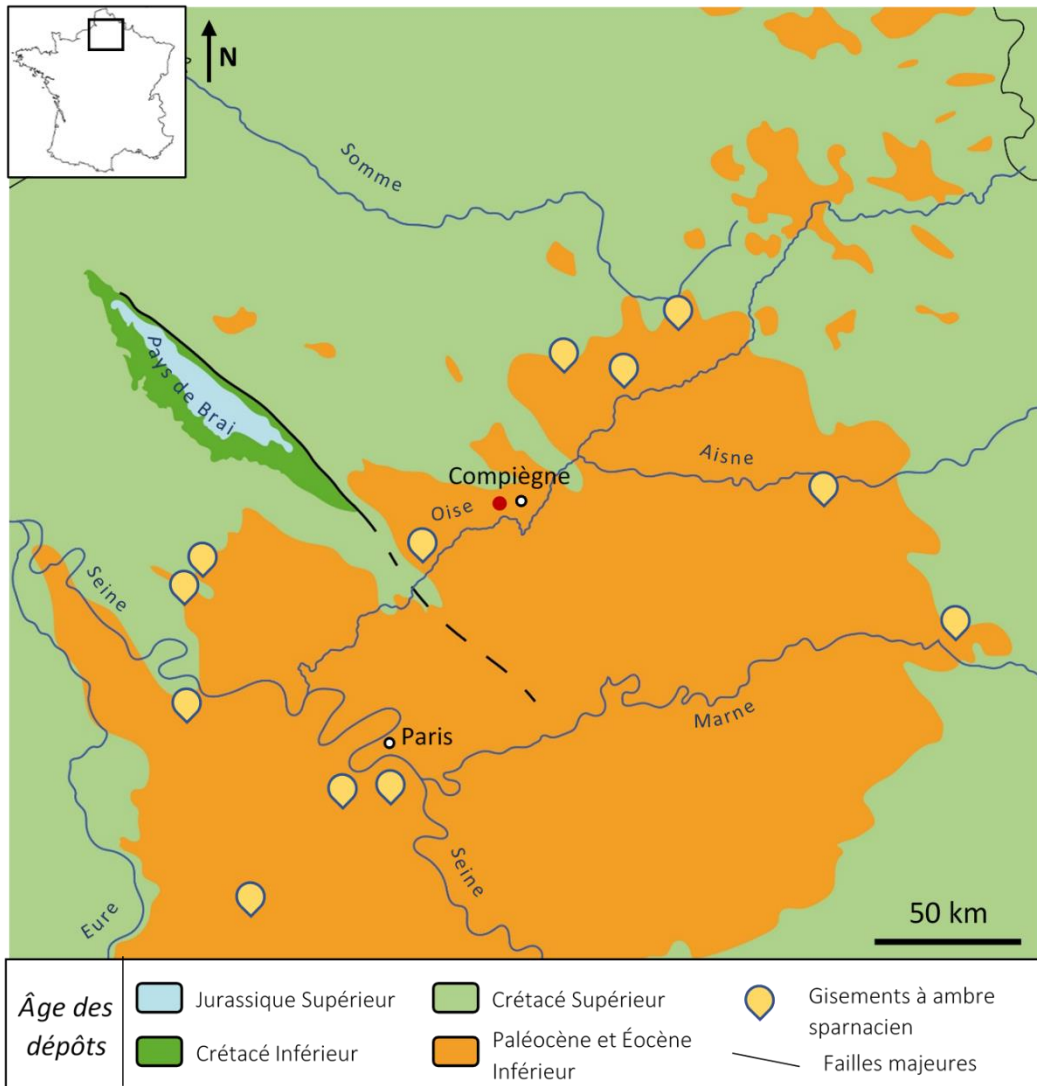


Figure 18. Carte géologique simplifiée du centre du bassin de Paris à l'Éocène Inférieur. Le gisement étudié est figuré par un cercle rouge sur la carte. Les principaux gisements à ambre sparnacien ont été placés à partir de Nel et Brasero, 2010. Dressée à partir de la carte géologique de France au 1/1 000 000 d'après [Chantraine et al. \(2003\)](#).

Figure 19. Carte géologique des environs d'Houdancourt et de Le Quesnoy, en bordure de l'Oise. La zone centrale est aujourd'hui constituée de marais. Fond topographique : Carte de France à 1/50 000 (IGN), Compiègne, feuille XXIV-11. Légende construite d'après la notice explicative de [Blondeau \(1970\)](#).

À cette époque, et depuis le Crétacé Supérieur, le régime dominant est de type compressif et d'axe N-S, en lien direct avec l'orogénèse alpine qui atteint son paroxysme à l'Éocène. Cette compression se traduit par une phase de soulèvement tectonique provoquant une importante phase d'érosion en périphérie du bassin ([Guillocheau et al., 2000](#)). La boutonnière du pays de Bray, un anticlinal faillé marqueur de ce soulèvement, constitue un accident tectonique majeur ayant provoqué l'affleurement de dépôts anciens, du Jurassique Supérieur (ca. -150 Ma) pour les plus anciens, jusqu'au Quaternaire. À l'est de l'Oise, le Soissonnais est la formation qui nous intéresse tout particulièrement : des assises tertiaires de l'Éocène Inférieur (~ -53 Ma) y affleurent, se déposant dans un contexte de subsidence.

2.1.3.4. Âge et origine de l'ambre

Les inclusions à ambre étudiées dans ce présent travail proviennent des Argiles et Lignites du Soissonnais, un faciès intercalé entre les Argiles de Vaugirard et les Sables d'Auteuil, et datés de l'Yprésien (48-56 Ma). Ce faciès est constitué d'une alternance de bancs argilo-gréseux d'une puissance variant de quelques dizaines de centimètre à plus de cinq mètres ([Blondeau, 1970](#)). Ces niveaux montrent des alternances de matériaux terrigènes composés de lignites, d'argiles et de sables fins à grossiers avec une remarquable quantité d'ambre.

Au lieu-dit Le Quesnoy, les Argiles et Lignites du Soissonnais affleurent en une bande Est-Ouest sur plusieurs kilomètres de long (Fig. 19). Le gisement se présente sous la forme de lentilles d'anciens chenaux fluviaux, d'orientation NE-SO, ravinant les sables verts thanétiens sous-jacents (Sables de Bracheux). Deux faciès caractérisent les chenaux : 1) des sables argileux riches en lignite souvent pyritisé, et ayant livré l'ambre étudié ; 2) des sables gris pauvres en lignite, abritant des restes de vertébrés continentaux ([Nel et al., 1999](#)). La série a été datée par biostratigraphie à partir de l'assemblage palynologique, où une riche palynoflore est décrite par [Cavagnetto \(2000\)](#), comprenant plus de 180 espèces et sous-espèces différentes. L'auteur la décrit comme composée majoritairement de Normapolles (*Plicapollis pseudoexcelsus*), de pollens subtriporés appartenant à des espèces éteintes depuis au moins l'Éocène, de pollens d'Apocynacées, Celastracées (*Microtropis*), Tiliacées, Vitacées ainsi que des spores de Ptéridophytes. L'assemblage le plus proche se rencontrerait dans le Landénien supérieur d'Épinois, dans la province d'Hainaut et de Loksbergen, ainsi que dans la province du Brabant en Belgique, appartenant à la zone de Mammifères de Dormaal, appartenant à la biozone MP7 qui est

daté de l'Yprésien à l'Éocène basal. Cette zone correspond à la zone palynologique 11 du début de l'Éocène, établie par [Krutzsch \(1966\)](#) et fait partie de la zone SP3 ([Meyer, 1988](#)).

L'étude comparative de la faune de vertébrés corrobore également la contemporanéité des deux gisements ([Nel et al., 1999](#)). Les Argiles et Lignites du Soissonnais sont rattachés plus précisément à l'étage régional de la fin du Sparnacien (~ -53 Ma), dont le statut et les limites chronostratigraphiques sont toujours sujet à discussion.

Des macrorestes végétaux, ont été retrouvés en connexion avec des coulées de résine fossile. L'étude préliminaire du bois a révélé que celui-ci avait été partiellement décrit par Combes sous le nom *Aulacoxylon sparnacense* [Combes, 1907](#). [De Franceschi & De Ploëg \(2003\)](#) ont étudié la structure du supposé arbre producteur, qui s'avérait, selon ces auteurs, être semblable à celle des Caesalpiniaceae (angiospermes eudicotylédones) et plus particulièrement au genre actuel *Daniellia* Benn. Les analyses ultérieures par spectrophotométrie ([Nel et al., 2004b](#)), résonance magnétique nucléaire (NMR) et spectrométrie de masse ([Nohra et al., 2015](#)) classeront cet ambre comme une résine de classe Ic typique des angiospermes et produite par un végétal de la famille des Fabaceae tel *Hymenaea* ou *Daniellia*, corroborant ainsi les suppositions faites à partir de l'étude anatomique des macrorestes par les auteurs précédents.

2.1.3.5. Diversité des inclusions

L'ambre des niveaux fossilifères contient de nombreux restes d'une faune très diversifiée d'invertébrés et plus rarement de vertébrés (dont quelques poils et plumes) ([Nel et Brasero, 2010](#)). Une collection de plus de 15 000 arthropodes pour près de 21 000 inclusions a déjà été répertoriée, dont principalement des hexapodes et des arachnides (acariens et araignées). Au total, 78 espèces d'insectes ont été décrites jusqu'à présent, avec une attention particulière apportée aux coléoptères, hyménoptères et psocoptères. Les inclusions végétales se composent quant à elles de pollen, de fragments de bois, de petites feuilles et même de quelques fleurs ([Del Rio et al., 2017](#)) bien que la plupart des inclusions végétales n'ait pas encore été étudiée. De nombreuses études entomologiques sont ainsi publiées chaque année ([Nel et Brasero, 2010](#) ; [Szwedo, 2011](#) ; [Kirejtshuk & Nel, 2013](#) ; [Kirejtshuk et al., 2015](#) ; [Falières & Nel, 2018](#) ; [Schubnel & Nel, 2019](#) ; [Chény et al., 2020](#)).

Concernant le groupe des Formicidae, seules quelques fourmis ponérines de genres actuels ont été décrites, notamment une gyne *Platythyrea*, constituant la plus ancienne occurrence du genre, et un mâle « *Pachycondyla* » à l'assignation encore incertaine ([Aria et al., 2011](#)). En revanche, aucune fourmi myrmicine n'a pour l'instant été publiée dans l'ambre de l'Oise.

2.1.3.6. Paléohabitat

Dans l'étude palynologique de [Cavagnetto \(2000\)](#), l'auteur y décrit des pollens de plantes aquatiques et de forêt marécageuse indiquant la proximité d'un plan d'eau, ainsi que des lianes montrant une ouverture dans la végétation le long des cours d'eau. Les genres ou familles actuels comparables vivent

surtout sous climat tropical ou subtropical humide. L'auteur souligne également que les pollens d'arrière-pays sont nombreux, ce qui atteste d'un milieu continental. La dominance d'espèces arborescentes productrices de résine et la présence d'eau douce suggèrent l'existence d'une forêt semi-décidue mélangée à une communauté de plantes vivaces, dans une région deltaïque (Nel *et al.*, 2004b) et sous un climat alternant saison humide et saison sèche (De Franceschi et De Ploëg, 2003). Ces derniers auteurs, qui avaient étudié l'anatomie des macrorestes végétaux, décrivent également un environnement continental constitué de « forêts-galeries » côtoyant des formations plus sèches, dans une zone deltaïque, en climat sub-tropical. Plus globalement, à l'Éocène, l'Europe est effectivement soumise à un réchauffement climatique qui entraîne la mise en place d'un environnement doux et humide, permettant la croissance de forêts subtropicales (Pearson *et al.*, 2001).

2.1.3.7. Matériel d'étude

Dans leur étude sur les fourmis ponérines de l'ambre de l'Oise, Aria *et al.* (2011) ont mentionné la présence de fourmis Myrmicinae qui n'ont jusqu'à présent fait l'objet d'aucune identification. Ces myrmicines sont donc ici étudiés pour la première fois. Le matériel est composé d'une centaine de fragments conservés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

2.2. Gisements inédits

2.2.1. Ambre d'Éthiopie

2.2.1.1. Historique

Les gisements à ambre fossilifère d'Éthiopie sont une découverte scientifique récente, publiée pour la première fois il y a une décennie par [Schmidt *et al.* \(2010\)](#). Ces auteurs suggéraient un âge crétacé et mentionnaient la première découverte de multiples bioinclusions¹⁹ animales et végétales, parmi lesquelles une unique fourmi. Les gisements devaient sans doute être connus depuis bien plus longtemps par une partie de la population locale, qui est elle-même à l'origine de la découverte, et qui ont pu s'en servir comme pierres ornementales. Cependant, la communauté scientifique n'avait jusqu'ici pas connaissance du caractère fossilifère des gisements à ambre éthiopiens.

Très peu d'inclusions fossiles ont été décrites depuis 2010, et peu de chercheurs ont eu l'occasion de se rendre sur place pour étudier les gisements *in situ*. La géologie de quelques gisements fut illustrée et brièvement discutée dans deux actes de congrès ([Kiefert, 2015](#) ; [Kiefert *et al.*, 2015](#)) ne remettant pas en cause l'âge crétacé de l'ambre. Mais l'étude de matériel supplémentaire allait bientôt suggérer un âge nettement plus récent, probablement miocène ([Coty *et al.*, 2016](#) ; [Perrichot *et al.*, 2016, 2018](#)). Au cours d'une mission de terrain en juin 2019, et dans le cadre de la thèse de doctorat de V. Bouju (Université Rennes 1), des prospections ont pu être effectuées pour la première fois par des membres de l'équipe de paléontologie de Géosciences Rennes. Cette mission avait pour objectif de préciser la localisation et l'âge du ou des gisements, de dresser une coupe géologique pour chacun d'entre eux et de tenter de vérifier une éventuelle correspondance stratigraphique. Une seule localité a finalement pu être visitée. Des prélèvements de roche ont été effectués pour une analyse radiochronologique et une étude des palynomorphes, à des fins de datation. Seuls quelques morceaux d'ambre ont pu être prélevés *in situ*, et un lot supplémentaire de morceaux fossilifères issus d'une autre localité ont parallèlement été acquis auprès des négociants professionnels ayant servis de guides sur le terrain.

2.2.1.2. Localisation géographique

Le matériel étudié par [Schmidt *et al.* \(2010\)](#) provenait d'un gisement du district de Midda près d'Alem Ketema, en région d'Amhara (Fig. 20B). Les coordonnées GPS de la localité-type sont les suivantes : 10°08'45''N 38°57'56''E. À cette première localité s'ajoute un gisement situé à proximité du hameau de Jema, près du village de Merany (Shewa du Nord), toujours dans la région d'Amhara ([Coty *et al.*, 2016](#)). Les coordonnées GPS sont les suivantes : 10°6'59.60''N 39°8'0.11''E. Ces mêmes auteurs rapportent également que les populations locales ont mentionné l'existence d'anciennes mines creusées quelques années auparavant près de la ville de Mehal Mēda, mais leur accès aurait apparemment été interdit par le gouvernement éthiopien.

¹⁹ Les bioinclusions reportées par [Schmidt *et al.* \(2010\)](#) contiennent également une grande variété d'organismes protozoaires mais aussi des Fungi, cependant ce type de bioinclusion n'est pas unique à l'ambre éthiopien et il est même plutôt fréquent d'en observer.

Lors de la mission de terrain en juin 2019, plusieurs localités à ambre ont été signalées respectivement dans les gorges des rivières Wenchit, Jema et Mugher incisant le plateau nord-ouest éthiopien dans la « North Shewa Zone » de la région d'Amhara (Bouju & Perrichot, 2020) (Fig. 20A-B). Au total, plusieurs kilogrammes d'ambre seraient excavés par quelques locaux chaque année, et supposément de la même couche géologique à l'affleurement dans toutes ces localités. Cette couche fut attribuée au grès de Debre Libanos ("Debre Libanos sandstone" ou "Upper Sandstone" ; Schmidt *et al.*, 2010 ; Kiefert, 2015) qui est défini régionalement comme un niveau crétacé en contact immédiat avec les plus anciennes formations volcaniques du Cénozoïque (Belay *et al.*, 2009).

2.2.1.3. Cadre géologique régional

Selon les données accompagnant la carte géologique de la région (Belay *et al.*, 2009), il existe seulement deux formations sédimentaires affleurantes : l'une, visible dans le fond des gorges des rivières Wenchit, Jema et Mugher, correspond au "grès de Debre Libanos" et datée du Crétacé Supérieur ; l'autre, située plus à l'est de la zone mais théoriquement absente dans les gorges, est une formation cénozoïque appelée « Tertiary sediments », datée du Miocène supérieur, et composée de diatomite, de siltstone gris verdâtre, de grès, et de conglomérats en alternance. Mais comme nous le verrons dans le paragraphe suivant, aucune de ces deux formations sédimentaires ne correspond aux caractéristiques du sédiment ayant livré l'ambre étudié.

2.2.1.4. Âge et origine de l'ambre

L'ambre d'Éthiopie fut en premier lieu considéré comme datant du début du Crétacé Supérieur (Cénomaniens, ~ 95 Ma ; Schmidt *et al.*, 2010) par suite de l'étude des sporomorphes issus du sédiment encaissant, des caractéristiques physico-chimiques de l'ambre, et suivant les données des cartes géologiques. Cependant, une première révision des sporomorphes décrits en 2010 a remis en cause l'âge supposé : les sporomorphes qui avaient été décrits comme typiques du Crétacé ont été mal déterminés, et ceux qui restaient indéterminés ont finalement été identifiés et sont en réalité caractéristiques de dépôts néogènes. De plus, l'acquisition de matériel supplémentaire entre 2015 et 2019 a permis de nouvelles investigations parmi lesquelles les palynomorphes se sont révélés correspondre à un âge beaucoup plus jeune, aux alentours du début du Miocène (~ 16-23 Ma) (Perrichot *et al.*, 2018). Enfin, tous les taxons observés jusqu'ici en inclusions font partie de genres actuels, ce qui corrobore l'hypothèse d'un âge plus récent (Perrichot *et al.*, 2016 ; Perrichot *et al.*, 2018 ; Bouju & Perrichot, 2020). Les analyses chimiques en chromatographie gazeuse (GC-MS) indiquent que l'ambre éthiopien appartient à la classe des résines de type Ic (*sensu* Anderson *et al.*, 1992) qui est typique des Fabaceae.

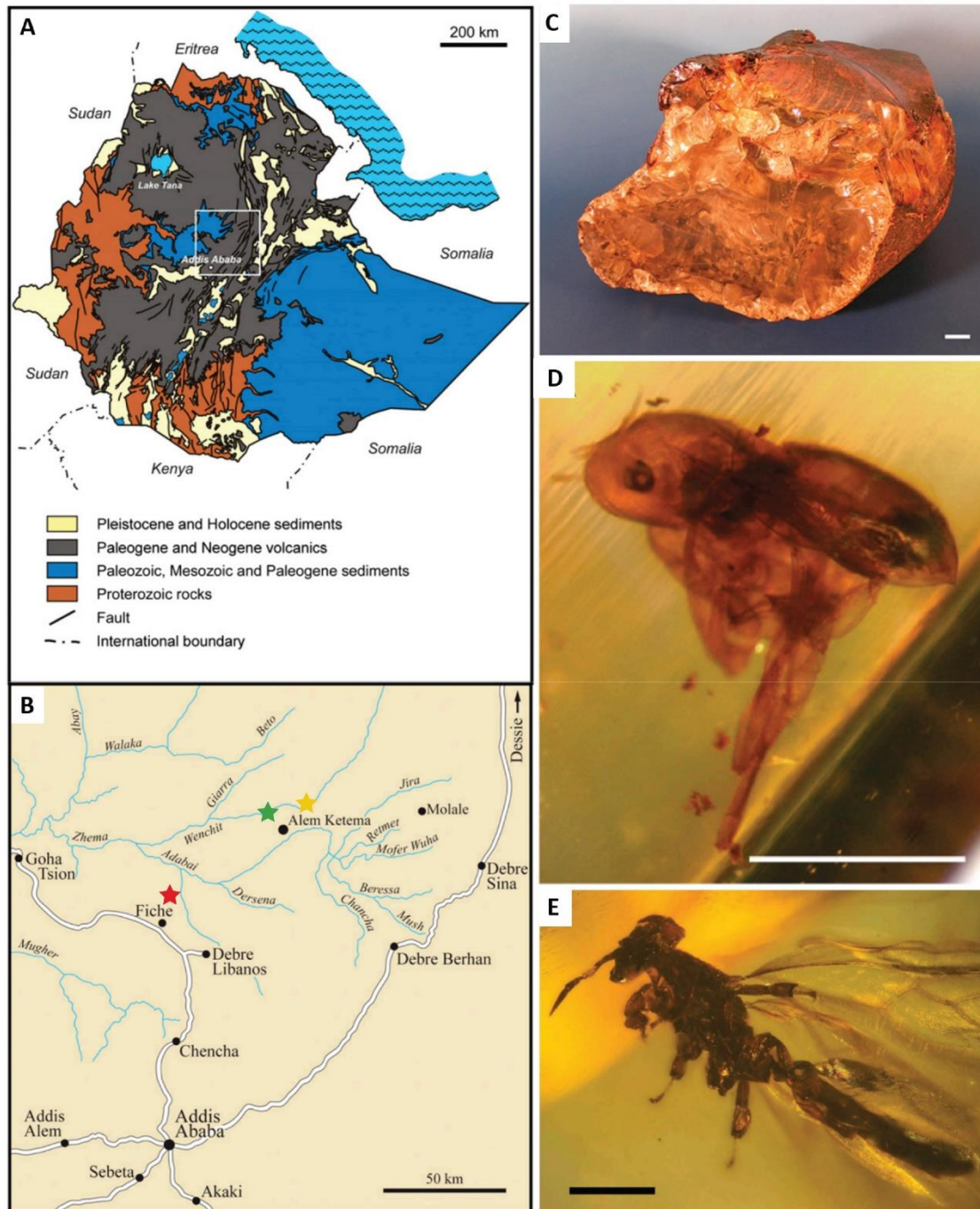


Figure 20. Un bref aperçu de l’ambre d’Éthiopie et ses premières inclusions ayant livrées quelques rares fourmis. A, Carte géologique de l’Éthiopie illustrant le cadre géologique régional. La région de provenance de l’ambre est illustrée par un cadre blanc. Une grande partie de la région est recouverte par des coulées basaltiques du Paléogène-Néogène ; B, Localisation géographique des gisements sur le plateau éthiopien. La localité-type du matériel de Schmidt *et al.* (2010), de Coty *et al.* (2016), et de la présente étude (matériel acquis lors de la mission de terrain en juin 2019) sont respectivement illustrées par une étoile verte, jaune et rouge. C, Exemple d’un fragment d’ambre éthiopien (barre d’échelle : 0.5 mm) ; D, Ouvrière fourmi NHMW-N6976 encore non identifiée, constituant une des premières occurrences fossiles reportées dans l’ambre éthiopien ; E, *Melissotarsus ethiopiensis*, Gyne ETH 001 (coll. D. Coty) constituant la première occurrence myrmecine fossile décrite dans l’ambre d’Éthiopie (barre d’échelle : 0.4 mm). A-D : modifié d’après Schmidt *et al.* (2010) ; E : modifié d’après Coty *et al.* (2016). Fond de carte de la localité (B) modifié d’après Schmidt *et al.* (2010) (B) et Assefa (1991).

La résine aurait été produite par le genre *Hymenaea*, comme attesté par des inclusions végétales (feuilles, fleurs) trouvées dans l'ambre (Bouju & Perrichot, 2020). Ce genre est aussi à l'origine des copals du Pléistocène de l'Est-Africain et des résines miocènes sub-contemporaines des Néotropiques, comme l'ambre mexicain ou dominicain (McCoy *et al.*, 2017 ; Perrichot *et al.*, 2016, 2018).

2.2.1.5. Diversité des inclusions

Schmidt *et al.* (2010) faisaient déjà mention d'un grand nombre de bioinclusions, dont des champignons, des végétaux et de nombreux arthropodes, notamment une ouvrière Formicidae (Fig. 20D). Le matériel additionnel étudié dans le cadre de la thèse de V. Bouju confirme la grande richesse des inclusions. La proportion d'inclusions végétales dans cet ambre est d'ailleurs assez remarquable, parmi lesquelles de fréquents restes d'hépatiques (Marchantiophyta) et d'angiospermes (Fabales), et plus rarement de mousses (Hypnales) et de lichens (Lecanorales) (Bouju & Perrichot, 2020). La plupart des taxons de plantes et d'insectes représente les premières occurrences fossiles du continent africain (notamment les Frullaniaceae, Lejeuneaceae, Pylaisiadelphaceae, Mycetophylidae) et nombre d'entre eux constitue également les premières occurrences fossiles de genres actuels.

Concernant les fourmis, outre l'occurrence indéterminée de Schmidt *et al.* (2010), qui fut ensuite identifiée comme une Dolichoderinae (LaPolla *et al.*, 2013), une seconde occurrence a été décrite par Coty *et al.* (2016) (Fig. 20E). Ces auteurs décrivent une espèce myrmicine en se basant sur une gyne à la préservation relativement médiocre, mais suffisante pour une détermination. Ils l'ont assignée au genre *Melissotarsus*, un genre africain particulièrement rare, de la tribu des Crematogastrini. Nous reviendrons par la suite sur ce genre.

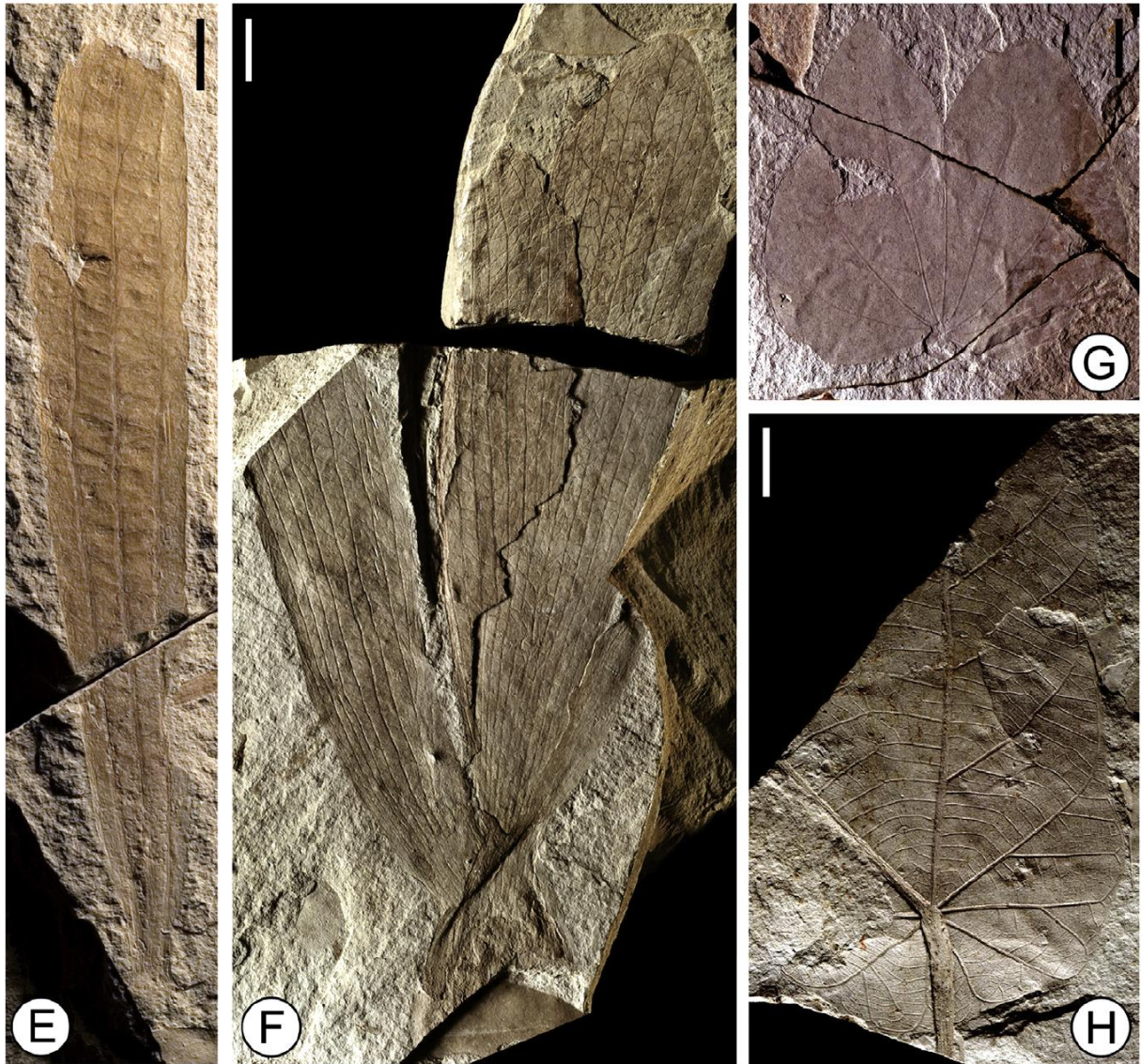
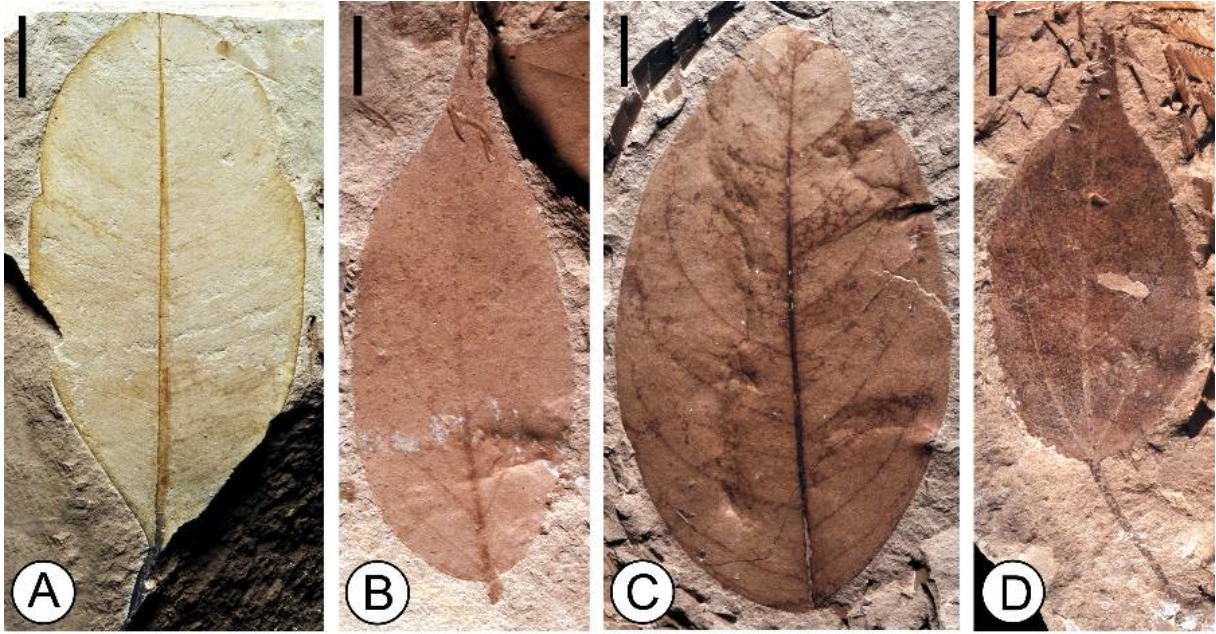
Parmi le matériel en notre disposition et toujours en cours d'étude, pas moins de 5 sous-familles différentes de fourmis ont été identifiées : Dolichoderinae, Dorylinae, Ponerinae, Pseudomyrmecinae et Myrmicinae. Près d'une quinzaine de genres ont été déterminés, tels que *Ravavy* et *Technomyrmex* (Dolichoderinae), *Hypoponera* (Ponerinae), ou encore *Tetraponera* (Pseudomyrmecinae). Enfin, nous avons étudié les occurrences de fourmis myrmicines, dont certains spécimens sont particulièrement intéressants, non seulement d'un point de vue écologique et taphonomique, mais aussi au regard de l'histoire évolutive de certaines lignées parmi les Crematogastrini.

2.2.1.6. Paléohabitat

L'étude préliminaire des assemblages palynologiques et des inclusions biologiques indique l'existence d'une forêt tropicale humide parsemée de zones plus ouvertes, en domaine continental strict (Bouju & Perrichot, 2020). La présence abondante d'hépatiques assignées aux Lejeuneaceae corrobore une telle hypothèse. La résine fossile éthiopienne est le produit d'une plante légumineuse du genre *Hymenaea* qui poussait vraisemblablement au sein de forêts tropicales à feuilles persistantes, plutôt qu'en milieu aride ou semi-aride, comme c'est le cas de plusieurs espèces actuelles (Langenheim *et al.*, 1973).

2.2.1.7. Matériel d'étude

Dans le cadre d'une collaboration avec l'Université de Gdańsk (Pologne), une partie du matériel d'Éthiopie acquis par le Museum of Amber Inclusions (MAIG) nous a été rendue accessible. Plusieurs fragments d'ambre contenaient effectivement des fourmis myrmicines non identifiées, potentiellement intéressantes au regard de ce travail. La seconde partie du matériel provient de deux acquisitions successives de pièces d'ambre fossilifère auprès de négociants éthiopiens, et désormais déposées dans les collections d'ambre du Musée de géologie de l'Université de Rennes 1 (IGR) et de l'Institut de géologie et de paléontologie de Nankin (NIGP, Chine), dans le cadre de ma codirection.



2.2.2. Ambre de Zhangpu (Chine)

2.2.2.1. Historique

L'ambre de Zhangpu a été découvert il y a quelques années, lors de l'ouverture des exploitations minières de la région (Wang B., comm. pers., 2018). La découverte des compressions végétales (Fig. 21) dans la même formation géologique est quant à elle plus ancienne puisque la première mention remonte à la fin des années 80 (Li, 1988). Toutefois, il faut attendre les années 2000 pour voir apparaître les premières recherches sur le sujet (Yang *et al.*, 2002). Depuis, plusieurs espèces végétales ont été décrites (e.g., Jacques *et al.*, 2015 ; Wang *et al.*, 2017 ; Dong *et al.*, 2018a, 2018b), dont certaines occurrences représentatives des gisements sont illustrées en figure 21.

2.2.2.2. Localisation géographique

L'ambre de Zhangpu provient de la formation géologique « Fotan Group » qui affleure le long de la côte de la province du Fujian, au sud-est de la Chine (Fig. 22). La formation est particulièrement exploitée dans le Xian de Zhangpu, où de nombreuses carrières extraient la diatomite à des fins industrielles. L'ambre de Zhangpu dont ce travail se réfère, provient exclusivement de l'ensemble de ces carrières proches les unes des autres de quelques centaines de mètres, dont les coordonnées GPS sont les suivantes : 24°16'03" N, 117°59'01" E.

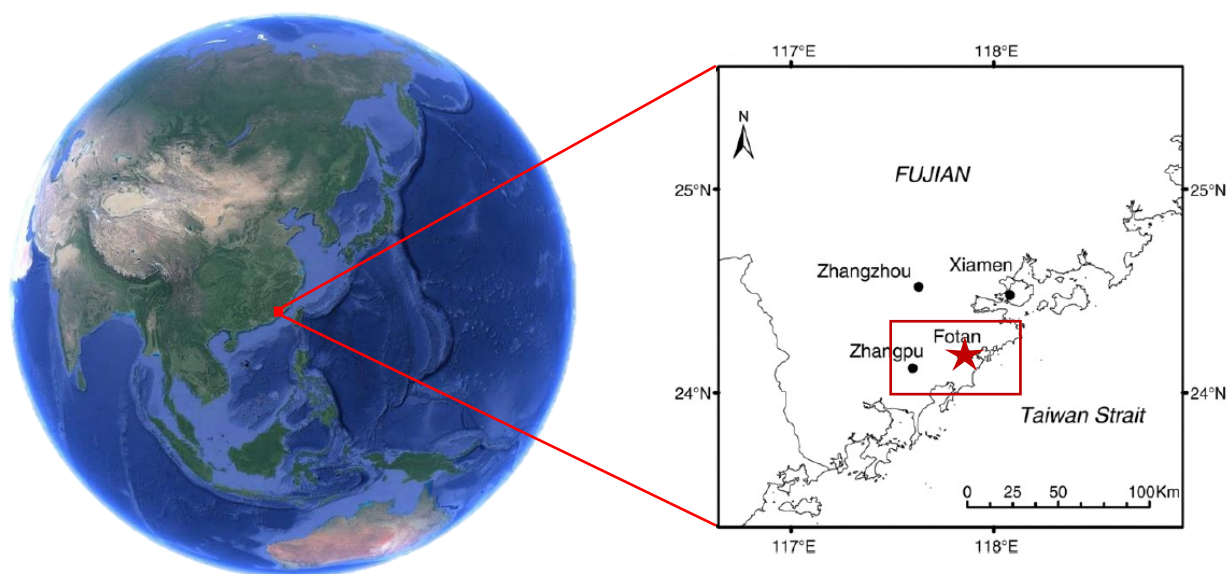


Figure 21. Premières occurrences fossiles décrites de Zhangpu (Fujian, Chine). A, *Calophyllum striatum*; B, *Flacourtia serrulate*; C, *Artocarpus basirobundatus*; D, *Boehmeria fujianensis*; E, *Dipterocarpus zhengae*; F, *Shorea fujianensis*; G, *Bauhinia fotana*; H, *Macaranga stellata*. Les compressions végétales ont été les premières occurrences paléontologiques à être mentionnées puis publiées sur le site de Zhangpu. Leur découverte remonterait vraisemblablement aux années 80, des dizaines d'années précédant la découverte de l'ambre fossilifère. Barre d'échelle : 1 cm. Modifié d'après Zhang *et al.* (2019).

Figure 22. Localisation du site paléontologique de Zhangpu dans la province du Fujian, sur la côte sud-est de la Chine. La carte indique la localisation du site à quelques dizaines de kilomètres à l'est de la ville de Zhangpu. Le figuré rouge indique l'emplacement des carrières où a été collecté l'ambre étudié. Illustrations : globe terrestre : Google Earth (©2018 Google LLC, used with permission) ; carte modifiée d'après Jacques *et al.* (2015).

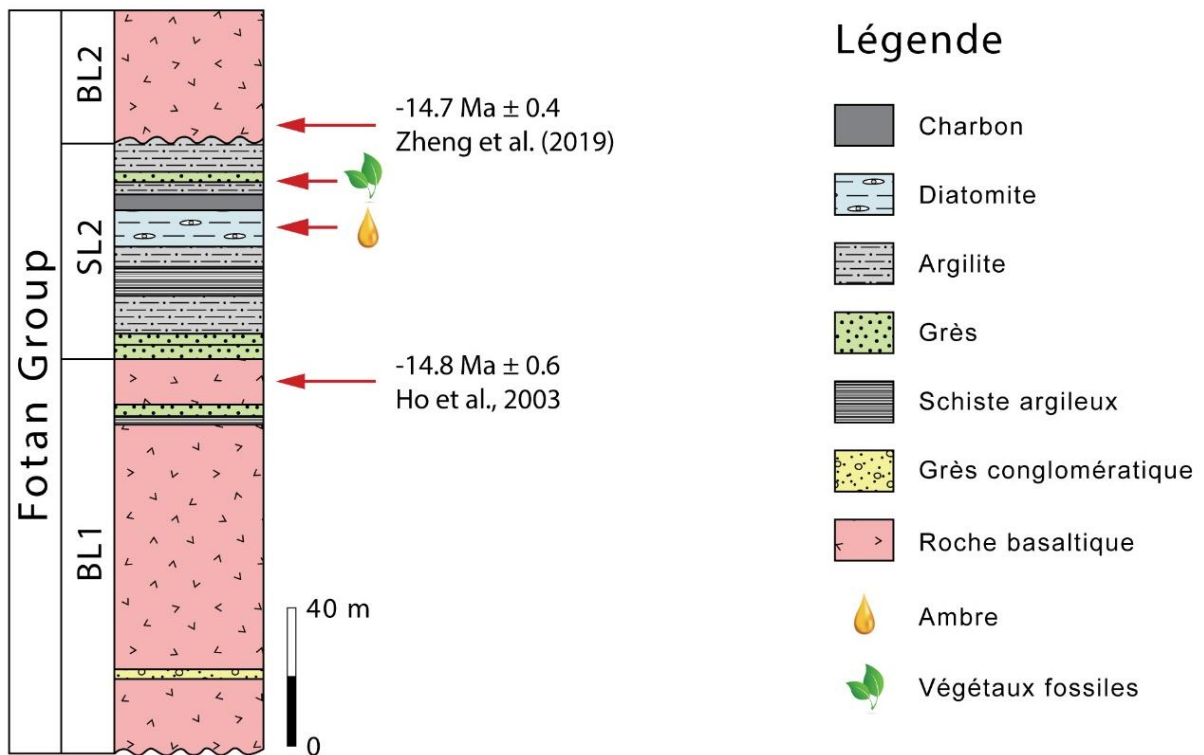
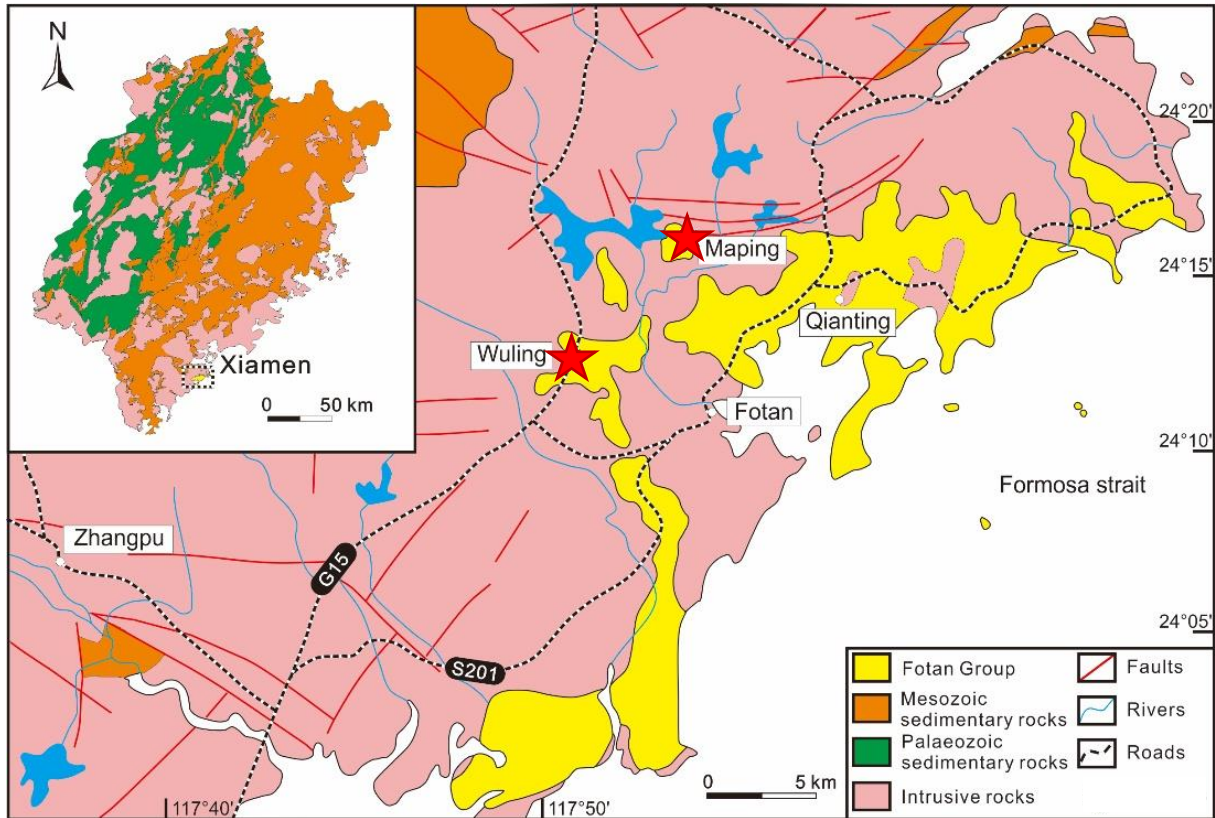


Figure 23. Carte géologique des environs de Zhangpu et localisation des gisements fossilifères. L'ambre étudié provient des gisements nommés « Wuling » et « Mapping » (figurés en rouge sur la carte). Les dépôts fossilifères seraient concentrés dans la formation miocène du « Fotan Group » répartie le long du littoral de la province du Fujian (figurée en jaune). Des roches volcaniques intrusives (figurées en rose) s'intercalent entre les bancs sédimentaires, et ont permis de dater le site par datation isotopique. Carte : D. Zheng.

Figure 24. Coupe géologique de la Formation « Fotan Group » avec figurés indiquant la position des dépôts à végétaux fossiles et à ambre. Les dépôts d'ambre se concentrent dans la couche à diatomite. Les roches volcaniques sous- et sus-jacentes (Basaltic Layer 1 et 2) ont été datées par radiochronologie $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ qui a donné un âge proche de -14.7 Ma pour les dépôts fossilifères, plaçant le gisement au Langhien (Miocène). Données de la coupe géologique : [Ho et al. \(2003\)](#), [Shi et al. \(2014\)](#), [Jacques et al. \(2015\)](#), [Zheng et al. \(2019\)](#).

2.2.2.3. Cadre géologique régional

La carte géologique ci-contre (Fig. 23) permet de repérer la formation du « Fotan Group » (figurée en jaune) le long du littoral du Fujian. L'ambre étudié provient des gisements nommés « Wuling » et « Mapping » (figurés en rouge sur la carte). Des roches volcaniques (figurées en rose) dominent les reliefs environnants, et s'intercalent parfois entre les strates sédimentaires. C'est en effet le cas pour les dépôts fossilifères de Zhangpu comme l'illustre la figure 24 qui définit la position relative des couches à ambre et à végétaux dans la succession stratigraphique. Les dépôts fossilifères font partie d'une série sédimentaire (SL2 = Sedimentary Layer 2) située dans la zone supérieure du « Fotan Group » et qui est délimitée à la base et en son toit par un niveau basaltique (BL1-2 = Basaltic Layer 1-2) de plusieurs dizaines de mètres. Ces dépôts basaltiques résultent de plusieurs épisodes d'activité volcanique au cours du Néogène (plus de détails, voir [Zheng, 1984](#) ; [Zheng & Wang, 1994](#)).

La série sédimentaire (SL2) est composée de plusieurs niveaux à conglomérat, argilite, lignite et diatomite qui s'intercalent sur plusieurs mètres. La diatomite fait l'objet de l'exploitation des carrières, et l'ambre se concentre précisément dans la partie diatomitique. La puissance des strates sédimentaires, et en particulier de la diatomite, n'a pas pu être directement mesurée sur le terrain mais nous les estimons atteindre au moins 5-6 mètres en différents points de la carrière. La photographie du front de taille (Fig. 25A), prise pendant la mission de terrain, permet de donner une idée de la hauteur qui était exploitée, bien que le niveau à diatomite parût continuer encore sous plusieurs mètres sous la base du front. Lors d'une mission de terrain en septembre 2018, nous avons pu prospecter dans les carrières et nous avons effectivement retrouvé de nombreux fragments centimétriques d'ambre (Fig. 25B-C) au sein du banc de diatomite.

2.2.2.4. Âge et origine de l'ambre

Une datation radiométrique $^{40}\text{Ar} / ^{39}\text{Ar}$ des couches basaltiques encaissantes et enclavant les couches fossilifères ont permis de dater la formation du Miocène et plus précisément du Langhien, avec un âge particulièrement restreint, puisque compris entre -14.8 ± 0.6 Ma ([Ho et al., 2003](#)) et -14.7 ± 0.4 Ma ([Zheng et al., 2019](#)). Ces datations corroborent les premières estimations faites à partir de l'assemblage palynologique ([Zheng & Wang, 1994](#)).

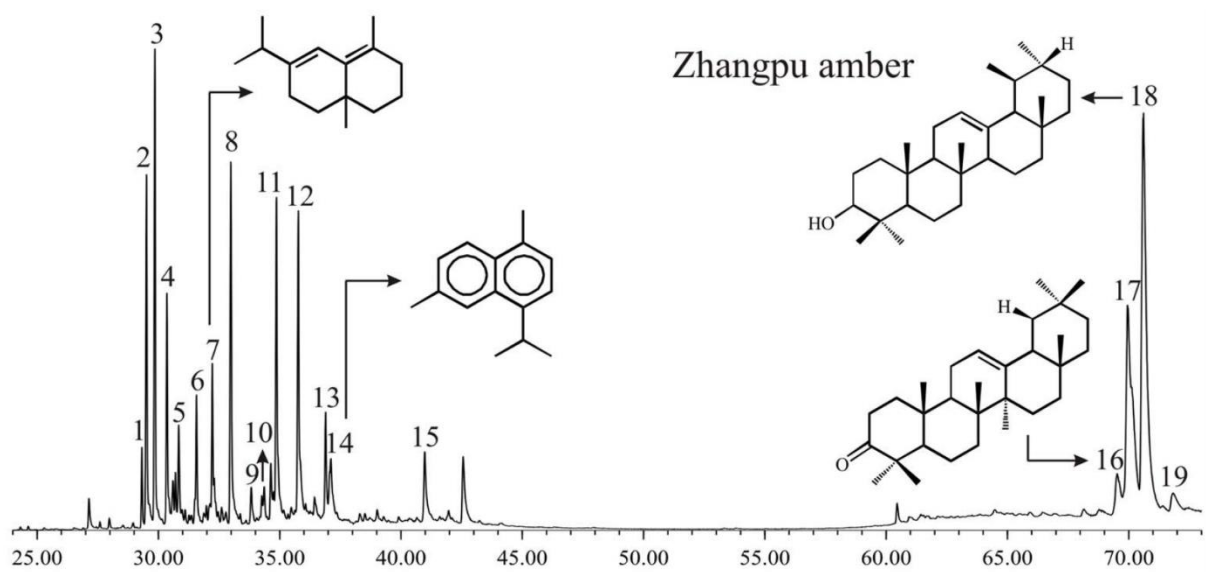
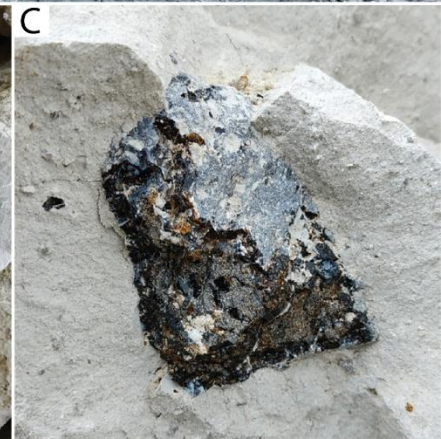


Figure 25. A, Front de taille d'une carrière de Zhangpu (Fujian, Chine). La délimitation entre la série sédimentaire SL2 et la série basaltique BL2 est indiquée par des tirets ; B, fragment d'ambre dans la matrice trouvé au cours de la mission de terrain ; C, vue rapprochée du fragment d'ambre encore brut.

Figure 26. Signature chimique de l'ambre de Zhangpu par analyse GC-MS. La résine fossile est caractérisée par des triterpénoïdes typiques de Dipterocarpaceae, notamment l'amyrine, l'amyrone ainsi que du cadalène. D'après [Shi et al. \(2014b\)](#).

Les couches fossilifères sont constituées non seulement d'ambre à inclusions, mais également de végétaux fossiles en compression, et ce sur différents niveaux. Il arrive aussi que les niveaux à ambre comprennent des débris végétaux associés. De l'ambre a même été observé directement sur des morceaux de bois lignifié, laissant supposer que ce dernier serait le producteur de la résine fossile ([Zheng et al. 2019](#)). La composition de l'ambre en terpénoïdes a été étudiée par [Shi et al. \(2014b\)](#) à partir de la technique de pyrolyse en chromatographie gazeuse à spectrométrie de masse (py-GC-MS) (Fig. 26), qui a révélé une résine de classe II (*sensu* [Anderson et al., 1992](#)) caractérisée par des triterpénoïdes typiques typique d'angiospermes et plus particulièrement de Dipterocarpaceae (notamment l'amyrine, l'amyrone ainsi que du cadalène). Les Dipterocarpaceae sont une famille d'arbre à l'affinité clairement tropicale, une ou plusieurs espèces éteintes d'une lignée actuelle ou fossile auraient donc pu produire la résine fossile de Zhangpu ([Shi et al., 2014b](#) ; [Jacques et al., 2015](#) ; [Zheng et al., 2019](#)).

2.2.2.5. Un ambre atypique

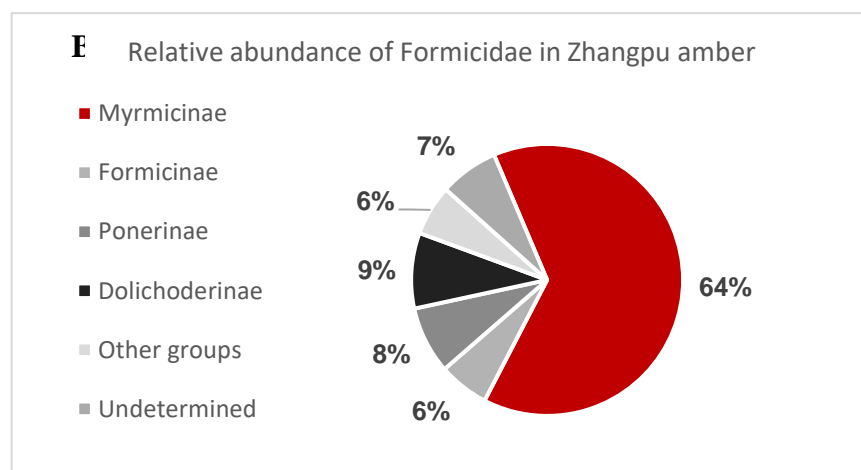
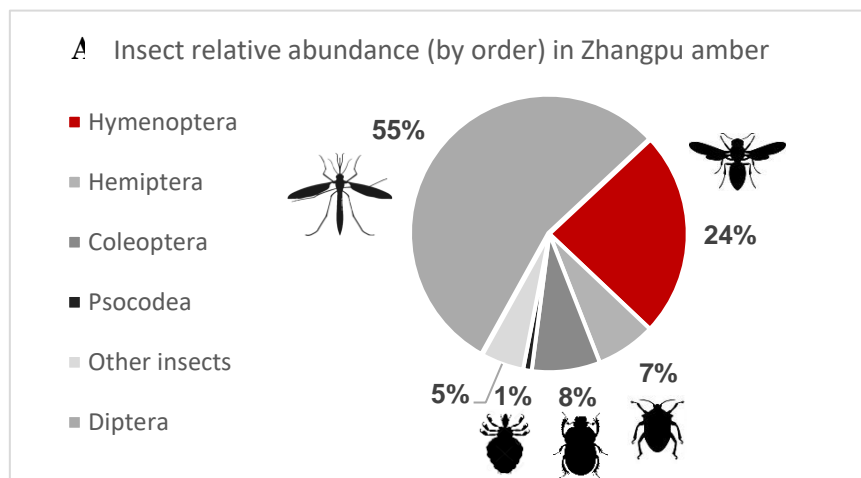
Une des particularités de l'ambre de Zhangpu est sa couleur rouge sombre, et même noir profond si le fragment atteint seulement un volume de quelques cm³, ce qui est le cas de la majorité des morceaux (Fig. 25C). Bien que non unique (l'ambre miocène de Sumatra, par exemple, présente des caractéristiques assez similaires), cette opacité apparente rend presque systématiquement impossible toute observation sans préparation. Toutefois, les morceaux, une fois taillés en fractions plus petites puis polis, révèlent davantage de transparence et une teinte d'un jaune orangé profond (Fig. 27). De plus, à en juger par sa texture encore collante et l'odeur de résine qui se dégage après découpage, il apparaît que la polymérisation de la résine n'est pas totale. Sa texture et son opacité rend particulièrement complexe l'étude d'inclusion en son sein, et ce, comparativement aux autres ambres fossilifères bien plus translucides comme l'ambre de Baltique ou l'ambre de République Dominicaine.

2.2.2.6. Diversité des inclusions

Comme nous l'avons dit plus tôt, les premières occurrences fossiles de Zhangpu à avoir été mentionnées et publiées, sont des compressions végétales (Fig. 21). La paléoflore inclue des feuilles (isolées ou non), des graines et des fruits. Parmi les groupes représentés figurent les Clusiaceae (Fig. 21A) ([Wang et al., 2018a](#)), Salicaceae (Fig. 21B), Moraceae (Fig. 21C), Urticaceae (Fig. 21D), Dipterocarpaceae (Fig. 21E-F) ([Shi & Li, 2010](#) ; [Shi et al., 2014a](#) ; [Jacques et al., 2015](#)), Caesalpiniaceae

(Fig. 21G), et Euphorbiaceae (Fig. 21H) (Wang *et al.*, 2017). Parmi eux, la famille des Dipterocarpaceae constitue le groupe le plus abondant.

Connu d'abord pour cette riche paléoflore, le gisement de Zhangpu a récemment dévoilé la présence d'ambre fossilifère co-occurents des compressions végétales (Zheng *et al.* 2019). Depuis, une quantité considérable d'ambre a été récoltée par un « chercheur d'ambre » dont la collecte fut intégralement acquise par le Nanjing Institute of Palaeontology and Geology (Chine). Les études préliminaires ont révélé quelques restes de vertébrés comme des mues de reptiles ou encore des plumes (Fig. 27A), des champignons, des gastéropodes, des inclusions végétales assez fréquentes (bryophytes, fougères, gymnospermes, et angiospermes), mais surtout une paléontofaune incroyablement riche avec déjà près de 12700 insectes répertoriés dans 8350 morceaux d'ambre, et représentant plus de 250 familles d'arthropodes (Wang *et al.*, in prep. (soumis)). Parmi eux, l'abondance relative est dominée par les diptères (~55%) (Fig. 27B), les hyménoptères (~24%) (Fig. 27E) les coléoptères (~8%) (Fig. 27C) et les hémiptères (~7%) (Fig. 27D) (Wang *et al.*, in prep. (soumis)). Des occurrences plus rares, telles que phasmes (Fig. 27F), embioptères, ou lépidoptères (Fig. 27G) ont également été recensées. Le diagramme ci-dessous illustre l'abondance relative des ordres d'insectes du gisement de Zhangpu dont les valeurs ont été mentionnées précédemment (Fig. 28A).



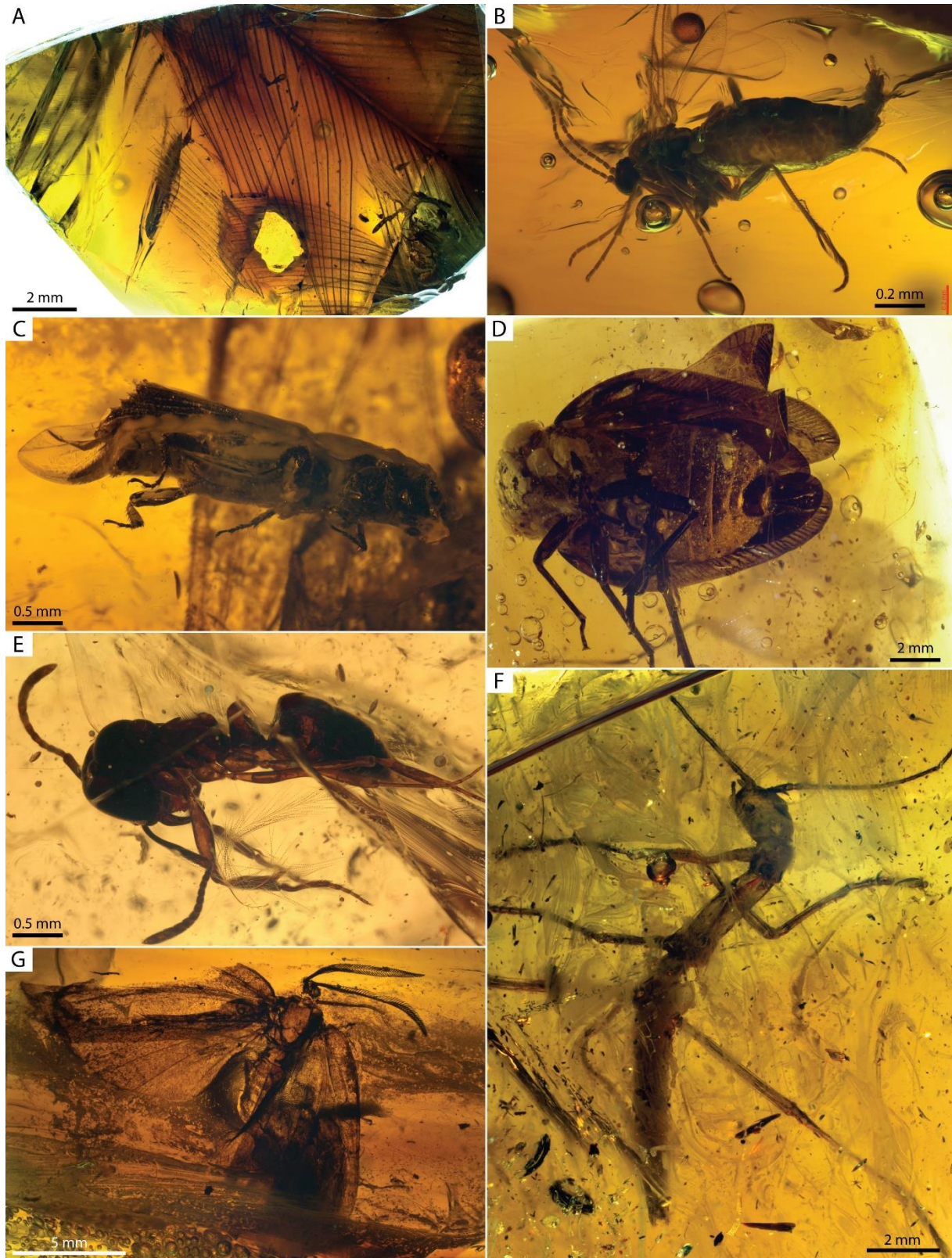


Figure 27. Quelques exemples illustrant la paléobiodiversité du registre fossile de Zhangpu. A, fragment de plumes ; B, Diptère Ceratopogonidae; C, Coléoptère Bostrichidae; D, Hémiptère Issidae; E, Hyménoptère Formicidae, Ponerinae ; F, Phasmida indéterminé ; G, Lépidoptère indéterminé. Le matériel est en cours d'étude.

Figure 28. Abondance relative des ordres d'insectes (A) et des sous-familles de Formicidae (B) du gisement de Zhangpu. Les valeurs sont issues de l'étude préliminaire et ne sont pas définitives. Elles peuvent cependant déjà rendre compte de tendances globales comme la forte proportion de diptères (55%) et d'hyménoptères (24%), ainsi que de l'hyper-présence des fourmis Myrmicinae avec près de 64% du registre myrmécologique.

Au sein des hyménoptères, le groupe des Formicidae fait figure de groupe le plus diversifié, avec déjà plus de mille individus référencés dont une grande partie est issue de ce travail. Parmi eux, les Dolichoderinae (9%), les Ponerinae (8%) et les Formicinae (6%) sont bien représentées mais les Myrmicinae sont prédominantes avec 65% de l'intégralité du recensement. Avec plusieurs centaines d'individus, les fourmis myrmicines sont de loin le groupe le plus abondant, mais aussi le plus diversifié avec de nombreuses nouvelles espèces fossiles en cours de description. Une telle biodiversité est d'autant plus remarquable qu'un certain nombre d'occurrences constituent les premières traces fossiles de genres actuels. Le diagramme (Fig. 28B) illustre l'abondance relative des sous-familles de Formicidae du gisement de Zhangpu.

2.2.2.7. Matériel d'étude

Dans le cadre d'une collaboration entre V. Perrichot et B. Wang, le matériel d'ambre du gisement de Zhangpu a été rendu accessible pour ce présent travail de thèse. La collection est entreposée au Nanjing Institute of Geology and Palaeontology situé à Nankin dans le Jiangsu en Chine. Le chapitre 3 du présent travail s'attachera à inventorier l'intégralité des nouvelles occurrences génériques dans l'ambre de Zhangpu, et à réaliser un travail taxonomique sur une partie de la biodiversité des fourmis myrmicines. Enfin, nous discuterons brièvement de l'aspect écologique du gisement. Ces nouvelles données sont précieuses pour de futures analyses phylogénétique et biogéographique.

2.2.2.8. Paléohabitat

Shi et Li (2010) ont avancé l'hypothèse d'une forêt tropicale recouvrant le Fujian en se basant sur les fossiles de Dipterocarpaceae et l'analyse chimique de l'ambre. Cependant cette hypothèse a été remise en question car les Dipterocarpaceae ne sont pas restreints aux écosystèmes des forêts tropicales humides (Ghazoul, 2011). Jacques *et al.* (2015) ont également interprété l'assemblage fossile de Zhangpu, et plus généralement celui du « Fotan Group » comme indicateur d'une forêt tropicale comme celles existantes aujourd'hui à des latitudes plus basses. Parmi le registre, les genres *Dipterocarpus*, *Shorea*, *Flacourtia* et *Calophyllum* sont effectivement restreints aux régions tropicales actuelles de Chine. Les autres genres répertoriés se trouvent également dans les zones tropicales, mais ont des représentants dans les régions subtropicales et même quelques-uns dans des régions tempérées (Zheng *et al.*, 2019). Les données actuelles penchent en faveur de l'existence d'une forêt tropicale humide au Miocène en Chine, mais les arguments sont pour l'instant limités au registre végétal, et l'hypothèse n'est pas encore confortée par les données du registre fossile de la paléofaune.

Enfin, une étude paléoclimatique ([Wang et al., in prep. \(soumis\)](#)) basée sur les fossiles végétaux du gisement de Zhangpu et incluant l'étude des arthropodes - dont les fourmis myrmicines issue de ce travail de thèse - sera prochainement soumise à publication. Les estimations du paléoclimat (température et niveau de précipitation) réalisée sous CLAMP ([Spicer et al., 2009](#)) et associées au registre fossile, corroborent fortement la présence d'une forêt tropicale humide. Le travail taxonomique réalisé sur les fourmis myrmicines de Zhangpu s'attachera par ailleurs à discuter des éléments apportés par celles-ci à l'aspect paléoenvironnemental.

3. Synthèse du matériel d'étude

La figure 29 ci-dessous indique la localisation du matériel étudié. Les dépôts de la Baltique (BA) et de République dominicaine (DA) constituent des gisements historiques pour lesquels des fourmis myrmicines ont déjà été décrites et publiées. Le dépôt de l'Oise (OA) est quant à lui un gisement historique pour lequel aucune fourmi myrmicine n'a encore été décrite à ce jour. Les dépôts d'Éthiopie (EA) et de Zhangpu (ZA) sont issus d'une découverte récente, pour lesquels les fourmis myrmicines étaient encore inconnues il y a peu. L'inventaire général du matériel étudié est dressé en tableau 1.

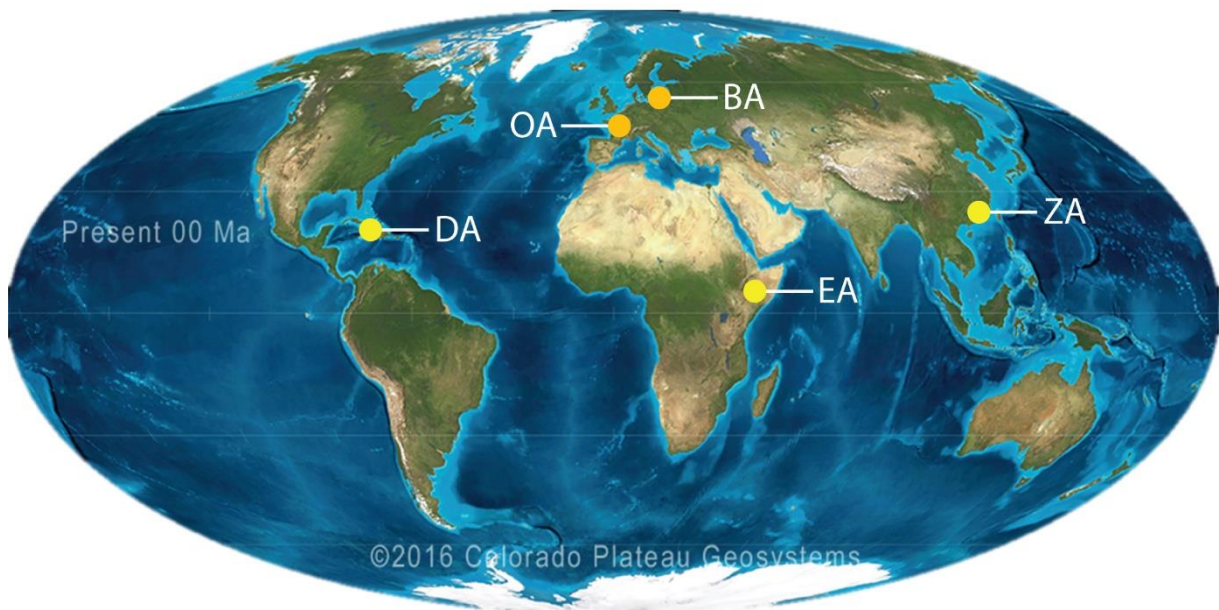


Figure 29. Origine géographique du matériel étudié. Abréviations : BA, Ambre de la Baltique ; DA, Ambre de République dominicaine ; EA, Ambre d'Éthiopie ; OA, Ambre de l'Oise ; ZA, Ambre de Zhangpu. Fond de carte : Blakey (2011).

Tableau 1. Inventaire synthétique du matériel étudié dans le cadre de la thèse, avec mention des organismes dépositaires et leurs acronymes de collection. Le nombre d’occurrences fait ici référence au nombre de fragments d’ambre dans lesquels une ou plusieurs fourmis myrmicines ont été identifiées. L’inventaire détaillé pour chacun des gisements est disponible dans la section *Résultats* du chapitre 3 : Taxonomie.

Gisement d’étude	Nombre d’occurrences	Organisme(s) dépositaire(s)
Ambre de la Baltique	30+	<ul style="list-style-type: none"> – Géosciences Rennes, Université Rennes 1, France (IGR) – Collection Christel & Hans-Werner Hoffeins, Hambourg, Allemagne (CCHH, coll. privée). Les types ont été déposés au Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Allemagne (SDEI) – Collection Hans-Jörn Freiheit, Allemagne (HJF, coll. privée). Prêt de matériel au laboratoire Géosciences Rennes, Université Rennes 1, Rennes, France. – Forschungsinstitut und Naturmuseum. Senckenberg, Francfort-sur-le-Main, Allemagne (SMF).
Ambre de République dominicaine	30+	<ul style="list-style-type: none"> – Museum of Comparative Zoology, Université Harvard, Cambridge, U.S.A. (MCZC) – Géosciences Rennes, Université Rennes 1, France (IGR)
Ambre de l’Oise, France	100+	<ul style="list-style-type: none"> – Muséum national d’Histoire naturelle, Paris, France (MNHN)
Ambre d’Éthiopie	40+	<ul style="list-style-type: none"> – Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Nankin, Chine (NIGP) – Museum of Amber Inclusions, Université de Gdańsk, Pologne (MAIG) – Géosciences Rennes, Université Rennes 1, France (IGR)
Ambre de Zhangpu, Chine	400+	<ul style="list-style-type: none"> – Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nankin, Chine (NIGP)

4. Préparation de l'ambre

4.1. Polissage

Comme nous l'avons vu, l'ambre brut n'est pas idéal pour une étude approfondie des inclusions qu'il renferme. La préparation de fragments d'ambre consiste en la découpe et le polissage de surface pour augmenter la quantité de lumière y pénétrant et réduire au maximum les effets de diffraction sur une surface plane. Les pièces d'ambre brut sont généralement altérées en surface. Un premier polissage était donc nécessaire afin d'enlever la surface altérée. Suivant le volume d'ambre à éliminer et le niveau de dureté, nous utilisons un papier plus ou moins abrasif au carbure de silicium, d'une granulométrie allant de P120 (*ca.* 125 μm) à P4000 (*ca.* 6 μm). Une polisseuse de type Buehler Metaserv 3000 (Fig. 30A) a été utilisée pour l'ensemble des préparations. Lorsque cela était nécessaire et possible (ex : fragments de grande taille), nous avons utilisé une tronçonneuse de précision à basse vitesse IsoMet™, adaptée pour la découpe de l'ambre (Fig. 30B). Un produit à suspension diamantée (Fig. 30C) a également été utilisé pour optimiser la qualité et la durée du polissage. Pour la découpe, un lubrifiant adapté (Fig. 30D) était nécessaire. Nous avons parfois eu recours à l'utilisation d'une pompe à vide (Fig. 30E) pour l'incorporation d'ambre dans de la résine « Epoxy », ou encore d'une brosse de finition (Fig. 30F).

4.2. Observation

L'observation sous stéréomicroscope en lumière transmise et incidente se fait généralement avec l'utilisation conjointe de LED à fibre optique (Fig. 30G-H). Dans le but de réduire les effets de réverbération et de diffraction, il est conseillé de plonger le fragment d'ambre dans une solution de glucose à 60-70% (Fig. 30H). Partant du principe que la lumière réagit différemment suivant la nature chimique de l'objet qu'elle rencontre, nous avons opté pour un liquide végétal de nature chimique proche de la résine fossile. C'est pourquoi nous avons utilisé de l'huile de cèdre ou du sirop d'agave la plupart du temps (Fig. 30I). Une lame mince était utilisée en surface si nécessaire, ou lorsque le fragment n'était pas totalement immergé.

4.3. Imagerie et post-traitement

L'observation, les mesures et l'acquisition photographique ont été faites à l'aide d'une station d'imagerie Zeiss composée d'un stéréomicroscope Axio Zoom.V16, d'une caméra AxioCam 512, et du logiciel de microscopie ZEN (Fig. 30G). La méthode de focus-stacking²⁰ (Brown *et al.*, 2015 ; Tsujimoto, 2015) a été utilisée pour maximiser la profondeur de champs : photographie du spécimen à différents plans focaux, puis compilation à partir du logiciel intégré ZEN ou du logiciel Helicon Focus 6.7 pour une manipulation manuelle. Les mesures ont également été prises à partir du logiciel intégré ZEN.

²⁰ Le principe du « focus-stacking » permet la construction d'images composites à partir d'une série de photographies prises à différents plans focaux.



Figure 30. Principaux outils de préparation et d'observation pour les inclusions dans l'ambre. A, polisseuse Buehler Metaserv 3000 ; B, tronçonneuse de précision à basse vitesse IsoMet™ ; C, produits à suspension diamantée utilisés pour optimiser la qualité et la durée du polissage ; D, fluide de coupe (liquide de refroidissement) aidant à dissiper la chaleur et à supprimer les copeaux sur le point de coupe ; E, pompe à vide pour l'incorporation d'ambre dans de la résine « Époxy » ; F, brosse de finition pour le polissage ; G, stéréomicroscope Zeiss Axio Zoom.V16 et sa source lumineuse ; H, utilisation conjointe de LED à fibre optique avec fragment d'ambre plongé dans une solution de glucose à 60-70% pour réduire les effets de réverbération et de diffraction ; I, fragment d'ambre plongé dans du sirop d'agave avec lumière convergente ajustée. Illustrations : C. Chény.

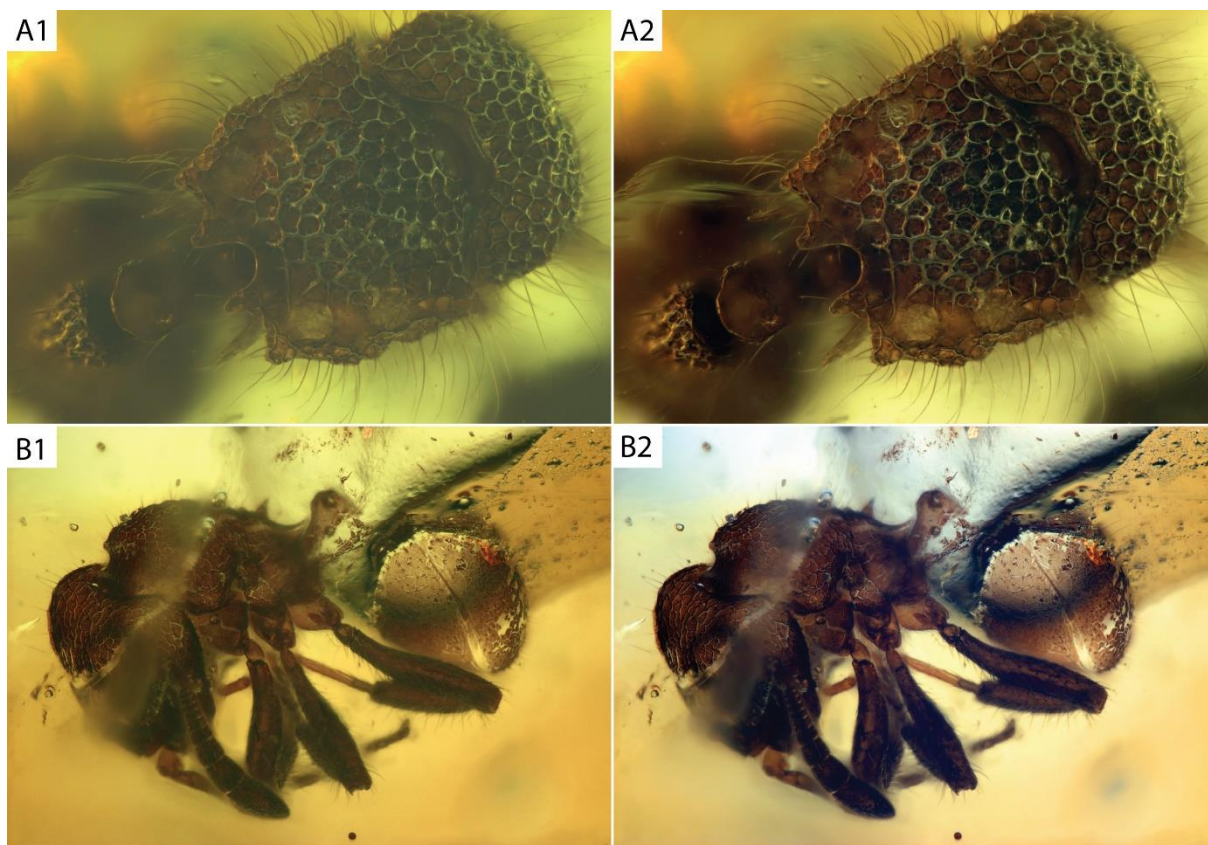


Figure 31. Exemples de photographies sans correction (A1, B1) et après correction (A2, B2) de la tonalité, du contraste et de la balance des couleurs sous Adobe Photoshop CC 2017. Le réglage de la tonalité permet de « supprimer » le filtre jaune dû à la couleur de l'ambre, et ainsi d'observer la couleur naturelle de l'échantillon sans contamination colorimétrique. Illustrations : C. Chény.

La tonalité, le contraste et la balance des couleurs ont ensuite été ajustés à l'aide d'Adobe Photoshop CC 2017. Quelques exemples comparatifs de photographies originales et corrigées sont proposés en figure 31. Les illustrations et les planches ont été réalisées sous Adobe Illustrator CC 2015.

4.4. Terminologie

La terminologie concernant la morphologie des fourmis est basée sur [Bolton \(1982, 1994\)](#), et nous avons suivi respectivement [Wilson \(1955\)](#) et [Harris \(1979\)](#) pour la description de la pilosité et de la sculpture cuticulaire. Le référentiel des mesures et indices qui ont été utilisés suivent en majorité [Hita Garcia et al. \(2017\)](#).

4.5. Microtomographie

Dans le cadre de l'étude taxonomique d'un morphotaxon dans l'ambre d'Éthiopie, une analyse microtomographique a été réalisée au Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (Chine). Pour ce faire, nous avons utilisé un microscope Zeiss Xradia 520 Versa 3D fonctionnant avec le logiciel Zeiss-Scout-and Scan Control System. La reconstruction 3D du fossile a été réalisée par A. Khalife (IEES, Sorbonne Université).

5. Abréviations institutionnelles

La liste des abréviations institutionnelles utilisées pour ce présent travail, qu'elles soient issues du matériel étudié (figuré ou non), ou de spécimens déjà publiés, est répertoriée ci-après :

CCHH — Collection Christel & Hans-Werner Hoffeins, Hambourg, Allemagne (coll. privée). Le matériel type est déposé au Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Allemagne (SDEI) après publication.

DZUP — Padre Jesus Santiago Moure Entomological Collection of the Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brésil

GPIH — Geological-Paleontological Institute and Museum of Hamburg University, Hambourg, Allemagne

HJF — Collection Hans-Jörn Freiheit, Offenbach, Allemagne (coll. privée). Prêt de matériel au laboratoire Géosciences Rennes, Université Rennes 1, Rennes, France.

IGR — Géosciences Rennes, Université Rennes 1, Rennes, France. L'acronyme désignait anciennement l'Institut Géologique de Rennes qui n'existe plus sous cette appellation.

MBI — Museum für Naturkunde, Berlin, Allemagne

MAIG — Museum of Amber Inclusions, Université de Gdańsk (UG), Pologne

MCZC — Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge Massachusetts, U.S.A.

MNHN — Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

MZ.PAN — Museum Ziemi, Polish Academy of Sciences, Varsovie, Pologne

NHMB — Naturhistorisches Museum Basel, Suisse

NHMW — Museum of Natural History, Vienne, Autriche

NIGP — Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nankin, Chine

PIN — Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russie

SDEI — Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Allemagne

SMF — Forschungsinstitut und Naturmuseum. Senckenberg, Francfort-sur-le-Main, Allemagne. L'acronyme « SMFBE » fait référence à la collection Bernstein.

SMNS — Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Allemagne

Chapitre 3 : Taxonomie

Abstract

Intended objectives

As described in the *Introduction*, the fossil record of the Myrmicinae ants is relatively scanty and scattered. The recent discovery of new amber deposits from Ethiopia and southern China (Wang *et al.*, submitted), located in the northern tropical zone, brings new elements to the history of the myrmicines. Indeed, these deposits, estimated to be Miocene in age, have yielded a rich paleo-fauna, among which myrmicines are particularly abundant.

The study of these inclusions has revealed the presence of the first fossil occurrences for many current genera hitherto unknown in the paleontological record. The description of these new occurrences is crucial for global studies requiring a solid preliminary database, such as phylogeny or biogeography. Phylogenetic analyses can, not only integrate these fossil data as new calibration points, but also incorporate many other recent parameters such as diversification rate or sampling rate. The combination of these new calibration points and parameters mentioned above are highly interesting "priors" for attempting to provide an accurate analysis of divergence estimates.

The aim of this chapter will therefore be to compile a detailed inventory of the past and present diversity of myrmicine ants: number of species described by time range, number and type of specimens, geographical provenance, etc. We will then discuss the evolution of biodiversity as seen through the prism of the paleontological record, and thus by considering its possible biases. Once the inventory compiled, we will be able to make estimates of "likelihood" richness, sampling parameters and possible biases inherent in the fossil record. The results of these paleodiversity estimates will be discussed. These parameters will then be integrated within the phylogenetic analyses.

Main results

Baltic amber

Among the few samples available (Table 2; about 15 fragments), we identified 9 genera, which is a relatively high figure on such a limited sampling. From these occurrences, we identified two extinct typical genera of the Eocene Baltic amber, namely *Eocenomyrma* (Fig. 32A) and *Fallomyrma* (Fig. 32B). The morphotypes do not, however, refer to already described species, so we would be dealing with new extinct morphospecies. Regarding *Fallomyrma*, this is the first occurrence of the genus from Baltic amber *stricto sensu* (for more details, see Appendix B1) that was presumed absent of this deposit by various authors. Among the remaining occurrences, we identified 6 current genera referring to 4 tribes (*sensu* Ward *et al.*, 2015): *Myrmica* (Fig. 32C) for the Myrmicini, *Monomorium* for the Solenopsidini, *Pheidole* (Fig. 32D) for the Attini and finally *Carebara*, *Vollenhovia* and *Temnothorax* (Fig. 32E) for the Crematogastrini. The genera *Carebara*, *Monomorium*, *Myrmica* and *Vollenhovia* have already been described in Baltic Amber (Mayr, 1868; Wheeler, 1915; Radchenko *et al.*, 2007). The worker *Carebara* and *Myrmica* are most probably ascribable to *C. antiqua* and *M. intermedia* respectively, but the *Monomorium* and *Vollenhovia* morphotypes do not seem to refer to any described

species, so they would belong to new extinct species. Finally, one last occurrence (CCHH 1628-6, Table 2, Fig. 32F) did not refer to any known generic morphotype. This new worker morphotype shares similarities with the extinct genus *Parameranoplus* Wheeler, also known from Baltic amber, and the current genera *Pristomyrmex* Mayr and *Acanthomyrmex* Emery, suggesting its placement in the *Myrmecina* genus-group, among the Crematogastrini tribe. We therefore assigned the morphotype to a new genus and species, described as *Thanacomymex hoffeinsorum* gen. et sp. nov. (see [Chény et al., 2019](#)). This new discovery underlines the great diversity of myrmicine ants that evolved in the Paleogene forests of northern Eurasia, and for which the end of the Eocene was the first major radiation observed in the Myrmecinae crown group.

Most species of the *Myrmecina* genus-group are now mainly found in tropical or subtropical regions, particularly in the Indomalayan and Australasian bioregions ([Guénard et al., 2017](#); [Janicki et al., 2016](#)). We believe that the close similarity between *Thanacomymex* and *Acanthomyrmex* or *Pristomyrmex* is not due to mere coincidence or a convergence effect. In fact, *Pristomyrmex* was already known from Danish Eocene amber ([Dlussky and Radchenko, 2011](#); [Radchenko and Dlussky, 2018b](#)), whereas today's species are almost exclusively restricted to tropical African and Asian regions. The genera *Vollenhovia* that we have been able to observe in Baltic amber is also currently restricted to the Australasian region. However, due to the lack of paleontological records in the current tropical regions, it is impossible to know whether these genera were already present in these regions in the Eocene. We cannot therefore determine whether their current distribution is the result of a restriction (= relictual distribution) due to the progressive reduction of tropical latitudes, or whether the palearctic lineages would have progressively spread towards the Indomalayan and Australasian regions, following the reduction of the tropical zone.

However, the Baltic amber palaeomyrmecofauna shows a remarkable affinity with the extant myrmecofauna of these regions, with strong similarities in their generic composition ([Guénard et al., 2015](#)). These new occurrences thus reinforce the hypothesis of a tropical environment in Europe at the end of the Eocene. However, the plant fossils described rather indicate a variety of mesophytic forest environments and marshes under a warm temperate climate ([Sadowski et al., 2017](#)). This finding would therefore assume a Priabonian (38-34 Ma) rather than Lutetian (48-41 Ma) age for Baltic amber, since the Lutetian coincides with the MECO or "Middle Eocene Climatic Optimum" (~40 Ma) which was a transitional interval of global warming during the progressive cooling of the Paleogene, thus favouring the extension of tropical biomes at higher latitudes ([Bijl et al., 2010](#); [Bohaty et al., 2009](#)). We hypothesise here that the paleobiodiversity observed in Baltic amber is an inheritance from the mid-Eocene climatic optimum, and probably from previous hyperthermal episodes (PETM and ETM 2-3). Extinct genera such as *Fallomyrma* and *Thanacomymex* probably disappeared as a result of the long cooling that began in the Early Eocene. The sudden drop in temperature due to the Antarctic glaciation at the transition from the Eocene to the Oligocene probably marked a definitive turning point in relation to these Eocene lineages, which no longer appear in the fossil record of the Oligocene. We discuss these

ecological aspects in detail in [Chény et al \(2019\)](#). The recent discovery of an amber deposit from the Basal Eocene of India ([Barden et al., 2016](#); [Rust et al., 2010](#)) and the Miocene of China ([Chény et al., 2018](#); [Zheng et al., 2019](#)), will undoubtedly help to partly elucidate the question.

Finally, the hypothetical discovery of the genus *Pheidole* in Baltic amber is of major importance in relation to the Crematogastrini tribe. Hypothetical because caution is required: the genus has already been described twice in Baltic amber in the past, before being successively invalidated. The first case is *P. cordata* ([Holl, 1829](#)) which is now classified as *incertae sedis* among the Myrmicinae because of the lack of possibility to re-examine the supposedly lost type material ([Casadei-Ferreira et al., 2019](#)). The second is *P. rasnitsyni* by [Dubovikoff \(2011\)](#) for which [Perkovsky \(2016\)](#) revealed, from a personal communication with the original author, that the fossil resin was in fact Pleistocene copal and not Eocene amber. However, we do not know how Dubovikoff finally realised that the resin was not amber but copal, long after its publication. In view of the events, it is cautious not to consider our finding as a valid occurrence until chemical analysis confirms the nature of the fossil resin. However, this discovery would be crucial for this hyper-diverse genus of the Attini tribe. The genus *Pheidole* belongs to the Attini tribe, which has a supposed Neotropic-Nearctic origin ([Ward et al., 2015](#)) and whose crown group would appear between -40 and -25 Ma in the Nearctic region. Palearctic lineages are thought to appear only from -15 Ma. If the presence of *Pheidole* was attested this time, this would push back the origin of the Palearctic lineage (and more generally that of the genus) by more than 20 million years. However, we do not know how Dubovikoff finally realised that the resin was not amber but copal, long after its publication. In view of the events, it is cautious not to consider our finding as a valid occurrence until chemical analysis confirms the nature of the fossil resin. However, this discovery would be crucial for this hyper-diverse genus of the Attini tribe. The genus *Pheidole* belongs to the Attini tribe, which has a supposed Neotropic-Nearctic origin ([Ward et al., 2015](#)) and whose crown group would appear between -40 and -25 Ma in the Nearctic region. Palearctic lineages are thought to appear only from -15 Ma. If the presence of *Pheidole* was this time validated, this would push back the origin of the Palearctic lineage (and more generally that of the genus) by more than 20 million years.

If we take into account the undescribed occurrences cited by [Radchenko \(2020\)](#) as well as data from our study material, we estimate that there are currently about 90 known myrmicine species in Eocene amber in Europe. And five of the six tribes (*sensu* [Ward et al., 2015](#)) are therefore already known during the Priabonian (38-34 Ma) in the Palearctic: Myrmicini, Solenopsidini, Attini (if *Pheidole* is confirmed) and Crematogastrini. There are also 13 extinct genera (54%). According to [Chény et al \(2019\)](#), myrmicine ants account for nearly 40% of the myrmecological record in Baltic amber, both in number of genera and species. The most diverse genera (including unpublished data cited by [Radchenko \(2020\)](#)) would be *Temnothorax* (17 sp.), *Myrmica* (8 sp.), *Monomorium* (8 sp.), *Aphaenogaster* (7 sp.), and *Carebara* (5 sp.).

With regard to the myrmecological record as a whole, we can finally question the true abundance/richness of the period, both in terms of species and individuals. While the genera of

myrmicines are only known by a few dozen specimens (e.g. *Eocenomyrma* ~20; *Fallomyrma* ~50; *Monomorium* and *Temnothorax* ~100), a few subfamilies are represented by several hundred or even thousands of individuals. For example, the sum of the most abundant genera in the Dolichoderinae (*Ctenobethylus*, *Yantaromyrmex*) and Formicinae (*Formica*, *Lasius*) reaches 4,000 individuals (Radchenko, 2020).

Dominican amber

Among the samples available (Table 3), we identified 4 extant genera with confidence: *Solenopsis* (Fig. 33A-C), *Crematogaster* (Fig. 33D), *Pheidole* and *Cephalotes* (Fig. 33E). No extinct genera were observed. The genus *Crematogaster* was already mentioned by Blaimer (2012), an occurrence that was used as calibration within the phylogeny of Ward *et al.* (2015), but the occurrence was never formally described. The determination of the two *Crematogaster* specimens was relatively easy, as they show the typical characters of the genus, and furthermore, several workers were preserved in a position that is typical of a lineage of the genus. The observation of such behaviour in a fossil specimen is important since it allows us to assume that this behaviour dates back at least 20 million years. This supposes that the genetically programmed behaviour in some of these lineages would have been sustained since that time and therefore the behaviour pattern appears here very conservative. The future description of these new occurrences is of major importance for the evolutionary history of the group. First of all, its fossil record is relatively weak in comparison with its current biodiversity, since only three fossil taxa were described: *C. aurora*, based on a compression gyne of the Kishenehn Formation (Lutetian, 48-41 Ma) (LaPolla & Greenwalt, 2015); *C. aurora*, based on a compression gyne of the Kishenehn Formation (Lutetian, 48-41 Ma) (LaPolla & Greenwalt, 2015); *C. primitiva* based on a male in Rovno amber (Priabonian, 38-34 Ma) (Radchenko & Dlussky, 2019); *C. praecursor* based on a male historically described in Sicilian amber (uncertain age, 34-14 Ma, for details see Ragazzi & Roghi, 2014) by Emery (1891).

The genus *Solenopsis* was mentioned by Wilson (1985b, 1988) but the specimens have not been described or even re-examined. A review of this historical material confirmed the observations made by this author, and we also identified two distinct morphotypes among the workers (for more details, see Appendix B2). One of the identified morphotypes could not be assigned to a particular complex because it shows attributes that are known in several species' groups. This is probably a sign of an extinct lineage, and perhaps a basal lineage, which could be at the origin of the lineages we know today. The other morphotype could be attributed to the *globularia* complex, which implies that the emergence of this lineage (if the monophyly was verified) dates at least from the age of Dominican amber, i.e. from the beginning of the Miocene, and more precisely from the Burdigalian (16-20 Ma).

The genera *Cephalotes* and *Pheidole* were the subject of several descriptions, and the morphotypes observed are similar to *Pheidole tethepa* and *Cephalotes squamosus* respectively. A few *Cephalotes* workers (DA-MU-8 and 9, Fig. 33E), however, show slight morphological differences and do not seem

to refer to any known morphotype. It could therefore be a new morphotype. Two occurrences (MCZ-PALE 33945 and 33951) could potentially be assigned to *Monomorium*, but the morphological distinction between this genus and *Solenopsis* is tenuous and assignment remains uncertain. If the assignment to *Monomorium* is verified, these fossils would constitute the first biogeographic occurrence on the margins of the Nearctic and Neotropical region. As for the DA-MU-4 occurrence, we failed to assign the morphotype of such a worker to a known morphotype, although it is close to the genera *Ochetomyrmex* or *Tranopelta*.

The Solenopsidini tribe is therefore represented by *Solenopsis* (and hypothetically *Monomorium*), the Crematogastrini by *Crematogaster*, and the Attini by *Pheidole* and *Cephalotes*. Three tribes out of six are thus represented in our study material, the Myrmicini tribe, Pogonomyrmeini and Stenammini are here absent.

Oise amber

From this amber, only ponerine ants were taxonomically investigated ([Aria et al., 2011](#)), but these authors mentioned the presence of unidentified myrmicine ants. The examination of the whole material revealed 302 myrmicine specimens from 111 amber fragments (Table 4). We identified 3 different morphotypes, each belonging to a distinct caste: 11 female workers were identified for the same morphotype (1); 2 gynes also presented the same morphotype (2); finally, 289 male individuals were identified for the same morphotype 3. The number of workers is therefore extremely low, referring to only 3.6% of the total abundance, for almost 96% of males. We have not yet been able to assign male specimens to a particular genus, however, the worker morphotype would solely refer to the genus *Tetramorium* according to our observations (see Appendix B3 for more details).

Oise amber is dated to Sparnacian (Early Ypresian, 56-53 Ma), so it is one of the oldest Paleogene amber deposits known. The Oise myrmicines are therefore among the oldest fossils of the group. At this time, many of the current lineages would not have appeared yet, although the crown group of myrmicine tribes may have appeared between -70 and -50 Ma according to [Ward et al. \(2015\)](#), and [Blaimer et al. \(2018\)](#) estimated the Crematogastrini's emergence at around -78 Ma (vs. -78 to -64 Ma according to [Ward et al., 2015](#)), which does not seem inconsistent with occurrences from Oise amber. However, these two studies agree on a rise of the crown *Tetramorium* between -25 Ma and -15 Ma. Yet, the Oise myrmicines already appear to be derived, and although their morphology could partially be reminiscent of the "basal" Myrmicini lineage (e.g. notably with the strong metanotal constriction), it also shows a close affinity with much more "derived" myrmicines among the Crematogastrini. Furthermore, the presence of a 4-3 palpal formula on the fossil morphotype theoretically excludes a belonging to the basal Myrmicini lineage. And even if the Oise morphotype was not ascribed to *Tetramorium*, the presence of derived palpal formula 4-3 in fossils of more than 50 million years old tends to confirm the inferred estimates of an old crown-group origin for the Crematogastrini. Moreover, there is no doubt that this morphotype belongs to the Myrmicinae, confirming that more than 50 million years ago, myrmicines

were already established in West-Palaeartic, and that they exhibited apomorphic features used to diagnose extant genera. Should the Oise morphotype be considered as a ‘true’ relative of a current genus? This irremediably leads to the question of the characters described as diagnostic for defining the emergence of a current genus, and for discriminating them among extinct (and basal) lineages.

Besides, in order to a better consideration of the extinct species within a genus, should not we consider a definition of an ‘evolutive’ generic diagnosis, since the living relatives sometimes show significant divergences with their hypothetic basal relatives. With the actual definition of the diagnosis, we think the concept of evolution itself is totally annihilated, since it is based on a fixist view, which makes few senses when one wishes to connect the past with the present.

Ethiopian amber

We studied nearly thirty fragments for which 67 specimens were reported (Table 5). All castes were observed with 6 male individuals, one winged gyne, one major and minor 59 workers. We identified 6 extant genera with confidence: *Carebara*, *Cataulacus*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Rhopalomastix* and *Trichomyrmex*. All these genera belong to the Crematogastrini tribe with the exception of *Monomorium* which belongs to the Solenopsidini. Some occurrences could be assigned to the genus *Cardiocondyla* which is morphologically very close to *Monomorium*, but the limit of the observation in amber did not allow us to definitely conclude. We observed a particularly abundant *Trichomyrmex* worker morphotype with 38 minor workers. We also identified a major worker morphotype belonging to the same extinct morphospecies (in syninclusion with minor). A male *Trichomyrmex* morphotype was also identified but the assignment remains hypothetical. The genus *Monomorium* is represented by a single worker morphotype. We identified 7 workers (1 morphotype) for the genus *Melissotarsus*, one worker and one winged gyne *Rhopalomastix* (both in syninclusion with *Carebara* and *Melissotarsus*), as well as a single worker for the genus *Cataulacus*. The *Carebara* genus is represented only by the male morphotype.

The genus *Trichomyrmex* was unknown from the fossil record. These specimens are therefore the first fossil occurrences of the genus. The occurrence ascribed to *Cataulacus* is the fourth fossil species, and the first biogeographic occurrence in Afrotropic. Regarding *Carebara* and *Monomorium*, fossil species were described in European amber (Baltic, Rovno, Saxon, Sicilian), but these specimens constitute the first occurrence in Afrotropic. The genus *Melissotarsus* has already been described in Ethiopian amber, based on a single gyne (Coty *et al.*, 2016), but here we present the first occurrence of a worker morphotype. The worker *Rhopalomastix* is also the first fossil occurrence of the genus. *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* are cryptic genera that living relatives are particularly difficult to observe. The co-occurrence of *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* workers in a same piece of amber is therefore an exceptional discovery, from an ecological as well as biogeographical point of view. A detailed taxonomic study focused on *Trichomyrmex* (Appendix B4), and *Melissotarsus* + *Rhopalomastix* (Appendix B5) will be submitted soon.

Zhangpu amber

So far, we reported no less than 685 myrmicine individuals for 16 genera, in decreasing order of abundance: *Carebara*, *Pheidole*, *Lophomyrmex*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Strumigenys*, *Myrmicaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Meranoplus*, *Aphaenogaster*, *Gauromyrmex*, *Lordomyrma*, and *Vollenhovia* (Table 6). All of these are extant myrmicine genera. All castes are also represented, but the majority of winged individuals have not been determined yet.

In sum, 4 myrmicine tribes (*sensu* Ward *et al.*, 2015) are represented in Zhangpu Amber: the Crematogastrini tribe is dominant with 11 genera (*Cardiocondyla*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, *Meranoplus*, *Proatta*, *Tetramorium*, *Vollenhovia*); the Attini tribe is represented by *Pheidole* and *Strumigenys*; the Solenopsidini by *Monomorium* and *Myrmicaria*; the Stenammini by *Aphaenogaster*. The Myrmicini and Pogonomyrmecini, on the other hand, are absent from the fossil record.

Concerning abundance and specific richness, significant contrasts can be observed: first of all, *Carebara* and *Pheidole* are the dominant genera in terms of abundance. They each account for more than 200 individuals, which respectively represent 30% of the relative abundance of myrmicines for each of them, i.e. more than half of the individuals for these two lineages alone. We identified respectively 2 and 1 morphospecies with confidence, nevertheless some specimens could represent additional morphospecies. Then, the genera *Crematogaster*, *Lophomyrmex*, and *Tetramorium* account for about 40 individuals, representing approximately 21% of the total abundance, i.e. about 7% for each of these 3 genera. Only one morphospecies was identified with confidence for *Lophomyrmex* and *Tetramorium*. On the other hand, the specific richness of *Crematogaster* is higher as we counted at least 2 morphospecies (including several morphotypes), but with some uncertain specimens that could represent at least two additional morphospecies.

Finally, we counted a few individuals belonging to 11 distinct genera: *Strumigenys* (14), *Myrmicaria* (9), *Cardiocondyla* (6), *Proatta* (7), *Cataulacus* (6), *Monomorium* (4), *Meranoplus* (4), *Aphaenogaster* (2), *Gauromyrmex* (1), *Lordomyrma* (1), *Vollenhovia* (1). All these occurrences represent less than 10% of the total abundance, but they constitute more than 65% of the specific richness. We generally identified only one morphospecies for each of these genera, which is quite consistent with the reduced number of specimens for these genera (which may not reflect the ‘true’ richness), however, we identified respectively two and four morphospecies for *Monomorium* and *Strumigenys*, which is considerable if we take into account their respective sampling size.

Among all these occurrences, 7 genera were hitherto unknown from the fossil record: *Lophomyrmex*, *Myrmicaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Meranoplus*, *Gauromyrmex*, and *Lordomyrma*. The genera *Carebara*, *Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Strumigenys*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Aphaenogaster*, and *Vollenhovia* were already known from the fossil record (discussed throughout the chapter), on the other hand, each of the specimens assigned to the latter constitutes the first

biogeographical occurrence in Indomalaya, with the exception of *Cataulacus* which was described in the Borneo amber (De Andrade & Baroni Urbani, 2004).

A detailed taxonomic study was carried out on *Proatta* and *Lordomyrma* (see respectively Appendix B6 and B7). They are both small groups of species with a rather limited biogeography and appearing inherited of Indomalaya, yet their evolutionary history was almost unknown. These manuscripts are currently in preparation and will be submitted after publishing the overview paper about Zhangpu amber (Wang *et al.*, submitted)

Regarding the palaeoenvironment, the Table 7 summarises the myrmecine genera and their respective nesting strata. Numerous (*Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Lordomyrma*...) can potentially establish colonies on each of the ecological strata, ranging from the hypogean to the arboreal stratum, which is not particularly indicative of a particular environment. On the other hand, some genera have only been observed in a single ecological stratum, or at the interface with the epigeal stratum, which is an intermediate level referring to a cryptogamic + herbaceous stratum with relatively unclear boundaries, but never in the opposite stratum (hypogean or arboreal). This is the case, for example, of genera such as *Gauromyrmex* or *Cataulacus* which have exclusively arboreal lifestyles (Arnold, 1917; Bolton, 1974; Bolton, 2003). In contrast, genera *Carebara*, *Lophomyrmex*, *Proatta*, *Meranoplus*, and *Aphaenogaster* appear to be restricted to the hypogean stratum, or possibly to the interface between hypogean and epigeal stratum (Moffett, 1986a; Moffett, 1986b; Rigatto, 1994; Eguchi *et al.*, 2011; Boudinot & Fisher, 2013). The associated presence of exclusively arboreal genera and typical soil genera clearly corroborates a mature forest environment with a developed tree stratum. Moreover, if we take the whole Formicidae occurrences of Zhangpu, other genera are also indicative of a tree-covered stratum: *Leptomyrmex*, *Tapinoma* (Dolichoderinae), *Colobopsis* (Formicinae), *Platythyrea* (Ponerinae), or *Tetraoponera* (Pseudomyrmecinae) are genera for which many species are typical of the current canopies.

In summary (Table 7), the genera *Lophomyrmex*, *Myrmecaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Meranoplus*, *Gauromyrmex*, and *Lordomyrma* constitute the first fossil occurrences of their respective lineage. These new occurrences thus fill some of the remaining paleontological gap. The genera *Carebara*, *Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Strumigenys*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Aphaenogaster*, and *Vollenhovia* were already known from the fossil record. On the other hand, all these occurrences constitute the first biogeographical description of these lineages in Indomalaya, with the possible exception of *Cataulacus*, but the presumed age of Borneo amber remains very broad.

The new database: an overview

We compiled all new generic occurrences (only current genera) from this present work (Table 8). These data will then be used for phylogenetic and biogeographic analyses. We chose to exclude uncertain occurrences, such as *Monomorium* in Dominican amber, or *Solenopsis* in Zhangpu amber.

From the whole studied material, we report and describe 9 new occurrences of genera that were previously unknown from the fossil record: *Rhopalomastix* and *Trichomyrmex* in Ethiopian Miocene amber (16-23 Ma); *Cardiocondyla*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, *Meranoplus*, *Myrmicaria* and *Proatta* in Miocene Zhangpu amber (*ca.* -15 Ma). In addition to these taxa constituting also the first biogeographic occurrence for this genera, 14 new additional biogeographic occurrences are described: *Pheidole* in Baltic amber (34-38 Ma); *Crematogaster* and *Solenopsis* in Dominican amber (16-20 Ma), that were mentioned historically and currently described; *Cataulacus*, *Carebara*, *Monomorium* in Ethiopian amber; *Aphaenogaster*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Strumigenys*, *Tetramorium* and *Vollenhovia* in Zhangpu amber. In total, we report 23 new biogeographic occurrences (generic level). The occurrences of *Cataulacus* and *Melissotarsus* constitute, in the absence of a true first occurrence, a strong biogeographic confirmation of their presence in their respective bioregion. And while *Rhopalomastix* is only known in Asia, we report for the first time, the co-occurrence of this latter with *Melissotarsus* in Ethiopian amber.

Moreover, we describe the oldest myrmicines known by now, trapped in Oise amber (*ca.* -53 Ma). The workers exhibit derived ('modern?') characters states (e.g., palpal formula 4,3; tibial formula 1,1,1; simple spurs) and might be a hypothetical basal representative of *Tetramorium*, or at least of the tribe Crematogastrini.

Sampling rate (TRiPS)

The sampling rate estimates with TRiPS (Starrfelt & Liow, 2016) for the subfamily Myrmicinae can be seen in Figure 61. The sampling rate is a determining parameter for the following phylogenetic analysis, as it will allow a priori calibration of the density distribution of the fossil calibrations that we will deal with in the next chapter. This parameter is therefore important, since its value directly influences the density range: the higher the value of the sampling rate, the lower the densities for older ages will be.

If we compare the sampling rate before or after integrating the new database (Fig 61A1-A2), we observe a local maximum in the Langhien (16-14 Ma) close to the value of 10 observations / species / Ma, which effectively refers to Zhangpu amber. The sampling rate before integration was between 0.2 and 1.0 observations/species/Ma, with maximum values around 12 Ma, which seems to refer to observations in Dominican amber. The high sampling rate in the Langhian before or after integration clearly indicates that the overall bias is clearly lower in the Miocene than in any other geological range. On the other hand, we observe the same general trend before or after integration, with a rate that is not linear over time: the curve shows locally low or high peaks, with a relatively low sampling rate between -30 and -20 Ma. Similarly, after the Langhien peak where the rate falls to a value below 1.0 observation / species / Ma. This observation of a regime alternating low and high values over time is important to underline as it runs counter to the common belief that younger geological strata have a higher sampling rate (e.g. Brusatte, 2012; Butler *et al.*, 2011).

The effect of the new occurrences on the sampling rate and binomial probability is considerable, since the MLE sampling probability of a myrmicine taxon reaches the threshold value of 1.0, which would mean that the bias effect is null and that all species would have been potentially preserved. On the other hand, the integrated values allowed the probability values to be put into perspective in the Oligocene, since the MLE value is now estimated at 0.65 and the low estimate at around 0.4.

Finally, if we look at the estimation of specific richness without or with new database (Fig. 61C1-C2), the effect of new occurrences is particularly visible. The MLE estimate is slightly higher than the gross richness, reaching 100 species during Priabonian (38-34 Ma) (vs. 73 species in gross richness) and 75 species during Burdigalian (21-16 Ma) (vs. 45 species in gross richness). The confidence range for richness during Oligocene is particularly high and reaches a threshold value of 200 species, but this is logical since the confidence range for the binomial probability was particularly large, with the low estimate bordering on zero (i.e. a particularly strong bias). The estimated richness for the Langhian (16-14 Ma) could not be estimated because the number of occurrences was so far too low for the TRiPS analysis. The richness estimate for the same range after integration of the new data (Fig. 61C2) inevitably falls back to the floor value of gross richness (31 species) since, as we observed, the binomial probability reached the threshold of 1.0, probably due to the paradoxically too large number of occurrences.

We propose to limit the number of occurrences per species to a fixed value that would not be excessive with respect to the TRiPS algorithm. Until now, the number of occurrences for a morpho-species did not exceed ten individuals. We chose to consider 3 different limit values in order to try to get more consistent estimates, to identify trends and to understand the effect of these values on the estimates. Limit values of 10, 5 and 3 occurrences per species and per range were selected (= #10, #5, and #3). Only the Burdigalian (21-16 Ma) and Langhian (16-14 Ma) intervals show occurrences greater than 10 individuals per species, so only these latter will be affected by this change. The threshold value of 10 occurrences shows a significant positive effect for the Burdigalian range as the estimated MLE richness increases from 71 to 79 species. This is true for each of the selected threshold values, since with 3 occurrences, the estimated MLE richness is 123, with a high estimate of 201 species for the range. As the number of occurrences decreases, the binomial probability tends to decrease from 0.9 to 0.8 (#10), 0.7 (#5) and 0.5 (#3), i.e. an increasingly strong bias, which has a considerable influence on the richness estimate for the range considered. On the other hand, threshold values have little effect for the Langhian: the value of the binomial probability MLE remains high and is close to 0.8 with the minimum threshold of 3 occurrences/species. With such a probability, the estimated richness remains very limited, and the value barely reaches the 50 species for the high estimate of the confidence range. This assumes that the general bias in the Langhien would have been of low intensity.

The combination of these observations highlights several facts that are important to consider: the length of the range inevitably plays an important role in the estimates. The Langhien is a particularly short age, lasting only 2 million years. It is likely that such a range does not allow for the generation of

accurate estimates. Add to this particularly high occurrence values for several taxa, and the sampling rate for such a short value inevitably becomes very high, which has *de facto* a strong impact on the estimate of the sampling probability, and ultimately of the estimated richness.

All TRiPS estimates are based exclusively on geological ranges for which a minimum number of occurrences is reached for the algorithm to take into account. Indeed, since the register is particularly unbalanced, the rates for the following ranges could therefore not be estimated: Danian-Selandian-Thanetian (66-56 Ma), Lutetian (48-41 Ma), Bartonian (41-38 Ma), Aquitanian (23-20 Ma), Tortonian (11-7 Ma), Messinian (7-5 Ma), and Zanclean-Piacenzian-Gelasian (5-2 Ma). However, if we wish to estimate a sampling rate for the entire lifetime of the myrmicine ants, we must take into account the substantial gaps in the fossil record. Even if we cannot be certain of the exact age of the emergence of the group, based on the oldest occurrences (ca. -56 Ma) that we partially described in this chapter, it seems very likely that the group was at least already present at the beginning of the Paleocene, or over a temporal area covering the whole Cenozoic (-65 Ma to the present). This range therefore includes the above-mentioned stages for which we were unable to make an estimate. In order to account for the differences between the average MLE sampling rate over the estimated ranges and the general rate of the group over its assumed minimum time interval of lifetime, we wanted to estimate the latter. We retained a threshold value of 5 occurrences/species, for three different time ranges: 0-45, 0-55, and 0-65 Ma. These ranges refer respectively to the sum of the geological ranges previously estimated (0-45), the sum of the geological ranges for which at least one fossil myrmicine individual is known (0-55), and the approximate value of the total duration of the Cenozoic (0-65). The full results are available in the appendices (Table A15). The values of the MLE sampling rate are relatively homogeneous for the three ranges considered, as they are concentrated between 0.02 and 0.03. The confidence intervals are also restricted, with minimum and maximum values of 0.018 and 0.034 respectively. These values are much lower than those estimated for the only geological ranges for which the register allowed estimates.

These data are a first attempt to implement a tool under development which does not appear to be very suitable for the moment. The descriptions provided in this work, through the discovery of new paleontological deposits of major interest, challenge the methods previously used for the estimation of diversity across geological ages. Due to a particularly large sampling for several species, exceeding hundred individuals, estimation based on discrete probability laws does not seem to be able to account for the reality of past diversity. It is hard to believe that the preservation bias was almost absent during Langhien, and that we would certainly be so lucky to stumble upon all the species that have occurred in the past. The paleodiversity measured is the first consequence of the sampling contrast existing between poorly represented species and others that are hyper-represented over a given range. This paleodiversity is therefore to a large extent a consequence of the factors that produced this contrast. Besides, this observation was recently reported by [Close *et al.* \(2018\)](#), who point to the same estimation problem for tetrapod richness when the distributions of specific abundance show strong contrasts.

A second limiting factor to the application of such an approach on our study group is the limited volume of the number of occurrences and the time variable. If we compare our study group to the one used as a reference group for the TRiPS analysis by [Starrfelt & Liow \(2016\)](#), these authors studied the entire Dinosauria clade (taken as a model group), i.e. more than 3100 occurrences for more than 1100 species, a much larger number than the myrmicine record comprising a little more than 900 occurrences for nearly 230 species. Instantaneous comparison of such figures directly reveals a fundamental difference in the ratio of the number of occurrences/number of species, which is much greater for invertebrates, which seems, after all, quite logical.

Moreover, if we look at the values of the MLE sampling rate of the model group from previous authors, they do not appear so far from those estimated for myrmicine ants, since these vary between 0.1 and 0.6 observations / species / Ma (compared to 0.15 to 0.7 for myrmicines). This similarity in the sampling rate indicates that the fossil record is not surprisingly more consistent for myrmicines than for Dinosauria, in terms of quantity of observations. This might suggest that the fossil record of myrmicines (and more generally ants, or even insects) is still very poorly known, or that the fossil record of Dinosauria is particularly well provided and documented, both of which may well be cumulative. However, capture in amber seems much more effective for a preservation task than preservation by impression or compression. The values of the sampling rates after integrating the new database tend to confirm this. This suggests a strong potential for future discoveries for the myrmecological fossil record.

Chapitre 3 : Taxonomie

Section : Méthodologie

1. Objectifs

La systématique des fourmis a fait l'objet d'un travail conséquent, que ce soit en termes de taxonomie actuelle ou paléontologique. Cependant, il faut attendre la fin du 20^{ème} siècle pour que des travaux fondateurs (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Baroni Urbani *et al.*, 1992 ; Bolton, 1994, 2003) posent les bases des connaissances communes, et amènent à une standardisation de la nomenclature et des descriptions. Les fourmis myrmicines ont et sont encore le sujet de nombreux travaux. Leur hyperdiversité, approchant les 7 000 espèces (actuelles + fossiles), rend tout projet d'étude taxonomique globale particulièrement ambitieux. Certains genres sont très diversifiés et certaines de leurs espèces sont particulièrement communes dans nos contrées. D'autres en revanche sont beaucoup plus rares. D'autres encore sont considérées comme espèces exotiques et / ou invasives²¹, avec parfois de nombreuses incertitudes quant à leur véritable origine. Le constat de leur répartition biogéographique est également intéressant : certains genres paraissent cosmopolites (*Monomorium*, *Tetramorium*, *Solenopsis*), d'autres sont restreints à une écozone particulière, et d'autres encore présentent une répartition particulièrement contrastée avec des groupes d'espèces géographiquement isolées entre l'Amérique, l'Europe et le complexe indo-austral.

L'intégralité des espèces qui composent ces nombreux genres partagent une origine commune, puisque toutes ces espèces sont issues d'une seule et unique lignée ancestrale. Cependant, ceux-ci ne sont évidemment pas issus des mêmes grandes sous-lignées et n'ont donc pas suivi la même évolution dans l'espace et dans le temps²². Cette « évolution » s'étend sur des dizaines de millions d'années, sur une planète dont les climats et les paysages ont grandement varié. L'histoire évolutive d'un groupe tel que les fourmis Myrmicinae peut donc s'avérer particulièrement complexe, puisque chacun de ces genres (= lignées) est une minuscule facette parmi d'innombrables autres.

Les fossiles qui composent le registre paléontologique des fourmis sont des fenêtres sur ces histoires évolutives passées. À partir d'occurrences, nous établissons des faits sur la morphologie ou la biogéographie passée et la somme de ces observations permettent *in fine* de bâtir des hypothèses quant à leur histoire évolutive. Mais comme nous l'avons vu en *Introduction*, le registre fossile des fourmis Myrmicinae est relativement pauvre et éparé. La découverte récente de nouveaux gisements à ambre dans la zone tropicale nord vient apporter de nouveaux éléments à l'histoire des myrmicines. En effet, les gisements du Miocène d'Éthiopie et du sud de la Chine), d'âge estimé miocène, ont livré une riche paléofaune, parmi laquelle les myrmicines sont particulièrement abondantes (Bouju & Perrichot, 2020 ; Wang *et al.*, in prep (soumis) ; Perrichot *et al.*, 2018). L'étude de ces inclusions a permis de mettre en évidence la présence des premières occurrences fossiles pour de nombreux genres actuels jusqu'alors inconnus dans le registre paléontologique. La description de ces nouvelles occurrences est essentielle

²¹ Nous discutons d'ailleurs en partie de l'aspect écologique d'espèces invasives pour le genre *Solenopsis* dans l'ambre de République Dominicaine (Chény *et al.*, [*Solenopsis*], in prep.).

²² L'origine des fourmis myrmicines et leur diversité actuelle sont des aspects que nous avons par ailleurs abordés en partie introductive.

pour des études globales nécessitant une solide base de données préalable, comme la phylogénie ou encore la biogéographie. Les analyses phylogénétiques peuvent non seulement intégrer ces données fossiles comme nouveaux points de calibration, mais également incorporer de nombreux autres paramètres tels que le taux de diversification ou le taux d'échantillonnage. L'association de ces points de calibration et des paramètres mentionnés précédemment sont des « priors » essentiels à une analyse précise des temps de divergence.

L'objectif de ce chapitre sera donc de dresser un inventaire détaillé de la diversité passée et actuelle des fourmis myrmicines : nombre d'espèces décrites par intervalle de temps, nombre et type d'individus, origine géographique, etc. Nous discuterons dans un second temps de l'évolution de la biodiversité vue à travers le prisme du registre paléontologique, et donc de ses éventuels biais. Une fois l'inventaire dressé, il nous sera possible de réaliser des estimations de richesse « vraisemblable », des paramètres d'échantillonnage et des éventuels biais inhérents à l'enregistrement fossile. Ces paramètres seront par la suite réutilisés pour le paramétrage des analyses phylogénétiques. Une discussion sera apportée au regard des résultats de ces estimations.

2. Remarque préliminaire

Les estimations de la paléobiodiversité sont le reflet partiel d'une réalité passée, mais la lecture de la paléobiodiversité demeurera toujours biaisée à différents niveaux. Le registre paléontologique est inégal en bien des points, comme nous avons pu le voir en détail pour les fourmis myrmicines en partie introductive. Dans la mesure du possible, nous chercherons à réduire les phénomènes de biais, lorsque nous en avons la capacité et la certitude de ne pas commettre d'erreur. Prenons un exemple concret : les inclusions dans l'ambre de la Baltique. Afin de réduire les effets de biais, il est nécessaire de « lisser » les variables, c'est-à-dire de les placer sous un dénominateur commun. Pour la variable temporelle, les estimations de l'ambre de la Baltique donnent un âge estimé entre le Bartonien (38-41 Ma) et le Priabonien (34-38 Ma), mais l'âge consensuel retenu est le Priabonien (e.g., [Sadowski et al., 2017](#)). Mais nous n'avons aucune certitude de la durée du processus de dépôt, est-ce un million d'année, ou est-ce quatre ? Nous n'avons malheureusement pas d'estimations chronostratigraphiques à plus basse résolution. La variable spatiale est tout aussi problématique. Jusqu'où vont les dépôts ? Les ambres scandinaves, saxons, ukrainiens sont-ils des ambres baltes contemporains ? Le débat est encore ouvert sur ces questions.

Prenons ensuite la variable biologique. Certains groupes d'organismes sont de meilleurs candidats à la préservation. Mais on ne peut pas lisser une variable pour laquelle nous n'avons pas de données. Si on pousse encore plus loin, les résines des plantes à l'origine de l'ambre peuvent couler depuis le tronc, ou depuis le système racinaire, et seront des pièges naturels susceptibles d'attraper préférentiellement certains types d'organismes plutôt que d'autres. Prenons maintenant la variable humaine : certains gisements sont plus exploités que d'autres, les chercheurs travaillent souvent sur un groupe plutôt qu'un autre, sélectionnent leurs échantillons, et publient inévitablement plus à leur sujet. Les quantités d'ambre brut étudiées ne sont pas les mêmes d'un gisement à l'autre, car de toute manière les volumes d'ambre disponibles sur le terrain ne sont pas égaux entre chaque gisement. Les volumes réels d'ambre étudiés sont difficilement estimables (tous les ambres n'ont pas la même densité donc une simple mesure de masse n'est logiquement pas représentative du volume), et dans tous les cas, tous les travaux ne rendent pas toujours compte du travail de préparation et de sélection.

Il existe des facteurs sélectifs à tous les niveaux, déformant l'image que nous avons de la biodiversité passée, et que nous voyons à travers le seul prisme de la paléontologie, avec notre regard humain, souvent en quête de sens. La somme de ces biais est, dans notre cas, si considérable que toute tentative de s'en extraire paraît difficilement envisageable. Gardons donc à l'esprit que ces estimations restent purement théoriques, qu'elles ne sont évidemment pas exemptes de tous ces biais, et qu'elles tentent à leur petite échelle de rendre compte d'une réalité la plus vraisemblable qui soit, mais qui ne sera jamais dénuée d'erreurs ou d'incohérences.

3. Méthodologie

3.1. Richesse estimée et paramètres d'échantillonnage

La biodiversité et les paramètres qui la contrôlent peuvent désormais être analysés et modélisés mathématiquement à partir du registre paléontologique. Alors que les processus de diversification sont depuis longtemps étudiés à partir des taux de spéciation / extinction (notamment [Conroy & Nichols, 1984](#) ; [Nichols *et al.*, 1986](#) ; [Foote, 2003](#) ; [Liow & Finarelli, 2014](#)), aucune tentative n'avait été faite d'exploiter le registre fossile en termes de richesse spécifique (et donc non relative). Aucune jusqu'à très récemment, puisque [Starrfelt & Liow \(2016\)](#) ont développé une approche visant à modéliser le biais d'échantillonnage tout en estimant une richesse spécifique « vraisemblable » par l'exploitation du registre fossile, et plus particulièrement par l'intégration des observations multiples. Cette approche est appelée TRiPS pour « True Richness estimated using a Poisson Sampling model » dont le nom indique clairement sa fonction, et que nous pourrions traduire par « richesse véritable estimée à partir d'un modèle d'échantillonnage suivant la loi de Poisson ». L'approche TRiPS considère que les espèces observées plusieurs fois dans un intervalle de temps donné ont une probabilité relativement plus élevée d'être préservée – et donc d'être découvertes – que des espèces à faible occurrence. En d'autres termes, l'inférence émise par TRiPS est qu'une fréquence élevée d'occurrences pour une espèce donnée, suppose une probabilité d'échantillonnage élevée. Ces probabilités sont ensuite utilisées pour estimer une richesse spécifique « vraisemblable », c'est-à-dire une richesse présumée, obligatoirement égale ou plus élevée que la richesse spécifique observée. Un modèle tel que TRiPS part évidemment du principe que le registre fossile est lacunaire et qu'il n'est souvent pas représentatif de la réelle biodiversité passée, autrement dit, qu'il manque des espèces non représentées dans l'échantillonnage. Mais TRiPS considère surtout que le biais est enregistré dans le processus d'échantillonnage, et que les variations d'observation d'espèces à travers les âges est le reflet d'un tel biais. Une telle approche n'a jamais été appliquée au groupe des fourmis à notre connaissance, d'où l'intérêt et la proposition de son exercice pour le groupe des fourmis myrmicines. Les détails concernant le développement du modèle TRiPS et la méthodologie sont disponibles dans [Starrfelt & Liow \(2016\)](#), où l'approche a été mise en application pour la toute première fois avec le clade des Dinosauria. Les valeurs des taux d'échantillonnage (« sampling rate ») seront par la suite intégrées à l'analyse phylogénétique.

3.2. Base de données

Afin de rendre compte des nouvelles données acquises au cours du travail de thèse, nous utiliserons le registre des occurrences fossiles disponibles à partir de [Bolton \(2020\)](#) (données accessibles via la plateforme Antweb) comme base de données de référence. Certaines données, comme le nombre d'occurrences, n'étant pas accessibles directement via la plateforme, nous l'avons associé au registre de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>) sur lequel celui-ci était disponible, ce qui a permis en parallèle de vérifier et corriger les informations si nécessaires. La base de données à jour est

le résultat de ces travaux de recherche, et leur compilation est accessible en Annexe (Tableau A2). Il est à noter que nous avons également opéré quelques ajustements (= ajout ou suppression de taxons) lorsque cela nous paraissait nécessaires : nous avons parfois ajouté des taxons au statut *nomen nudum* qui sont par défaut éliminés lors de l'analyse issue de l'application TRiPS sur la plateforme *Paleobiology Database WebApp* (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/> ; développement : J. Starrfelt). Ces taxons ont certes pu être rattachés à un genre avec incertitude, mais leur appartenance au groupe des Myrmicinae peut toutefois s'avérer correcte. Dans de tels cas, nous avons considéré l'occurrence comme valide, peu importe le statut du taxon au sein de la sous-famille. Pour chaque espèce, le nombre d'individus (= nombre d'observations) a été reporté pour chaque Âge/Étage chronostratigraphique.

De plus, la comparaison entre la base de données 1 (Antweb & PBDB) et la seconde intégrant les nouvelles occurrences issues de ce travail de thèse, rendra non seulement compte des nouvelles données comblant des lacunes existantes dans le registre fossile, mais donnera quelques éléments de réponse à la question du processus d'exploitation des données en elles-mêmes. Pour en comprendre clairement le sens, prenons l'exemple des données inédites issues de l'ambre de Zhangpu : nous compilerons des nouvelles occurrences d'espèces avec un nombre d'individus parfois conséquents, dépassant la centaine d'individus, ce qui est exceptionnel dans le registre fossile, les descriptions étant souvent réduites à quelques-uns voire un unique spécimen, lui-même parfois réduit à une fraction de l'individu chez les vertébrés. Les effets d'un tel volume de données sur le calcul des estimations de la biodiversité sous TRiPS est une des questions qui est ouvertement posée.

3.3. Modélisation du biais

Pour définir mathématiquement la notion de biais dans l'enregistrement fossile, [Starrfelt & Liow \(2016\)](#) ont défini la notion de « sampling event », c'est-à-dire « l'évènement de fossilisation » ou l'observation d'une occurrence d'une espèce fossile comme conséquence d'évènements passés commençant à la mort de l'organisme, en passant par son enfouissement, sa fossilisation, son exhumation, sa découverte ainsi que sa publication et son intégration dans la base de données. Au cours de ce « sampling event », nous comprenons que de nombreux facteurs peuvent s'opposer à l'enregistrement de l'occurrence, comme un milieu peu favorable à la préservation et à la fossilisation (et tous les aspects que cela implique), en passant par les biais environnementaux (ex : conditions d'accès à un gisement), jusqu'aux biais humains comme l'intérêt préférentiel d'un groupe fossile par rapport à un autre, l'intérêt d'un mode de préservation, etc. La somme de ces biais dans l'enregistrement du signal fossile est alors considérée comme le facteur de causalité du constat de la biodiversité actuelle, et ce biais est alors estimé à partir de la valeur du taux d'échantillonnage ou « sampling rate » (noté λ_i). Un taux d'échantillonnage élevé pour un taxon indique que le biais général est plus faible que celui d'un taxon ayant un taux d'échantillonnage faible. Pour des raisons mathématiques dues à la loi de Poisson, les estimations ne peuvent être faites qu'à partir d'une matrice où au moins un des taxons possède un nombre d'occurrences supérieur à 1. Il est important de souligner que nous considérons ici que le taux

d'échantillonnage est le même pour tous les taxons d'un même clade étudié pour un même intervalle de temps : on dit que le taux d'échantillonnage est spécifique au temps (« time-specific ») mais pas spécifique au taxon (« not species-specific »). Et comme le taux d'échantillonnage est estimé par million d'années, les valeurs sont directement comparables entre des intervalles géologiques de durées inégales. Ce taux peut lui-même être transformé en une probabilité spécifique pour un intervalle de temps donné, et ainsi prendre en compte de manière appropriée la durée de l'intervalle.

Le taux d'échantillonnage permet ainsi de calculer la probabilité binomiale de détection ou « sampling probability » (notée $p_{\text{binom},t}$) qui est la probabilité de détection d'un taxon présent au cours d'un intervalle donné, pour la lignée considérée. Dans notre cas les intervalles correspondent aux Étages chronostratigraphiques. La probabilité binomiale est alors dite « stage-specific »).

Il est donc important de noter que le taux d'échantillonnage et la probabilité binomiale de détection sont deux choses bien différentes. Le taux d'échantillonnage indique le nombre d'observations (= d'occurrences) par taxon d'une lignée dans le temps, et s'exprime donc en unité d'observations par taxon et par million d'années, tandis que la probabilité binomiale est une valeur comprise entre 0 et 1 qui exprime la probabilité de détection d'un taxon qui existait au cours d'un intervalle déterminé pour la lignée étudiée.

Enfin, la valeur de la « richesse vraisemblable » ou « true richness » peut ensuite être calculée en maximisant les probabilités binomiales, elles-mêmes estimées à partir du taux d'échantillonnage, en utilisant les valeurs les plus vraisemblables (« maximum-likelihood estimates »). Pour quantifier l'incertitude des estimations, la relation entre la distribution χ^2 et les profils de probabilité logarithmique a été utilisée et ont permis de définir les limites de confiance de l'estimation du maximum de vraisemblance. Le détail de la modélisation et les formules associées sont disponibles dans [Starrfelt & Liow \(2016\)](#).

En résumé, l'application TRiPS donne des estimations en maximum de vraisemblance du taux d'échantillonnage (= nombre d'observations par taxon et par million d'années), qui permet d'estimer une probabilité binomiale (= probabilité de détection d'un taxon qui existait au cours d'un intervalle déterminé), permettant elle-même d'estimer une richesse spécifique « vraisemblable » pour une lignée considérée et dans différents intervalles de temps donnés. Les intervalles de confiance du maximum de vraisemblance ont par ailleurs été estimés.

3.4. Exécution des analyses

L'ensemble des analyses ont été réalisées sous R ([Core Team, 2020](#)). Les codes et le script nécessaires à l'exécution des analyses est disponible sur Dryad (<http://datadryad.org/resource/doi:10.5061/dryad.86922>).

Chapitre 3 : Taxonomie

Section : Résultats

Tableau 2. Inventaire des identifications des fourmis myrmicines dans l'ambre de la Baltique. Les numéros d'identification et les déterminations restent provisoires et ne doivent pas être considérées comme valides au sens de l'ICZN (à l'exception de la dernière occurrence). Abréviations : g., gyne ; w., ouvrière ; m.w., ouvrière major.

Numéro ID	Genre	Espèce	# / Caste	Statut	Collection	Organisme dépositaire	Remarque
MAIG 1231b	<i>Carebara</i>	<i>antiqua</i>	1 m.w.	Non publié	non mentionnée	Museum of Amber Inclusions, Université de Gdańsk, Pologne (MAIG)	Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
MAIG 1237	<i>Carebara</i>	<i>antiqua</i>	1 m.w.		non mentionnée		Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
MAIG 2595	<i>Monomorium ?</i>	sp.1	1 w.		Collection Plota		Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
MAIG 4025	<i>Monomorium ?</i>	sp.1	2 w.		Collection Koteia		Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
MAIG 5471	<i>Pheidole</i>	sp.1	1 m.w.		non mentionnée		Le genre n'a pas été décrit dans l'ambre balte (voir Dubovikoff, 2011 et Perkovsky, 2016).
MAIG 4370	<i>Fallomyrma</i>	sp.1	2 w.		Collection Marek Trocha		Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
MAIG 2072	<i>Eocenomyrma</i>	sp.1	1 w.		Collection Wojtkiewicz		Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
HJF 3	<i>Temnothorax</i>	<i>petiolata?</i>	1 w.		H.-J. Freiheit	Collection privée	Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
HJF 7	<i>Myrmica?</i>	sp.1	1 w.		H.-J. Freiheit	Collection privée	Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
CCHH 1558-1	<i>Myrmica</i>	<i>intermedia?</i>	1 w.		Collection Hoffeins	-	Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte. L'holotype a été probablement perdu selon Radchenko et al. (2007) . Problème de synonymie.
CCHH 599-3	<i>Myrmica</i>	<i>intermedia?</i>	1 w.			-	
CCHH 1005-7	<i>Myrmica</i>	<i>rudis?</i>	1 g.?			-	
CCHH 215-1	<i>Vollenhovia ?</i>	sp.1	1 w.			-	Le taxon a déjà été décrit dans l'ambre balte.
CCHH 1628-6	<i>Thanacomyrmex</i> gen. nov.	<i>hoffeinsorum</i> sp. nov.	1 w.		Holotype	Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Allemagne (SDEI)	Le morphotype était inconnu et constitue un nouveau genre éteint. Celui-ci a fait l'objet d'une publication (Chény et al., 2019).

4. Résultats

4.1. Ambre de la Baltique

4.1.1. Inventaire des déterminations

4.1.1.1. Synthèse

Dans le cadre d'une collaboration entre l'Université Rennes 1 et l'Université de Gdańsk (Pologne), une fraction du matériel balte conservé au Museum of Amber Inclusions (MAIG) a été rendue accessible. Plusieurs fragments d'ambre contenaient effectivement des fourmis myrmicines non identifiées, potentiellement intéressantes au regard de ce travail. Le tableau 2 résume l'ensemble des identifications du matériel balte effectuées dans le cadre de ce travail.

Parmi la quinzaine de fragments en notre disposition, nous avons identifié 9 genres différents, ce qui est un chiffre relativement élevé sur un si faible échantillonnage. De ces occurrences, nous avons déterminé 2 genres éteints « typiques » du gisement balte puisqu'il s'agit d'*Eocenomyrma* (Fig. 32A) et de *Fallomyrma* (Fig. 32B). Les morphotypes ne correspondent cependant pas tout à fait aux espèces déjà décrites, nous aurions donc affaire à de nouvelles espèces éteintes.

Concernant le reste des occurrences, nous avons identifié 6 genres actuels correspondant à 4 tribus (sensu [Ward et al., 2015](#)) : *Myrmica* (Fig. 32C) pour les Myrmicini, *Monomorium* pour les Solenopsidini, *Pheidole* (Fig. 32D) pour les Attini et enfin *Carebara*, *Vollenhovia* et *Temnothorax* (Fig. 32E) pour les Crematogastrini. Enfin, une dernière occurrence (CCHH 1628-6, Tableau 2, Fig. 32F) nous a particulièrement intriguée car elle ne correspondait à aucun morphotype connu dans l'ambre balte. Nous reviendrons sur cette dernière occurrence par la suite.

4.1.1.2. *Fallomyrma*

La découverte du genre éteint *Fallomyrma* dans l'ambre de la Baltique est une demi-surprise. Le genre fut décrit par [Dlussky & Radchenko \(2006a\)](#) à partir de spécimens préservés dans l'ambre éocène de Rovno (Ukraine), l'ambre danois (= scandinave), et l'ambre oligocène de Bitterfeld (Allemagne). Des espèces supplémentaires ont ensuite été décrites de l'ambre de Rovno par [Radchenko & Dlussky \(2018a\)](#). Le genre n'avait curieusement jamais été décrit dans l'ambre balte *stricto sensu*, c'est-à-dire celui provenant de la Péninsule de Sambie (Russie) et de la baie de Gdańsk (Pologne), malgré la quantité considérable de matériel étudié. [Wheeler \(1915\)](#) a par ailleurs examiné près de 10 000 inclusions provenant d'une grande collection d'ambre de la Baltique, et n'a jamais mentionné la présence de ce morphotype. Compte tenu du fait que le nombre d'inclusions de fourmis étudiées provenant de l'ambre balte (*str.s.*) est au moins cinq fois supérieur à la somme des trois gisements d'ambre susmentionnés, plusieurs auteurs ([Dlussky & Rasnitsyn, 2009](#) ; [Radchenko & Dlussky, 2018a](#)) ont suggéré que cette absence présumée était un argument solide d'une véritable absence de *Fallomyrma* de la région balte. La découverte de *Fallomyrma* après des années « d'absence » apparente du registre fossile de l'ambre de Gdańsk est la preuve qu'il ne faut jamais considérer une absence de preuve comme une preuve d'absence, et ce, malgré des statistiques jouant clairement en défaveur d'une telle hypothèse.

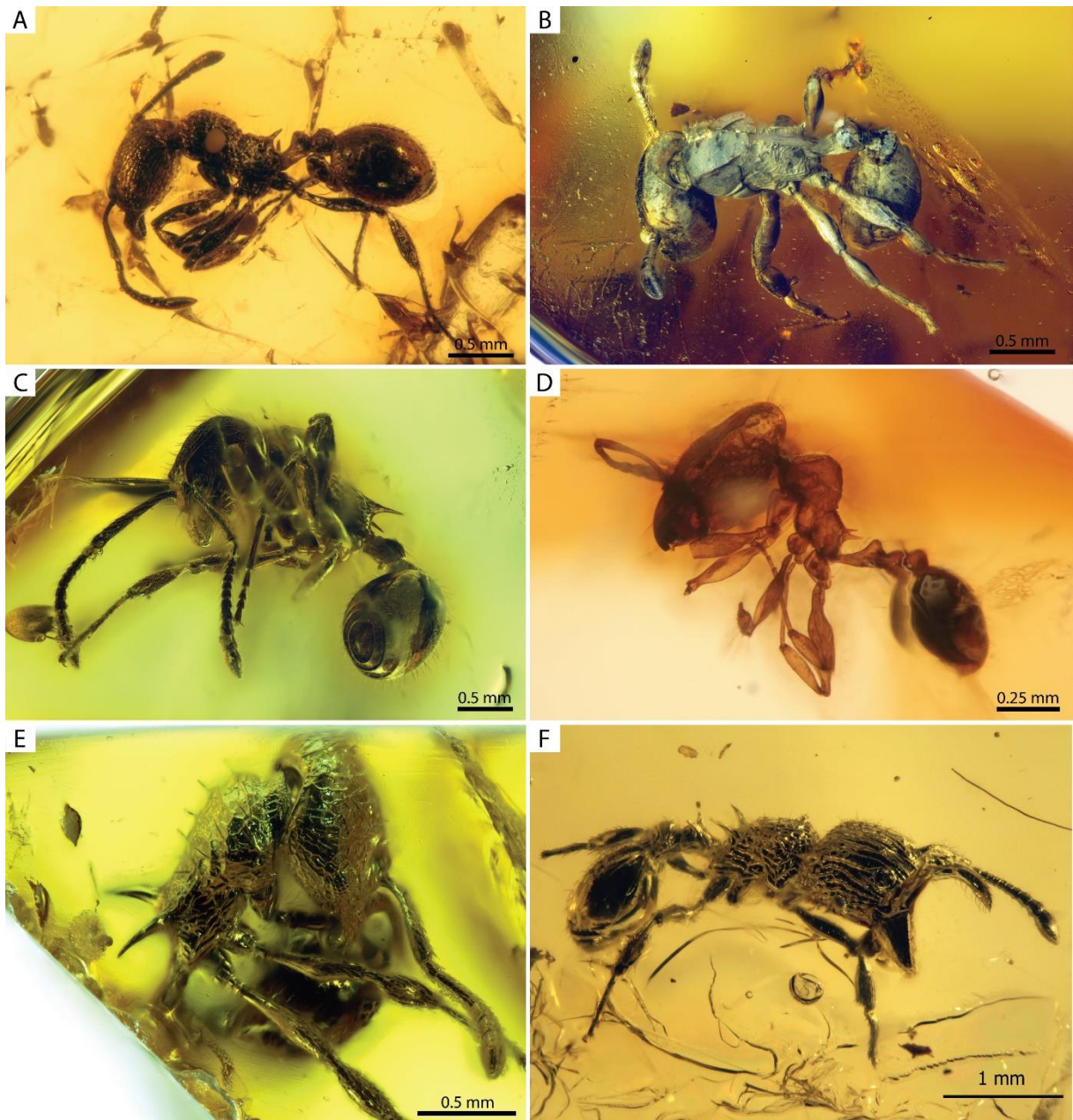


Figure 32. Aperçu des fourmis myrmicines issues du matériel étudié de l'ambre de la Baltique (Éocène, 38-34 Ma). A, *Eocenomyrma* (ouvrière MAIG 2072) ; B, *Fallomyrma* sp. (ouvrière CJ-BA08, coll. Jouault) (numéro provisoire, voir Chény *et al.* [*Fallomyrma*], *in prep*) (Annexe B1) ; C, *Myrmica* sp. (ouvrière HJF 7), dont certains individus peuvent être assignés à *M. intermedia* ; D, *Pheidole* sp. (ouvrière major MAIG 5471) ; E, *Temnothorax* sp. (ouvrière HJF 3) ; F, ouvrière indéterminée, ensuite assignée au genre et à l'espèce éteints *Thanacomyrmex hoffeinsorum* (voir Chény *et al.*, 2019).

La présence de *Fallomyrma* aux alentours de Gdańsk et Kaliningrad offre un nouveau regard sur la distribution géographique du genre, supposée plus restreinte et absente de la zone de production primaire d'ambre balte. Cette nouvelle occurrence réduit également la différence de diversité générique avec les autres gisements (Rovno, Bitterfeld etc.). Le genre ne peut en revanche plus être utilisé comme indicateur d'une origine autochtone des ambres européens comme le considéraient les précédents auteurs. Nous proposons également la description d'une nouvelle morphospèce de *Fallomyrma* à partir de ce matériel d'étude, que nous comparons avec les autres morphotypes du genre. Le travail taxonomique (Chény *et al.* [*Fallomyrma*], *in prep.*) est en cours de finalisation et fera l'objet d'une soumission à publication dans les prochains mois. Nous rendons accessible le manuscrit en annexe B1.

4.1.1.3. Une étrange occurrence

Du matériel balte étudié, seule une occurrence (CCHH 1628-6, Tableau 2, Fig. 32F) ne correspondait à aucun morphotype générique connu. Ce nouveau morphotype d'ouvrière partage des similitudes avec le genre éteint *Parameranoplus* Wheeler, également connu de l'ambre balte, et les genres actuels *Pristomyrmex* Mayr et *Acanthomyrmex* Emery, suggérant le placement du nouveau fossile dans le groupe de genres Myrmecina, parmi la tribu Crematogastrini. Nous avons donc assigné l'ouvrière à un nouveau genre et une nouvelle espèce de Myrmicinae, décrite comme *Thanacomymex hoffeinsorum* gen. et sp. nov. Ce travail a fait l'objet d'une publication (Chény *et al.*, 2019, manuscrit disponible [en ligne](#) et en accès libre). Cette nouvelle découverte souligne la grande diversité de fourmis myrmicines ayant évolué dans les forêts paléogènes d'Europe, et pour lesquelles la fin de l'Éocène constitue la première radiation majeure constatée du groupe couronne des Myrmicinae.

4.1.1.4. Genres actuels

Concernant les occurrences de lignées actuelles, les genres *Carebara*, *Monomorium*, *Myrmica* et *Vollenhovia* ont déjà fait l'objet d'une description dans l'ambre de la Baltique (Mayr, 1868 ; Wheeler, 1915 ; Radchenko *et al.*, 2007). Les spécimens ouvrières *Carebara* et *Myrmica* sont très probablement assignables respectivement à *C. antiqua* et *M. intermedia*, mais les morphotypes de *Monomorium* et *Vollenhovia* ne semblent correspondre à aucune espèce décrite, il s'agirait donc de nouvelles espèces éteintes. En revanche, l'identification d'une ouvrière major *Pheidole* est particulièrement intéressante. Cette découverte est discutée en détail dans la section suivante.

4.1.2. Discussion générale

Malgré la faible quantité de matériel étudié, l'étude de l'ambre balte a réservé quelques découvertes intéressantes et a permis de combler quelques lacunes du registre fossile. Outre le fait que de nouveaux morphotypes ont été découverts pour certains genres actuels (*Monomorium* et *Vollenhovia*), le genre *Fallomyrma* a finalement été découvert dans l'ambre balte de la baie de Gdańsk-Kaliningrad, qui avait été jusqu'ici présumé absent par différents auteurs.

Le genre *Thanacomymex* a été nouvellement décrit, et se rapproche étroitement des genres comme *Pristomyrmex* et *Acanthomyrmex* (Crematogastrini), que l'on retrouve aujourd'hui principalement dans les régions tropicales ou subtropicales, et plus particulièrement dans les biorégions indomalayenne et australasienne (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). Nous pensons que l'étroite similarité entre *Thanacomymex* et *Acanthomyrmex* ou *Pristomyrmex* n'est pas due à une simple coïncidence ou à un effet de convergence. *Pristomyrmex* était d'ailleurs déjà connu dans l'ambre éocène danois (Dlussky et Radchenko, 2011 ; Radchenko et Dlussky, 2018b), tandis qu'aujourd'hui les espèces actuelles sont presque exclusivement restreintes aux régions tropicales africaines et asiatiques. Le genre *Vollenhovia* que nous avons pu observer dans l'ambre balte est lui aussi actuellement restreint à la région australasienne. Cependant, du fait de l'absence de registre paléontologique dans les actuelles régions tropicales, il est impossible de savoir si ces genres étaient déjà présents dans ces régions à l'Éocène. Nous ne pouvons donc pas déterminer si leur distribution actuelle résulte d'une restriction (= distribution relictuelle) due à la réduction progressive des latitudes tropicales, ou si les lignées paléarctiques ont migré progressivement vers les régions indomalayenne et australasienne, en suivant la réduction de la zone tropicale.

Néanmoins, la paléomyrmécofaune de l'ambre de la Baltique présente des affinités remarquables avec la myrmécofaune actuelle de ces régions, avec notamment de fortes similitudes dans leur composition générique (Guénard *et al.*, 2015). Ces nouvelles occurrences renforcent ainsi l'hypothèse d'un milieu tropical en Europe à la fin de l'Éocène. Pourtant, les fossiles végétaux décrits indiquent plutôt une variété de milieux forestiers mésophytiques et de marais sous un climat tempéré chaud (Sadowski *et al.*, 2017). Ce constat supposerait donc un âge plutôt Priabonien (38-34 Ma) que Lutétien (48-41 Ma) pour l'ambre balte, puisque le Lutétien coïncide avec le MECO ou « Middle Eocene Climatic Optimum » (~40 Ma) qui fut un intervalle transitoire de réchauffement climatique pendant le refroidissement progressif du Paléogène, favorisant ainsi l'extension des biomes tropicaux sous de plus hautes latitudes (Bijl *et al.*, 2010 ; Bohaty *et al.*, 2009). Nous émettons ici l'hypothèse que la paléobiodiversité enregistrée dans l'ambre balte est un héritage de l'optimum climatique du milieu de l'Éocène, et probablement des précédents épisodes hyperthermiques (PETM et ETM 2-3)²³. Les genres éteints comme *Fallomyrma* ou encore *Thanacomymex* ont probablement disparu à la suite du long refroidissement entamé dès le début de l'Éocène. La chute brutale des températures due à la glaciation antarctique à la transition de l'Éocène-Oligocène a sans doute marqué un tournant définitif vis-à-vis de ces lignées éocènes qui n'apparaissent plus dans le registre fossile de l'Oligocène. Nous discutons en détail de ces aspects écologiques dans Chény *et al.* (2019). La récente découverte d'un gisement à ambre

²³ PETM signifie « Paleocene-Eocene Thermal Maximum » (connu aussi sous le nom ETM 1) c'est-à-dire le Maximum Thermique du Paléocène-Éocène, est un événement hyperthermique soudain qui a provoqué un réchauffement global de la planète il y a environ 56 millions d'années. ETM 2-3 signifie « Eocene Thermal Maximum » c'est-à-dire le Maximum Thermique de l'Éocène 2 et 3 survenus respectivement à -54 et -52 Ma, qui sont des épisodes similaires.

fossilifère de l'Éocène basal d'Inde (Barden *et al.*, 2016 ; Rust *et al.*, 2010) et du Miocène de Chine (Chény *et al.*, 2018 ; Zheng *et al.*, 2019), aideront sans doute à élucider en partie la question.

Enfin, la découverte hypothétique du genre *Pheidole* dans l'ambre balte est d'une importance majeure vis-à-vis de la tribu Crematogastrini. Hypothétique car la prudence est de rigueur : le genre a déjà été décrit par deux fois dans l'ambre balte par le passé, avant d'être successivement invalidé. Le premier cas est *P. cordata* (Holl, 1829) qui est aujourd'hui classée en *incertae sedis* parmi les Myrmicinae faute de pouvoir réexaminer le matériel type supposé perdu (Casadei-Ferreira *et al.*, 2019). La seconde en date est *P. rasnitsyni* par Dubovikoff (2011) pour laquelle Perkovsky (2016) a révélé, d'après une communication personnelle avec l'auteur original, que la résine fossile était en fait du copal pléistocène et non de l'ambre éocène. Nous ne savons cependant pas comment ni pourquoi Dubovikoff s'est finalement rendu compte que la résine n'était pas de l'ambre mais du copal, et ceci bien après la publication de ses travaux de recherche. Au regard des évènements, il est prudent de ne pas considérer notre détermination comme une occurrence valide tant que des analyses chimiques n'ont pas confirmé la nature de la résine fossile. Cette découverte serait pourtant capitale pour ce genre hyper-diversifié de la tribu Attini. Le genre *Pheidole* appartient aux Attini qui ont une origine néotropicale-néarctique supposée (Ward *et al.*, 2015) et dont le groupe-couronne apparaîtrait entre -40 et -25 Ma en région néarctique. Les lignées paléarctiques n'apparaîtraient qu'à partir de -15 Ma. Si la présence de *Pheidole* était cette fois bien attestée, cela repousserait l'origine de la lignée paléarctique (et plus généralement celle du genre) de plus de 20 millions d'années.

Si l'on prend en compte les occurrences encore non décrites mais citées par Radchenko (2020) ainsi que les données issues de notre matériel d'étude, nous estimons à environ 90 espèces myrmicines connues actuellement dans l'ambre éocène d'Europe. Et cinq des six tribus (sensu Ward *et al.*, 2015) sont donc déjà connues au Priabonien (38-34 Ma) dans la région paléarctique : Myrmicini, Solenopsidini, Attini (si *Pheidole* est avérée) et Crematogastrini. On comptabilise également 13 genres éteints (54%). D'après Chény *et al.* (2019), les fourmis myrmicines représentent près de 40% du registre myrmécologique dans l'ambre balte, que ce soit en nombre de genres ou d'espèces. Les genres les plus diversifiés (en incluant les données non publiées citées par Radchenko, 2020) seraient *Temnothorax* (17 sp.), *Myrmica* (8 sp.), *Monomorium* (8 sp.), *Aphaenogaster* (7 sp.), et *Carebara* (5 sp.).

Au regard du registre myrmécologique dans son ensemble, on peut enfin se questionner sur la véritable abondance de l'époque, aussi bien en termes d'espèces que d'individus. Alors que les genres de myrmicines ne sont connus que par quelques dizaines d'individus (ex : *Eocenomyrma* ~20 ; *Fallomyrma* ~50 ; *Monomorium* et *Temnothorax* ~100), certaines sous-familles sont représentées par plusieurs centaines voire des milliers d'individus. Pour exemple, la somme des genres les plus abondants chez les Dolichoderinae (*Ctenobethylus*, *Yantaromyrmex*) et les Formicinae (*Formica*, *Lasius*) atteint les 4 000 individus (Radchenko, 2020).

Tableau 3. Inventaire des identifications des fourmis myrmicines dans l'ambre de République dominicaine. Les numéros d'identification et les déterminations restent provisoires et ne doivent pas être considérées comme valides au sens de l'ICZN. Abréviations : g., gyne ; m, mâle ; w., ouvrière.

Numéro ID	Genre	Espèce	Nombre / Caste	Statut	Collection	Organisme dépositaire	Remarque
DR-01	<i>Solenopsis</i>	sp.1	1 w.	Non publié - Article en préparation	Collection IGR	Institut Géologique de Rennes, Université Rennes 1, France	Le taxon a été mentionné par Wilson (1985b, 1988) mais les spécimens n'ont jamais été réexaminés ou décrits. Le matériel provient de 4 localités : Palo Alto, Palo Quemado, Cotui Mine and Los Cacao Mine, République dominicaine, Hispaniola. Pour plus de détails, se reporter à l'article en cours de rédaction (Chény et al. [Solenopsis], in prep.) (Annexe B2).
MCZ-PALE 33942 (1 w.), 33944 (1 w.), 33947 (1 w.), 33948 (4 w.), 33949 (1 w.), 33952-1 (1 w.), 33953 (1 w.)			10 w.		Collection MCZ-PALE	Museum of Comparative Zoology, Université Harvard, Cambridge, U.S.A.	
MCZ-PALE 33943, 33946		sp.1?	2 g.				
MCZ-PALE 33952-2		sp.1?	1 m.				
MCZ-PALE 33950		<i>Solenopsis</i>	sp.2		1 w.		
MCZ-PALE 33945, 33951	<i>Monomorium?</i>	sp.	2 w.			Si la détermination est avérée, le taxon n'est pas connu dans l'ambre dominicain.	
DA-MU-1 DA-MU-2	<i>Crematogaster</i>	sp.1	2 w.	Non publié	Collection Muller - Loan VII 2017	Aucun organisme dépositaire - Collection privée	Le taxon a été mentionné par Blaimer (2012) et Ward et al. (2015) mais n'a jamais fait l'objet d'une description formelle.
DA-MU-3	<i>Solenopsis?</i>	sp.	1 g.				
DA-MU-4	Genre indéterminé	sp.	1 w.				Le morphotype ne semble pas connu dans l'ambre dominicain mais se rapproche d' <i>Ochetomyrmex</i> ou de <i>Tranopelta</i> .
DA-MU-5 (1 w.) DA-MU-6 (1 w.) DA-MU-7 (2 m.w.)	<i>Pheidole</i>	<i>tethepa?</i>	3 w.				Le taxon a déjà été décrit, et le morphotype se rapproche de <i>Pheidole tethepa</i> .
DA-MU-8 (1 w.) DA-MU-9 (1 w.) DA-MU-10 (1 w.)	<i>Cephalotes</i>	sp.1 sp.2 cf. squamosus?	3 w.				Le taxon a déjà été décrit mais deux des trois morphotypes semblent différer des espèces déjà décrites.

4.2. Ambre de République dominicaine

4.2.1. Inventaire des déterminations

4.2.1.1. Synthèse

Le Museum of Comparative Zoology de l'Université Harvard (Cambridge, U.S.A.) abrite dans ses locaux une collection historique considérable d'ambre de République dominicaine. Une partie de ce matériel a été étudiée et décrite par [Wilson \(1985b\)](#), qui discute de l'évolution biogéographique des fourmis antillaises. Ce présent travail s'est penché sur une partie du matériel non décrit qui a été mentionné pour la première fois par [Wilson \(1985b\)](#). Du matériel additionnel provenant d'une collection privée a également été étudiée. Le tableau 3 résume l'ensemble des identifications du matériel dominicain effectuées dans le cadre de ce travail.

Parmi la vingtaine de fragments en notre disposition, nous avons identifié 4 genres actuels avec certitude : *Solenopsis* (Fig. 33A-C), *Crematogaster* (Fig. 33D), *Pheidole* et *Cephalotes* (Fig. 33E). Aucun genre éteint n'a été observé.

Le genre *Crematogaster* a déjà été mentionné par [Blaimer \(2012\)](#), une occurrence qui a d'ailleurs pu être utilisée pour la phylogénie de [Ward et al. \(2015\)](#), mais l'occurrence n'a jamais fait l'objet d'une description formelle. La détermination des deux spécimens de *Crematogaster* a été relativement simple, car ils ont été préservés dans une position qui est typique de la caste ouvrière de la lignée : le spécimen DA-MU-2 (Fig 33D) avec le gastre relevé au-dessus du propodéum, l'illustre parfaitement.

Le genre *Solenopsis* a également été mentionné sans aucune description. Nous revenons par la suite plus en détail sur cette occurrence.

Les genres *Cephalotes* et *Pheidole* ont quant à eux fait l'objet de plusieurs descriptions, et les morphotypes observés se rapprochent respectivement de *Pheidole tethepa* et de *Cephalotes squamosus*. Quelques ouvrières *Cephalotes* (DA-MU-8 et 9, Fig. 33E) présentent toutefois de légères différences morphologiques et semblent ne correspondre à aucun morphotype connu. Il pourrait donc s'agir d'un nouveau morphotype.

Deux occurrences (MCZ-PALE 33945 et 33951) pourraient potentiellement être assignées à *Monomorium* mais la distinction morphologique entre ce genre et *Solenopsis* est ténue et l'assignation reste incertaine. Si l'assignation à *Monomorium* devait se vérifier, ces fossiles constitueraient la première occurrence biogéographique en périphérie de la région néarctique et néotropicale.

Quant à l'occurrence DA-MU-4, nous n'avons pas pu rattacher le morphotype d'une telle ouvrière à un morphotype connu, bien qu'il se rapproche des genres *Ochetomyrmex* ou *Tranopelta*. Nous préférons donc attendre une étude plus approfondie du spécimen.

La tribu Solenopsidini est donc représentée par *Solenopsis* (et hypothétiquement *Monomorium*), les Crematogastrini par *Crematogaster*, et les Attini par *Pheidole* et *Cephalotes*. Trois tribus sur six sont donc représentées dans notre matériel d'étude, la tribu Myrmicini, Pogonomyrmecini et Stenammini sont ici absentes.

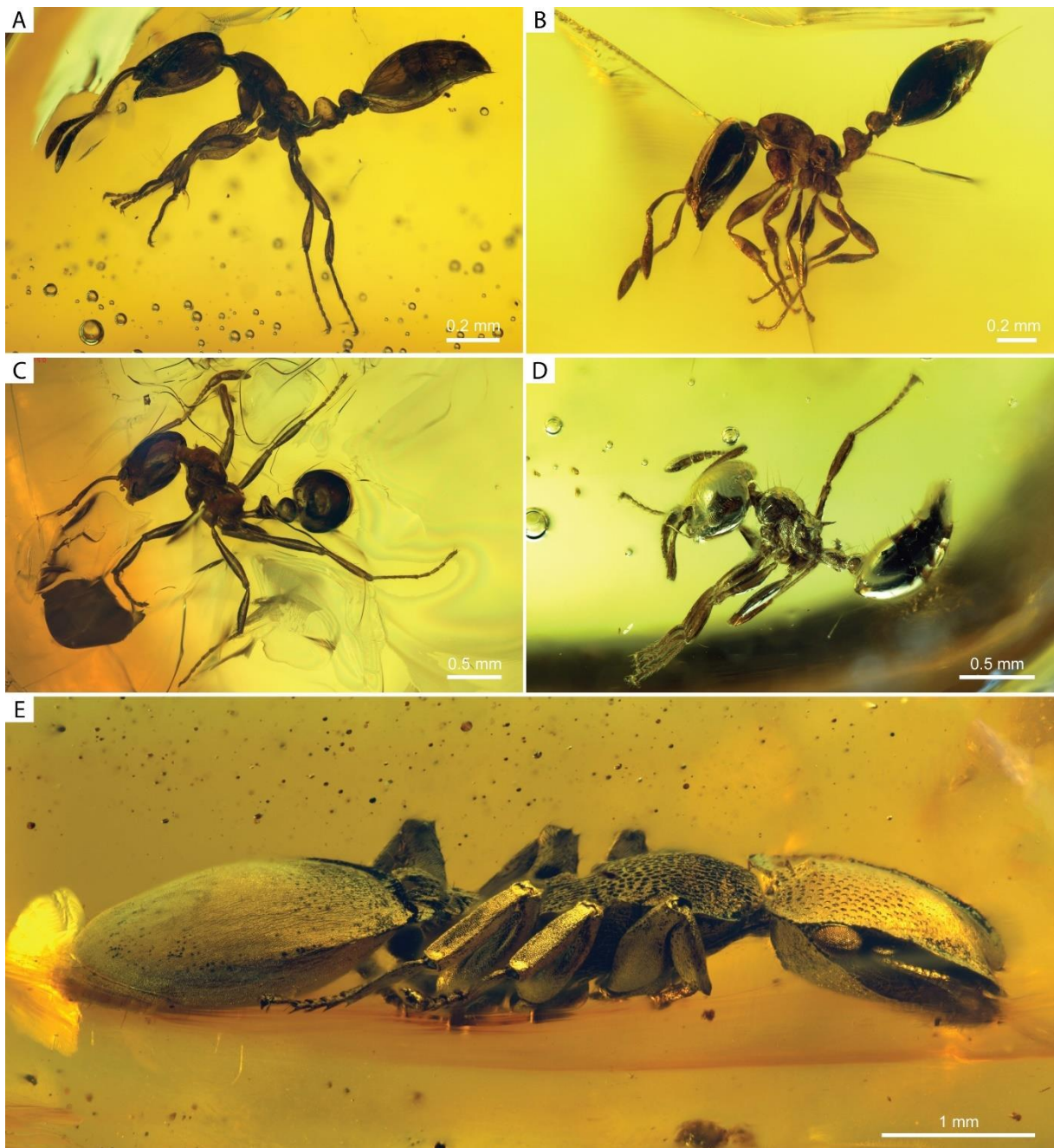


Figure 33. Aperçu des fourmis myrmicines issues du matériel étudié de l'ambre de République dominicaine (Miocène, 20-16 Ma). A, *Solenopsis* sp.1 (ouvrière IGR-DR01) ; B, *Solenopsis* sp.1 (ouvrière MCZ-PALE 33949) ; C, *Solenopsis* sp.2 (ouvrière MCZ-PALE 33950). Les occurrences (A) et (B) constituent le morphotype 1, et (C) le morphotype 2 ; D, *Crematogaster* sp.1 (ouvrière DA-MU-2) en vue latérodorsale. Notez la position défensive du spécimen avec le gastre relevé, qui est un comportement typique de la caste ouvrière du genre ; E, *Cephalotes* sp.1 (ouvrière DA-MU-9).

4.2.1.2. *Solenopsis*

4.2.1.2.1. Détermination

Le genre *Solenopsis* était mentionné par [Wilson \(1985b, 1988\)](#) mais les spécimens n'avaient jamais été réexaminés ou décrits. L'examen de ce matériel historique a confirmé les observations faites par cet auteur, et nous avons par ailleurs pu identifier deux morphotypes distincts parmi les ouvrières. Pour l'assignation à un complexe d'espèces, nous avons suivi la clé de détermination fournie par [Pacheco & Mackay \(2013\)](#).

Le premier morphotype (Fig. 33A-B) présente une combinaison unique de caractères qui ne nous permettent pas de le rattacher à un complexe d'espèces en particulier. Il rassemble des particularités des complexes *pygmaea*, *brevicornis*, et *molesta*. Nous excluons une possible attribution aux complexes *geminata*, *wasmannii* ou *fugax*. Le second morphotype (Fig. 33C) combine quant à lui de grands yeux et un large postpétiole globuleux qui est typique des espèces du complexe *globularia*. L'avis de Dietrich Gotzek, spécialiste du genre, après examen des photographies, a confirmé que ces déterminations étaient les plus vraisemblables. L'étude taxonomique des ouvrières *Solenopsis* fait l'objet d'une publication en cours de finalisation ([Chény et al., \[Solenopsis\], in prep.](#)). Nous rendons accessible le manuscrit en annexe B2.

4.2.1.2.2. Discussion

Solenopsis est un des genres les plus diversifiés parmi les fourmis myrmicines. D'après [Ward et al. \(2015\)](#), cette lignée serait apparue en région néotropicale entre -45 et -30 Ma. Depuis, quelques-unes de ces espèces ont été répandues involontairement par l'homme sur l'ensemble du globe terrestre par le biais des échanges commerciaux, devenant de véritables fléaux pour certaines régions, causant des dommages environnementaux aussi bien sur la diversité que sur les infrastructures (voir [Lach & Hooper-Bui, 2010](#) pour une synthèse sur les conséquences des espèces de fourmis invasives). La compréhension de leur évolution biogéographique est donc un enjeu majeur.

Plusieurs espèces fossiles ont déjà été décrites par le passé, en particulier des compressions de l'Oligocène, mais ces occurrences étaient, d'une part, limitées au Paléarctique, et d'autre part, restent plus qu'incertaines puisqu'elles n'ont jamais fait l'objet d'un réexamen. En revanche, [Solórzano Kraemer \(2007\)](#) a récemment fait mention d'ouvrières fossiles dans l'ambre mexicain de Simojovel, un gisement d'ambre supposé contemporain (ou proche) de l'ambre dominicain, mais le morphotype n'a malheureusement pas été décrit. Nous ne pouvons donc pas comparer notre matériel avec celui de l'ambre mexicain. Pour plus de détails sur le registre fossile du genre *Solenopsis*, se reporter à l'article en cours de rédaction mentionné plus avant.

Ces deux morphotypes feront l'objet de la première description formelle du genre dans l'ambre, et en particulier dans l'ambre de République dominicaine. Et si l'existence d'un écart temporel (= stratigraphique) et/ou géographique pourrait expliquer la présence de deux morphotypes distincts, l'hypothèse semble plutôt exclue dans notre cas. Les ouvrières au morphotype 1 proviennent de 4

localités différentes : Palo Alto, Palo Quemado, Cotui Mine and Los Cacao Mine. Quant à l'ouvrière au morphotype 2, elle provient de Cotui Mine, gisement où des ouvrières au morphotype 1 ont également été observées. L'hypothèse d'un écart stratigraphique important entre les dépôts et donc de ces morphotypes semble ici être infirmée, puisque leur co-occurrence indique logiquement une contemporanéité.

4.2.2. Discussion générale

L'étude de l'ambre dominicain a tenu ses promesses. Outre le fait de potentiels nouveaux morphotypes, les mentions historiques de [Wilson \(1985b, 1988\)](#) pour les genres *Crematogaster* et *Solenopsis* ont été confirmées par le réexamen de cette infime portion du matériel qui n'a fait jusqu'à présent l'objet d'aucune publication taxonomique. Pourtant, ces deux genres, appartenant respectivement au Crematogastrini et au Solenopsidini, sont des lignées majeures chez les fourmis myrmicines, avec plusieurs centaines d'espèces actuelles réparties sur l'ensemble de la planète.

Concernant *Crematogaster*, la future description de cette nouvelle occurrence est d'une importance majeure pour l'histoire évolutive du groupe. Tout d'abord, le registre fossile de *Crematogaster* est relativement pauvre au regard de sa biodiversité actuelle. De ces représentants fossiles, seuls trois taxons ont été décrits : *C. aurora*, basée sur une gyne en compression de la Kishenehn Formation (Lutétien, 48-41 Ma) ([LaPolla & Greenwalt, 2015](#)) ; *C. primitiva* basé sur un mâle dans l'ambre de Rovno (Priabonien, 38-34 Ma) ([Radchenko & Dlussky, 2019](#)) ; *C. praecursor* basé sur un mâle historiquement décrit dans l'ambre sicilien (âge incertain, 34-14 Ma, pour plus de détail voir [Ragazzi & Roghi, 2014](#)) par [Emery \(1891\)](#). En résumé, aucune ouvrière fossile de la lignée *Crematogaster* n'a jamais été décrite. Dans l'ambre de République dominicaine nous avons identifié une ouvrière parfaitement préservée dans une position défensive qui est typique de la caste ouvrière des lignées actuelles. L'observation d'un tel comportement chez un représentant fossile est capitale puisqu'elle permet de supposer que ce type comportement date au minimum de 20 millions d'années. Ceci suppose que le comportement génétiquement programmé chez certaines de ces lignées aurait été conservé durant cet intervalle de temps et donc que les mœurs comportementales sont ici très conservatrices.

Quant à *Solenopsis*, l'un des morphotypes identifiés n'a pas pu être rattaché à un complexe en particulier, car il présentait des attributs connus dans plusieurs de ces groupes d'espèces. C'est sans doute le signe d'une lignée éteinte, ou bien d'une lignée qui a « évolué » en une des lignées que nous connaissons actuellement. L'autre morphotype a quant à lui pu être rattaché au complexe *globularia*, ce qui implique que l'apparition de cette lignée (si la monophylie du groupe se vérifiait) date au moins de l'âge de l'ambre dominicain, c'est-à-dire du début du Miocène, et plus précisément du Burdigalien (16-20 Ma).

La publication d'études taxonomiques est cruciale pour la recherche, en particulier pour les paléontologues et les phylogénéticiens qui souhaiteraient intégrer des occurrences fossiles en tant que points de calibration dans leurs analyses phylogénétiques. L'absence de description formelle induit

inévitablement le risque que l'occurrence seulement mentionnée par un auteur ne soit pas considérée et mise de côté par principe de précaution, ou tout simplement qu'elle ne soit pas détectée lors de la compilation de la base de données. La publication d'un travail taxonomique rigoureux est donc plus que nécessaire.

Enfin, soulignons aussi que l'étude morphologique de lignées telles que *Solenopsis*, *Monomorium* ou *Carebara*, est un véritable challenge pour le taxonomiste même averti. La discrimination morphologique de ces genres est déjà un premier défi en soi, leur taille minuscule (voir la barre d'échelle du morphotype 1 de *Solenopsis* en Fig. 33 pour exemple) ne facilite en rien leur identification sous stéréomicroscope²⁴. Ceci s'additionnant aux limites d'observation de spécimens figés dans de l'ambre parfois peu translucide, n'arrange rien au problème. La difficulté de déterminer avec certitude un morphotype dans de tels cas est grande, mais l'effort en vaut souvent la chandelle, comme nous l'avons vu et nous le verrons encore par la suite.

²⁴ L'observation et les photographies ont été faites avec un Zeiss Axio Zoom.V16 qui est un stéréomicroscope de dernière technologie. Malgré cela, pour l'observation des spécimens *Solenopsis* qui ne mesuraient que deux à trois millimètres de long, nous devons pousser le grossissement au maximum. Sans cet équipement à l'institut de paléontologie de Nanjing (Chine), nous n'aurions pas pu réaliser cette étude taxonomique avec autant de détails.

4.3. Ambre de l'Oise

4.3.1. Inventaire des déterminations

4.3.1.1. Synthèse

Le Museum national d'Histoire naturelle (Paris, France) conserve, dans ses collections, une quantité considérable d'ambre de l'Oise issue des campagnes de fouilles des décennies passées. De cet ambre, seules les fourmis ponérines ont fait l'objet d'une étude taxonomique (Aria *et al.*, 2011), mais ces auteurs mentionnaient la présence de fourmis Myrmicinae non identifiées. Nous avons eu accès à ce matériel et nous rendons compte de nos résultats. Une liste détaillée de l'inventaire est inutile car celui-ci est simple à résumer. Les résultats statistiques sont disponibles en tableau 4 et Figure 35.

Nous avons étudié un peu plus d'une centaine de fragments pour près de 300 spécimens myrmicines identifiés. Quelques occurrences étiquetées en tant que myrmicines étaient incorrectement identifiées, et appartenaient à d'autres sous-familles de Formicidae. Ces erreurs sont classiques dans un travail préalable de détermination, et lorsque le spécimen est difficilement discernable ou que le fragment n'a pas été ou ne peut pas être poli davantage. Nous avons donc observé et préparé chaque pièce d'ambre si nécessaire afin de vérifier les occurrences et de tenter d'éventuelles identifications génériques.

L'examen du matériel a permis de comptabiliser 302 individus myrmicines pour 111 fragments d'ambre (Tableau 4). Nous avons identifié 3 morphotypes différents dont chacun appartient à une caste distincte : 11 ouvrières ont été identifiées pour un même morphotype (1) ; 2 gynes présentaient également un même morphotype (2) ; enfin, 289 individus mâles ont été identifiés et présentaient systématiquement les mêmes caractères (morphotype 3). Le nombre d'ouvrières est donc extrêmement faible puisqu'il correspond à seulement 3,6% de l'abondance totale, pour près de 96% de mâles. On peut noter également un ratio de mâles / fragment très élevé puisque près du tiers des individus sont concentrés dans 7 fragments, avec au moins 10 individus pour chacun d'eux (voir Tableau 4 et Fig. 35). En fait, les individus isolés sont ici en minorité puisqu'on en comptabilise « seulement » 54 contre plus de 230 fragments avec plus de deux individus (Fig. 35).

D'un point de vue systématique, nous n'avons pas pu rattacher les individus mâles à un genre particulier, la taxonomie des fourmis mâles étant largement moins documentée que celle des femelles. En revanche, le morphotype ouvrière correspond au genre *Tetramorium* d'après nos observations. Ce genre est l'un des plus importants chez les myrmicines, nous proposons donc ci-après une partie de l'étude taxonomique réalisée sur ce morphotype. Le détail des déterminations et la discussion concernant le morphotype ouvrière sont disponibles en section suivante.

Enfin, nous tenons à signaler qu'une des occurrences (PA-4897) nous paraît extrêmement ambiguë et ne présente pas la morphologie classique des Myrmicinae, bien qu'il s'en rapproche. Ce morphotype d'ouvrière est de grande taille et présente des caractères singuliers : mésosome allongé, promésotum et propodéum bombés, pas d'épines propodéales, complexe pétiole-postpétiole développé associé à des pédoncules allongés. Ces caractères rappellent étonnamment le genre *Pseudomyrmex* de la sous-famille Pseudomyrmecinae, qui est un genre uniquement néotropical. Cette occurrence reste donc à élucider.

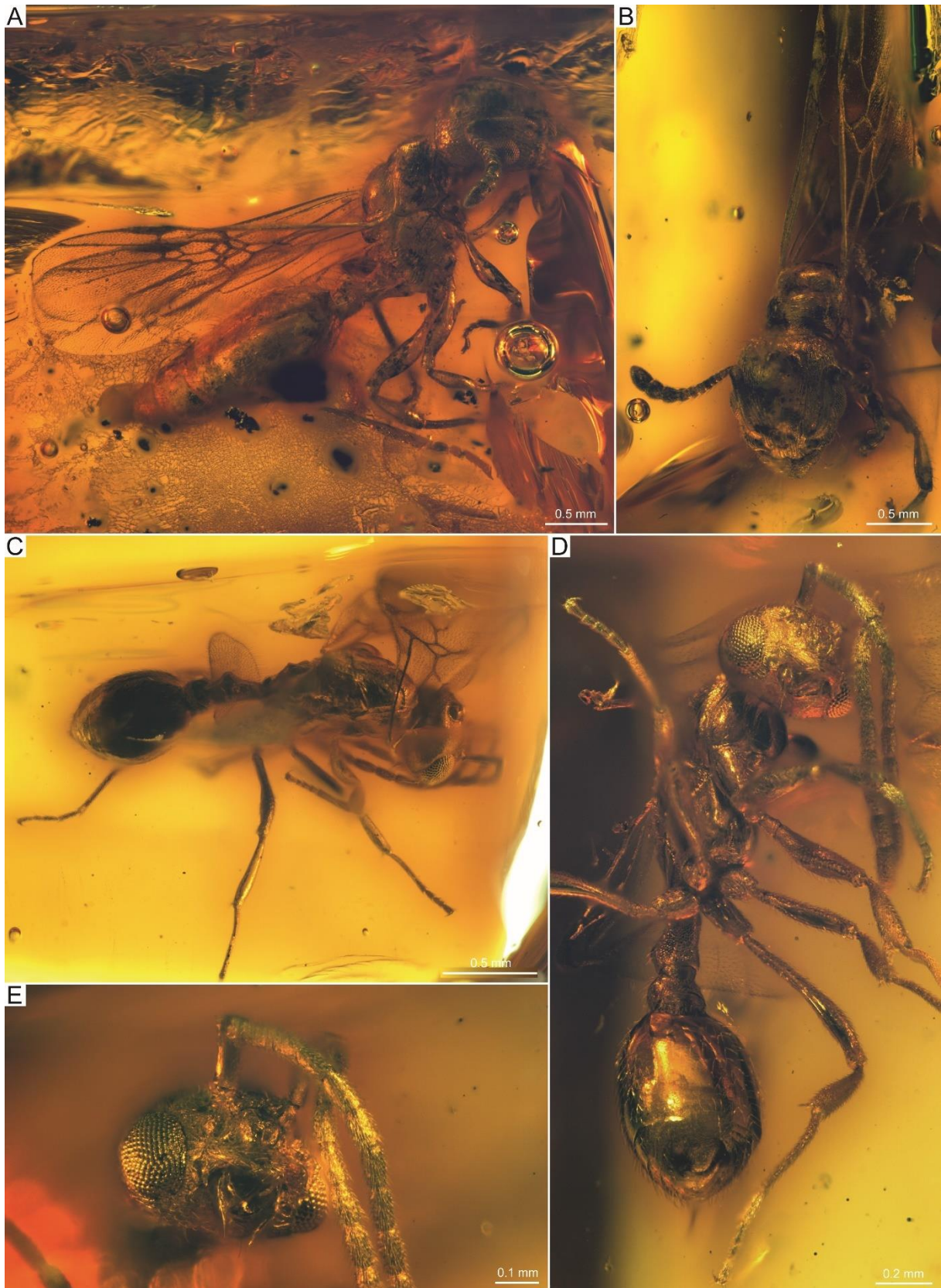


Figure 34. Aperçu des fourmis myrmicines issues du matériel étudié de l'ambre de l'Oise (Yprésien, 56-53 Ma) (1/3). A-B, Gyne indéterminée PA-304 en vue latérale (A) et frontale (B) ; C-E, Mâle indéterminé PA-130 en vue latérale (C), vue ventrale (D) et vue frontale détaillée. Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Tetramorium*], *in prep.*) disponible en annexe B3.

Tableau 4. Inventaire de la distribution des individus de fourmis myrmicines par fragment d'ambre. Abréviations : # Ind. : nombre d'individus ; # frag. : nombre de fragments. La catégorie « # frag. / mâle » pour la colonne [2-5] indique par exemple le nombre de fragments composés de 2 à 5 mâles.

Type / # Ind.	1	[2-5]	[6-9]	[10+]	Total	Total (%)
# Mâle	54	85	65	85	289	95.7
# frag. / mâle	54	30	9	7	100	90.1
# Ouvrière	7	4	0	0	11	3.6
# frag. / ouvrière	7	2	0	0	9	8.1
# Gyne	2	0	0	0	2	0.7
# frag. / gyne	2	0	0	0	2	1.8
Total ind.	63	89	65	85	302	100
Total frag.	63	32	9	7	111	100

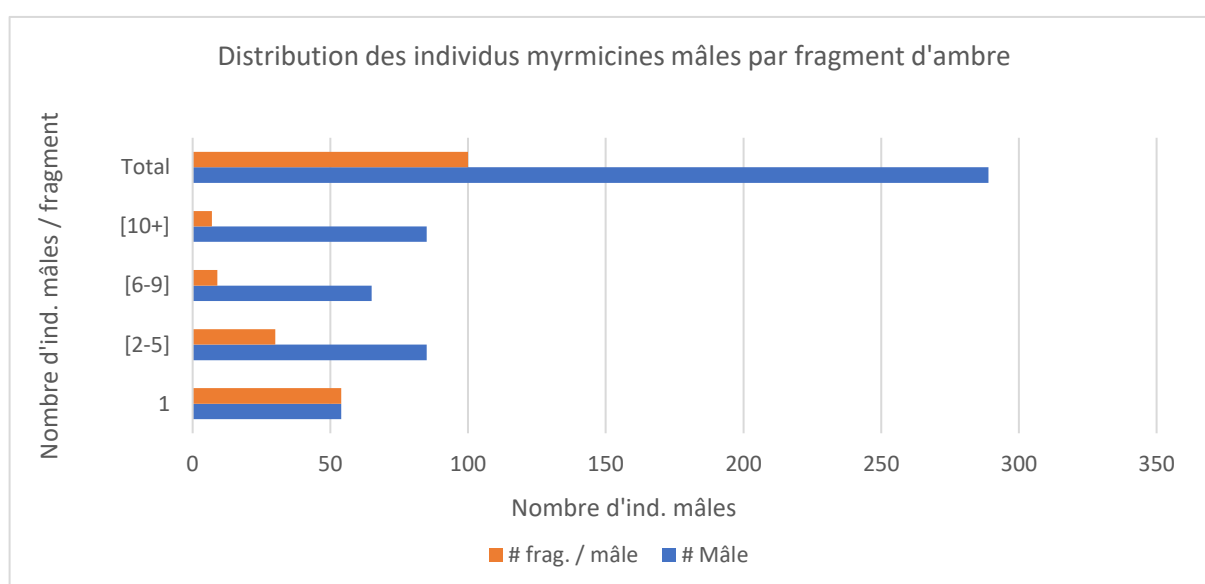


Figure 35. Distribution des individus myrmicines mâles par fragment d'ambre. Abréviations : # frag. / mâle : nombre de fragments composés du nombre d'individus mâles indiqués suivant chaque catégorie. Exemple : la catégorie [2-5] indique : 1) le nombre de fragments d'ambre composés de 2 à 5 mâles (rouge) et 2) le nombre total d'individus mâles constituant cette catégorie (bleu).

4.3.1.2. Assignment des morphotypes ailés

L'assignation des individus ailés, et en particulier des mâles, n'est pas chose aisée. Peu de clés dichotomiques sont disponibles et tous les taxons formicides sont loin d'avoir été entièrement décrits. Pour vérifier l'assignation du morphotype mâle à la sous-famille des myrmicines, nous avons suivi [Boudinot \(2015\)](#). La description du mâle (Fig. 34C-E) peut se résumer ainsi : antennes à 13 segments sans club antennaire ; scape cylindrique ; pédicelle court ; yeux proéminents ; palpes labiaux et maxillaires avec au moins 7 et 2 segments ; ocelles et notauli présents ; épines propodéales minuscules (légères pointes) ; formules tibiales : 1,1,1 ; pétiole pédonculé ; pétiole noduleux avec angle dorsal prononcé ; processus subpétioleux ; cellule marginale fermée.

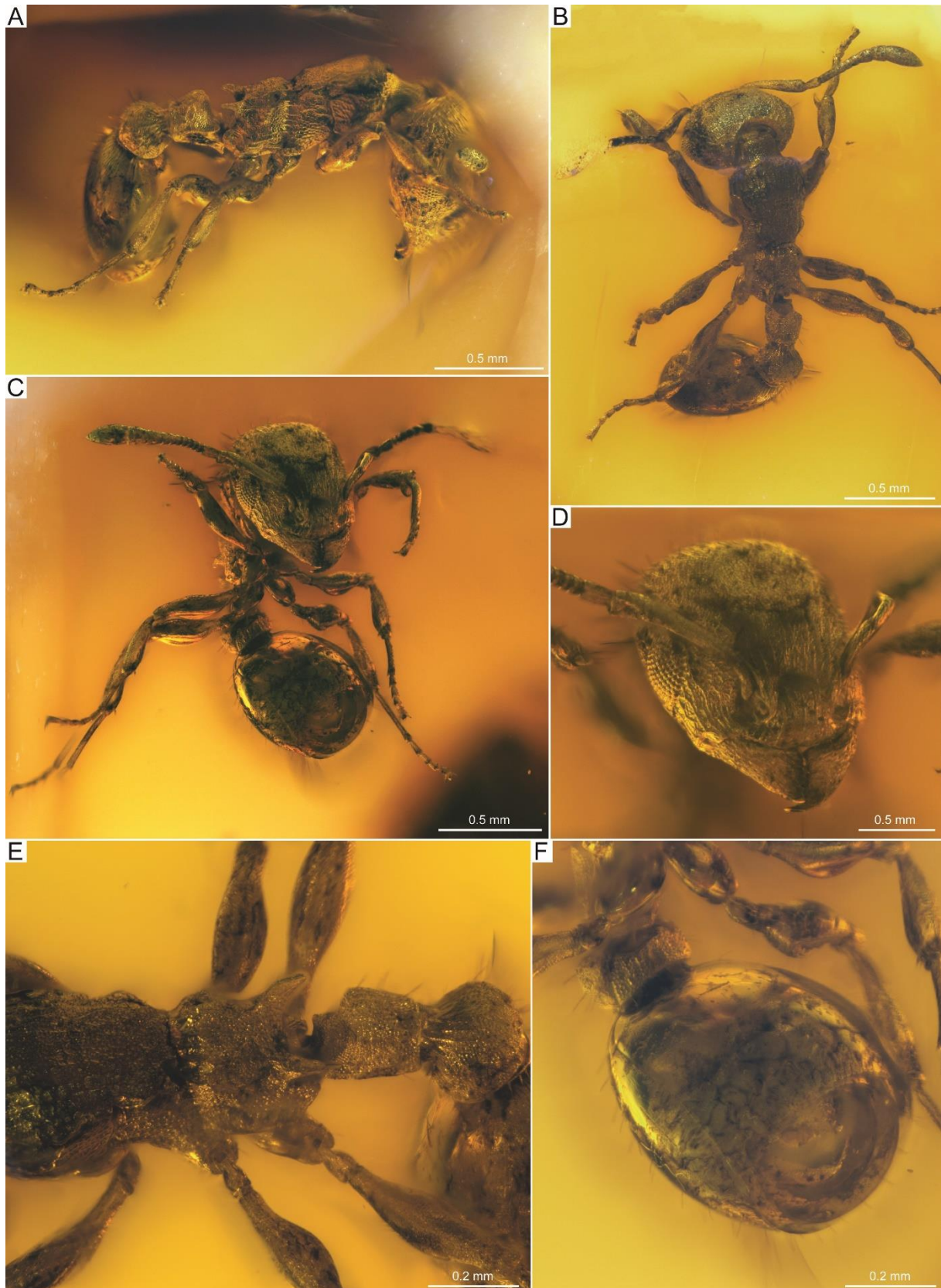


Figure 36. Aperçu des fourmis myrmicines ouvrières issues du matériel étudié de l'ambre de l'Oise (Yprésien, 56-53 Ma) (2/3). A-F, ouvrière myrmicine (PA-8410) au morphotype 1 se rapprochant morphologiquement du genre *Tetramorium*. A, vue latérale droite ; B, vue dorsale ; C, vue frontale ; D, vue frontale détaillée ; E, vue dorsale détaillée du mésosome et du complexe pétiole-postpétiole ; F, vue ventrale du gastre. Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Tetramorium*], *in prep.*) disponible en annexe B3.

Le sternite abdominal IX est arrondi en son apex (Fig. 34D). La nervation est relativement complète, les cellules sont en majorité fermées (Fig. 34C). Les sockets antennaires ne sont pas accolés (Fig. 34E), et le segment abdominal III (= postpétiole) est clairement différencié du segment abdominal IV (Fig. 34C), ce qui réduit considérablement le nombre de sous-familles envisageables (les Dorylinae et Ponerinae sont par exemple exclues). Les métatibiaux présentent un unique éperon ventroapical et non deux comme chez les Pseudomyrmecinae et certaines espèces de Myrmeciinae. Le tergite abdominal IV est faiblement convexe (en vue de profil) et est approximativement aussi long que le sternite abdominal correspondant. Le spiracle du tergite IV, pour peu que nous le voyions, paraissait distant de la marge antéroventrale. Ainsi, l'ensemble de ces caractères combinés penche clairement en faveur de la sous-famille Myrmicinae. En revanche, et tout comme pour le morphotype gyne ((Fig. 34A-B), nous n'avons pour l'instant pas réussi à établir une assignation générique précise. n'ont pas encore été assignées, par manque de temps.

4.3.1.3. Ouvrières de l'Oise

4.3.1.3.1. Détermination

L'examen du matériel ²⁵ de l'Oise a permis d'identifier 11 ouvrières plus ou moins bien préservées, et qui présentaient exactement le même morphotype. Nous proposons ici de traiter une partie de l'étude taxonomique des ouvrières de l'Oise, qui fait l'objet d'une publication en cours de finalisation (Chény *et al.* [*Tetramorium*], *in prep.*). Les figures 36 et 37 sont issues du travail taxonomique réalisée sur ce matériel. Nous rendons accessible le manuscrit en annexe B3.

Le morphotype fossile est attribué à la sous-famille des Myrmicinae, d'après l'observation des caractères suivants : présence d'un complexe pétiole-postpétiole ; clypéus développé en avant des sockets antennaires ; ocelles absents ; suture promésonotale vestigiale ; tergite et sternite abdominal 4 non fusionnés. La combinaison de 12 segments antennaires (dont un club à trois segments dont la longueur est supérieure à la longueur totale des autres funicules), des yeux de taille moyenne, des épines propodéales développées et des lobes arrondi, d'un complexe pétiole-postpétiole noduleux, d'une forte réticulation et enfin le modeste mais remarquable denticule subpétiole, réduit considérablement la possibilité d'une assignation générique : Les genres vérifiant combinant l'intégralité de ces caractères sont les suivants : *Myrmica* Latreille, 1804, *Temnothorax* Mayr, 1861, et *Tetramorium* Mayr, 1855.

²⁵ Nous n'avons pas eu accès à l'intégralité du matériel de fourmis myrmicines dont la liste nous a été fournie par le Muséum national d'Histoire naturelle, car une petite partie de ces occurrences était tout simplement manquante. L'inventaire complet pourra donc être mis à jour lorsque celui-ci sera retrouvé.

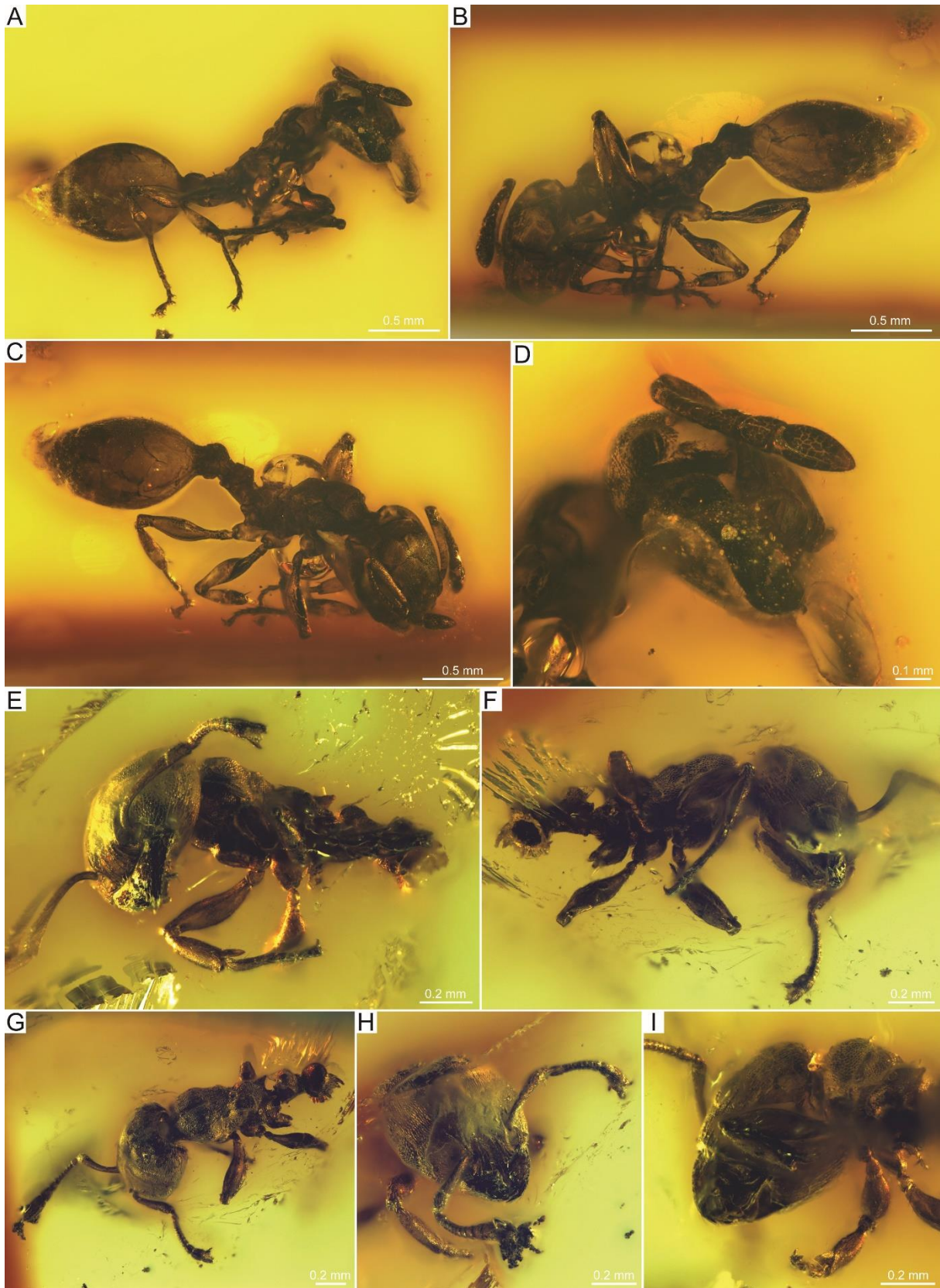


Figure 37. Aperçu des fourmis myrmicines ouvrières issues du matériel étudié de l'ambre de l'Oise (Yprésien, 56-53 Ma) (3/3). A-I, ouvrières myrmicines au morphotype 1 se rapprochant morphologiquement du genre *Tetramorium*. A-D, ouvrière PA-295, vue latéroventrale droite (A), vue latéroventrale gauche (B), vue latérodorsale droite (C), vue latérofrontale (D) ; E-I, ouvrière PA-1688, vue latérale gauche (A), vue latéroventrale droite (F), vue latérodorsale gauche (G), vue frontale (H), vue ventrale de la capsule céphalique (I). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Tetramorium*], *in prep.*) disponible en annexe B3.

4.3.1.3.2. Discussion taxonomique

Le morphotype pourrait paraître assez similaire à *Temnothorax*, cependant il diffère de celui-ci en de nombreux points. D’abord, par un sillon métanotal fortement marqué, alors qu’il est peu marqué voire absent chez *Temnothorax*. De plus, les méso- et métatibias possèdent chacun un éperon apical, tandis que *Temnothorax* en est dépourvu. Enfin, le pédoncule pétiolaire est distinctement court et le pétiole noduleux, alors qu’il est allongé avec un pétiole plus ramassé (« low node ») chez *Temnothorax*. Ces divergences ne permettent pas d’assigner notre morphotype au genre *Temnothorax*.

En réalité, le morphotype fossile paraît se rapprocher étroitement du genre *Myrmica*, notamment en ce qui concerne le mésosome et le complexe pétiole-postpétiole. Le profond sillon métanotal et le propodéum semblent bien concorder. D’après la dernière diagnose en date (Eguchi *et al.*, 2011), le méso- et métatibia portent généralement un seul éperon pectiné, ce qui ne correspond pas au morphotype fossile qui arbore des éperons simples. Cependant, certains caractères décrits comme « diagnostiques », ne semblent pas être aussi significatifs. Par exemple, les antennes sont décrites sans club alors que la plupart des espèces fossiles et beaucoup d’espèces actuelles montrent des antennes avec un club à 3 segments bien visible (même s’il est graduel). Les formules tibiales semblent souffrir des mêmes affres, comme il est mentionné dans Radchenko *et al.* (2007), et Radchenko & Elmes (2010). Dans Radchenko *et al.* (2007), les auteurs affirment que ce caractère est aujourd’hui considéré comme bien moins diagnostique que par le passé²⁶, et ils ont d’ailleurs décrit des espèces fossiles de *Myrmica* avec et sans éperons sur le méso- et métatibia. En outre, Radchenko & Elmes (2003) ont déjà décrit plusieurs espèces actuelles parasites avec des éperons tibiaux réduits (voire totalement absents).

Si la structure antennaire et la formule tibiale ne permettent pas de discriminer *Myrmica* et *Tetramorium*, les deux derniers caractères morphologiques connus divergents entre ces deux taxons (pourtant bien éloignés phylogénétiquement) seraient la structure de l’aiguillon et la formule palpaire. Concernant l’aiguillon, cet organe est souvent invaginé et donc inaccessible, ce qui est malheureusement le cas chez nos ouvrières. Ainsi, la formule palpaire, qui est un caractère diagnostique et donc particulier à chaque groupe, est à l’évidence le dernier caractère déterminant. Les palpes sont rarement visibles sur les fossiles myrmicines mais contre toute attente elles sont apparentes chez au moins deux spécimens (PA-8410, Fig. 36E-I ; PA-1688, Fig. 37). Bien qu’ils soient peu visibles sur les photographies, nous avons pu discerner distinctement le nombre de segments au stéréomicroscope²⁷. Dans les deux cas, les palpes maxillaires et labiaux étaient respectivement constitués de 4 et 3 segments. Les espèces actuelles

²⁶ Dans Radchenko & Elmes (2010), on peut lire par ailleurs, je cite : “The structure of the legs is not much used in the taxonomy of *Myrmica* with the exception of the tibial spur. The middle and hind tibiae usually have well-developed pectinate spurs that are usually longer than maximum width of the tibia, but in some species (especially socially-parasitic ones) the development of the spurs is reduced, spurs might be simple with no pectination or even absent altogether”.

²⁷ Des photographies détaillées des palpes auraient dues être effectuées lors de mon dernier séjour à l’institut de Nanjing, malheureusement celui-ci a été annulé des suites de la crise sanitaire due à la CoVid...

de *Myrmica* sont décrites systématiquement ²⁸ comme ayant une formule palpaire 6-4, ce qui ne concorde nullement avec nos observations. De nombreux auteurs considèrent la formule palpaire 6-4 comme un état plésiomorphe chez les Myrmicinae (Radchenko & Elmes, 2010). Par ailleurs, les études phylogénétiques concordent sur le fait que les Myrmicini seraient une lignée « basale » des fourmis myrmicines. L'observation de caractères plésiomorphes sur les lignées actuelles de *Myrmica* est donc loin d'être incohérente. Une formule palpaire 4-3 serait donc un état apomorphe (suite à la réduction du nombre de segments) et ne concorde pas avec l'état de caractère des espèces actuelles de *Myrmica*, et encore moins à une lignée basale chez les Myrmicini. Mais bien que l'appartenance à une lignée basale impliquerait soit une potentielle réversion (si ce représentant est un ancêtre commun des lignées actuelles), soit une variation génétique majeure, n'écartons pas l'hypothèse que ce morphotype pourrait être un représentant fossile de *Myrmica*.

Si nous nous penchons sur le registre fossile, le constat peut être déroutant : l'intégralité des espèces fossiles de *Myrmica* ont été décrites sans avoir accès aux palpes, et certaines n'ont même pas été figurées - surtout dans la littérature ancienne - et quand elles l'étaient, les illustrations sont si "stylisées" qu'elles ont perdu toute valeur taxonomique. En outre, beaucoup d'entre elles sont décrites en compression, et également énoncées comme *incertae sedis* (ex : *M. aemula*, *M. macrocephala*, *M. molassica*, *M. nebulosa*, *M. obsoleta*, *M. venusta*), et ne permettent en aucun cas d'observer de tels caractères. Pourtant, Radchenko & Elmes, (2010) décrivent l'état de caractère des espèces fossiles comme étant celui des actuelles, et, contrairement aux autres caractères mentionnés ci-dessus, ils ne discutent jamais de la formule palpaire. D'après nos observations, l'état des connaissances sur les espèces actuelles et fossiles du genre, et malgré leur étonnante similitude, le morphotype fossile ne peut être attribué à *Myrmica*, compte tenu de l'absence de caractères diagnostiques.

Étant donné que l'assignation à *Temnothorax* ou *Myrmica* est maintenant exclue, le dernier candidat potentiel est le genre *Tetramorium*. D'un point de vue général, le morphotype semble pouvoir correspondre, et par ailleurs, ce qui ne concordait pas avec *Myrmica*, semble ici s'accorder. Le sillon métanotal profond, le pédoncule pétiolaire court, le pétiole noduleux, et l'éperon simple sur le méso- et métatibia, sont typiques du groupe. Mais surtout, la formule palpaire 4-3 est commune chez de nombreuses espèces de *Tetramorium*. Aux vues d'un tel constat, nous considérons que ces similitudes justifient l'attribution du morphotype ouvrière de l'Oise au genre *Tetramorium*.

4.3.1.3.3. L'hypothèse *Tetramorium*

4.3.1.3.3.1. Remarque nomenclaturale

Comme le soulignent Ward *et al.* (2015), *Strongylognathus* Mayr est un synonyme antérieur à *Tetramorium* Mayr, et a donc la priorité sur *Tetramorium* selon la Commission Internationale de

²⁸ Dans le synopsis générique des Formicidae du Vietnam, Eguchi *et al.* (2011) mentionne par ailleurs que la formule palpaire est invariante pour le genre *Myrmica*.

Nomenclature Zoologique. Cependant, le transfert de centaines de noms d'espèces de *Tetramorium* valides vers *Strongylognathus* impliquerait des modifications nomenclaturales considérables (le changement de genre masculin / féminin impliquant des changements d'orthographe), et pourrait créer de nombreuses confusions. Dans ce cas, il serait nécessaire que l'ICZN légifère pour valider un renversement de priorité (article 23.9.3, ICZN, 1999).

4.3.1.3.3.2. Historique

Avec près de 600 espèces décrites, le genre *Tetramorium* constitue, parmi les Formicidae, l'un des taxons les plus diversifiés. La majorité de cette diversité est répartie dans les régions tropicales et subtropicales de l'Ancien Monde, bien que quelques espèces exotiques se seraient émancipées en Amérique depuis leur introduction par l'homme (Bolton, 1976, 1977, 1979, 1980 ; Brown, 1958). Grâce aux travaux taxonomiques de Bolton (1976, 1977, 1979, 1980), la taxonomie du genre est relativement bien connue. Les récentes études se sont concentrées sur les régions afrotropicale (Hita Garcia *et al.*, 2010 ; Hita Garcia & Fisher, 2013, 2014a), malgache (Hita Garcia & Fisher, 2012a, 2012b, 2014b), et paléarctique (Csösz *et al.*, 2007 ; Csösz & Schulz, 2010).

Le groupe-couronne serait originaire de la région afrotropicale, où sa richesse est particulièrement forte, et serait apparu entre -25 et -15 Ma d'après Ward *et al.* (2015), et aux alentours de -25 Ma d'après Blaimer *et al.* (2018). Le genre compte 583 espèces actuelles (Bolton, 2020), pour « seulement » deux espèces fossiles connues. Kosmowska-Ceranowicz (2001) avait décrit deux espèces de myrmécines dans l'ambre de la Baltique collecté près de Gdansk (Stogi, Pologne, *ca.* 37 Ma), qu'elle avait désigné comme étant « *Tetramorium* sp. n. » et « *Leptothorax* sp. ». Radchenko & Dlussky (2015) ont réexaminé le matériel et les ont finalement réassignées respectivement en *T. paraarmatum* (basée sur une gyne) et *T. kulickae* (basée sur une ouvrière). Ces deux occurrences sont donc les premières traces fossiles du genre *Tetramorium*. Selon ces auteurs, les morphotypes se rapprochent des espèces paléarctiques actuelles, et ont été provisoirement attribuées respectivement au groupe d'espèces *inermis* et *caespitum*²⁹. Notons également que Radchenko & Dlussky (2015) ont signalé plusieurs morphotypes de gynes non décrites, deux sous forme d'empreintes dans les schistes de Messel (*ca.* -47 Ma, Allemagne), et deux autres respectivement dans les dépôts miocènes de Radoboj (Croatie) et de Rott (Allemagne).

4.3.1.3.3.3. Comparaison

Pour l'assignation au groupe d'espèces, nous suivons la clé de détermination fournie par Agavekar *et al.* (2017). Si nous comparons le morphotype fossile des ouvrières de l'Oise avec les espèces actuelles, le groupe³⁰ *caespitum* semble être celui correspondant le mieux. La diagnose pour ce groupe est la

²⁹ L'espèce-type est *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758), par désignation subséquente.

³⁰ Le groupe d'espèces *caespitum* comprend lui-même quatre complexes d'espèces : *caespitum*, *ferox*, *chefketi*, et *semilaeve*. D'après Agavekar *et al.* (2017), le groupe *caespitum* est particulièrement « chaotique », malgré les récentes révisions taxonomiques au sein de quelques complexes internes.

suivante (traduite du précédent auteur) : antennes à 12 segments ; marge clypéale antérieure complète et non spécialisée ; yeux de taille moyenne ; scapes antennaires de longueur moyenne, ne dépassant pas la marge occipitale postérieure ; scrobes antennaires absents ; carènes frontales réduites voire absentes ; base du premier tergite gastrique non concave en vue dorsale, sans tubérosités ni dents de chaque côté ; pilosité sur les surfaces dorsales du corps érigée à subérigée avec des soies longues et épaisses ; aiguillon dentiforme. Le morphotype fossile s'accorde sur l'ensemble de ces caractères, à l'exception éventuelle de l'aiguillon qui n'est pas visible, ce qui suggère une potentielle affiliation à ce groupe. D'après [Bolton \(1977\)](#), le groupe *caespitum* est réparti sur toute l'Eurasie et est le seul groupe de *Tetramorium* endémique de la région paléarctique, ce qui conforte une possible assignation à ce groupe.

Tentons à présent d'assigner le morphotype à un des quatre complexes compris dans le groupe *caespitum*. Tout d'abord le morphotype fossile présente des rapports morphométriques ³¹divergeant nettement du complexe *caespitum*, comme les proportions des yeux et de la capsule céphalique (ex : EYE / CS = 0,122, bien plus faible que l'intervalle [0,155-0,196] mesuré pour celui-ci). Le pétiole et le postpétiole sont relativement larges (CS/PEW= 7,42 et CS/PPW= 6,05). La tête, le mésosome et le complexe pétiole-postpétiole sont modérément sculptés. Le premier tergite gastrique semble lisse, le propodeum est plutôt plat de profil, les épines propodéales sont petites à moyennes, et les lobes propodéaux sont assez proéminents. Ces caractères concordent en revanche avec le complexe d'espèces de *T. ferox* (5 espèces, voir [Csösz & Schulz, 2010](#)). Par ailleurs, au sein de ce complexe, seule l'espèce *T. ferox* semble véritablement correspondre au morphotype fossile.

Pour plus de détails sur la discussion taxonomique, ainsi que l'intégralité de la description qui n'a pas été incorporée ici, l'étude taxonomique est disponible dans son intégralité dans l'article en cours de rédaction ([Chény et al. \[Tetramorium\], in prep.](#)) disponible en annexe B3.

4.3.2. Discussion générale

L'ambre de l'Oise est surprenant par certains aspects. Et notamment la proportion considérable d'individus mâles (96%) au morphotype identique, avec de fortes concentrations d'individus dans chaque fragment (+ de 3 individus en moyenne), suggérant que les spécimens ont été piégés non seulement durant une période d'essaimage mais dans une zone où les mâles avaient tendance à être concentrés, sans doute à proximité des sorties de nids, qu'elles soient épigées ou hypogées.

Mais si nous mettons de côté les occurrences ailées encore très incertaines, les rares ouvrières myrmicines constituent une découverte exceptionnelle. L'ambre de l'Oise est daté du Sparnacien (début de l'Yprésien, 56-53 Ma), c'est donc l'un des gisements à ambre paléogène les plus anciens que l'on connaisse. Les myrmicines de l'Oise figurent donc parmi les plus anciennes traces fossiles de leur histoire évolutive. À cet âge, de nombreuses lignées actuelles ne seraient pas encore apparues, bien que

³¹ Pour la terminologie, nous vous invitons à vous référer au Matériel & Méthodes de l'article en cours de rédaction ([Chény et al. \[Tetramorium\], in prep.](#)) disponible en annexe B3.

l'apparition du groupe-couronne des myrmicines est estimée entre -70 et -50 Ma d'après [Ward et al. \(2015\)](#). [Blaimer et al. \(2018\)](#) a quant à elle estimé l'apparition des Crematogastrini à environ -78 Ma (vs. -78 à -64 Ma selon [Ward et al., 2015](#)), ce qui ne semble pas incohérent au regard des occurrences de l'Oise. Pourtant, ces deux études s'accordent sur une apparition de la lignée *Tetramorium* entre -25 Ma et -15 Ma. Or, ces myrmicines fossiles semblent déjà dérivées, et bien que leur morphologie rappelle étroitement la lignée « basale » Myrmicini, elle rappelle également des lignées considérées plus « dérivées » parmi les Crematogastrini, et bien plus jeunes d'après la phylogénie. Nos observations portent pourtant à croire que ce morphotype appartiendrait à la lignée actuelle *Tetramorium*. Rien n'a permis d'exclure cette hypothèse, pas même un caractère hautement conservateur comme la formule palpaire. En effet, une formule à l'état 4-3 pour des fossiles vieux de plus de 50 millions d'années, cela peut paraître étonnant. D'autant plus que l'apparition du groupe-couronne de *Tetramorium* en Afrotropique a été estimée à moins de 25 Ma par les précédentes études. Ce qui suppose aussi l'apparition des caractères apomorphiques dans un même intervalle. De surcroît, la divergence des lignées paléarctiques est évidemment plus récente, estimée à moins de 20 Ma. Les espèces fossiles décrites dans l'ambre balte par [Radchenko & Dlussky \(2015\)](#) (*T. paraarmatum* et *T. kulickae* ; 38-34 Ma), remettaient déjà en question l'âge d'apparition de la lignée et son origine géographique. Si l'assignation des ouvrières de l'Oise était confirmée, cela conforterait grandement la remise en question des âges estimés d'apparition (aussi bien que son aire géographique d'origine), qui n'est « censée » apparaître que plus de 30 millions d'années plus tard d'après l'horloge moléculaire. Une telle considération est illustrée par la figure 38 indiquant le placement temporel du supposé morphotype de l'Oise dans le chronogramme de la lignée des *Tetramorium*. Un tel placement impliquerait notamment la révision des apparitions des lignées sous-jacentes (par exemple du groupe *caespitum*), une reconsidération de leur aire géographique d'origine, mais également le recul temporel des branches adjacentes, c'est-à-dire des lignées sœurs telles que *Calyptomymex*, *Vollenhovia*, etc.

Reste que l'appartenance de ce morphotype aux Myrmicinae ne fait aucun doute, confirmant qu'il y a plus de 50 millions d'années, les myrmicines étaient déjà présentes sur le continent paléarctique et qu'elles possédaient des caractères dérivés utilisés pour diagnostiquer les genres actuels. Le morphotype de l'Oise peut-il être considéré comme un véritable représentant d'une lignée actuelle ? Cela pose la question des caractères considérés déterminants pour définir l'apparition d'une lignée actuelle³².

³² Ne faudrait-il pas d'ailleurs réfléchir à définir une diagnose « évolutive » où en tout cas une diagnose pour les espèces éteintes en plus d'une diagnose actuelle, puisque les représentants fossiles d'une même lignée ne s'accordent que très rarement sur tous les caractères diagnostiques des branches actuelles. À travers la définition actuelle de la diagnose, la notion même d'évolution est totalement annihilée, puisqu'elle se base sur une définition fixiste, ce qui n'a aucun sens lorsque l'on veut relier le passé au présent.

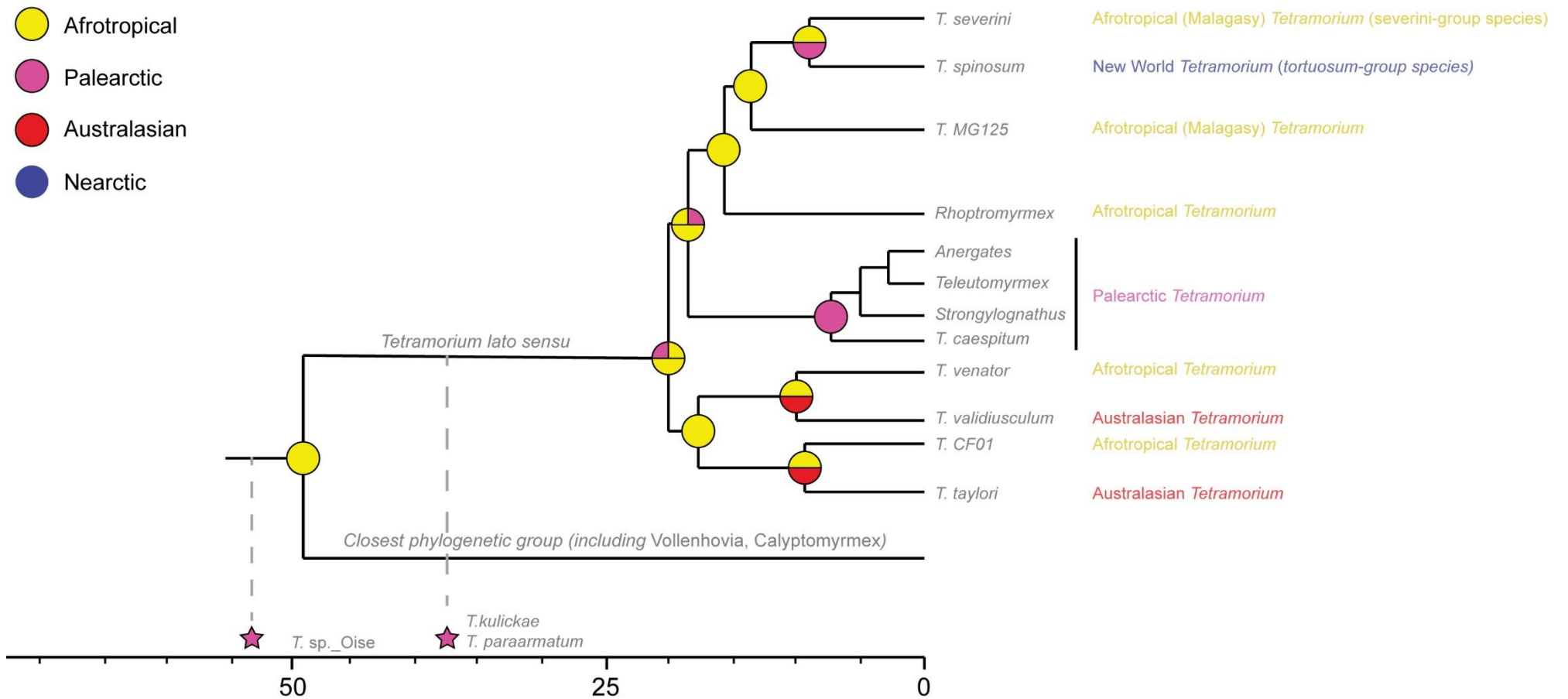


Figure 38. Chronogramme de la lignée *Tetramorium*, d'après les études de [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#). Les taxons utilisés sont issus uniquement de [Ward et al. \(2015\)](#). Le placement temporel des fossiles de l'ambre balte (*T. kulickae* et *T. paraarmatum*) et celui supposé du morphotype de l'Oïse sont figurés par une étoile rose. Un tel placement impliquerait le recul temporel des branches adjacentes. Les origines géographiques des nœuds sont symbolisées par l'encart circulaire à fond coloré. Les origines biogéographiques possibles sont les suivantes : Afrotropique (jaune) ; Paléarctique (rose) ; Australasie (rouge) ; Néarctique (bleu).

Tableau 5. Inventaire des identifications des fourmis myrmicines dans l'ambre d'Éthiopie. Les numéros d'identification et les déterminations restent provisoires et ne doivent pas être considérées comme valides au sens de l'ICZN. Abréviations : g., gyne ; m, mâle ; m.w., ouvrière major ; w., ouvrière minor.

Numéro ID	Genre	Espèce	Nombre / Caste	Statut	Organisme dépositaire	Remarque
MAIG 6015	?	sp.	1 m.	Non publié	Museum of Amber Inclusions (MAIG) Université de Gdańsk, Pologne	Genres potentiels : <i>Leptothorax</i> , <i>Temnothorax</i> , <i>Stenamma</i> , <i>Acanthomyrmex</i> , <i>Lordomyrma</i> .
MAIG 6017	<i>Melissotarsus</i>	sp.1	2 w.	Non publié		Le taxon a été partiellement décrit à partir d'une gyne. Ces occurrences constituent les premières ouvrières fossiles connues.
MAIG 6022		sp.1	2 w.	Article en cours de rédaction		L'occurrence constitue la quatrième espèce fossile connue, et la première occurrence biogéographique dans la région afrotropicale.
	<i>Cataulacus</i>	sp.1	1 w.			
MAIG 6044	?	sp.	1 w.	Non publié		Première occurrence fossile du genre en Afrotropique.
MAIG 6049	<i>Monomorium</i>	sp.1?	1 w.			13 segments antennaires, cellule marginale fermée.
MAIG 6051	<i>Carebara</i>	sp.	1 m.			Tête non visible, détermination incertaine.
	<i>Carebara?</i> <i>Pheidole?</i>	sp.	1 w.			
	<i>Carebara</i>	sp.	1 m.			
IGR.ET2015/001b	<i>Rhopalomastix</i>	sp.1	1 w. + 1g.	Non publié		Première occurrence fossile du genre en Afrotropique.
		sp.1	1 w.	Article en cours de rédaction	Le taxon n'est pas connu du registre fossile.	
IGR.ET2020/014a	<i>Melissotarsus</i>	sp.1	1 w.		Article en cours de rédaction	Le taxon a été partiellement décrit à partir d'une gyne. Ces occurrences constituent les premières ouvrières fossiles connues.
IGR.ET2020/013		sp.1	1 w.			
IGR.ET2020/014b	<i>Monomorium</i>	sp.1	1 w.	Non publié	Première occurrence fossile du genre en Afrotropique.	
IGR.ET2019/006b		sp.1	7 w.?			
IGR.ET2019/006d		sp.1	1 w.			
IGR.ET2015/004	<i>Trichomyrmex</i>	sp.1	2 w.	Non publié	Institut Géologique de Rennes Université Rennes 1, France	Le genre n'est pas connu du registre fossile. Ces spécimens constituent les premières occurrences fossiles du genre <i>Trichomyrmex</i> .
IGR.ET2020/001			1 w.			
IGR.ET2020/004			5 w.			
IGR.ET2020/006			1 w. + 1 m.w.			
IGR.ET2020/005			10 w.			
IGR.ET2020/003			12-13 w.			
IGR.ET2020/002			7 w.			
IGR.ET2019/003			sp.1?			
IGR.ET2020/007b	<i>Trichomyrmex?</i>	sp.1?	1 m.?	Article en cours de rédaction		
IGR.ET2020/008		sp.1?	1 m.?			

4.4. Ambre d'Éthiopie

4.4.1. Inventaire des déterminations

4.4.1.1. Synthèse

Parmi le matériel d'Éthiopie disponible pour étude durant cette thèse, près de 130 individus appartenant au groupe des Formicidae ont été comptabilisés, représentant 5 sous-familles : Dolichoderinae, Dorylinae, Ponerinae, Pseudomyrmecinae et Myrmicinae. Concernant les Myrmicinae, nous avons étudié près d'une trentaine de fragments pour lesquels 67 individus ont été comptabilisés. Le tableau 5 résume l'ensemble des identifications. Toutes les castes ont été observées avec 6 individus mâles, une gyne ailée, une ouvrière major et 59 ouvrières minor. Nous avons identifié 6 genres actuels avec certitude : *Carebara*, *Cataulacus*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Rhopalomastix* et *Trichomyrmex*. Tous ces genres appartiennent à la tribu Crematogastrini à l'exception de *Monomorium* qui appartient à la tribu Solenopsidini. Quelques occurrences pourraient être rattachées au genre *Cardiocondyla* qui est très proche morphologiquement de *Monomorium*, mais la limite des observations dans l'ambre ne nous a pas permis de trancher définitivement.

Nous avons observé un morphotype d'ouvrière *Trichomyrmex* particulièrement abondant avec 38 ouvrières minor. Nous avons également identifié un morphotype d'ouvrière major appartenant à la même morphoespèce éteinte (en syninclusion avec des minor). Un morphotype mâle *Trichomyrmex* a également été identifié mais la détermination reste pour le moment provisoire. Le genre *Monomorium* est représenté par un seul et même morphotype d'ouvrières. Nous avons identifié 7 ouvrières (1 morphotype) pour le genre *Melissotarsus*, une ouvrière et une gyne ailée *Rhopalomastix* (toutes deux en syninclusion avec *Carebara* et *Melissotarsus*), ainsi qu'une unique ouvrière pour le genre *Cataulacus*. Le genre *Carebara* n'est quant à lui représenté que par le morphotype mâle.

Le genre *Trichomyrmex* n'était pas connu du registre fossile. Ces spécimens constituent donc les premières occurrences fossiles du genre. L'occurrence assignée à *Cataulacus* constitue la quatrième espèce fossile connue, et la première occurrence biogéographique dans la région afrotropicale. Concernant *Carebara* et *Monomorium*, des espèces fossiles ont été décrites dans l'ambre européen (Baltique, Rovno, Saxon, de Sicile), ces individus constituent en revanche la première occurrence en Afrotropique. Le genre *Melissotarsus* a déjà été décrit dans l'ambre éthiopien, basé sur une unique gyne (Coty *et al.*, 2016). Nous présentons ici la première occurrence du morphotype ouvrière. L'ouvrière *Rhopalomastix* constitue également la première occurrence fossile du genre. L'observation d'ouvrières *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* dans l'ambre est une découverte particulièrement exceptionnelle (bien plus qu'un spécimen ailé) comme nous le verrons par la suite. Les spécimens ailés restent à déterminer avec plus de certitude. En revanche, les morphotypes d'ouvrières ont été identifiés avec grande certitude et deux études taxonomiques approfondies se sont concentrées sur les genres *Melissotarsus*, *Rhopalomastix*, et *Trichomyrmex*. Nous présenterons ci-après une partie des résultats de ces travaux.

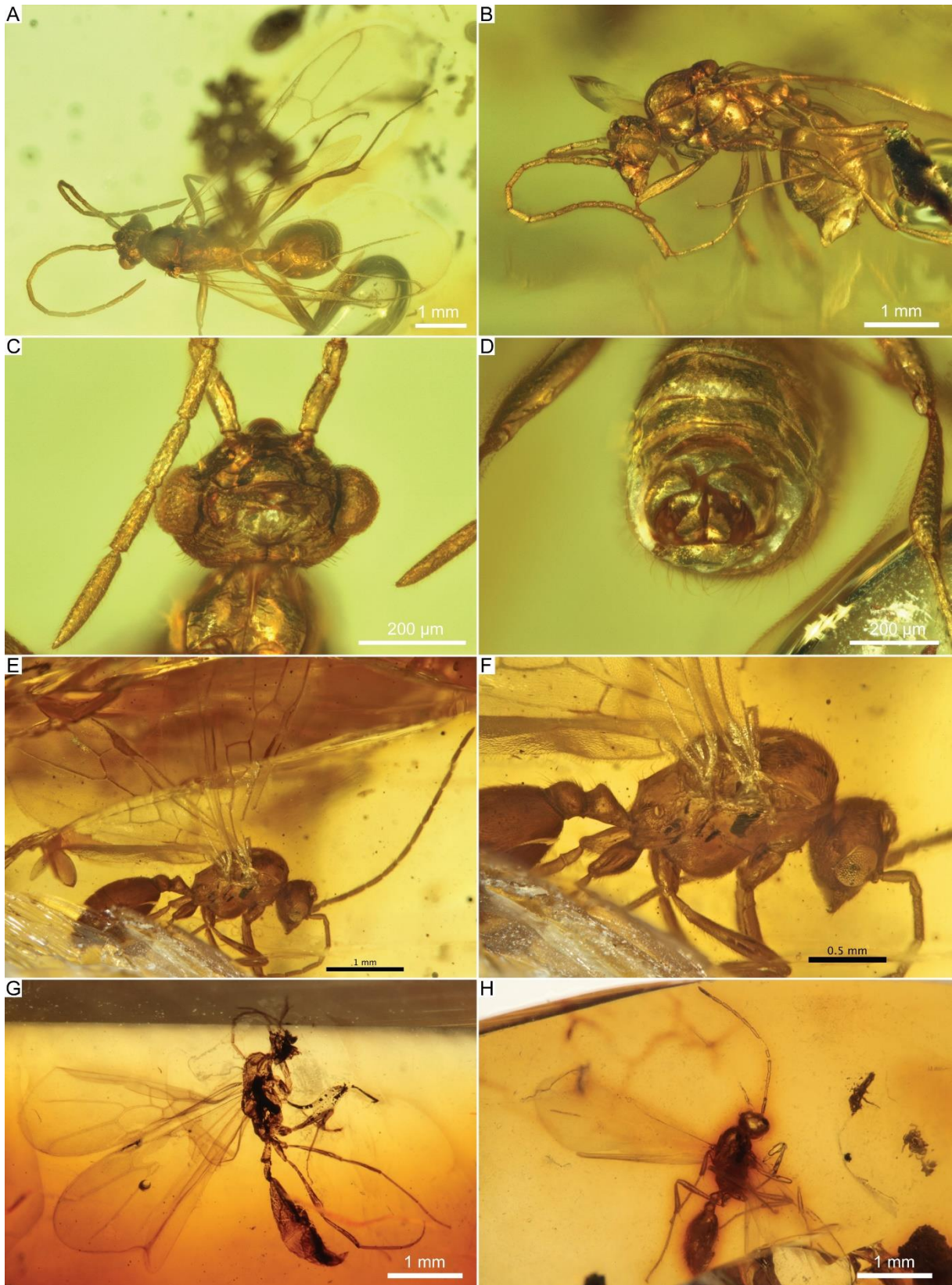


Figure 39. Aperçu des fourmis myrmécines mâles issues du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma). A-D, IGR.ET2015/001b-4 assignée au genre *Carebara*, vue dorsale (A), vue latérale gauche (B), vue frontale détaillée de la capsule céphalique (C), vue ventrale détaillée de l'appareil génital ; E-F, mâle indéterminé YG3 (coll. privée Yale Goldman ; spécimen non étudié) en vue latérale droite (E) et vue latérale droite détaillée (F) ; G-H, IGR.ET2020/007b en vue latérale droite (G), IGR.ET2020/008 en vue latéro-dorsale (H), tous deux assignés au genre *Trichomyrmex*. Illustrations : A-D, G-H, C. Chény ; E-F, V. Perrichot.

4.4.1.2. Assignation des morphotypes mâles

Une partie des individus mâles identifiés a été figurée (Fig. 39). Nous n'incorporerons pas ici les descriptions taxonomiques car ce ne sont pas ici les plus importantes. Néanmoins, certaines descriptions sont accessibles dans chacune des études taxonomiques sur les genres *Trichomyrmex*, *Melissotarsus* et *Rhopalomastix*. Deux mâles (IGR.ET2015/001b, Fig. 39A-D, et MAIG 6051, présentent les caractères typiques du genre *Carebara*, tandis que trois autres mâles (IGR.ET2020/007b, Fig. 39G ; IGR.ET20120/008, Fig. 39H ; IGR.ET2019/003) ont été assignés au genre *Trichomyrmex*.

4.4.1.3. *Monomorium*

4.4.1.3.1. Détermination



Figure 40. Aperçu des ouvrières *Monomorium* issues du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma). A-D, ouvrière IGR.ET2020/014b, vue latérale gauche (A), vue latérale droite (B), vue dorsale (C), vue frontale (D). Notez l'aiguillon particulièrement bien visible. Le genre *Monomorium* se rapproche morphologiquement du genre *Solenopsis*, pourtant leur ancêtre commun remonte à plusieurs dizaines de millions d'années.

Parmi le matériel étudié, nous avons comptabilisé 9 ouvrières partageant toutes le même morphotype (Fig. 40). L'ouvrière IGR.ET2020/014b (Fig. 40A-D) illustre le morphotype observé, qui est très similaire au genre *Cardiocondyla* ou *Solenopsis*, ou *Temnothorax*. Néanmoins, d'après les observations sur les espèces actuelles, *Cardiocondyla* diffère de *Monomorium* par la présence d'un postpétiole proéminent, beaucoup plus large que le pétiole, et par l'absence de pilosité dorsale sur l'ensemble du corps (Eguchi *et al.*, 2011). Nos spécimens présentent un pétiole aussi large que le postpétiole (Fig. 40C) ainsi qu'une pilosité éparses mais présente, visible de la tête jusqu'à l'apex du gastre, ce qui exclue

théoriquement le genre *Cardiocondyla*. Le genre *Temnothorax* diffère de *Monomorium* par l'absence d'une soie clypéale médiane et par la présence d'épines propodéales et d'un processus subpétiole.

Nos spécimens possèdent une soie médiane et n'ont aucune épine propodéale ni de processus ventral au niveau du pétiole, ce qui exclut le genre *Temnothorax*. Enfin, le genre *Solenopsis* est particulièrement proche morphologiquement de *Monomorium*, en revanche leurs ouvrières ne possèdent que 9 ou 10 segments antennaires avec un club à 2 segments, tandis que les ouvrières *Monomorium* possèdent 11 à 12 segments antennaires avec un club à 3 segments. Nos spécimens présentent une antenne composée de 12 segments antennaires distincts avec un club à 3 segments, bien que très graduels (Fig. 40D). Nous pouvons donc théoriquement exclure le genre *Solenopsis*, l'assignation la plus vraisemblable d'après nos observations étant *Monomorium*.

4.4.1.3.2. Discussion

Le genre *Monomorium* est une des lignées myrmicines les plus diversifiées avec plus de 300 espèces actuelles (Bolton, 2020). Pourtant, seules trois espèces sont connues du registre fossile : *M. mayrianum* Wheeler, 1915 et *M. pilipes* Mayr, 1868 décrits dans l'ambre de la Baltique (38-34 Ma) ; *M. kugleri* Radchenko & Perkovsky, 2010 décrit dans l'ambre de Rovno (38-34 Ma). Le genre n'était donc connu que dans l'ambre de la Baltique (*str. s.*), les spécimens éthiopiens constituent la quatrième espèce fossile connue de la lignée, et représentent ainsi la première occurrence biogéographique en région afrotropicale, ce qui est une découverte particulièrement importante pour l'histoire évolutive de la lignée. En effet, le groupe-couronne serait originaire de la région afrotropicale et indomalayenne (Ward *et al.*, 2015), mais jusqu'à présent cette hypothèse n'était pas corrélée par le registre fossile. Même si l'ambre d'Éthiopie n'est pas aussi ancien que l'ambre de la Baltique, cette découverte confirme que la lignée était présente en Afrique au moins durant le Miocène il y a environ 20 millions d'années. Une étude plus approfondie du morphotype permettrait de l'assigner à une des sous-lignées et serait ainsi un point de calibration solide au sein du groupe pour une future analyse phylogénétique.

Il est important également de souligner à quel point le genre *Monomorium* se rapproche morphologiquement du genre *Solenopsis*. Ceci n'a rien de véritablement étonnant puisque les deux taxons font partie de la même tribu et partagent un ancêtre commun particulièrement proche. Au vue de la parenté qu'ils partagent au sein de la tribu Solenopsidini, nous pourrions considérer *Monomorium* comme la lignée sœur de *Solenopsis*, le premier étant la version afro-asiatique, tandis que le second est une « version » néotropicale. Même le comportement figé des spécimens éthiopiens rappelle celui de la lignée sœur : l'aiguillon sorti et prêt à l'emploi (Fig. 40A-C).

4.4.1.4 *Trichomyrmex*

4.4.1.4.1. Détermination

Nous avons observé un morphotype d'ouvrière *Trichomyrmex* particulièrement abondant avec 38 ouvrières minor (Tableau 5). Nous avons également identifié un morphotype d'ouvrière major appartenant à la même morphospèce éteinte (en syninclusion avec des minor). Un morphotype mâle *Trichomyrmex* a également été identifié mais la détermination reste pour le moment provisoire. La description taxonomique des spécimens (ouvrières et mâles) ainsi que l'intégralité de la discussion sont disponibles dans l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Trichomyrmex*], in prep.) disponible en annexe B4.

La combinaison de 12 segments antennaires avec un club à 3 segments, les yeux de taille moyenne, et le propodéum arrondi et non armé (Fig. 41B), réduit considérablement la liste des assignations génériques possibles. Les genres vérifiant l'intégralité de ces caractères sont les suivants : *Cardiocondyla* Emery, 1869 (Crematogastrini), *Pheidole* Westwood, 1839 (Attini), *Monomorium* Mayr, 1855 (Solenopsidini), *Messor* Forel, 1890 (Stenammini), *Sylophopsis* Santschi, 1915 (Solenopsidini), et *Trichomyrmex* Mayr, 1865 (Crematogastrini). Plusieurs caractères invalident cependant certains taxons.

Tout d'abord, l'existence des morphotypes minor et major (Fig. 42A-B) dans le matériel éthiopien exclut les genres monomorphiques *Cardiocondyla* et *Sylophopsis*. Les spécimens de ces deux genres présentent parfois une variation de taille mais jamais une variation allométrique, ce qui est le cas ici. Par ailleurs, les ouvrières *Cardiocondyla* possèdent des mandibules généralement composées de cinq denticules, et les yeux des ouvrières *Sylophopsis* sont très réduits, ce qui est contraire à nos observations.

Le genre *Pheidole* possède quant à lui une formule tibiale 1,0,0 (vs. 1,1,1 dans notre cas), le propodéum est généralement armé d'épines, le scape est très allongé, les lobes frontaux divergeant et le pétiole est fortement pédonculé, ce qui est encore une fois contraire à nos observations. Ensuite, un caractère typique du genre *Messor* est la présence d'un psammophore ventral sous la capsule céphalique. Celui-ci est présent sur quelques espèces de *Trichomyrmex* (voir Sharaf *et al.*, 2016 pour plus d'informations sur le psammophore chez *Trichomyrmex*). Il peut être réduit chez quelques espèces de *Messor* mais il semble par contre toujours présent. Nous observons la présence d'une pilosité ventrale épars sur les spécimens éthiopiens (Fig. 42C-D), mais celle-ci ne constitue en aucun cas une structure de type psammophore telle que connue au sein du genre *Messor*, c'est pourquoi nous excluons ici la possibilité d'une assignation à ce dernier.

Figure 41. Aperçu des ouvrières *Trichomyrmex* issues du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma) (1/2). A-C, ouvrière IGR. ET2020/002a en vue latérale gauche (A), vue latérale détaillée du mésosome (B), et vue dorsale (C). Notez la taille et la position du spiracle propodéal typique de ce morphotype ; D, ouvrière IGR. ET2020/005a en vue latérale gauche ; E-F, ouvrière IGR. ET2020/001 en vue frontale (E) et vue dorsale (F). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Trichomyrmex*], in prep.) disponible en annexe B4.



Concernant une éventuelle assignation au genre *Monomorium*, la comparaison avec *Trichomyrmex* s'avère délicate, car ils ont longtemps été considérés synonymes³³. Cependant Fisher & Bolton (2016) ont décrit quelques états de caractères pouvant aider à les discriminer : chez *Trichomyrmex*, les fosses antennaires sont entourées d'une série de stries circulaires commençant à l'arrière du clypéus et se prolongeant autour des fosses (vs. stries totalement absentes chez *Monomorium*). De plus, la région dorsale du propodéum est striée transversalement chez *Trichomyrmex* (vs. généralement lisse ou réticulée-punctuée chez *Monomorium*), la marge antérieure du clypéus ne présente pas d'angles saillants ni de denticules projetés contrairement à *Monomorium*, et les yeux ne sont pas réniformes (vs. réniformes chez *Monomorium*). Sur le morphotype éthiopien, nous distinguons clairement des stries circulaires entourant les fosses antennaires (Fig. 42C-D & C'-D'), un clypéus sans denticules saillants (Fig. 42E), un propodeum légèrement strié transversalement (Fig. 41F), et des yeux non réniformes (Fig. 42E & E'). Ce constat exclue clairement une éventuelle assignation au genre *Monomorium*, la plus vraisemblable étant *Trichomyrmex*.

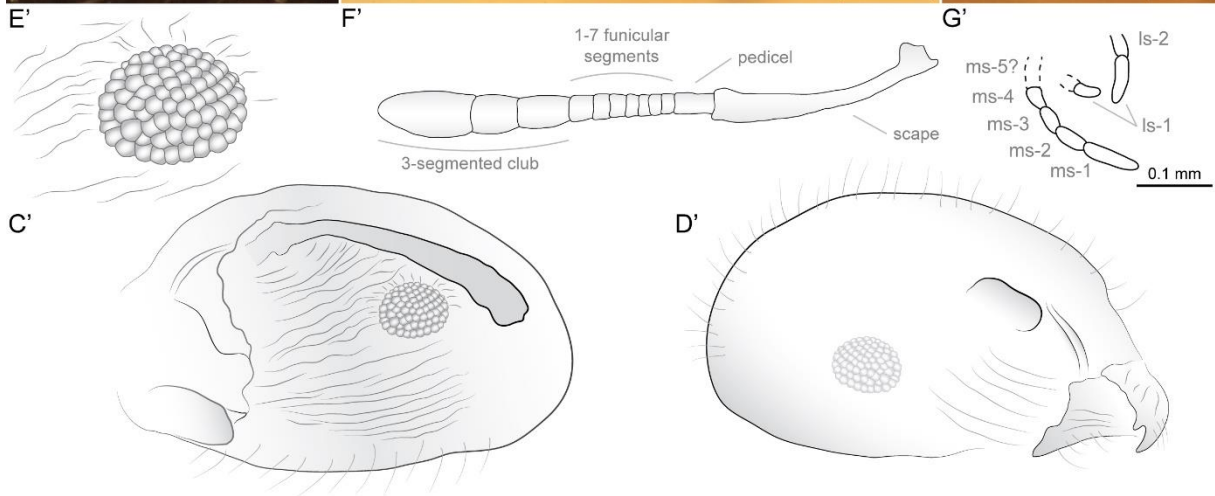
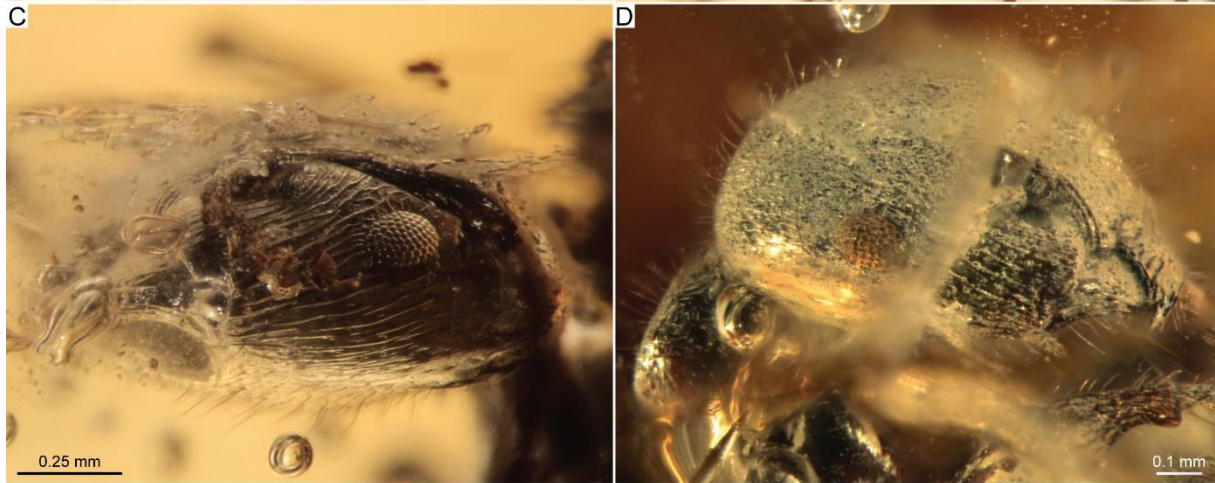
4.4.1.4.2. L'hypothèse *Trichomyrmex*

4.4.1.4.2.1. Historique

Parmi les Myrmicinae, *Trichomyrmex* est un genre relativement restreint, comprenant actuellement 24 espèces valides et 3 sous-espèces (Bolton, 2020), lesquelles sont en revanche très largement distribuées autour du globe (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). Plusieurs espèces ont été signalées dans la région paléarctique (Collingwood, 1985 ; Collingwood & Agosti, 1996 ; Radchenko, 1997), l'Afrotropique (Bolton, 1987 ; Heterick, 2006), la région néotropicale, indomalayenne mais aussi australasienne (Bolton, 1987 ; Wetterer, 2009). Le genre est initialement décrit par Mayr (1865) avec la description de l'espèce type *T. rogeri* Mayr, 1865 (par monotypie) du Sri Lanka, mais le genre a ensuite été placé sous *Monomorium* (Mayr, 1855) par synonymie (Ettershank, 1966 ; Bolton, 1987).

Figure 42. Aperçu des ouvrières *Trichomyrmex* issues du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma) (2/2) A-B, ouvrière major IGR. ET2020/006a en vue latérale droite (A) et vue latérofrontale (B) ; C-C' & E-E', ouvrière IGR. ET2020/002b, vue latérale détaillée de la capsule céphalique (C) et dessin au trait correspondant (C'), et vue de détail de l'œil (E) et dessin au trait correspondant (E') ; D, ouvrière IGR. ET2020/001 en vue latérale droite détaillée de la capsule céphalique. Les stries circulaires entourant les fossettes antennaires sont bien visibles ici ; F-F', ouvrière minor IGR. ET2020/006b, vue détaillée de l'antenne (F) et dessin au trait correspondant (F') ; G-G', ouvrière IGR. ET2020/002c, vue détaillée des palpes maxillaires et labiaux (G) et dessin au trait correspondant (G'). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Trichomyrmex*], in prep.) disponible en annexe B4.

³³ D'autres genres comme *Erromyrma* ou *Royidris* ont également été considérés comme synonymes avec *Monomorium*, mais ont aujourd'hui été réhabilités.



Cette synonymie a été acceptée pendant près de cinq décennies, mais celle-ci a fait l'objet d'une reconsidération récente par [Ward et al. \(2015\)](#). Aux vues des résultats, le genre *Trichomyrmex* apparaît comme appartenant à la tribu Crematogastrini, et non comme un synonyme de *Monomorium* (Solenopsidini) malgré une morphologie relativement semblable. Le genre inclue désormais deux groupes d'espèces : *scabriceps* et *destructor*. L'ancien groupe *scabriceps* a été révisé par [Radchenko \(1997\)](#), pour lequel une clé a été proposée. Récemment, [Sharaf et al. \(2016\)](#) ont révisé les espèces de *Trichomyrmex* de la péninsule arabique, avec une clé comprenant neuf espèces appartenant pour la plupart au groupe *M. destructor*. Toutefois, les connaissances taxonomiques du groupe restent aujourd'hui très limitées.

4.4.1.4.2.2. Comparaison

Si nous comparons le morphotype fossile avec les espèces actuelles de *Trichomyrmex*, on constate des divergences remarquables pour quelques caractères : les mandibules à deux denticules (Fig. 42D & D') sur le morphotype éthiopien, qui semblent d'ailleurs plus similaires à *Messor* sur ce point ; la région dorsale du propodéum qui n'est pas complètement strié transversalement (Fig 41C); le pétiole faiblement noduleux qui est généralement assez haut chez les espèces actuelles ; enfin, le spiracle propodéal particulièrement développé sur le morphotype fossile et clairement différent de ce que l'on observe pour les espèces actuelles. En effet, le spiracle du morphotype éthiopien est beaucoup plus grand et situé au bord de la face latérale du propodeum (Fig. 41A-D), ce qui est inhabituel pour le genre et chez les myrmicines en général.

De plus, la formule palpaire est d'au moins 4,2 (mais peut-être 4,3 ou 5,3) (Fig. 42G & G'), tandis que les espèces actuelles possèdent une formule 2,2. Bien entendu, cet état de caractère pourrait être une plésiomorphie chez les Myrmicinae. Il convient également de noter que la présence d'un aiguillon et d'une soie clypéale médiane n'a pas pu être vérifiée. Ces divergences morphologiques pourraient justifier une attribution à un nouveau genre fossile, constituant une hypothétique lignée basale du genre *Trichomyrmex*. Néanmoins, et malgré ces divergences, le reste des caractères typiques du genre sont présents sur le morphotype fossile, et nous pensons que les divergences observées ne justifient pas la description d'un nouveau genre éteint.

Nous avons comparé le morphotype fossile avec les espèces actuelles de *Trichomyrmex* : 1) en suivant la clé fournie par [Bolton \(1987\)](#) comprenant les genres révisés *Erromyrmex*, *Monomorium*, *Sylophopsis* et *Trichomyrmex* ; 2) en suivant la clé des espèces de *Trichomyrmex* de la péninsule arabique dans [Sharaf et al. \(2016\)](#). Tout d'abord, les nouveaux morphotypes (minor + major) peuvent être facilement distingués des espèces *T. abyssinicus* ([Forel, 1894](#)) et *T. perplexus* ([Radchenko, 1997](#)) d'après le spiracle propodéal en forme de fente, définissant ces deux espèces. La clé proposée par [Bolton \(1987\)](#) utilisait la pigmentation pour discriminer les espèces. Comme [Bolton \(1987\)](#) le fait remarquer en comparant *T. destructor* ([Jerdon, 1851](#)) et *T. mayri* ([Forel, 1902](#)), je cite : “*The colour character is admittedly feeble but appears to be consistent [...]*”. Considérer cet état de caractère pour des spécimens

fossiles est bien plus discutable que pour l'actuel, pour des raisons évidemment taphonomiques, c'est pourquoi nous ne pouvons la considérer ici comme un caractère discriminant. Toutefois, si nous la considérons, nos morphotypes fossiles semblent être bruns et non jaunâtres, excluant potentiellement un grand nombre d'espèces comme *T. epinotalis* (Santschi, 1923), *T. santschii* (Forel, 1907a), *T. oscaris* (Forel, 1894), ou encore l'espèce particulièrement invasive *T. destructor* (Jerdon, 1851). En ce sens, les espèces afrotropicales *T. robustior* (Forel, 1892) et *T. mayri* (Forel, 1902) semblent être celles qui correspondent le mieux à notre matériel fossile, et plus particulièrement *T. mayri*. En effet, les ouvrières éthiopiennes montrent une affinité morphologique étroite avec cette espèce présumée invasive en région afrotropicale (Sharaf *et al.*, 2017a) et supposée originaire de la péninsule indienne (Bolton 1987). Si l'assignation s'avérait exacte, le statut « invasif » de *T. mayri* pourrait clairement être remis en question, et cela impliquerait une plus grande prudence générale quant à la désignation manifeste de taxons invasifs ou non.

4.4.1.4.2.3. Discussion

D'après les deux seules estimations phylogénétiques des temps de divergence du groupe, les lignées actuelles de *Trichomyrmex* apparaîtraient entre -20 et -7 millions d'années (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018). Dans le cadre de ces deux études, trois espèces ont été utilisées, et appartenant aux deux groupes d'espèces actuellement connus : *T. criniceps* Mayr, 1879 appartenant au groupe des *scabriceps* ; *T. destructor* (Jerdon, 1851) et *T. robustior* (Forel, 1892) du groupe *destructor*. L'analyse biogéographique de ces auteurs suggère une origine afrotropicale probable, bien que le taux de probabilité soit estimé entre 30 et 45%. Les analyses phylogénétiques n'ont pas pu utiliser de données fossiles pour calibrer les estimations des temps de divergence de ce groupe puisqu'il n'existait aucune donnée. La description de la première espèce fossile de la lignée *Trichomyrmex* dans l'ambre miocène éthiopien est donc une découverte importante. La présence avérée du genre en Afrotropique au moins depuis le Miocène (*ca.* -20 Ma) corrobore une origine géographique issue de cette même région, mais elle suggère surtout un âge d'apparition bien plus ancien que celui estimé par l'horloge moléculaire. L'intégration de ce nouveau fossile en tant que nouveau point de calibration à l'ensemble de la lignée permettra à l'avenir de mieux définir l'intervalle d'apparition supposé.

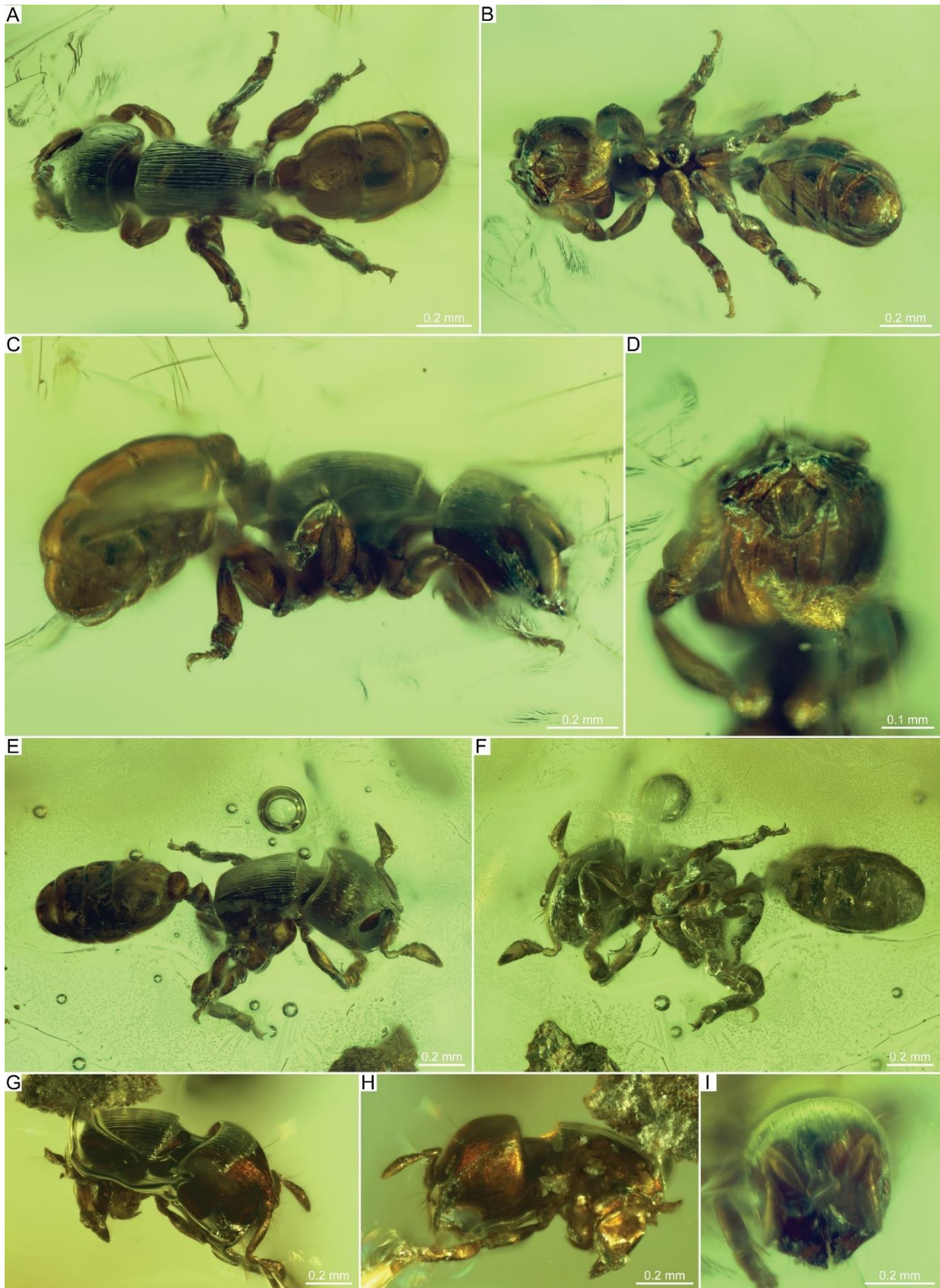


Figure 43. Aperçu des ouvrières *Melissotarsus* issues du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma). A-D & I, ouvrière IGR. ET2020/013 en vue dorsale (A), en vue ventrale (B), vue latérale gauche (C), vue hypostomale (D), et vue frontale (I) ; E-F, ouvrière IGR. ET2015/001b-1 en vue latérodorsale droite (E), et en vue ventrale (F) ; G-H, ouvrière IGR. ET2020/014a en vue latérale droite (G) et vue latéroventrale gauche (H). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

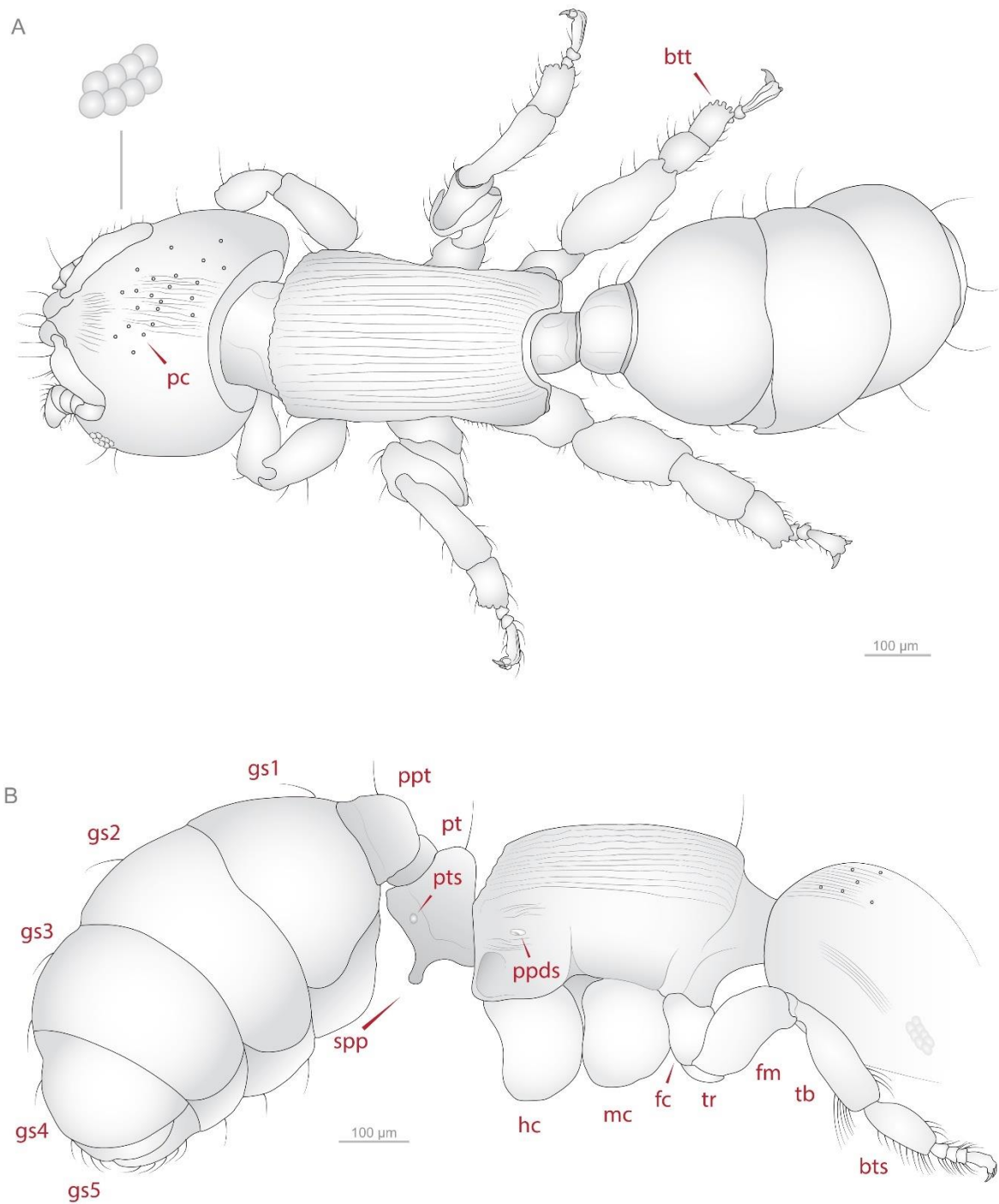


Figure 44. Dessin au trait du morphotype des ouvrières *Melissotarsus* de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma) (1/2). Modélisation à partir de l'ouvrière IGR. ET2019A.57B2c, en vue dorsale (A), et en vue latérale droite (B). Abréviations : bts, basitarsus; btt, peigne basitarsal denticulé ; gs1-5, segment gastrique 1 à 5 ; fc, procoxa; fm, fémur; hc, métacoxa; mc, mésocoxa; pc, ponctuation ; pt, pétiole; pts, spiracle pétiole ; ppt, postpétiole; spp, processus subpétiole ; ppds, spiracle propodéal ; tb, tibia; tr, trochanter. Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

4.4.1.5. *Melissotarsus*

4.4.1.5.1. Détermination

Nous avons identifié 7 ouvrières partageant un morphotype similaire très particulier, illustré en figures 43 à 46. La description taxonomique des spécimens ainsi que l'intégralité de la discussion sont disponibles dans l'article en cours de rédaction (Chény *et al.*, [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

La combinaison de lobes frontaux accolés, le mésosome en forme de « boîte », l'absence de soie médiane clypéale, de scrobes antennaires, de suture promésotale, d'épines ou de lobes propodéaux, et enfin le postpétiole largement articulé au premier segment gastrique, n'est connue que chez *Melissotarsus* et *Rhopalomastix*, deux lignées sœurs de la tribu Crematogastrini.

Les deux genres peuvent cependant être facilement discriminés par de multiples divergences morphologiques, en particulier le nombre de segments antennaires (6 segments pour *Melissotarsus*, Fig. 43H et 45A *vs.* 10 segments pour *Rhopalomastix*), la taille relative du procoxa (aussi grand ou plus grand que le méso ou méta-coxa pour *Rhopalomastix* *vs.* plus petit pour *Melissotarsus*), et l'état du basitarse (proéminent et doté d'un « peigne » apical circulaire et denticulé pour *Melissotarsus*, Fig. 43D *vs.* indifférencié pour *Rhopalomastix*) (Bolton, 1982, 1994 ; Fisher & Bolton, 2016).

Le morphotype possède des antennes courtes à 6 segments avec un club à 2 segments, des yeux relativement développés et nettement plus longs que larges (Fig. 45), un mésocoxa et métacoxa massif (Fig. 43A-C et 45D), un probasitarse très allongé, ainsi qu'un méso- et metabasitarse court et large, délimités apicalement par un peigne denticulé associé à une petite ouverture circulaire (Fig. 43D et 45C). Ces caractères sont typiques de *Melissotarsus*, un genre typique de la région afrotropicale.

4.4.1.5.2. L'hypothèse *Melissotarsus*

4.4.1.5.2.1. Historique

Cet aspect est traité avec le genre *Rhopalomastix* dans la section 4.4.1.6.3. *Discussion*.

4.4.1.5.2.2. Comparaison

Le genre est un minuscule groupe de fourmis myrmicines à la diversité réduite. Jusqu'à présent, quatre espèces actuelles sont considérées valides : *M. beccarii* Emery, 1877, *M. emeryi* Forel, 1907b, *M. weissii* Santschi, 1910 du continent africain, et *M. insularis* Santschi, 1911 de Madagascar. La variation interspécifique au sein de *Melissotarsus* est encore mal cernée.

Le morphotype ouvrière fossile *Melissotarsus* de l'ambre éthiopien a fait l'objet d'une étude taxonomique approfondie. L'intégralité de la comparaison morphologique avec les espèces actuelles est rendue disponible dans l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

Ce travail a été réalisé en étroite collaboration avec C. Peeters et A. Khalife (doctorant) (Sorbonne Université, IESE). Une analyse microtomographique (Fig. 46) a été effectuée sur une ouvrière fossile *Melissotarsus* au Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (Chine), et la reconstruction 3D du fossile a été réalisée par A. Khalife. Dans ce travail, nous comparons en détail le morphotype fossile avec les représentants actuels *Melissotarsus*.

4.4.1.5.2.3. Discussion

4.4.1.5.2.3.1. Évidences fossiles d'une vie cryptique

Il est remarquable de noter que le morphotype fossile *Melissotarsus* du Miocène éthiopien montre déjà les synapomorphies des lignées actuelles. Tout d'abord, nous constatons que les méso- et métacoxa sont hypertrophiées et leur hauteur s'approche de celle du thorax, comme c'est le cas chez les espèces actuelles de manière encore plus marquée. Les coxae sont subquadratiques et larges, et ne s'étendent pas sur les côtés du corps comme chez les autres fourmis. De plus, les méso- et métatrochanters s'orientent à environ 90°, dirigeant le fémur vers le haut de manière à ce qu'il soit en contact étroit avec la face latérale du mésosome. Cette position anatomique particulière a été décrite par [Khalife *et al.* \(2018\)](#) pour les espèces actuelles, et est considérée comme une adaptation directe associée au forage du bois vivant. Le peigne denticulé apical du méso- et metabasitarse est aussi développé sur le morphotype fossile que sur les espèces actuelles. Ceux-ci sont plaqués contre les parois du tunnel et permettent de maintenir voire de pousser le corps vers l'avant lors du forage.

Ensuite, la tête surdimensionnée, la forme des mandibules et le nombre de dents sont chacun très similaires à ce que l'on observe sur les ouvrières actuelles, ce qui suppose que le morphotype fossile avait déjà la capacité de mastiquer du bois vivant.

De plus, les minuscules fentes le long du bord antérieur de l'hypostome sont très probablement associées aux glandes à soie, ce qui est corroboré par la présence d'une forte pilosité sur les pattes, et qui sert à « filer » les filaments de soie sur les ouvrières actuelles. En outre, les ouvertures des glandes basitarsales sur les trois paires de pattes sont clairement visibles. La combinaison de tous ces caractères suggère clairement un haut degré d'adaptation à un mode de vie cryptique basé sur le creusement de tunnels dans du bois vivant. Un tel niveau de spécialisation existait donc déjà au Miocène (-23 à -16 Ma) chez les représentants fossiles de la lignée *Melissotarsus* en Afrotropique.

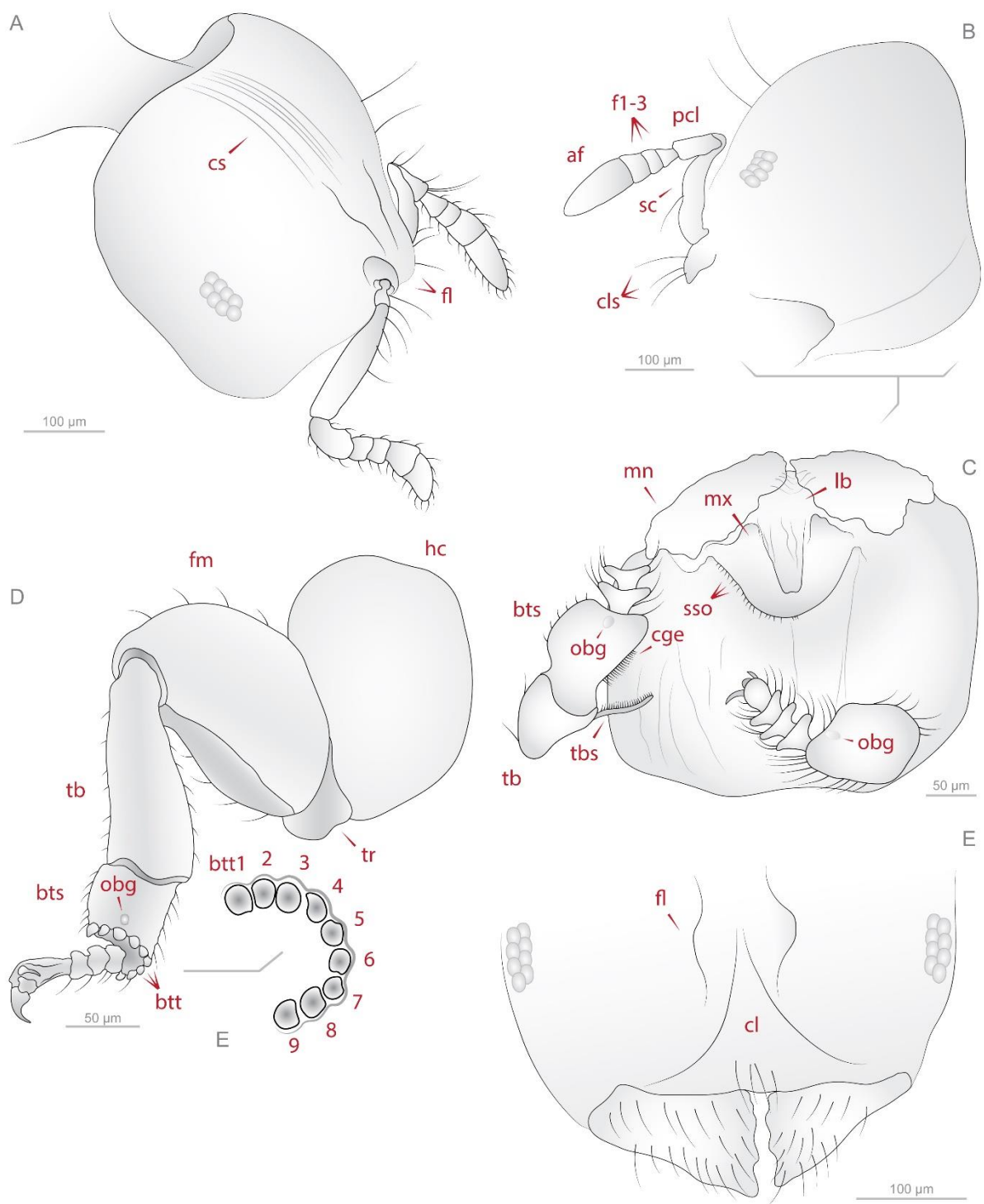


Figure 45. Dessin au trait du morphotype des ouvrières *Melissotarsus* de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma) (2/2). Modélisation à partir de l'ouvrière IGR.ET2019A.Batch1c (A-B) et IGR.ET2019A.57B2c (C-E). A, vue latérodorsale droite de la tête ; B, vue latéro ventrale gauche de la tête ; C, vue hypostomale ; D, détail de la patte postérieure droite avec schéma du peigne basitarsal denticulé ; E, vue frontale de la tête. Abréviations : af, funicule apical ; bts, basitarse ; btt, denticule basitarsal ; btt1-9 : denticule basitarsal 1 à 9 ; cge, « cleaning gland epithelium » ; cl, clypéus ; cls, soie clypéale ; cs, costulation ; fl, lobe frontal ; fm, fémur ; f1-3, funicule 1 à 3 ; hc, métacoxa ; lb, labium ; mn, mandibule ; mx, maxille ; obg, « opening basitarsal gland » ; pcl, pédicelle ; sc, scape ; sso, ouverture en fente ; tb, tibia ; tbs, éperon tibial. Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

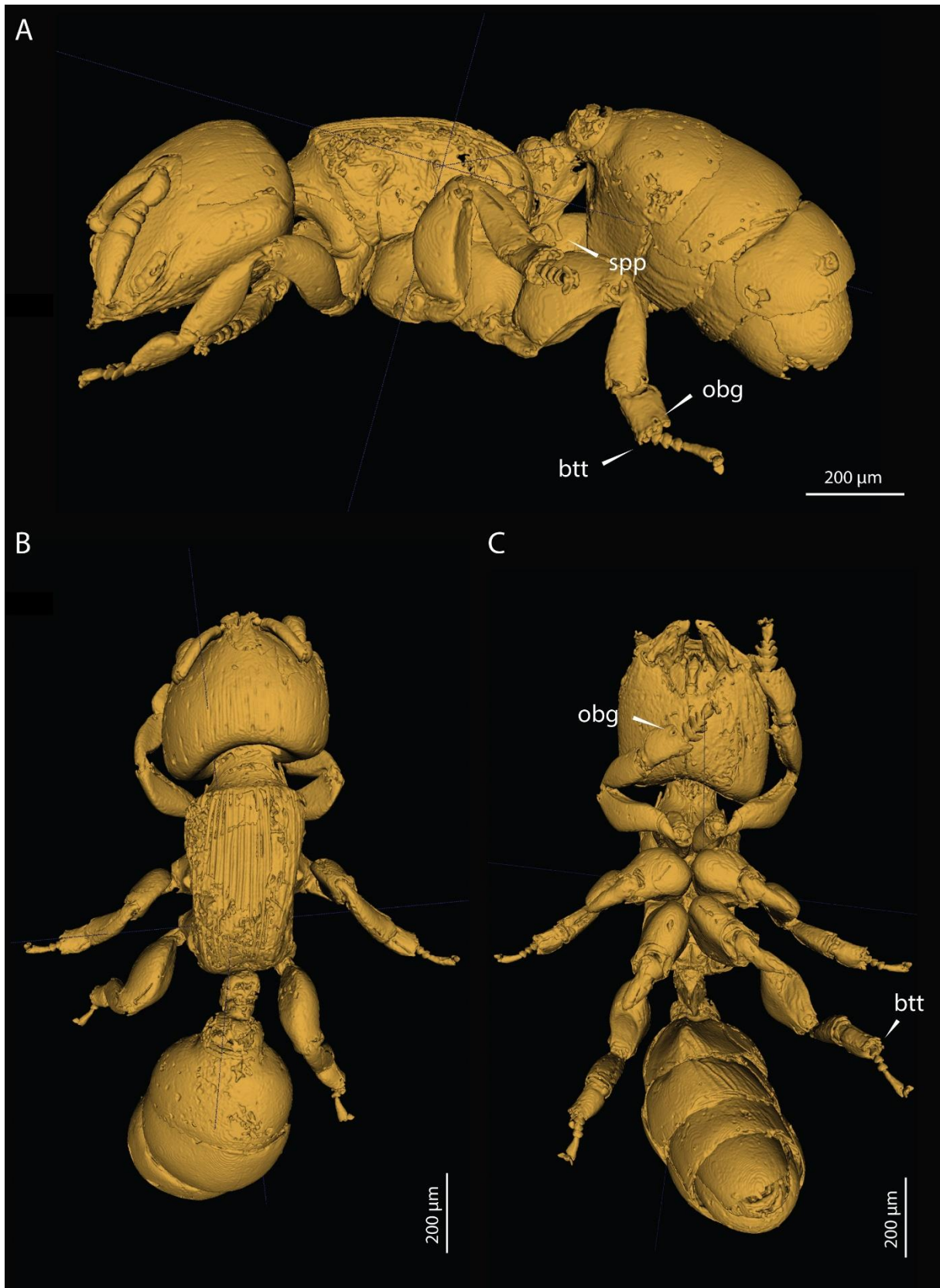


Figure 46. Modèle 3D d'une ouvrière fossile *Melissotarsus* sp. (IGR.ET2019A.57B2c) dans l'ambre d'Éthiopie. A, vue latérale ; B, vue dorsale ; C, vue ventrale. Abréviations : btt, denticule basitarsal ; obg, « opening basitarsal gland » ; spp, processus subpétiole. Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5. Modélisation : A. Khalife. Illustrations : C. Chény

4.4.1.5.2.3.2. Une lignée basale *Melissotarsus* ?

Les genres *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* forment un clade à l'intérieur de l'immense tribu Crematogastrini (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018). L'âge de la divergence du clade est estimé entre -45 et -35 millions d'années, et celui de la divergence des deux genres est estimé entre -35 et -25 Ma, un intervalle de temps pendant lequel les lignées actuelles seraient apparues. Les analyses biogéographiques de ces précédents auteurs suggèrent une origine afrotropicale pour l'ensemble du clade. Les deux genres présentent d'importantes différences morphologiques, qui sont le résultat de processus évolutifs distincts. Les ouvrières *Rhopalomastix* ont « conservé » un aiguillon contrairement à *Melissotarsus*, et des observations directes ont confirmé que celui-ci était toujours fonctionnel (voir *R. murphyi* dans Yong *et al.*, 2019). Les yeux sont généralement plus développés chez *Rhopalomastix*, de plus de nombreuses espèces de *Rhopalomastix* disposent d'un large pétiole avec un processus subpétiole (sur les sexués ou non), un caractère diagnostique pour les espèces actuelles (Bolton, 1982, 1994 ; Fisher & Bolton, 2016).

Le pétiole du morphotype fossile rappelle curieusement celui de *Rhopalomastix*, avec un nœud robuste et large, et un grand pédoncule pétiole. On observe un processus semblable sur de nombreuses espèces *Tetramorium* qui est une lignée sœur du clade *Melissotarsus* + *Rhopalomastix*. Le processus subpétiole serait donc un état plésiomorphe partagé par les taxons actuels des lignées basales, et serait apparu il y a au moins 15 millions d'années. La fonction d'un tel processus ventral est encore mal comprise mais elle pourrait être liée à la motilité du gastre, en lien avec la fonction défensive de l'aiguillon (C. Peeters, comm. pers.). Pourtant, nous savons que la fonction du pétiole est limitée pour les espèces actuelles *Melissotarsus*, puisque les galeries restreignent le mouvement, mais aussi du fait de l'absence d'aiguillon.

Il est alors cohérent de supposer que la perte de l'aiguillon a conduit à la disparition progressive du processus de maintien. Concernant le morphotype fossile, étant donné la présence d'un processus subpétiole, on pourrait donc s'attendre à observer un aiguillon. Malheureusement, si celui-ci est peut être présent, il reste caché à l'intérieur du gastre. Nous discernons bien une structure fine et pointue qui semble être la trace d'un aiguillon (visible en transparence en vue latérale sur l'ouvrière IGR.ET2020/013, mais la taille minuscule de la structure limite nos capacités d'observation, la question sur cet état de caractère ne peut donc pas être définitivement tranchée.

En tout état de cause, le nouveau morphotype fossile *Melissotarsus* possède les caractères typiques du genre, dont certains ne sont pas encore aussi développés que chez les représentants des lignées actuelles. Mais le développement adaptatif de certains caractères est déjà marqué (ex : hypertrophie du méso- et métacoxa). D'autres en revanche sont « inconnus » des espèces actuelles (ex : présence d'un processus subpétiole) et semblent par ailleurs être un état plésiomorphe au regard de leur affiliation avec *Rhopalomastix* et *Tetramorium*. Cette morphologie intermédiaire implique de toute évidence que le morphotype fossile serait un représentant basal de la lignée actuelle du genre *Melissotarsus*.

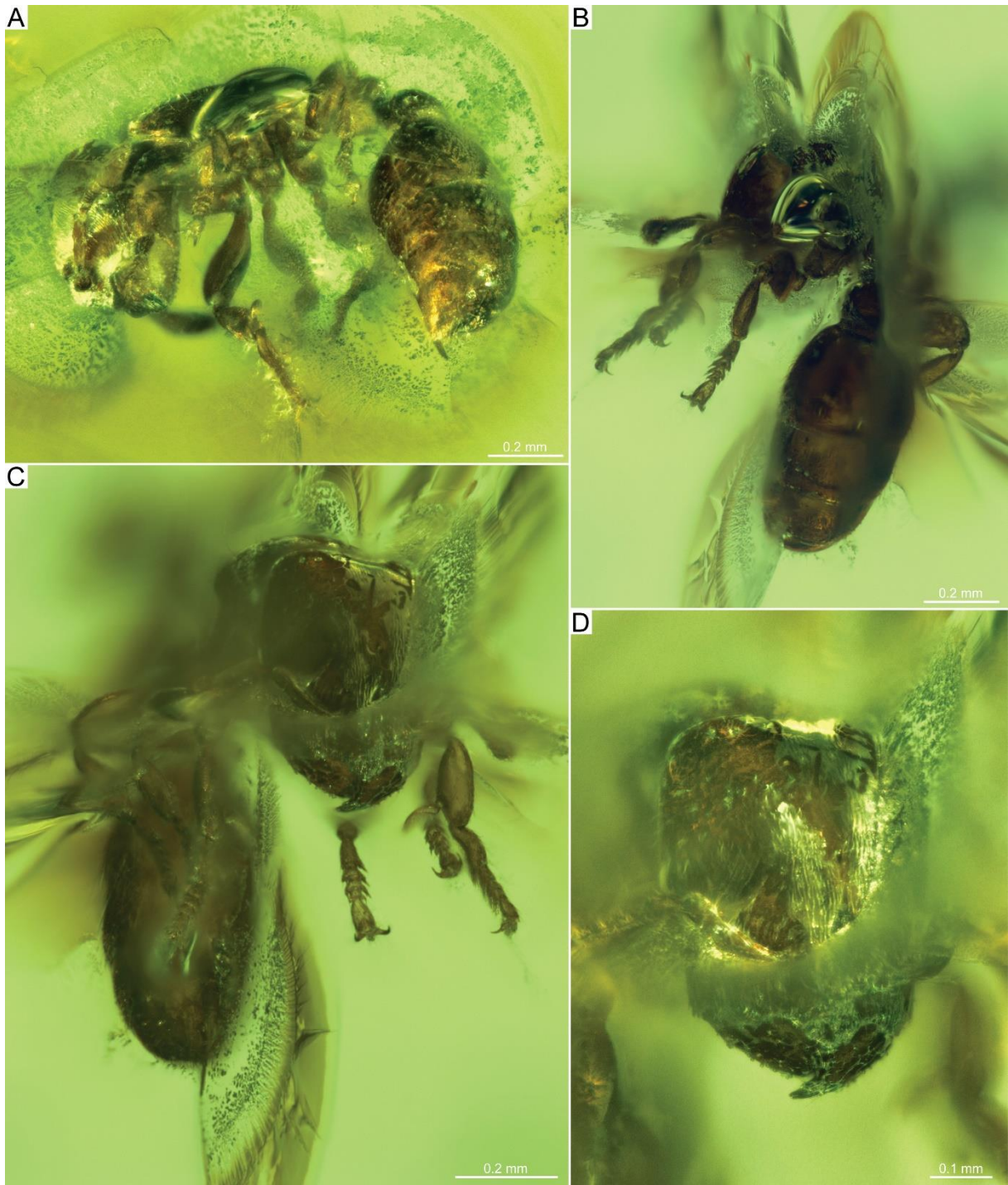


Figure 47. Aperçu des ouvrières *Rhopalomastix* issues du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma). A-D, ouvrière IGR.ET2015/001b-2 en vue latérale (A), en vue dorsale (B), vue latérofrontale (C), et vue frontale détaillée (D). Observez la présence de l'aiguillon bien visible en (A) ou (C). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

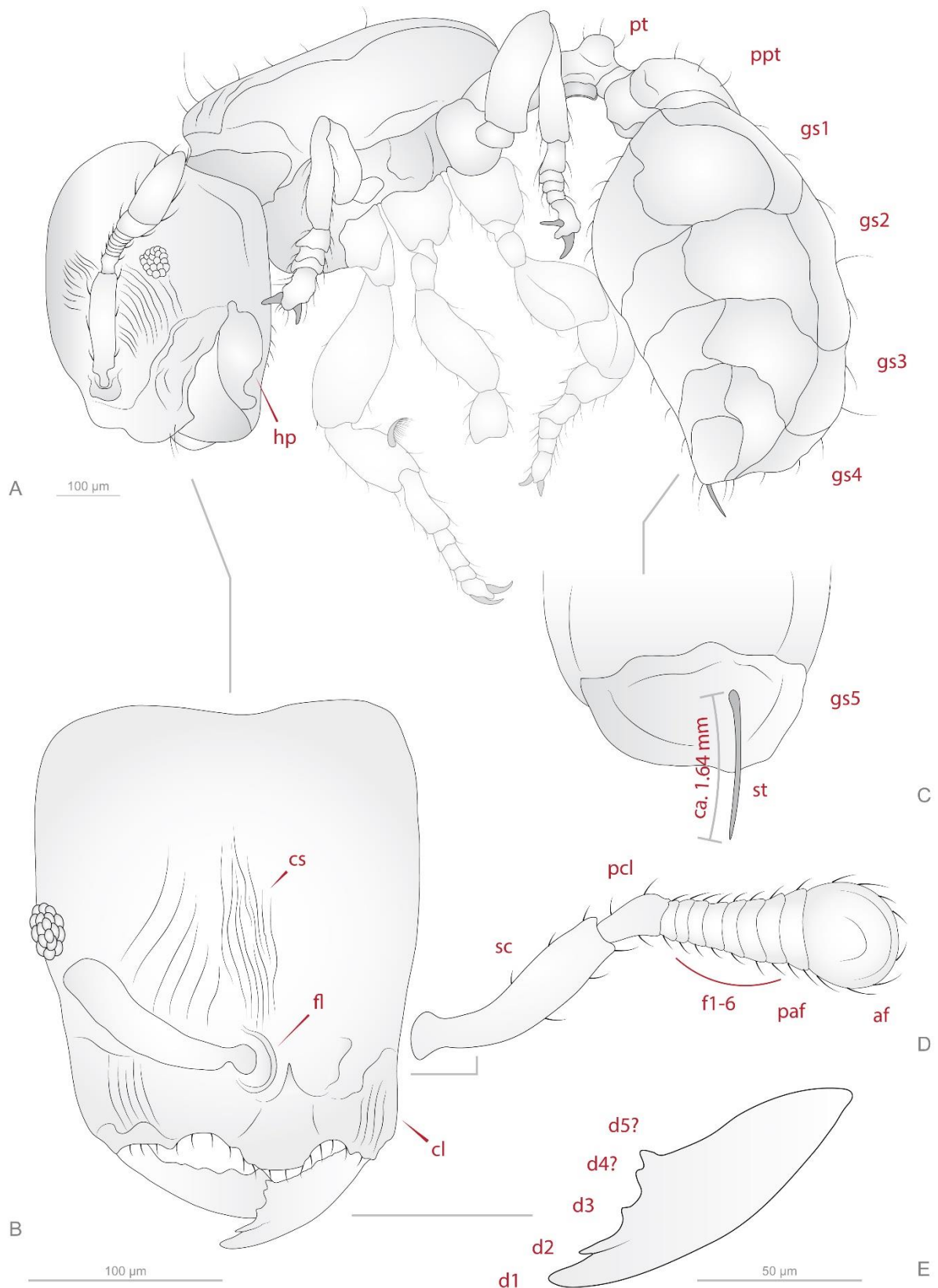


Figure 48. Dessin au trait du morphotype de l'ouvrière *Rhopalomastix* de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma). Modélisation à partir de l'ouvrière IGR.ET2015/001b-2, en vue latérale gauche (A), vue frontale (B), vue détaillée de l'aiguillon (C), vue détaillée de l'antenne (D), et vue détaillée de la mandibule (E). Abréviations : af, funicule apical ; cl, clypéus ; cs, costulation ; d1-d5, denticule 1 à 5 ; fl, lobe frontal ; gs1-5, segment gastrique 1 à 5 ; f1-6, funicule 1 à 6 ; hp, hypostome ; paf, funicule préapicale ; pcl, pédicelle ; pt, pétiole ; ppt, postpétiole ; sc, scape ; st, aiguillon. Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], in prep.) disponible en annexe B5.

4.4.1.6. *Rhopalomastix*

4.4.1.6.1. Détermination

De l'ensemble du matériel éthiopien, nous avons identifié une ouvrière et une gyne au morphotype très particulier, dont l'ensemble est illustré de la figures 47 à 50. La description taxonomique des spécimens ainsi que l'intégralité de la discussion sont disponibles dans l'article en cours de rédaction ([Chény et al. \[Melisso-Rhopalo\], in prep.](#)) disponible en annexe B5.

Les morphotypes fossiles de l'ouvrière (Fig. 47-48) et de la gyne (Fig. 49-50) sont attribués au genre *Rhopalomastix* Forel, 1900, sur la base des mêmes caractères énumérés précédemment pour *Melissotarsus*, à l'exception des quelques caractères suivants : antennes à 10 segments (Fig. 48D) (vs. 6 segments pour *Melissotarsus*) ; taille relativement modérée du méso- et métacoxa et basitarses indifférenciés (Fig. 47 et 48A) (vs. spécialisés pour *Melissotarsus*) ([Bolton, 1982, 1994](#) ; [Fisher & Bolton, 2016](#)).

Il convient de noter que la présence de l'aiguillon a été confirmée à partir de la seule ouvrière observée (Fig. 47C et 48A&C). Celui-ci paraît développé et fonctionnel, comme c'est le cas des espèces actuelles *Rhopalomastix* (vs. aiguillon absent pour *Melissotarsus*). La combinaison de ces caractères est unique et discrimine sans ambiguïté le genre *Rhopalomastix*, la lignée sœur de *Melissotarsus*.

Concernant le morphotype fossile de la gyne, il est d'abord important de signaler la forte similarité morphologique qui se dégage dès les premières observations. Les antennes sont composées de 10 segments (Fig. 48C), les lobes frontaux sont contigus (Fig. 48C), le clypéus est de forme similaire, cependant les deux morphotypes diffèrent sur certains points : corps légèrement plus large ; yeux très développés (> 100 ommatidies) (Fig. 48A) ; clypéus avec de longues soies antérieures ; ocelles présents ; suture promésotonale profonde ; mésoscutum et mésoscutellum développés avec tégula et ailes (Fig. 48B) ; métapleuron large et arrondi, marqué d'un sillon métapleuron linéaire oblique, dirigé postérodorsalement ; légère costulation sur la tête.

4.4.1.6.2. L'hypothèse *Rhopalomastix*

4.4.1.6.2.1. Historique

Cet aspect est traité dans la section 4.4.1.6.2.3. *Discussion*.

4.4.1.6.2.2. Comparaison

Le genre *Rhopalomastix* constitue la lignée asiatique du clade [*Melissotarsus* + *Rhopalomastix*]. Il est distribué sur une partie des régions indomalayenne et australasienne, mais le groupe n'est pas connu dans la région afrotropicale. Tout comme *Melissotarsus*, les ouvrières *Rhopalomastix* sont petites (environ 2-3 mm de longueur moyenne) et leur morphologie est très similaire. Afin de clarifier la taxonomie du groupe, [Wang et al. \(2018b\)](#) ont récemment utilisé une approche intégrative en combinant des données génétiques et morphologiques, et à ce jour, onze espèces sont considérées valides. Ces mêmes auteurs ont proposé une clé de détermination pour les espèces d'Asie du Sud-Est comprenant :

R. murphyi Wang et al., 2018b ; *R. glabricephala* Wang et al., 2018b ; *R. striata* Wang et al., 2018b ; *R. tenebra* Wang et al., 2018b ; *R. javana* Wheeler, 1929 ; *R. johorensis* Wheeler, 1929.

Les morphotypes fossiles *Rhopalomastix* de l'ambre éthiopien ont fait l'objet d'une étude taxonomique approfondie. L'intégralité des comparaisons morphologiques avec les espèces actuelles est accessible dans l'article en cours de rédaction (Chény et al. [*Melisso-Rhopalo*] in prep.) disponible en annexe B5. Ce travail a été réalisé en étroite collaboration avec C. Peeters et A. Khalife (doctorant) (Sorbonne Université, IESE).

4.4.1.5.2.2.1. Morphotype ouvrière

Si l'on compare le morphotype fossile avec les représentants actuels, on observe une affinité étroite avec *R. javana*. La surface latérale et dorsale de la moitié postérieure de la tête, et plus particulièrement le lobe vertexal, est costulée (vs. lisse chez *R. murphyi*, *R. glabricephala*, et *R. tenebra*). Malheureusement, le bord antérieur du promésonotum et du clypéus ne sont pas clairement visibles mais on observe une striation sur la partie la plus postérieure du vertex, à l'instar de *R. javana*, *R. johorensis* et *R. striata*. Le pétiole est noduleux, le nœud est assez haut et semble correspondre à celui de *R. javana* (vs. large et peu noduleux chez *R. johorensis* et *R. striata*). La structure des yeux subcirculaires (< 20 ommatidies) semble également se rapprocher de *R. javana*. Le clypéus du morphotype fossile semble cependant légèrement plus projeté vers l'avant comparé à aux formes actuelles. Cette combinaison unique d'état de caractères distingue le morphotype fossile éthiopien des autres morphotypes connus de *Rhopalomastix*, et nous l'attribuons donc à une espèce éteinte de la lignée, la première connue pour le genre.

4.4.1.5.2.2.2. Morphotype gyne

Nous avons comparé la nervation des ailes antérieures avec celle des gynés actuelles *Rhopalomastix* (Fig. 49 E-F & Fig 50 C-D), l'espèce actuelle *R. rothneyi* étant utilisée ici comme modèle de référence. Les deux nervations apparaissent étroitement similaires. Toutes deux possèdent une cellule basale (Ba), costale (Co), marginale (Mg), et submarginale (sMg-1) complètement fermées, et une cellule subbasale (sBa), discoïdale (Di), et submarginale (sMg-2) partiellement fermées par des veines spectrales.

De plus, si l'on compare la taille relative (longueur maximale / largeur maximale à partir d'une ligne perpendiculaire traversant le bord antérieur) des ailes antérieures du morphotype fossile et de *R. rothneyi*, on observe des valeurs sensiblement proches avec un rapport respectif de 2,95 et 3,05. Nous n'avons pas noté de différences significatives sur le motif des ailes antérieures, et pour l'ensemble du corps, seules des différences mineures ont été observées, comprenant notamment une très faible divergence morphométrique. L'étroite affinité morphologique du morphotype fossile avec *R. rothneyi* nous permet de l'attribuer avec grande certitude au genre *Rhopalomastix*.

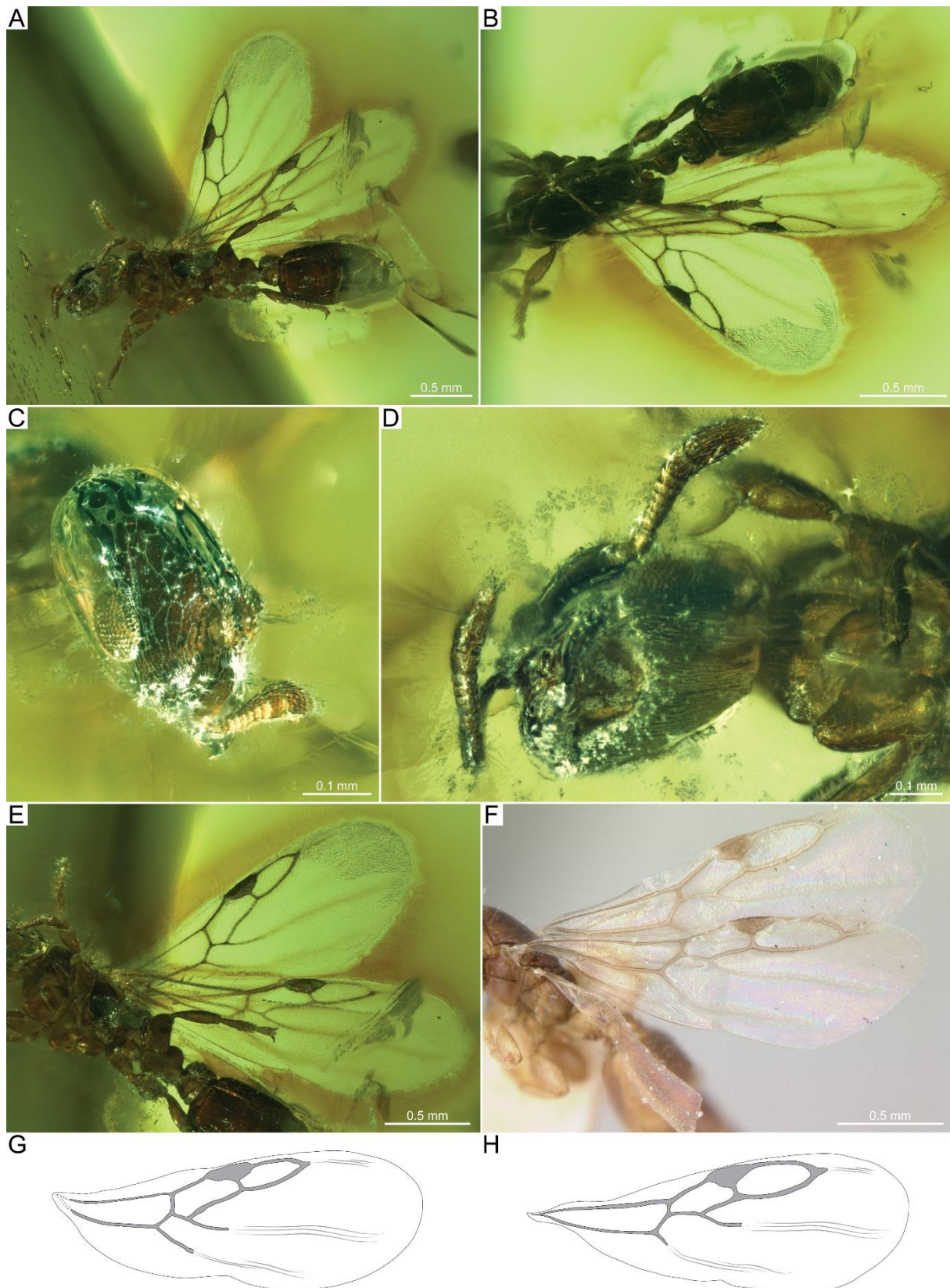


Figure 49. Aperçu de de la gyne issue du matériel étudié de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma) et assignée au genre *Rhopalomastix*. A-E & G, gyne IGR.ET2015/001b-3 en vue latéroventrale (A), vue dorsale (B), vue de détail de la tête (C), vue hypostomale (D), vue de détail de la nervation des ailes antérieures (E) et dessin au trait correspondant (G) ; F-H, gyne *R. rothneyi* (spécimen actuel, non-type CASENT0178732), vue de détail de la nervation des ailes antérieures (F) et dessin au trait correspondant (H). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény et al. [*Melisso-Rhopalo*], in prep.) disponible en annexe B5.

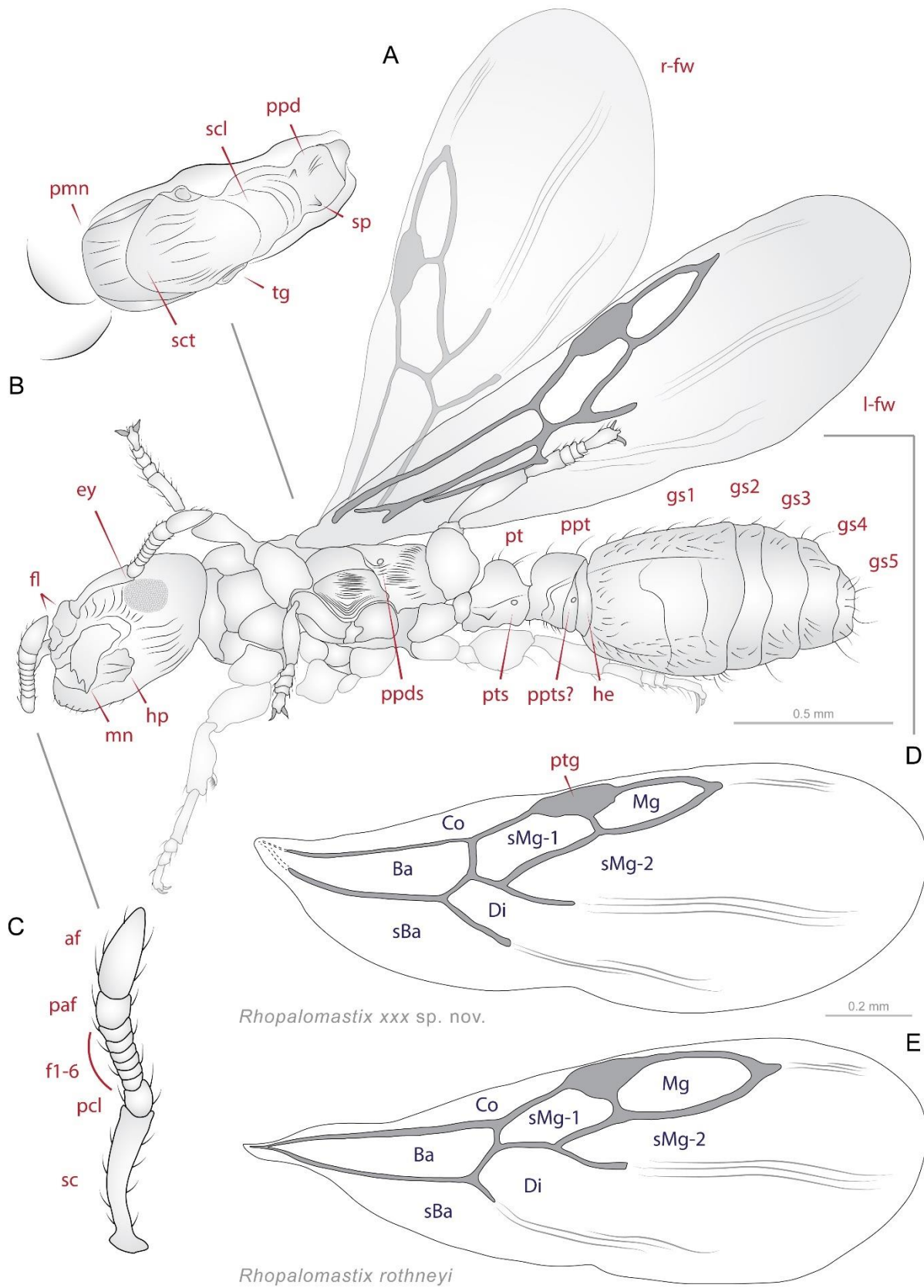


Figure 50. Dessin au trait du morphotype gyne *Rhopalomastix* de l'ambre d'Éthiopie (Miocène, 23-16 Ma). Modélisation à partir de la gyne IGR.ET2015/001b-3., en vue latéroventrale (A), vue de détail du mésosome (B), vue de détail de l'antenne (C), reconstruction de la nervation de l'aile antérieure (D) et comparaison avec *R. rothneyi* (spécimen actuel, non-type CASENT0178732). Abréviations : af, funicule apical ; ey, œil ; fl, lobe frontal ; f1-6, funicule 1 à 6 ; gs1-5, segment gastrique 1 à 5 ; he, helcium ; hp, hypostome ; l-fw, aile antérieure gauche ; mn, mandibule ; paf, funicule préapicale ; pcl, pédicelle ; pmn, promésotum ; ppd, propodéum ; ppds, spiracle propodéale ; ppt, postpétiole ; ppts, spiracle postpétiole ; pt, pétiole ; ptg, pteostigma ; pts, spiracle pétiole ; r-fw, aile antérieure droite ; sc, scape ; scl, scutellum ; sct, scutum ; sp, épine ; tg, tégula. Cellules de l'aile antérieure : Ba, basale ; Co, Costale ; Di, distale ; Mg, marginale ; sBa, subbasale ; sMg-1, submarginale 1 ; sMg-2, submarginale 2.). Cette planche est issue de l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

De plus, le morphotype partage d'autres états de caractères importants avec *R. rothneyi*, notamment les yeux ovoïdes (vs. subcirculaires à circulaires chez *R. escherichi*), un mésosome costulé (vs. plutôt lisse chez *R. escherichi*), un processus subpétiole anguleux légèrement en avant du nœud pétiole (vs. arrondis et en dessous du nœud chez *R. escherichi*). Cependant, les stries incurvées de la moitié antérieure de la surface dorsale de la tête sont assez similaires à *R. escherichi* (vs. absentes chez *R. rothneyi*), bien qu'elles soient tout de même différentes. En revanche, la présence d'épines propodéales courtes mais distinctes est un caractère que nous n'observons pas parmi les espèces actuelles de *Rhopalomastix*. Par ailleurs, la position postérieure du spiracle pétiole semble inhabituelle puisqu'elle est située beaucoup plus en avant sur les représentants actuels, près du bord antérieur du pétiole. Cette combinaison unique d'état de caractères distingue le morphotype fossile éthiopien des autres morphotypes connus de *Rhopalomastix*, et nous l'attribuons donc, avec le morphotype ouvrière, à une espèce éteinte de la lignée, la première connue pour le genre.

4.4.1.6.2.3. Discussion

4.4.1.6.2.3.1. Historique

Au sein des Myrmicinae, les genres *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* figurent parmi les plus atypiques. Les phylogénies récentes ont montré que ces deux genres formaient un clade et figuraient en lignée sœur de *Tetramorium* parmi la grande tribu Crematogastrini (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018). En intégrant l'espèce *M. insularis* et *R. rothneyi*, la divergence du clade avec *Tetramorium* a été estimée entre -45 et -35 millions d'années, et la divergence des deux genres est estimée entre -35 et -25 Ma, un intervalle de temps pendant lequel les lignées actuelles seraient apparues.

Leur affinité phylogénétique s'illustre notamment par une morphologie étroitement partagée, et un comportement mutuel hautement spécialisé. Tous deux sont des genres cryptiques dont les représentants actuels vivent uniquement sous l'écorce d'arbres vivants par le forage de galeries. Jusqu'à récemment, seul *Melissotarsus* était connu pour utiliser ces tunnels pour élever et maintenir des colonies de cochenilles diaspidés (Hemiptera Diaspididae) (Delage-Darchen, 1972 ; Ben-Dov & Fisher, 2010 ; Mony *et al.*, 2002 ; Mony *et al.*, 2007), mais ce comportement et ce mutualisme ont été récemment décrits chez *Rhopalomastix* (Yong *et al.*, 2019). En raison de leur vie cryptique, les observations directes

de leur mode d'alimentation font défaut, mais on suppose qu'ils dépendent des diaspides non seulement pour leur chair (Schneider *et al.*, 2013) mais aussi pour les exuvies, le bouclier protecteur des diaspides, et d'autres sécrétions de cire (Peeters *et al.*, 2017).

Ces deux genres sont également fascinants pour leur capacité à produire et filer de la soie (ouvrières uniquement) qu'ils utilisent immédiatement pour fermer les brèches ou sceller les entrées des nids (Fisher & Robertson, 1999 ; Yong *et al.*, 2019). La soie est sécrétée avec une structure particulière utilisant la glande hypostomale et des ouvertures en forme de fente le long du bord buccal ou de la partie ventrale du bord antérieur de l'hypostome (Hölldobler *et al.*, 2014 ; Billen & Peeters, 2020). Comme le mentionnent Hölldobler *et al.* (2014), l'hypostome pourrait être une modification évolutive d'une glande crânienne, telle que la glande propharyngienne ou maxillaire.

Cependant, *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* diffèrent par de nombreux aspects de leur biologie et de leur biogéographie. Tout d'abord, *Melissotarsus* possède des pattes hyperspécialisées induites par une adaptation extrême à la vie dans les galeries, alors que les pattes du *Rhopalomastix* ont conservé une morphologie « classique » (Yong *et al.*, 2019). Les pattes médianes et postérieures de *Melissotarsus* ont de larges coxae dissimulant des muscles puissants, utiles pour pousser le corps vers l'avant lors de la processus de mastication du bois (Khalife *et al.*, 2018). De plus, les pattes médianes orientées vers le haut, sont utilisées pour exercer une poussée contre les parois des galeries pendant le forage, ce qui les rendent instables et incapables de marcher correctement sur des surfaces planes, tandis que les spécimens *Rhopalomastix* sont tout à fait capables de marcher en dehors de leurs tunnels (Yong *et al.*, 2019). En outre, les ouvrières *Rhopalomastix* ont conservé un aiguillon contrairement à *Melissotarsus*, et des observations ont confirmé que celui-ci était toujours fonctionnel (Yong *et al.*, 2019). En ce qui concerne le comportement, des différences majeures ont également été observées entre les deux genres, notamment sur le soin de la couvée en cas de perturbation (Peeters *et al.*, 2017).

Par ailleurs, un des aspects les plus contrastants concerne leur distribution géographique : *Melissotarsus* (4 espèces actuelles ; Bolton, 2020), est connu uniquement en région afrotropicale (3 espèces) et malgache (1 espèce), tandis que *Rhopalomastix* (11 espèces actuelles) est distribué entre la région indomalayenne et australasienne, et est totalement absent du continent africain (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). Les analyses biogéographiques suggèrent une origine afrotropicale pour l'ancêtre commun du clade, une origine similaire pour la lignée *Melissotarsus*, toutefois la lignée *Rhopalomastix* serait apparue entre la région indomalayenne et la région australasienne (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018). Ces inférences semblent cohérentes aux vues des distributions biogéographiques actuelles, mais celles-ci n'étaient corroborées par aucune donnée fossile concrète jusqu'à présent. Et malheureusement les données paléontologiques concernant les régions tropicales sont extrêmement rares.

Ainsi nous décrivons la première occurrence du morphotype ouvrière fossile pour *Melissotarsus* et la première occurrence fossile du genre « asiatique » *Rhopalomastix* dans l'ambre miocène éthiopien.

Ces nouvelles données sont cruciales vis-à-vis de l'histoire évolutive de la lignée et permettent une relecture de leur évolution biogéographique.

4.4.1.6.2.3.2. La co-occurrence *Melissotarsus* - *Rhopalomastix*

La co-occurrence avérée d'ouvrières *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* dans un même fragment d'ambre est une découverte inattendue. L'identification de spécimens *Melissotarsus* dans l'ambre éthiopien n'a rien d'étonnant, si l'on met de côté l'aspect purement écologique. Les représentants actuels sont connus sur le continent africain et le groupe serait apparu sur ce même continent. Nous confirmons ici que le genre existait déjà au Miocène (23-16 Ma) en Afrique de l'Est.

En revanche, la découverte d'une ouvrière *Rhopalomastix* est plus troublante. Les représentants actuels du genre sont connus uniquement en Australasie et dans la région indomalayenne, et serait originaires de ces régions. La présence d'ouvrières fossiles *Rhopalomastix* dans l'ambre éthiopien infirme fortement l'hypothèse d'une origine indomalayenne ou australasienne. Si nous considérons d'une part que la lignée a divergé de *Melissotarsus* entre -30 et -20 millions d'années, que celui-ci est apparu en Afrotropique, et d'autre part que des spécimens fossiles de ces deux lignées sont connues dans l'ambre miocène éthiopien, l'hypothèse la plus vraisemblable est l'apparition mutuelle de ces deux lignées en région afrotropicale et une divergence précédant au moins de quelques millions d'années l'âge de l'ambre d'Éthiopie.

De plus, l'état des caractères des nouvelles occurrences fossiles démontrent un degré de spécialisation déjà relativement élevé, avec la présence des synapomorphies non seulement du clade, mais également de chacun de ces deux lignées respectives. Ceci nous conforte dans l'idée d'une divergence bien antérieure à l'âge de ces occurrences éthiopiennes, corroborant par contre les temps de divergence estimés par les précédentes phylogénies.

Si nous devons tenter d'expliquer une telle distribution actuelle, une des hypothèses pourrait être que le genre *Rhopalomastix* se serait progressivement déplacé vers l'Asie en raison d'une forte pression écologique. Le mode de vie similaire recherchées par les deux genres aurait pu jouer au détriment de *Rhopalomastix*, à la morphologie moins spécialisée que *Melissotarsus* pour vivre sous l'écorce des arbres. L'absence (apparente) de *Rhopalomastix* dans les régions orientales du Paléarctique (Arabie Saoudite, Iran, Pakistan...) pourrait s'expliquer par une possible dispersion à travers la plaque indienne, qui n'était pas si éloignée de la côte est-africaine alors qu'elle remontait vers la plaque eurasienne à l'Éocène (Scotese, 2001 ; Blakey, 2008).

L'aspect taphonomique de ces occurrences fait l'objet d'un travail encore en cours et partiellement discuté dans l'article en cours de rédaction (Chény *et al.* [*Melisso-Rhopalo*], *in prep.*) disponible en annexe B5.

4.4.1.7. *Cataulacus*

4.4.1.7.1. Détermination

De l'ensemble du matériel éthiopien, nous avons identifié une unique ouvrière appartenant au genre *Cataulacus*. Le matériel est issu d'un prêt récent par l'Université de Gdansk, nous n'avons malheureusement pas eu la possibilité d'effectuer une étude taxonomique sur ce morphotype. Néanmoins, l'assignation du morphotype au genre très caractéristique *Cataulacus* ne fait aucun doute.

4.4.1.7.2. Discussion

Le genre *Cataulacus* comprend 65 espèces actuelles (Bolton, 2020) distribuées entre la région afrotropicale et australasienne, avec un pic de diversité en Afrique centrale. Seules trois espèces sont connues du registre fossile : *C. planiceps* et *C. silvestrii* Emery, 1891, dans l'ambre sicilien (34-14 Ma) ; et *C. plebeius* De Andrade & Baroni Urbani, 2004, dans l'ambre de Bornéo (Miocène ?).

L'âge d'apparition du genre est estimé à -20 Ma par Blaimer *et al.* (2018), et le groupe serait apparu en région afrotropicale d'après ces mêmes auteurs ainsi que Ward *et al.*, 2015). Pourtant, aucune donnée fossile ne corroborait jusqu'à présent une telle inférence. La découverte d'une ouvrière *Cataulacus* à la morphologie très dérivée conforte l'hypothèse d'une origine afrotropicale, en revanche elle suppose aussi de revoir les estimations des temps de divergence de la lignée. La description du morphotype fossile est la première occurrence fossile en Afrotropique. Un futur travail taxonomique devra être réalisé pour comparer la morphologie du morphotype fossile et celles connues dans les mêmes régions.

4.4.2. Discussion générale

L'étude préliminaire de l'ambre miocène d'Éthiopie est particulièrement prometteuse. Sur l'ensemble du matériel étudié, toutes les occurrences (ou presque) constituent une nouvelle donnée biogéographique : *Trichomyrmex*, *Cataulacus*, *Carebara*, *Monomorium*, et *Rhopalomastix*. Le genre *Melissotarsus* a été confirmé dans l'ambre éthiopien, et un morphotype ouvrière est pour la première fois décrit. De plus, les myrmécines fossiles *Trichomyrmex* constituent les premières occurrences du genre qui n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent, et dont l'âge d'apparition du groupe était estimé antérieur à l'âge de l'ambre éthiopien. Ces nouveaux éléments devront être intégrés aux futures analyses phylogénétiques et biogéographiques, et affineront les inférences au regard de l'histoire évolutive de l'ensemble du groupe des fourmis myrmécines.

Enfin, il faut souligner le caractère exceptionnel de la co-occurrence entre ouvrières *Melissotarsus* et *Rhopalomastix*, qui n'aurait sans doute jamais été imaginé par les myrmécologues biogéographes. De plus, l'aspect écologique et taphonomique de l'ambre éthiopien est particulièrement intéressant, puisque ces deux genres vivent exclusivement sous l'écorce d'arbres vivants, les ouvrières n'étant théoriquement jamais situées à l'extérieur des galeries. Notons que *Cataulacus* est un genre exclusivement arboricole, ce qui laisse suggérer que la résine aurait pu couler en hauteur des troncs à la suite d'une incision dans le bois.

Tableau 6. Inventaire des identifications des fourmis myrmicines dans l'ambre de Zhangpu. L'inventaire est issu de l'étude préliminaire et n'inclue pas l'intégralité du matériel. Les valeurs et les déterminations ne sont donc pas définitives. La colonne « Première occurrence fossile » indique les occurrences constituant la première description pour le genre. La colonne « Première occurrence biogéographique » indique les occurrences génériques constituant la première occurrence fossile découverte pour la région indomalayenne. Pour la richesse spécifique, la première valeur indique le nombre de morphoespèces observées avec certitude, le second prend en compte les hypothétiques morphoespèces basées sur des spécimens incertains. Le matériel d'étude est conservé au Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Nankin, Chine.

Genre	Nombre d'individus	Abondance relative	Nombre d'ouvrières	Nombre de spécimens ailés	Nombre d'œufs, larves ou pupes	Richesse spécifique estimée	Première occurrence fossile	Première occurrence biogéographique
<i>Carebara</i>	213	31.1	210	3	0	2-3	-	x
<i>Pheidole</i>	209	30.5	181	2	26	1-2	-	x
<i>Lophomyrmex</i>	47	6.9	47	0	0	1-2	x	x
<i>Crematogaster</i>	48	7.0	48	0	0	2-4	-	x
<i>Tetramorium</i>	43	6.3	43	0	0	1-2	-	x
<i>Strumigenys</i>	14	2.0	10	4	0	4	-	x
<i>Myrmecaria</i>	9	1.3	9	0	0	1-2	x	x
<i>Cardiocondyla</i>	6	0.9	6	0	0	1	x	x
<i>Proatta</i>	7	1.0	7	0	0	1	x	x
<i>Cataulacus</i>	6	0.9	5	1	0	1	-	-
<i>Monomorium</i>	4	0.6	4	0	0	2	-	x
<i>Meranoplus</i>	4	0.6	4	0	0	1	x	x
<i>Aphaenogaster</i>	2	0.3	2	0	0	1	-	x
<i>Gauromyrmex</i>	1	0.1	1	0	0	1	x	x
<i>Lordomyrma</i>	1	0.1	1	0	0	1	x	x
<i>Vollenhovia</i>	1	0.1	0	1	0	1	-	x
Indéterminé	70	10.2	29	40	1	?		-
Total	685	100.0	607	51	27	22-29	7	15

4.5. Ambre de Zhangpu

4.5.1. Inventaire des déterminations

4.5.1.1. Synthèse

L'ambre du gisement de Zhangpu étudié dans cette thèse est intégralement issu des collections du Nanjing Institute of Geology and Palaeontology. Nous rendons ici compte des nouvelles occurrences génériques issues de l'étude préliminaire (Wang *et al.*, in prep. (soumis)), mais l'intégralité du matériel n'a pas encore été étudié. Le tableau 6 résume l'ensemble des identifications

Sur l'ensemble du matériel étudié, nous avons comptabilisé pas moins de 685 individus myrmicines pour 16 genres différents, avec par ordre décroissant d'abondance : *Carebara*, *Pheidole*, *Lophomyrmex*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Strumigenys*, *Myrmicaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Meranoplus*, *Aphaenogaster*, *Gauromyrmex*, *Lordomyrma*, et *Vollenhovia*. Tous ces genres constituent des lignées myrmicines actuelles. Toutes les castes sont également représentées, mais la majorité des individus ailés n'a pas encore été déterminée, ceci expliquant la valeur nulle en tableau 6 (colonne « Nombre de spécimens ailés ») pour la plupart des genres.

D'un point de vue général, 4 tribus myrmicines (*sensu* Ward *et al.*, 2015) sont représentées dans l'ambre de Zhangpu : la tribu Crematogastrini est majoritaire avec 11 genres (*Cardiocondyla*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, *Meranoplus*, *Proatta*, *Tetramorium*, *Vollenhovia*) ; la tribu Attini est représentée par le genre *Pheidole* et *Strumigenys* ; la tribu Solenopsidini est représentée par le genre *Monomorium* et *Myrmicaria* ; la tribu Stenammini est représentée par le genre *Aphaenogaster*. La tribu Myrmicini et Pogonomyrmecini ne sont en revanche pas représentées.

D'un point de vue de l'abondance et de la richesse spécifique, de forts contrastes existent : tout d'abord les genres *Carebara* et *Pheidole* constituent le groupe dominant en termes d'abondance. Ils comptabilisent chacun plus de 200 individus, ce qui représente respectivement 30% de l'abondance relative des myrmicines pour chacun d'entre eux, soit plus de la moitié des individus pour ces deux seules lignées. Nous avons identifié respectivement 2 et 1 morphoespèces avec certitude, néanmoins certains spécimens pourraient représenter des morphoespèces additionnelles.

Ensuite, les genres *Crematogaster*, *Lophomyrmex*, et *Tetramorium* comptabilisent quant à eux une quarantaine d'individus, représentant approximativement 21% de l'abondance totale, soit environ 7% pour chacun de ces 3 genres. Nous n'avons identifié qu'une seule morphoespèce avec certitude pour *Lophomyrmex* et *Tetramorium*. En revanche, la richesse spécifique de *Crematogaster* est plus importante puisque nous avons comptabilisé au moins 2 morphoespèces (dont plusieurs morphotypes), avec des spécimens incertains qui pourraient représenter au moins deux morphoespèces additionnelles.

Enfin, nous avons comptabilisé quelques individus appartenant à 11 genres distincts : *Strumigenys* (14), *Myrmicaria* (9), *Cardiocondyla* (6), *Proatta* (7), *Cataulacus* (6), *Monomorium* (4), *Meranoplus* (4), *Aphaenogaster* (2), *Gauromyrmex* (1), *Lordomyrma* (1), *Vollenhovia* (1).

L'ensemble de ces occurrences représentent moins de 10% de l'abondance totale, en revanche elles constituent plus de 65% de la richesse spécifique. Nous avons identifié une morphoespèce pour chacun de ces genres, ce qui est somme toute logique aux vues du faible échantillonnage, mais donc peu indicateur de la véritable richesse générique. Pourtant, nous avons identifié respectivement deux et quatre morphoespèces pour *Monomorium* et *Strumigenys*, ce qui est considérable si l'on prend en compte la taille de l'échantillonnage.

Sur l'ensemble de ces occurrences, pas moins de 7 genres étaient jusqu'à présent inconnus du registre fossile : *Lophomyrmex*, *Myrmicaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Meranoplus*, *Gauromyrmex*, et *Lordomyrma*. Les genres *Carebara*, *Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Strumigenys*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Aphaenogaster*, et *Vollenhovia* étaient déjà connus du registre fossile (dont certains ont précédemment fait l'objet d'une discussion), en revanche chacun des spécimens assignés à ces derniers constitue la première occurrence biogéographique pour la région indomalayenne, à l'exception de *Cataulacus* qui a été décrit dans l'ambre de Bornéo³⁴ (De Andrade & Baroni Urbani, 2004).

Toutes les occurrences n'ont pas pu être identifiées, puisqu'une quarantaine de spécimens ailés et une trentaine d'ouvrières restent à déterminer. En revanche, tous les spécimens identifiés et comptabilisés ont fait l'objet d'une double vérification. L'intégralité des occurrences a été préparée pour l'observation et l'identification, à l'exception des genres *Carebara* et *Pheidole*. Pour ces derniers, compte-tenu de leur abondance respective, seules une partie de l'échantillonnage a pu être préparée pour observation. Pour l'ensemble du matériel préparé et observé, nous avons comparé les morphotypes de Zhangpu avec leurs représentants actuels.

Concernant les genres *Carebara* et *Pheidole*, bien qu'une partie du matériel ait été traitée, un long travail de préparation et d'observation reste donc à faire si nous souhaitons confirmer et préciser certaines données, en particulier la richesse spécifique de ces deux grands groupes.

Un travail taxonomique approfondi a été réalisé sur le genre *Proatta* et *Lordomyrma*. Les raisons du choix de ces deux genres sont multiples. Ce sont tous deux des petits groupes d'espèces à la biogéographie particulière et plutôt restreinte. Leur histoire évolutive est mal connue (comme la plupart des genres mentionnés ci-dessus) mais une hypothèse de dispersion avait été émise pour *Lordomyrma*. Le morphotype de Zhangpu est particulièrement intéressant au regard de cette hypothèse. Quant à *Proatta*, qui est un genre monospécifique, la qualité de préservation des spécimens et de l'observation associée à une comparaison obligatoirement restreinte à la seule espèce actuelle connue, en fait un candidat idéal à une étude taxonomique approfondie. L'intégralité de ces études (Chény *et al.*, [Proatta], in prep. ; [Lordomyrma], in prep.) est disponible respectivement en annexe B6 et B7.

³⁴ Cependant l'âge de cet ambre est encore très incertain. L'ambre de Zhangpu est quant à lui connu et particulièrement bien cerné (pour plus de détails, se référer au Matériel & méthodes, section *Ambre de Zhangpu*).

4.5.1.2. Remarque préliminaire

Pour les sections suivantes, nous avons fait le choix de ne pas intégrer l'ensemble des descriptions et discussions taxonomiques pour chacun des genres. Plusieurs discussions ont déjà été traitées pour d'autres gisements (ex : *Melissotarsus*, *Rhopalomastix* dans l'ambre éthiopien...), et deux études taxonomiques supplémentaires sont intégralement disponibles pour l'ambre de Zhangpu en fin de section. Nous discuterons directement des résultats pour chacun des genres identifiés en fonction des éléments les plus importants à retenir.

4.5.1.3. *Carebara* & *Pheidole*

Les genres *Carebara* Westwood, 1840 et *Pheidole* Westwood, 1839 constituent les groupes dominants du matériel de Zhangpu en termes d'abondance. Ils comptabilisent chacun plus de 200 individus, représentant respectivement 30% de l'abondance relative des myrmécines pour chacun d'entre eux, soit plus de la moitié des individus pour ces deux seules lignées. Nous avons identifié respectivement 2 morphoespèces pour *Carebara* (Fig. 51A-D) et une pour *Pheidole* (Fig. 51E-H), néanmoins certains spécimens pourraient représenter des morphoespèces additionnelles.

4.5.1.3.1. *Carebara*

Concernant le genre *Carebara*, nous avons identifié plus de deux cents ouvrières et trois spécimens ailées (2 gyènes ailées, 1 gyène non ailée). Sur l'ensemble de ces ouvrières, deux morphoespèces semblent co-exister : une première morphoespèce aux individus relativement grands (longueur du corps des minor > 4 mm) avec la présence des morphotypes minor (Fig. 51A & C) et major (Fig. 51D). Une seconde morphoespèce aux ouvrières minor (Fig. 51D) particulièrement petits (longueur du corps des minor < 3 mm) pour laquelle nous n'avons pas identifié d'ouvrières major. Les deux morphoespèces se distinguent aisément du fait de leur différence de taille, et quelques caractères discrets variables, en particulier les funicules antennaires rétrécis (morphoespèce 1) ou allongés (morphoespèce 2), ou encore la présence de carènes clypéales latérales (morphoespèce 2) ou l'absence de celles-ci (morphoespèce 1). Plusieurs fragments sont constitués par plus d'une trentaine d'ouvrières de la morphoespèce 1, et présentant les deux morphotypes minor (Fig. 51A-B) et major (Fig. 51C-D).

De par leur divergence morphologique, ces deux morphoespèces bien distinctes sont attribuables à deux « morphotypes »³⁵ au sein du genre *Carebara*, la morphoespèce 1 est rattachée au morphotype *Oligomyrmex* et la morphoespèce 2 est rattachée au morphotype *Pheidologeton*.

Par ailleurs, nous avons observé une scène de combat figé entre une ouvrière major *Pheidologeton* et une ouvrière *Lophomyrmex*, attestant que ces deux genres pouvaient coévoluer à proximité.

³⁵ Fernández (2004) synonymisa *Afroxydridis*, *Oligomyrmex* and *Paedalgus* sous *Carebara*, mais Eguchi et al. (2011) ne considère pas la synonymie valide du fait d'un manque de considération des espèces de l'Ancien Monde. La taxonomie de *Carebara* reste encore très incertaine.



Figure 51. Aperçu des myrmicines *Carebara* (A-D) et *Pheidole* (E-H) préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma). Ces deux genres sont les plus abondants des myrmicines, avec des centaines d'individus. A, ouvrière 30205 en vue latérale droite ; B, ouvrière 30181 en vue latérale gauche ; C, ouvrière 30049 en vue dorsale ; D, ouvrière 30049 en vue latérale droite ; ouvrière 30007 en vue latérale droite ; F, ouvrière 30130 en vue latérofrontale ; G, ouvrière 30300 en vue latéroventrale gauche ; H, ouvrière major 30275 en vue dorsale.

Le genre *Carebara*, de la tribu Crematogastrini, est une lignée myrmicine diversifiée, composée de plus de 220 espèces actuelles (Bolton, 2020). Si on le compare à *Pheidole*, son registre fossile est bien plus fourni avec 10 espèces fossiles décrites. Cependant ces descriptions sont restreintes à la seule région paléarctique. Les espèces *C. antiqua* (Mayr, 1868), *C. groehni* Radchenko *et al.*, 2019, *C. kutscheri* Radchenko *et al.*, 2019, *C. nitida* (Dlussky, 2002), *C. ucrainica* (Dlussky, 2002) ont été décrites dans l'ambre de la Baltique (*str.s.*). L'espèce *C. sophiae* Emery, 1891 a été décrit dans l'ambre sicilien. Enfin, les autres espèces ont été décrites en compression : *C. rugiceps* (Heer, 1849) à Oeningen (Suisse, Messinien, 7.2-5.3 Ma) ; *C. thorali* (Théobald, 1937b) à Aix-en-Provence (France, Oligocène, 28-23 Ma) ; *C. bohémica* Novák, 1877 à Mokrina (Krottensee, République Tchèque, Miocène, 18-16 Ma) ; *C. schosnicensis* (Assmann, 1870) à Schosnitz (= Sosnica, Pologne, Miocène, 11-5 Ma). Les morphoespèces fossiles de Zhangpu constituent ainsi la première occurrence biogéographique de la région indomalayenne pour le genre *Carebara*.

Le groupe-couronne apparaîtrait entre -50 et -25 Ma entre la région afrotropicale et la région australasienne (Ward *et al.*, 2015), ce qui est un large intervalle de confiance, cependant aucune donnée fossile ne corroborait cette inférence. La description de nouvelles morphoespèces éteintes dans l'ambre miocène éthiopien et chinois apportent de nouveaux éléments accréditant une apparition dans ces régions au-delà de 20 millions d'années.

4.5.1.3.2. *Pheidole*

Concernant le genre *Pheidole*, nous avons observé de nombreux fragments contenant des ouvrières minor (Fig. 51E-G) et major (Fig. 51H) partageant des caractères similaires (toute allométrie mise à part), que nous rattachons sans ambiguïté à la même morphoespèce. Nous avons également relevé une forte variabilité de taille concernant les ouvrières minor, et ce qui apparaît être la présence de plusieurs sous-morphotypes intermédiaires. Il est à noter que des fragments de colonies ont été préservés dans l'ambre pour le genre *Pheidole* (Annexe A3). Tous les stades de développement sont représentés pour le genre *Pheidole*, allant de l'œuf, en passant par le stade larvaire et la puppe, jusqu'à l'individu adulte.

Nous avons par ailleurs observé plusieurs espèces de Dorylinae (*Cerapachys*, *Discothyrea*, *Yunodorylus*), Dolichoderniae (*Tapinoma*) et Proceratiinae (*Disothyrea*) au sein des colonies. Les Dorylinae et Proceratiinae sont connues pour parasiter les colonies d'autres fourmis afin de se nourrir de leur couvain (Borowiec, 2016). Le genre *Tapinoma* est quant à lui connu pour fonder des colonies au sein-même d'autres colonies de fourmis (Wheeler, 1905).

Le genre *Pheidole*, de la tribu Attini, est une des lignées myrmicines les plus diversifiées avec plus de 1 200 espèces actuelles (Bolton, 2020). Pourtant, leur registre fossile est particulièrement pauvre, puisque seules 5 espèces (valides) ont été décrites : *P. tertiaria* Carpenter, 1930 basée sur une gyne en compression (Florissant, Oligocène, ca. -34 Ma) ; *P. anticua* Casadei-Ferreira *et al.*, 2019 basée sur une ouvrière major, *P. primegenia* Baroni Urbani, 1995 et *P. tethepa* Wilson, 1985c basées sur des ouvrières minor et toutes trois décrites dans l'ambre dominicain (Miocène, 20-16 Ma).



Figure 52. Aperçu des myrmécines *Lophomyrmex* (A-D) et *Tetramorium* (E-H) préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma). A, ouvrière 30298 en vue latérale gauche ; B, ouvrière 30058b en vue latérale gauche ; C, ouvrière 30485 en vue latérodorsale gauche ; D, ouvrière major 30211 en vue frontale ; E-F, ouvrière 30134 en vue latérale gauche et vue dorsale ; G, ouvrière 30393 en vue latérale droite ; H, ouvrière 30398 en vue dorsale.

La description des morphotypes de Zhangpu constitue donc la 5^{ème} occurrence fossile du genre, si l'on excepte notre matériel d'étude balte, et la première occurrence biogéographique pour la région indomalayenne.

Le groupe-couronne apparaîtrait entre -40 et -25 Ma entre la région néarctique et la région néotropicale (Ward *et al.*, 2015). Les lignées paléarctiques, afrotropicales et indomalayennes n'apparaîtraient qu'à partir de -15 Ma. Pourtant les morphotypes fossiles de Zhangpu présentent les caractères typiques du genre. La découverte de tels fossiles dans l'ambre de Zhangpu, daté du Langhien (*ca.* 15 Ma), suppose de réestimer les âges de divergence de la lignée indomalayenne, et donc des lignées voisines.

4.5.1.4. *Lophomyrmex*

Nous avons comptabilisé une cinquantaine de spécimens pour le genre *Lophomyrmex* Emery, 1892, ce qui représente approximativement 7% de l'abondance totale. Les individus sont facilement reconnaissables par leur morphologie particulière constituée de 11 segments antennaires (club à 3 segments), d'un promésonotum bombé et marginé, de longues épines propodéales, d'un pédoncule pétiolaire très allongé, et d'une projection médiane sur la marge clypéale antérieure (Rigato, 1994 ; Eguchi *et al.*, 2011). Nous avons identifié une seule morphospèce pour l'ensemble du matériel.

Le genre *Lophomyrmex* est constituée de 13 espèces actuelles (Bolton, 2020) restreintes à la région indomalayenne (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). Ces espèces sont décrites comme étant monomorphiques (Eguchi *et al.*, 2011), pourtant certains des spécimens fossiles présentent une variabilité allométrique dont la divergence de taille les range théoriquement dans deux morphotypes distincts : le morphotype minor (Fig. 52A) et le morphotype major (Fig. 52B-D). La comparaison simplement visuelle de la capsule céphalique en vue frontale (Fig. 53) entre deux ouvrières illustre cette divergence. Ce constat suppose soit la disparition d'une lignée aux espèces dimorphiques, soit nous ne connaissons pas encore parfaitement la biologie des espèces actuelles. Des investigations plus approfondies seront nécessaires pour répondre à ces questions.

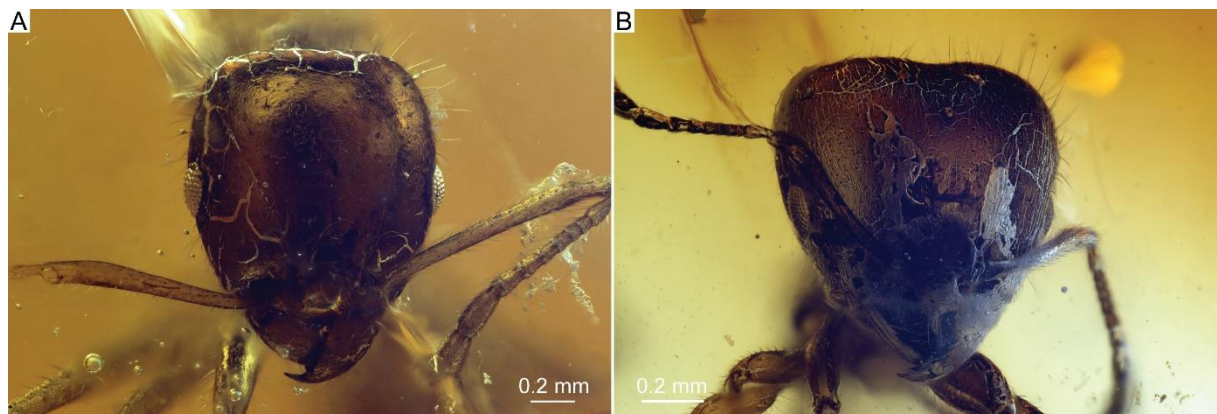


Figure 53. Comparaison morphologique entre deux ouvrières *Lophomyrmex* dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, *ca.* 15 Ma). A, ouvrière 034 ; B, ouvrière 30211.

Le genre est divisé en deux groupes d'espèces : le groupe *quadrispinosus* (*L. birmanus* ; *L. opaciceps* ; *L. quadrispinosus* ; *L. taivenae*) dont les espèces ont possèdent deux épines pronotales sur la marge antérodorsale ; le groupe *bedoti* (*L. ambiguus* ; *L. bedoti* ; *L. longicornis* ; *L. lucidus* ; *L. striatulus*) dont les espèces présentent un pronotum fortement marginé sur les bordures latérodorsales (Rigato, 1994). Nos spécimens fossiles présentent une margination très marquée qui est typique du genre, en revanche aucune épine n'est véritablement visible. Le morphotype fossile est attribuable au groupe *bedoti* et paraît se rapprocher des espèces *L. ambiguus*, *L. bedoti* ou encore *L. striatulus*.

Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge de la divergence du genre avec *Adlerzia* a été estimé entre -50 et -35 Ma (Ward *et al.*, 2020) mais l'apparition du groupe-couronne a été estimée à seulement -5 Ma par Blaimer *et al.* (2018). La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) repousse donc grandement l'âge d'apparition du groupe-couronne estimé par Blaimer *et al.* (2018), et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de préciser son histoire évolutive encore méconnue.

4.5.1.5. *Tetramorium*

Nous avons comptabilisé une quarantaine de spécimens pour le genre *Tetramorium* Mayr, 1855, ce qui représente approximativement 6% de l'abondance totale. Les individus sont facilement reconnaissables par leur morphologie particulière constituée de 11 segments antennaires (club à 3 segments), la présence d'un faible scrobe antennaire, d'un mésopleuron projeté, de lobes propodéaux en forme d'épines, d'un processus subpétiole, et d'une cuticule fortement réticulée. Nous avons identifié un seul morphotype (Fig. 52E-H) correspondant à une morphoespèce éteinte. Les individus présentaient une taille rigoureusement similaire. Nous avons également observé la présence d'un aiguillon lamellé sur quelques-uns d'entre eux, ce qui est un caractère typique du genre. Cette morphoespèce se rapproche étroitement de l'espèce actuelle *T. kraepelini* connue en Asie du Sud-Est. Notons que quelques ouvrières *Tetramorium* ont été observées en co-occurrence avec des ouvrières *Carebara*.

L'histoire évolutive de *Tetramorium* a été discutée en détail dans la section 4.3.2. *Discussion générale* de la partie 4.3. *Ambre de l'Oise*. Nous référons le lecteur à ce passage pour un rappel des éléments importants. Le genre *Tetramorium* n'était pas connu du registre fossile pour la région indomalayenne. La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au Miocène dans la région asiatique, l'existence de la lignée asiatique il y a au moins 15 millions d'années, et sa prise en compte dans les analyses phylogénétiques futures permettra de mieux considérer l'apparition des différentes lignées et de préciser les âges de divergence.

4.5.1.6. *Crematogaster*

Nous avons comptabilisé une cinquantaine de spécimens pour le genre *Crematogaster* Lund, 1831, ce qui représente approximativement 7% de l'abondance totale. Les individus sont particulièrement

reconnaissables par leur gastre cordiforme et l'articulation haute du postpétiole sur le tergite du premier segment gastrique. Sur l'ensemble du matériel, nous avons identifié au moins deux morphotypes clairement distincts (Fig. 54A-H) correspondant potentiellement à deux morphoespèces éteintes. Les individus, pour chacun des morphotypes, présentaient des tailles variées mais nous n'avons pas relevé de quelconque variabilité allométrique. Le morphotype 1 (Fig. 54A-C) est représenté par des individus de petite taille (1 à 4 mm), des yeux développés, des épines propodéales allongées et s'incurvant vers le haut, et une pilosité éparsée mais marquée par de longues soies. Le morphotype 2 (Fig. 54E-G) présente une taille plus allongée (> 4 mm), des yeux de taille moyenne mais bien plus réduite par rapport à la capsule céphalique, un propodéum large flanqué de fortes épines propodéales orientées vers l'arrière. La comparaison des Fig 54B et 54E permet de se rendre compte des différences entre les deux morphotypes à échelle égale. Nous pourrions émettre l'hypothèse que les morphotypes 1 et 2 correspondent à une même espèce polymorphique, , comme nous l'avons conclu pour *Lophomyrmex*, cependant les caractères semblent ici différer en de nombreux points, et la variabilité ne semble pas ici faire partie d'une variabilité intraspécifique.

D'autres observations particulièrement intéressantes ont été faites, comme la préservation d'un cadavre de gyne formicine avec deux ouvrières *Crematogaster* à l'intérieur du corps (Fig. 55A-C). Ces ouvrières devaient vraisemblablement s'afférer à ramener la carcasse à leur colonie, où à s'en nourrir. Un cas de phorésie d'acariens astigmatés (deutonymphes) sur l'ouvrière 30031 (morphotype 2) (Fig. 55D) est reporté, constituant le premier cas de phorésie fossile avérée sur une fourmi myrmicine. L'impression du jet d'acide de l'ouvrière 30034 (morphotype 1) a également été préservé dans l'ambre (Fig. 55E), comportement probablement dû au stress subi par le spécimen piégé dans la résine. Nous avons par ailleurs observé des individus en position défensive (Fig. 54H), gastre contracté au-dessus du thorax, tout comme nous l'avons observé dans le matériel de République dominicaine. Ce comportement est typique de la caste ouvrière des lignées actuelles. Cette occurrence supplémentaire confirme que ce comportement était partagé par deux populations de *Crematogaster* au Miocène dans deux régions opposées du globe terrestre.

Le registre fossile de *Crematogaster* est relativement pauvre au regard de sa biodiversité actuelle. De ces représentants fossiles, seuls trois taxons ont été décrits : *C. aurora*, basée sur une gyne en compression de la Kishenehn Formation (Lutétien, 48-41 Ma) (LaPolla & Greenwalt, 2015) ; *C. primitiva* basé sur un mâle dans l'ambre de Rovno (Priabonien, 38-34 Ma) (Radchenko & Dlussky, 2019) ; *C. praecursor* basé sur un mâle historiquement décrit dans l'ambre sicilien (34-14 Ma, voir Ragazzi & Roghi, 2014) par Emery (1891). En résumé, aucune ouvrière fossile de la lignée *Crematogaster* n'a jamais été décrite. Cette nouvelle description d'une morphoespèce dans l'ambre miocène de Zhangpu constitue donc la première occurrence biogéographique pour la région indomalayenne, et confirme l'existence de la lignée asiatique il y a au moins 15 millions d'années.

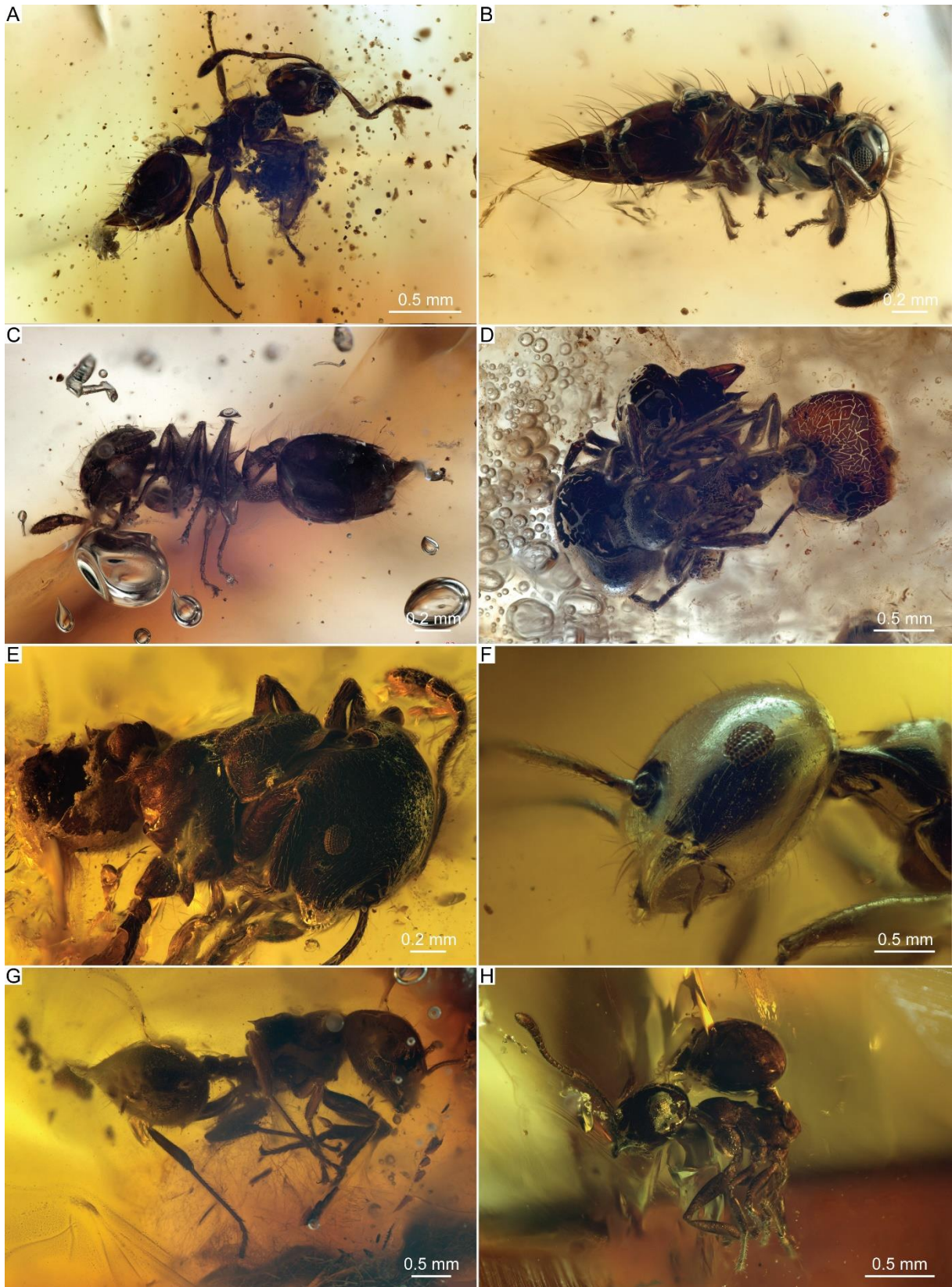


Figure 54. Aperçu des myrmecines *Crematogaster* préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma). A-C : morphotype 1 ; D-H : morphotype 2. A, ouvrière 030 en vue latéroventrale droite ; B, ouvrière 30292 en vue latérale droite ; C, ouvrière 30471 en vue latérale gauche ; D, ouvrière minor 30400-1 et major 30400-2 en vue dorsale ; E, ouvrière 051 en vue latérale droite ; F, ouvrière 30346 en vue de détail de la capsule céphalique ; G, ouvrière 30031 en vue latérale droite avec cas de phorésie sur l'abdomen ; H, ouvrière 30378 en vue latérale gauche. Notez la position défensive du spécimen avec le gastre relevé, qui est un comportement typique de la caste ouvrière du genre.

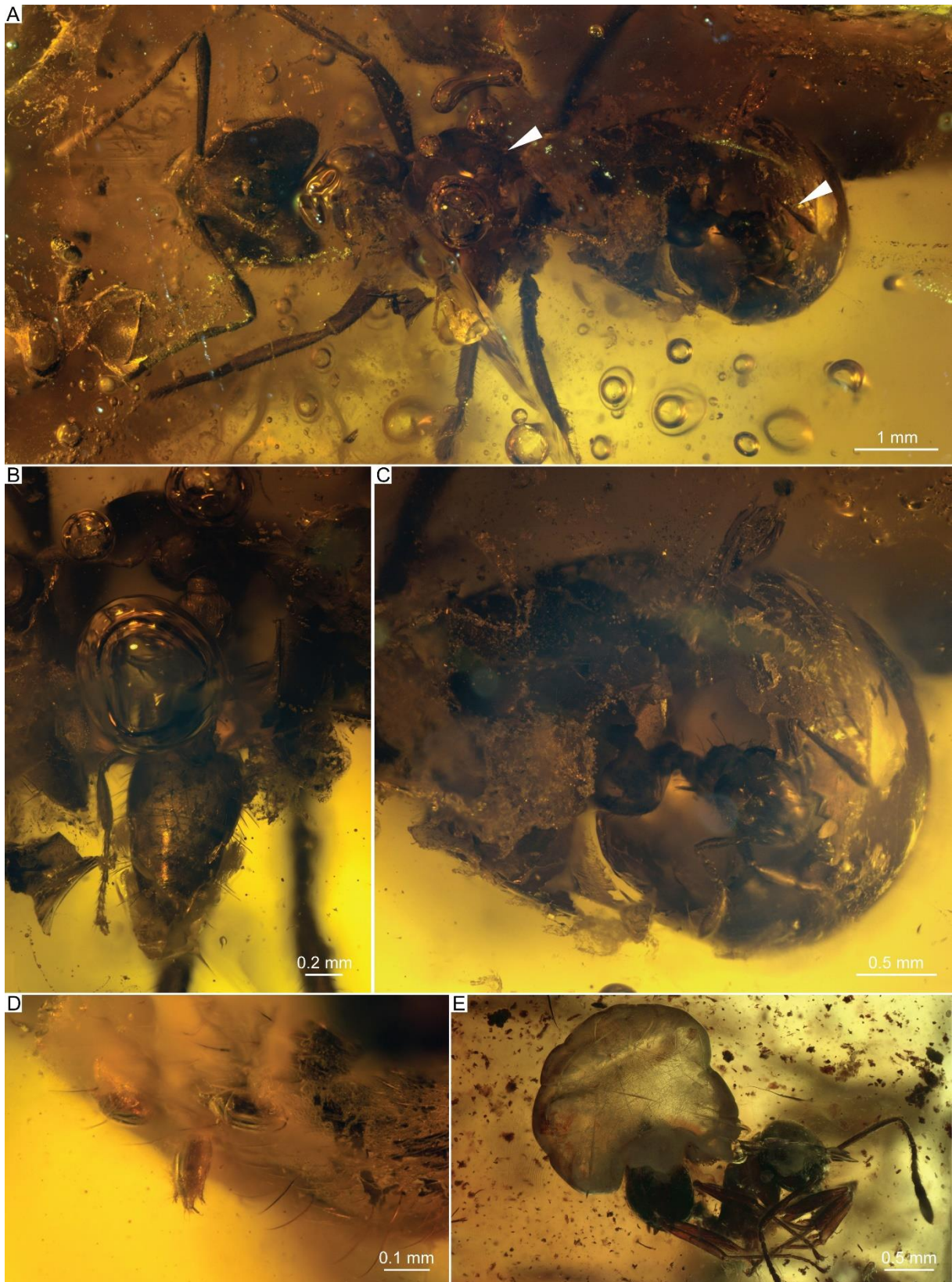


Figure 55. Aperçu des myrmicines *Crematogaster* préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma). A-C : deux ouvrières (morphotype 1) 30287-1 et -2 sur le cadavre d'une gyne formicine, vue générale (A), vue de détail de l'ouvrière 30287-1 entrant dans le thorax (2), vue de détail de l'ouvrière 30287-2 sortant du gastre (C) ; D, cas de phorésie d'acariens astigmates (deutonymphes) sur l'ouvrière 30031 (morphotype 2) ; E, impression du jet d'acide de l'ouvrière 30034 (morphotype 1) dans l'ambre, probablement due au stress subi par le spécimen piégé dans la résine.

L'âge d'apparition du groupe-couronne a été estimé entre -40 et -25 Ma par [Ward et al., 2020](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#). La description de la morphospèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme l'âge d'apparition du groupe-couronne inféré par ces auteurs, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra potentiellement de préciser ces intervalles, et d'estimer les âges de divergence des sous-lignées.

4.5.1.7. *Strumigenys*

Nous avons comptabilisé 14 spécimens pour le genre *Strumigenys* [Smith, 1860](#), ce qui représente seulement 2% de l'abondance totale. En revanche la diversité au sein de ces 14 spécimens est étonnante : pas moins de 7 morphotypes ont été identifiés pour au moins 3 morphospèces (probablement 4) répertoriées à partir de 10 ouvrières, 2 gynes ergatoïdes, et 2 gynes ailées. Les individus du genre *Strumigenys* sont particulièrement reconnaissables par la combinaison de 6 segments antennaires, une capsule céphalique cordiforme, des mandibules allongées en forme de « peigne » ou de « fourche », et la présence dans certains cas d'un tissu spongieux entourant le complexe pétiole-postpétiole voire le gastre. Aux vues des divergences morphologiques, les 4 morphotypes d'ouvrières (Fig. 56A-H) correspondent à 4 morphospèces bien distinctes : le morphotype 1 (Fig. 56A) présente une taille réduite (< 2 mm), un scrobe antennaire marqué, des mandibules en fourche, et un tissu spongieux particulièrement développé ; le morphotype 2 (Fig. 56B) présente une taille bien plus grande (*ca.* 2 mm), des pattes particulièrement longues, pas de scrobe antennaire, un mésosome plus élancé, et des mandibules en peigne ; le morphotype 3 (Fig. 56C) présente une taille réduite (similaire au morphotype 1), des pattes relativement courtes (similaire au morphotype 1), des mandibules en peigne, une pilosité très marquée par des soies claviformes, et un tissu spongieux très développé ; enfin le morphotype 4 (Fig. 56D) présente une taille relativement grande (> 3 mm), mais surtout des épines propodéales longues et épaisses, ainsi qu'un pétiole ne formant pas de véritable nœud, le pédoncule paraissant se prolonger sans être délimité par un angle marquant le nodule pétiolaire. Aucun tissu spongieux n'apparaît sous le pédoncule ni autour du pétiole, contrairement aux trois autres morphotypes. Cependant ce quatrième morphotype reste hypothétique car nous n'avons assigné qu'un unique spécimen à la tête manquante à celui-ci. Trois des quatre spécimens ailés ont été assignés à deux des morphospèces en raison des caractères partagés entre le morphotype ouvrière et le morphotype gyne.

Si l'on compare les morphotypes fossiles de Zhangpu avec les espèces actuelles en suivant [Bolton \(2000\)](#), seul le morphotype 1 a pu être rapproché d'un morphotype actuel. Seule l'espèce thaïlandaise *S. nytaxis* apparaît relativement proche du morphotype 1, malgré des différences flagrantes. L'ensemble de ces morphotypes appartiennent de manière évidente à des morphospèces distinctes et éteintes.

Connu du registre fossile à travers l'ambre dominicain, la description des morphotypes de Zhangpu constitue donc la première occurrence biogéographique de la lignée pour la région indomalayenne. Une comparaison morphologique approfondie entre les spécimens de Zhangpu et de République dominicaine devra être réalisée afin de vérifier s'ils appartiennent à une même lignée ou à des sous-lignées distinctes.

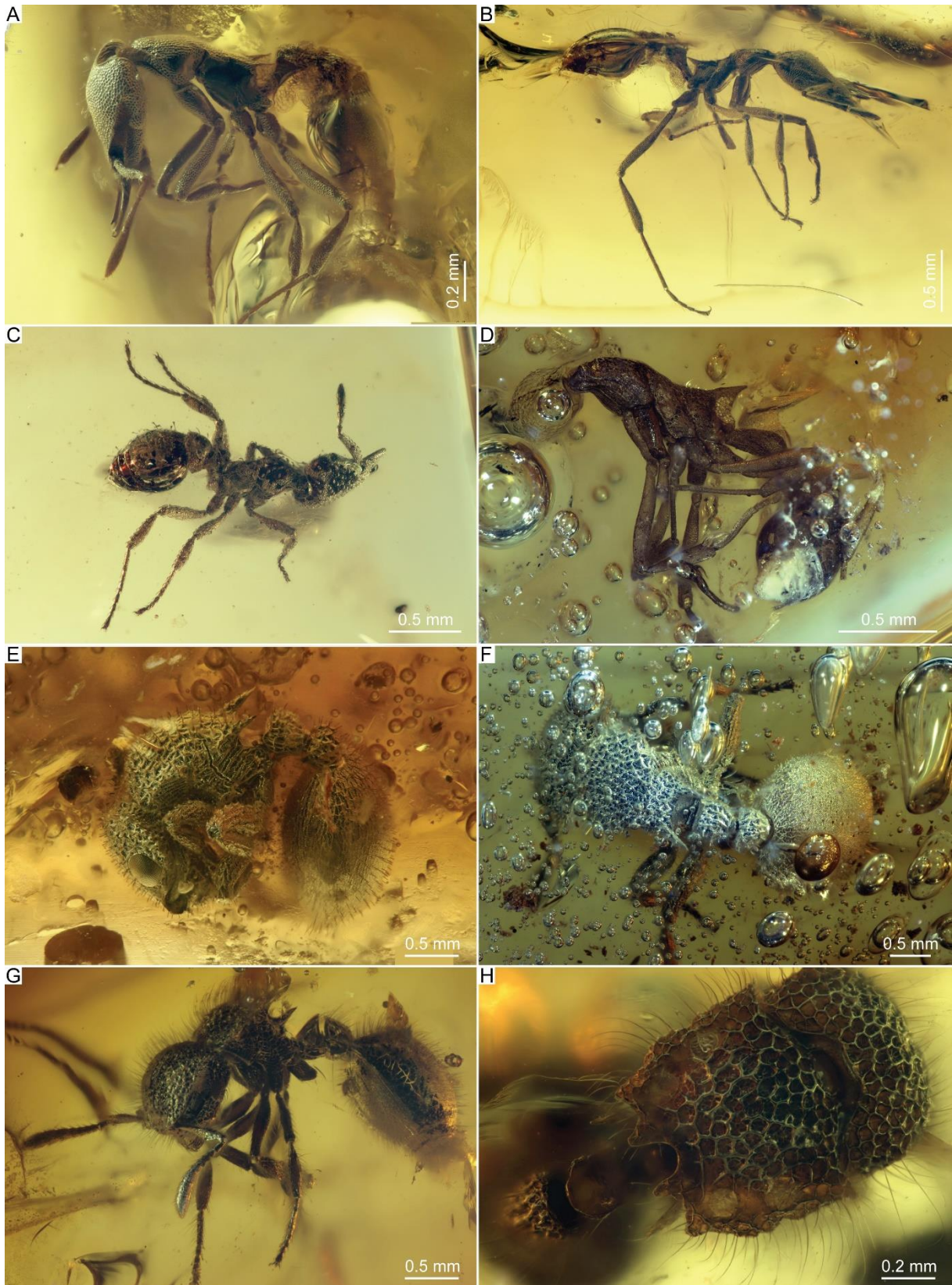


Figure 56. Aperçu des myrmicines *Strumigenys* (A-D), *Cataulacus* (E-F), et *Meranoplus* (G-H) préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma). A, ouvrière 30368b (morphotype 1) en vue latérale gauche ; B, ouvrière 30413 (morphotype 2) en vue latérale droite ; C, ouvrière 30192 (morphotype 3) en vue dorsale ; D, ouvrière 30180 (morphotype 4) en vue latérale gauche ; E, ouvrière 30129 en vue latérale gauche ; F, ouvrière 30002 en vue dorsale ; G, ouvrière 30366 en vue latérale gauche ; H, ouvrière 30119 en vue de détail du mésosome. Les 4 morphotypes distincts de *Strumigenys* sont ici représentés.

L'âge d'apparition du groupe-couronne a été estimé entre -35 et -10 Ma (Ward *et al.*, 2020) et entre -24 et -21 par Blaimer *et al.* (2018). La description des morphoespèces fossiles de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au Miocène dans la région indomalayenne, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de préciser ces intervalles.

4.5.1.8. *Cataulacus*

Nous avons comptabilisé 6 spécimens pour le genre *Cataulacus* Smith, 1853, ce qui représente 1% de l'abondance totale. Deux morphotypes ont été observés pour une même morphoespèce : 5 ouvrières et une gyne ailée. Les ouvrières présentent un seul et même morphotype (Fig. 56E-F) qui montre tous les caractères typiques du genre : scrobe antennaire marqué et situé au-dessous des yeux, carènes et lobes frontaux très développés, premier segment gastrique particulièrement étendu, recouvrant la majorité du gastre. Une des ouvrières figurées (Fig. 56E) est recroquevillée sur elle-même, en position de repli, pouvant également être associée à une thanatose (= simulacre de mort) (Arnold, 1917), ce qui est un comportement typique des représentants actuels du genre *Cataulacus*. Le spécimen est illustré en annexe pour une meilleure lisibilité (Fig. A4).

Six espèces actuelles sont connues en Asie du Sud-Est : *C. granulatus* (Latreille, 1802), *C. taprobanae* Smith, 1853, *C. simoni* Emery, 1893, *C. horridus* Smith, 1857, *C. latus* Forel, 1891, et *C. muticus* Emery, 1889. Le morphotype fossile diffère de ses représentants actuels en de nombreux points, notamment sur la sculpture de la cuticule ou la forme des épines propodéales. L'espèce la plus proche morphologiquement serait *C. taprobanae* bien que le morphotype fossile s'en distingue notamment par le processus subpétiole qui n'est pas présent sur l'espèce actuelle. En revanche, l'ornementation de la cuticule correspondrait davantage à *C. horridus*, *C. muticus*, ou même *C. granulatus*. Ces divergences morphologiques entre le morphotype fossile de Zhangpu et ses représentants actuels justifient l'assignation à une nouvelle morphoespèce éteinte.

Comme évoqué pour le fossile dans l'ambre d'Éthiopie, le genre *Cataulacus* comprend 65 espèces actuelles (Bolton, 2020) distribuées entre la région afrotropicale et la région australasienne, avec un pic de diversité en Afrique centrale, et seules 3 espèces fossiles ont été décrites des ambres de Sicile et de Bornéo. La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence biogéographique de la lignée pour la région indomalayenne.

L'âge de la divergence du genre avec *Atopomyrmex* a été estimé entre -55 et -45 Ma (Ward *et al.*, 2020) mais l'apparition du groupe-couronne a été estimée à -20 Ma par ces auteurs et Blaimer *et al.* (2018). La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) repousse donc l'âge d'apparition du groupe-couronne estimé par ces auteurs, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de préciser ces intervalles. Le groupe serait apparu en région afrotropicale d'après ces mêmes auteurs. L'identification d'une morphoespèce fossile, à la morphologie très dérivée, dans l'ambre éthiopien est venu conforter l'inférence d'une origine afrotropicale, en revanche le morphotype de Zhangpu confirme la nécessité de réviser les estimations des temps de

divergence, puisqu'une lignée *Cataulacus* était déjà présente en Asie du Sud-Est il y a au moins 15 millions d'années. Un futur travail taxonomique devra être réalisé pour comparer la morphologie du morphotype fossile et celles connues dans les autres régions.

4.5.1.9. *Meranoplus*

Nous avons comptabilisé 4 spécimens pour le genre *Meranoplus* Smith, 1853, ce qui représente moins de 1% de l'abondance totale. Les spécimens sont toutes des ouvrières au même morphotype (Fig. 56G-H) qui présente les caractères typiques du genre : scrobe antennaire très marqué et situé au-dessus des yeux, 9 segments antennaires (club à 3 segments), mésosome en forme de bouclier, particulièrement marginé sur ses bords, et pétiole en forme de sabot. Si l'on compare le morphotype fossile de Zhangpu avec les espèces actuelles, celui-ci ne semble pas correspondre avec *M. bicolor*, la seule espèce actuelle connue au Fujian, mais il rappelle étonnamment les espèces *M. boltoni* du Sri Lanka et *M. nepalensis* du Népal, en particulier au regard de la forme particulière du mésosome (Fig. 56H) (Schödl, 1998). Néanmoins nous constatons de nombreuses divergences morphologiques entre le morphotype fossile de Zhangpu et ses représentants actuels, ce qui justifie l'assignation à une nouvelle morphoespèce éteinte.

Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge d'apparition du groupe-couronne a été estimé entre -35 et -10 Ma (Ward *et al.*, 2020) et entre -24 et -21 par Blaimer *et al.* (2018). La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au Miocène dans la région indomalayenne, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de préciser ces intervalles.

4.5.1.10. *Monomorium*

Nous avons comptabilisé 4 spécimens ouvrières pour le genre *Monomorium* Mayr, 1855, ce qui représente moins de 1% de l'abondance totale. Cependant, malgré un très faible échantillonnage, nous avons identifié 2 morphotypes distincts. Les morphotypes présentent les caractères typiques du genre : 12 segments antennaires (club à 3 segments), propodéum non armé, clypéus caréné latéralement, soie médiane clypéale et premier segment gastrique particulièrement étendu, recouvrant la majorité du gastre. Si l'on compare le morphotype 1 (Fig. 57A-B) avec les représentants actuels à partir de la clé proposée par Clouse (2007), celui-ci rappelle étroitement la morphologie de *M. pharaonis* (une espèce cosmopolite considérée comme exotique hors du continent africain) mais plus encore les espèces asiatiques *M. floricola* et *M. chinense*, deux espèces qui seraient originaires du sud-est de la Chine (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). Le seul spécimen assigné au morphotype 2 doit encore être étudié plus en détail avant une éventuelle assignation.

Le genre *Monomorium* est une des lignées myrmicines les plus diversifiées avec plus de 300 espèces actuelles (Bolton, 2020). Pourtant, seules trois espèces fossiles sont connues des ambres balte et ukrainien (Radchenko & Perkovsky, 2010). Les spécimens d'étude dans l'ambre dominicain, éthiopien

et chinois constituent les premières occurrences biogéographiques respectives pour la région néotropicale, afrotropicale, et indomalayenne. Ces occurrences sont capitales pour une meilleure compréhension de l'histoire évolutive de la lignée.

Le groupe-couronne serait originaire de la région afrotropicale et indomalayenne (Ward *et al.*, 2015), mais jusqu'à présent cette hypothèse n'était pas corrélée par le registre fossile. Même si nos gisements d'étude ne sont pas aussi anciens que l'ambre de la Baltique, ces découvertes confirment que plusieurs lignées étaient déjà présentes sur les différents continents durant le Miocène, il y a au moins 20 millions d'années. Une étude plus approfondie de chacun de ces morphotypes et leur comparaison détaillée permettra de reconstruire l'évolution phylogénétique et biogéographique des sous-lignées et pourront servir de points de calibration solide au sein du groupe pour de futures analyses.

4.5.1.11. *Cardiocondyla*

Nous avons comptabilisé 4 spécimens ouvrières pour le genre *Cardiocondyla* Emery, 1869, ce qui représente moins de 1% de l'abondance totale. Les ouvrières présentent le même morphotype (Fig. 57C), avec les caractères typiques du genre (voir Seifert, 2003 pour une diagnose détaillée). Malgré une taxonomie particulièrement complexe, le morphotype fossile de Zhangpu pourrait être rattaché au groupe *wroughtonii* d'après Seifert (2003), mais la clé ne comprend pas les branches les plus « basales », en particulier le groupe *argentea*, correspondant à plusieurs espèces non décrites (Heinze, 2018, *comm. pers.*), et le groupe *wheeleri*. Un travail approfondi sera nécessaire pour confirmer l'assignation, lorsque la taxonomie sera mieux établie.

Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge d'apparition du groupe-couronne a été estimé entre -25 et -15 Ma par (Ward *et al.*, 2020) et Blaimer *et al.* (2018). La lignée serait originaire de la région paléarctique et indomalayenne d'après ces mêmes auteurs, et sa diversification se serait faite en Asie du Sud-Est (Heinze *et al.*, 2010). La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) pourrait corroborer une ancienne diversification asiatique, et confirme donc les estimations minimales inférées pour l'âge de divergence, mais pourrait repousser les estimations maximales estimées par ces auteurs, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de préciser ces intervalles.

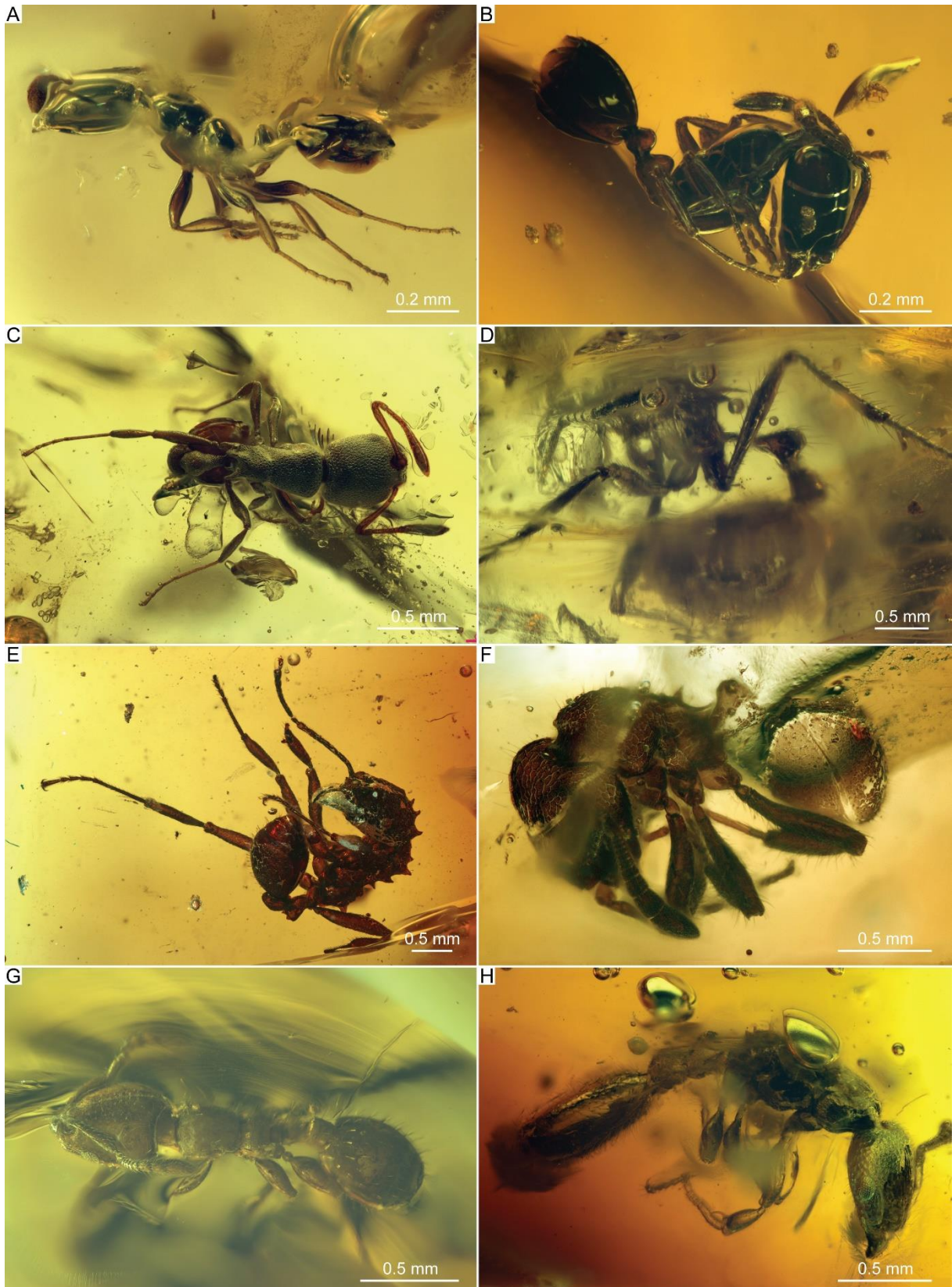


Figure 57. Aperçu des fourmis myrmecines préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma) et assignées au genre *Monomorium* (A-B), *Cardiocondyla* (C), *Myrmecaria* (D), *Proatta* (E), *Lordomyrma* (F), *Gauromyrmex* (G), et *Vollenhovia* (H). A, ouvrière 068 en vue latérale gauche ; B, ouvrière 30102 en vue latérale droite ; C, ouvrière 30470 en vue dorsale ; D, ouvrière 30012 en vue latérale gauche ; E, ouvrière 30296 en vue latéroventrale ; F, ouvrière 30193 en vue latérale gauche ; G, ouvrière 30472 en vue dorsale ; H, gyne 30341 en vue latérale droite.

4.5.1.12. *Myrmicaria*

Nous avons comptabilisé 9 spécimens ouvrières pour le genre *Myrmicaria* [Saunders, 1842](#), ce qui représente près de 2% de l'abondance totale. Les ouvrières présentent le même morphotype (Fig. 57D), avec les caractères typiques du genre : 7 segments antennaires (club graduel), un thorax bombé et large, marginé latéralement, de fortes épines propodéales, et un pédoncule pétiolaire très allongé associé à un complexe pétiole-postpétiole très noduleux.

Le genre comprend 37 espèces actuelles ([Bolton, 2020](#)) distribuées entre la région afrotropicale et la région australasienne. L'ensemble de la diversité est cependant concentré en Afrique Centrale et en région mélanésienne (Sumatra, Bornéo, Nouvelle-Guinée, etc.). Quelques espèces sont connues dans la région indomalayenne (Myanmar, Thaïlande, Vietnam, etc.) mais aucune espèce n'est actuellement présente dans la province du Fujian. La dernière révision des espèces afrotropicales est ancienne puisque qu'elle date du début du siècle par [Santschi \(1925\)](#). [Zettel et al. \(2018\)](#) ont en revanche proposé une clé préliminaire pour les espèces des Philippines. Le morphotype fossile de Zhangpu semble relativement proche morphologiquement de l'espèce sud-africaine *M. basutorum*, mais plus encore de l'espèce philippine *M. transversa*. Une chose importante à remarquer est la proximité certaine du gisement de Zhangpu avec l'habitat actuel de cette espèce, puisque les îles des Philippines sont situées en face des côtes du Fujian. Encore plus si l'on considère la localité-type, puisque l'espèce a été décrite à Luzon qui est l'île la plus au nord et la plus proche des côtes.

Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge d'apparition du groupe-couronne a été estimé entre -20 et -10 Ma par ([Ward et al., 2020](#)). La lignée serait originaire de la région afrotropicale puis deux lignées se seraient séparées, la seconde se serait émancipée en région indomalayenne d'après ces mêmes auteurs. La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) pourrait corroborer une ancienne diversification asiatique, mais repousse les estimations minimales inférées pour l'âge de divergence, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de rétablir ces intervalles.

4.5.1.13. *Proatta*

Les occurrences assignées au genre *Proatta* [Forel, 1912](#) ont fait l'objet d'une étude taxonomique approfondie. L'article en cours de finalisation ([Chény et al. \[Proatta\], in prep.](#)) est disponible en annexe B6.

Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce (Fig. 57E) de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge de divergence du genre avec *Dacatria* a été estimé entre -65 et -35 Ma par [Ward et al., 2015](#)), et à -50 Ma par [Blaimer et al. \(2018\)](#). L'âge du groupe-couronne n'a en revanche pas été établi mais celui-ci serait apparu en région indomalayenne d'après ces mêmes auteurs. La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au

Miocène dans la région indomalayenne, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra d'établir un premier intervalle d'apparition.

4.5.1.14. *Lordomyrma*

L'occurrence assignée au genre *Lordomyrma* Emery, 1897 a fait l'objet d'une étude taxonomique approfondie. L'article en cours de finalisation (Chény *et al.* [*Lordomyrma*], in prep.) est disponible en annexe B7.

Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce (Fig. 57F) de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge de divergence du genre avec *Ancyridris* a été estimé entre -35 et -15 Ma (Ward *et al.*, 2020) mais l'apparition du groupe-couronne a été estimée entre -30 et -15 Ma entre la région indomalayenne et la région australasienne par ces auteurs (pas de valeurs disponibles pour le genre seul dans Blaimer *et al.* (2018) à cause d'un problème de paraphylie). La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au Miocène dans la région indomalayenne, et sa prise en compte dans les futures analyses phylogénétiques permettra de préciser ces intervalles.

4.5.1.15. *Gauromyrmex*

Sur les centaines de myrmicines dans l'ambre de Zhangpu, nous avons identifié une unique ouvrière présentant les caractères typiques du genre *Gauromyrmex* Menozzi, 1933. Le morphotype (Fig. 57G) présente une taille très réduite (< 2 mm), 11 segments antennaires (club marqué à 3 segments), un thorax quadratique, des épines propodéales courtes mais larges, des spiracles propodéaux en position haute, un pétiole noduleux terminé dorsalement par un angle aigu transversal, et un processus subpétioleaire particulièrement marqué.

Seules deux espèces actuelles sont connues jusqu'à présent : *G. acanthinus* répartie en Asie du Sud-Est, et *G. bengkalisi* uniquement connue en Océanie (Bolton, 2020 ; Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016) Le genre n'était pas connu du registre fossile jusqu'à présent. La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence temporelle et biogéographique de la lignée. L'âge de la divergence du genre a été estimé entre -60 et -45 Ma (Ward *et al.*, 2020) mais l'apparition du groupe-couronne n'a pas encore été estimée, cependant la lignée serait d'origine indomalayenne d'après ces mêmes auteurs. La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au Miocène dans cette même région, et permettra une première estimation dans les futures analyses phylogénétiques.

4.5.1.16. *Vollenhovia*

Sur les centaines de myrmicines dans l'ambre de Zhangpu, nous avons identifié une unique gyne (Fig. 57H) présentant les caractères typiques du genre *Vollenhovia* Mayr, 1865 : 12 segments

antennaires (club à 3 segments), propodéum flanqué de petites épines, petites lamelles propodéales, pédoncule pétiolaire particulièrement court, pétiole noduleux et subquadratique avec un angle transversal marqué, et gastre sans épaulement.

Le genre comprend 59 espèces actuelles (Bolton, 2020) distribuées entre la région indomalayenne et la région australasienne. L'ensemble de la diversité est cependant concentré en région mélanésienne (Sumatra, Bornéo, Nouvelle-Guinée, etc.). La comparaison préliminaire avec les gynés décrites ne nous ont pas permis de rapprocher le morphotype fossile à une espèce actuelle en particulier. La seule espèce connue dans la province chinoise, *V. pyrrhoria*, bien que pouvant correspondre, apparaît diverger en différents points, notamment sur l'état du processus subpétiolaire. Malheureusement la gyne n'a pas été illustrée et la description par Wu & Xiao (1989) est bien trop succincte pour en tirer une quelconque conclusion. Le morphotype de Zhangpu devra être comparé aux espèces australasiennes (Bornéo, Indonésie, etc.) dans un travail futur.

Le genre est connu dans le registre fossile à partir de 3 morphoespèces : *V. beyrichi* (Mayr, 1868), *V. prisca* (André, 1895), et *V. kipyatkovi* Radchenko & Dlussky, 2013b, tous trois décrites dans l'ambre de la Baltique (*str.s.*). La description de la morphoespèce de Zhangpu constitue donc la première occurrence biogéographique de la lignée pour la région indomalayenne. L'âge de divergence du genre a été estimé entre -35 et -15 Ma (Ward *et al.*, 2020) mais l'apparition du groupe-couronne a été estimée entre -25 et -22 Ma par Blaimer *et al.* (2018). Ces auteurs n'ont pas incorporé les occurrences baltes dans leurs analyses, probablement du fait d'un manque de certitude quant à la validité des descriptions. Il est vrai que la description des deux premières espèces (*V. beyrichi*, *V. prisca*) remonte à la fin du 19^{ème} siècle, en revanche la description de *V. kipyatkovi* dans l'ambre de Rovno par Radchenko & Dlussky (2013b) est récente, et le morphotype est aisément reconnaissable. Selon nous, l'assignation ne semble pas nécessiter une quelconque révision.

La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) repousse inévitablement les estimations minimales inférées par ces auteurs, et la prise en compte des occurrences baltes et chinoises dans les futures analyses phylogénétiques permettra de redéfinir ces intervalles.

4.5.1.17. *Aphaenogaster*

Sur les centaines de myrmécines dans l'ambre de Zhangpu, nous avons identifié deux ouvrières présentant les caractères typiques du genre *Aphaenogaster* Mayr, 1853 : 12 segments antennaires (club graduel à 3-4 segments), mésosome allongé, promésotum formant un dôme, sillon métanotal marqué, propodéum armé, pédoncule pétiolaire allongé, pétiole noduleux, et gastre sans épaulement. Les deux ouvrières présentaient le même morphotype. Nous n'avons pas étudié en détail ces ouvrières, ce travail nécessitera donc d'être effectué à l'avenir.

Il est à noter qu'une des ouvrières a été observée dans un fragment contenant une ouvrière *Lophomyrmex*.

Le genre comprend 205 espèces actuelles (Bolton, 2020) distribuées entre la région néarctique, paléarctique et australasienne. L'ensemble de la diversité est cependant concentré en Amérique du Nord, dans le pourtour méditerranéen, et l'Asie du Sud-Est.

Le registre fossile du genre est le plus fourni de tous les genres myrmicines, puisque 20 morphoespèces fossiles ont été décrites un peu partout à travers le globe : *A. dluskyana* Radchenko & Perkovsky, 2016 dans l'ambre de Sakhaline (47-43 Ma, Russie) ; *A. mersa* Wheeler, 1915, *A. oligocenica* Wheeler, 1915, *A. sommerfeldti* Mayr, 1868, et *A. antiqua* Dlussky, 2002, soit 4 espèces dans l'ambre de la Baltique (*str.s.*) (38-34 Ma) ; *A. maculipes* Théobald, 1937a, *A. maculata* Théobald, 1937a, *A. archaica* (Meunier, 1915) ; *A. enspelensis* Jessen, 2020, *A. pannonica* Bachmayer, 1960, soit 5 espèces dans les impressions oligocènes d'Europe de l'Ouest ; *A. amphioceanica* De Andrade, 1995 dans l'ambre miocène dominicain ; *A. praerelicta* De Andrade, 1995 dans l'ambre miocène mexicain ; *A. donisthorpei* Carpenter, 1930, *A. mayri* Carpenter, 1930 et *A. longaeva* Scudder, 1877, soit 3 espèces dans les impressions éocènes-miocènes d'Amérique du Nord (Florissant, U.S.A. ; Quesnel, Canada) ; *A. dumetora* (Lin, 1982) ; *A. lapidescens* Zhang, 1989, *A. paludosa* Zhang, 1989, et *A. shanwangensis* (Hong, 1984), soit 4 espèces dans les impressions miocènes de Shanwang (*ca.* -17 Ma, Chine) ; *A. avita* Fujiyama, 1970, dans la diatomite langhienne de Chôjaburu (*ca.* 15 Ma, Iki Group, Japon). Nous n'avons pas travaillé sur le morphotype de Zhangpu, celui-ci devra donc être comparé aux gynes des espèces fossiles et actuelles décrites dans un travail futur.

La description de la morphoespèce fossile de Zhangpu datant du Langhien (*ca.* 15 Ma) confirme la présence du genre au Miocène dans cette même région, et permettra une première estimation dans les futures analyses phylogénétiques. D'après les analyses phylogénétiques, le genre *Aphaenogaster* n'est pas monophylétique dans son état actuel, celui-ci inclurait au moins 4 lignées partielles différentes (Ward *et al.*, 2015). L'âge de la divergence du genre ou l'apparition du groupe-couronne n'est donc pas établi clairement, mais l'âge d'apparition du groupe-couronne de la tribu Stenammini est estimée entre -60 et -45 Ma par ces mêmes auteurs.

4.5.1.18. *Solenopsis* ?

Nous tenons enfin à signaler la potentielle présence du genre *Solenopsis* Westwood, 1840 dans l'ambre de Zhangpu. Potentielle car, comme nous l'avons vu précédemment lors de la description de nouvelles occurrences de *Solenopsis* dans l'ambre dominicain, l'assignation d'un spécimen fossile à ce taxon est particulièrement délicate. Non seulement les ouvrières sont généralement de taille minuscule, mais en plus les ouvrières minor du genre *Monomorium* et *Carebara* (entre autres) présentent une morphologie étroitement similaire à *Solenopsis*. Le tableau 5 en annexe (Tableau A5) résume par ailleurs l'état des caractères pouvant varier chez des genres myrmicines à la morphologie proche : *Solenopsis*, *Carebara* « *Oligomyrmex* », *Carebara* « *Pheidologeton* », *Carebara* « *Parvimyrmex* », *Monomorium*, et *Temnothorax*. Ceci est d'autant plus vrai pour le second genre, et plus particulièrement le morphotype asiatique *Oligomyrmex*, encore considéré par ailleurs comme un genre à part entière par Eguchi *et al.*

(2011). Malheureusement, malgré les révisions de *Solenopsis* et *Monomorium* par Bolton (1987), les spécimens ne peuvent être attribués clairement à un des deux genres à partir des clés de détermination que cet auteur propose.

Lorsque l'on compare deux ouvrières minor actuelles des genres *Carebara* et *Solenopsis*, on se rend compte à quel point ces deux taxons présentent un haut degré de convergence morphologique. Pourtant, la phylogénie a confirmé que ces deux groupes appartenaient à deux tribus bien différenciées depuis des dizaines de millions d'années (Ward *et al.*, 2015). Pour se rendre d'avantage compte du problème, prenons par exemple *Solenopsis geminata* (espèce-type) (annexe Fig. A6 A1-A2,) et *Carebara concinna* décrite initialement comme *Oligomyrmex* (annexe Fig. A6 B1-B2). Comme on peut le remarquer d'après ce bref comparatif, le seul caractère discriminant avec certitude une ouvrière *Solenopsis* d'une ouvrière *Carebara* est la présence d'une soie médiane (dite « marginale ») sur le bord antérieur du clypéus. Les ouvrières *Carebara* présentent généralement une ou plusieurs paires de longues soies sur la marge antérieure clypéale mais ne possèdent jamais *a priori* de soie marginale. Ce caractère étant déjà difficile à observer dans l'ambre et sur des spécimens minuscules, vérifier alors la position relative de la soie par rapport à la marge clypéale sous un point de vue désaxé par rapport à la tête relève de l'impossible. Si l'on observe le morphotype de l'ouvrière de Zhangpu (Fig. 58) potentiellement assignable à *Solenopsis*, nous observons bien de longues soies sur la marge antérieure clypéale, dont une qui semble être effectivement marginale, mais la position ne peut pas être déterminée avec certitude. De plus, aucun autre caractère visible ne semble pouvoir aider à la discrimination, d'autant plus que nombre d'états de caractères (taille des yeux, nombre de segments antennaires, longueur des segments, formule palpaire, etc.) peuvent être possibles pour chacun des deux genres. La degré de courbure de la partie antérieure du clypéus pourrait aider d'après Bolton (1987) mais l'observation est ici trop limitée pour tenter de décrire véritablement ce caractère. Nous préférons donc ne pas considérer cette occurrence valide, tant que de futures analyses plus approfondies ne sont pas réalisées.



Figure 58. Aperçu des myrmicines potentiellement assignables au genre *Solenopsis*, préservées dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, *ca.* 15 Ma). A-B, ouvrière 30052, en vue dorsale (A), et vue frontale (B).

En revanche, si la présence de *Solenopsis* devait se vérifier au Miocène en Asie du Sud-Est, cela constituerait un élément capital au regard de son histoire évolutive. *Solenopsis* est un des genres les plus diversifiés parmi les fourmis myrmicines. D'après [Ward et al. \(2015\)](#), cette lignée serait apparue en région néotropicale entre -45 et -30 Ma. Depuis peu, quelques-unes des espèces actuelles ont été répandues involontairement par l'homme sur l'ensemble du globe terrestre par le biais des échanges commerciaux, devenant de véritables fléaux pour certaines régions, causant des dommages environnementaux aussi bien sur la diversité que sur les infrastructures (voir [Lach & Hooper-Bui, 2010](#) pour une synthèse sur les conséquences des espèces de fourmis invasives). La compréhension de leur évolution biogéographique est donc un enjeu majeur. Si cette présence devait être vérifiée dans le futur, cela remettrait en question le statut de plusieurs espèces considérées comme exotiques sur le continent asiatique, puisque ces espèces actuelles pourraient finalement n'être que des représentants actuels d'une lignée déjà présente sur le continent asiatique.

4.5.2. Discussion générale

L'ambre de Zhangpu est une découverte paléontologique majeure. La préservation de milliers d'arthropodes, dont près d'un millier de Formicidae, et de plusieurs centaines de fourmis Myrmicinae, permet d'établir un premier regard sur l'aspect écologique et paléoenvironnemental du gisement ([Wang et al., in prep. \(soumis\)](#)). Si nous nous en tenons au seul registre des fourmis myrmicines, il est déjà possible de présumer d'un type d'habitat hypothétique : le tableau 7 résume l'ensemble des occurrences génériques et leur strate de nidification respective. De nombreux genres (*Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Lordomyrma*...) ont été observés comme pouvant établir des colonies sur chacune des strates écologiques, allant de la strate hypogée à la strate arboricole, ce qui n'est pas très indicatif d'un milieu particulier puisque chacune d'entre elles pourrait potentiellement être représentée ou non.

En revanche, certains genres n'ont été observés que dans une strate écologique, ou bien à l'interface avec la strate épigée, qui est un niveau intermédiaire correspondant à une strate cryptogamique + herbacée aux limites relativement mal définies, mais jamais dans la strate opposée (hypogée ou arboricole). C'est le cas par exemple de genres comme *Gauromyrmex* ou *Cataulacus* qui présentent des mœurs exclusivement arboricoles ([Arnold, 1917](#) ; [Bolton, 1974](#) ; [Bolton, 2003](#)). À l'opposée, les genres *Carebara*, *Lophomyrmex*, *Proatta*, *Meranoplus*, et *Aphaenogaster* semblent quant à eux restreints à la strate hypogée, ou éventuellement à l'interface entre strate hypogée et épigée ([Moffett, 1986a](#) ; [Moffett, 1986b](#) ; [Rigatto, 1994](#) ; [Eguchi et al., 2011](#) ; [Boudinot & Fisher, 2013](#)). La présence associée de genres exclusivement arboricoles et de genres typiques des sols corrobore clairement un milieu forestier mûre avec une strate arborée développée. Par ailleurs, si l'on examine l'ensemble des Formicidae, d'autres genres sont également indicateurs d'une strate arborée : *Leptomymex*, *Tapinoma* (Dolichoderinae), *Colobopsis* (Formicinae), *Platythyrea* (Ponerinae), ou encore *Tetraoponera* (Pseudomyrmecinae) constituent des genres pour lesquels de nombreuses espèces sont typiques des canopées actuelles.

Tableau 7. Inventaire des genres myrmicines identifiés dans l’ambre de Zhangpu et leur écologie respective. L’inventaire est issu de l’étude préliminaire et n’inclue pas l’intégralité du matériel. Les valeurs et les déterminations ne sont donc pas définitives. La colonne « Première occurrence fossile » indique les occurrences constituant la première description pour le genre. La colonne « Première occurrence biogéographique » indique les occurrences génériques constituant la première occurrence fossile pour l’écozone indomalayenne. Pour la richesse spécifique, la première valeur indique le nombre de morphoespèces observées avec certitude, le second prend en compte les hypothétiques morphoespèces basées sur des spécimens incertains. Les valeurs de la colonne « âge d’apparition estimé (Ma) » et « origine biogéographique » sont issues de [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#). L’âge d’apparition estimé correspond à l’âge d’apparition du groupe-couronne de la lignée. Si deux origines biogéographiques sont indiquées, cela indique que le groupe-couronne est constitué de deux lignées ancestrales. Abréviations : C, Crematogastrini ; A, Attini ; So, Solenopsidini ; St, Stenammini.

Genre	Tribu	Richesse spécifique estimée	Première occurrence fossile	Première occurrence géographique	Âge d’apparition estimé (Ma)	Origine biogéographique	Strate de nidification
<i>Carebara</i>	Crematogastrini	2-3	-	x	-50 à -25	Afrotropicale - Australasienne	Hypogée - Épigée (Eguchi et al., 2011)
<i>Pheidole</i>	Attini	1-2	-	x	-40 à -25	Néarctique - Néotropicale	Hypogée - Épigée - Arboricole (Longino & Cox, 2009 ; Eguchi et al., 2011)
<i>Lophomyrmex</i>	Crematogastrini	1-2	x	x	-10 à -5	Indomalayenne	Hypogée (Moffett, 1986a ; Rigatto, 1994)
<i>Crematogaster</i>	Crematogastrini	2-4	-	x	-40 à -25	Paléarctique - Indomalayenne	Hypogée - Épigée - Arboricole (Longino, 2003 ; Eguchi et al., 2011)
<i>Tetramorium</i>	Crematogastrini	1-2	-	x	-25 à -15	Afrotropicale	Hypogée - Épigée - Arboricole (Bolton, 1980 ; Eguchi et al., 2011)
<i>Strumigenys</i>	Attini	4	-	x	-35 à -10	Afrotropicale - Néotropicale	Hypogée - Épigée - Arboricole (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Bolton, 1999)
<i>Myrmecaria</i>	Solenopsidini	1-2	x	x	-20 à -10	Afrotropicale	Hypogée - Épigée - Arboricole (1 ^{er} niveau) (Levieux, 1983 ; Yahya & Yamane, 2006)
<i>Cardiocondyla</i>	Crematogastrini	1	x	x	-25 à -15	Paléarctique - Indomalayenne	Hypogée- Épigée - Arboricole (Seifert, 2003)
<i>Proatta</i>	Crematogastrini	1	x	x	?	Indomalayenne	Hypogée - Épigée (Moffett, 1986b)
<i>Cataulacus</i>	Crematogastrini	1	-	-	-25 à -15	Afrotropicale - Indomalayenne	Arboricole (Arnold, 1917 ; Bolton, 1974)
<i>Monomorium</i>	Solenopsidini	2	-	x	?	Afrotropicale - Indomalayenne	Épigée - Arboricole (Wetterer, 2010 ; Eguchi et al., 2011)
<i>Meranoplus</i>	Crematogastrini	1	x	x	-35 à -10	Afrotropicale - Indomalayenne	Hypogée - Épigée (Boudinot & Fisher, 2013)
<i>Aphaenogaster</i>	Stenammini	1	-	x	?	Néarctique ?	Hypogée - Épigée (Eguchi et al., 2011)
<i>Gauromyrmex</i>	Crematogastrini	1	x	x	?	Indomalayenne	Arboricole (Bolton, 2003)
<i>Lordomyrma</i>	Crematogastrini	1	x	x	-30 à -15	Indomalayenne - Australasienne	Hypogée - Épigée - Arboricole (Sarnat, 2006 ; Lucky & Sarnat, 2008)
<i>Vollenhovia</i>	Crematogastrini	1	-	x	-35 à -15	Indomalayenne	Épigée - Arboricole (1 ^{er} niveau) (Eguchi et al., 2011)
Total	11C/2A/2So/1St	22-29	7	15	-		

Si l'on résume (Tableau 7), les genres *Lophomyrmex*, *Myrmicaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Meranoplus*, *Gauromyrmex*, et *Lordomyrma* constituent les premières occurrences fossiles de leur lignée respective. Ces nouvelles occurrences viennent ainsi combler un peu du vide paléontologique subsistant. Les genres *Carebara*, *Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Strumigenys*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Aphaenogaster*, et *Vollenhovia* étaient déjà connus du registre fossile. En revanche, toutes ces occurrences constituent la première description biogéographique de ces lignées en région indomalayenne, à l'exception peut-être de *Cataulacus*, mais l'âge de l'ambre de Bornéo reste très incertain.

Quatre des six tribus myrmicines sont représentées dans l'ambre de Zhangpu, mais la tribu Crematogastrini domine statistiquement avec 11 genres : *Lophomyrmex*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Meranoplus*, *Gauromyrmex*, *Lordomyrma*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Cataulacus*, et *Vollenhovia*. La tribu Attini est représentée par *Pheidole* et *Strumigenys*, les Solenopsidini par *Myrmicaria* et *Monomorium* (et potentiellement *Solenopsis*), enfin les Stenammini par le seul genre *Aphaenogaster*. Il faut donc souligner la présente absence de la tribu Myrmicini et Pogonomyrmecini dans l'ambre de Zhangpu. La tribu Myrmicini est par ailleurs bien plus représentée en région paléarctique, à travers les dépôts d'ambre balte, que dans toute autre région du globe.

Tableau 8. Compilation des nouvelles occurrences génériques fossiles de fourmis myrmicines issues de l'ensemble du matériel étudié pour ce présent travail. La colonne « Première occurrence fossile » indique les occurrences constituant la première description pour le genre. La colonne « Première occurrence biogéographique » indique les occurrences génériques constituant la première occurrence fossile découverte pour chaque biorégion. Les valeurs de la colonne « âge d'apparition estimé (Ma) » et « origine biogéographique » sont issues de [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#). L'âge d'apparition estimé correspond à l'âge d'apparition du groupe-couronne de la lignée. Si deux origines biogéographiques sont indiquées, cela indique que le groupe-couronne est constitué de deux lignées ancestrales distinctes biogéographiquement. Abréviations : C, Crematogastrini ; A, Attini ; So, Solenopsidini ; St, Stenammini.

Genre_Gisement	Tribu	Première occurrence fossile	Première occurrence biogéographique	Âge du gisement (Ma)	Âge d'apparition estimé (Ma)	Origine biogéographique
<i>Pheidole</i> _Baltic	Attini	-	X	38-34	-40 à -25	Néarctique - Néotropicale
<i>Crematogaster</i> _Dominicain	Crematogastrini	-	X	20-16	-40 à -25	Paléarctique - Indomalayenne
<i>Solenopsis</i> _Dominicain	Solenopsidini	-	X	20-16	-45 à -30	Néotropicale
<i>Tetramorium</i> _Oise	Crematogastrini	-	-	56-53	-26 à -23	Afrotropicale
<i>Cataulacus</i> _Ethiopie	Crematogastrini	-	X	23-16	-25 à -15	Afrotropicale - Indomalayenne
<i>Carebara</i> _Ethiopie	Crematogastrini	-	X	23-16	-50 à -25	Afrotropicale - Australasienne
<i>Melissotarsus</i> _Ethiopie	Crematogastrini	-	-	23-16	-35 à -25	Afrotropicale
<i>Monomorium</i> _Ethiopie	Solenopsidini	-	X	23-16	?	Afrotropicale - Indomalayenne
<i>Rhopalomastix</i> _Ethiopie	Crematogastrini	X	X	23-16	-35 à -25	Indomalayenne - Australasienne
<i>Trichomyrmex</i> _Ethiopie	Crematogastrini	X	X	23-16	-20 à -7	Afrotropicale
<i>Carebara</i> _Zhangpu	Crematogastrini	-	X	15-14	-50 à -25	Afrotropicale - Australasienne
<i>Pheidole</i> _Zhangpu	Attini	-	X	15-14	-40 à -25	Néarctique - Néotropicale
<i>Lophomyrmex</i> _Zhangpu	Crematogastrini	X	X	15-14	-10 à -5	Indomalayenne
<i>Crematogaster</i> _Zhangpu	Crematogastrini	-	X	15-14	-40 à -25	Paléarctique - Indomalayenne
<i>Tetramorium</i> _Zhangpu	Crematogastrini	-	X	15-14	-25 à -15	Afrotropicale
<i>Strumigenys</i> _Zhangpu	Attini	-	X	15-14	-35 à -10	Afrotropicale - Néotropicale
<i>Myrmecaria</i> _Zhangpu	Solenopsidini	X	X	15-14	-20 à -10	Afrotropicale
<i>Cardiocondyla</i> _Zhangpu	Crematogastrini	X	X	15-14	-25 à -15	Paléarctique - Indomalayenne
<i>Proatta</i> _Zhangpu	Crematogastrini	X	X	15-14	?	Indomalayenne
<i>Cataulacus</i> _Zhangpu	Crematogastrini	-	-	15-14	-25 à -15	Afrotropicale - Indomalayenne
<i>Monomorium</i> _Zhangpu	Solenopsidini	-	X	15-14	?	Afrotropicale - Indomalayenne
<i>Meranoplus</i> _Zhangpu	Crematogastrini	X	X	15-14	-35 à -10	Afrotropicale - Indomalayenne
<i>Lordomyrma</i> _Zhangpu	Crematogastrini	X	X	15-14	-30 à -15	Indomalayenne - Australasienne
<i>Gauromyrmex</i> _Zhangpu	Crematogastrini	X	X	15-14	?	Indomalayenne
<i>Vollenhovia</i> _Zhangpu	Crematogastrini	-	X	15-14	-35 à -15	Indomalayenne
<i>Aphaenogaster</i> _Zhangpu	Stenammini	-	X	15-14	?	Néarctique ?
Total	18C/3A/4So/1St	9	23	-	-	-

4.6. Base de données

Nous avons compilé l'ensemble des nouvelles occurrences génériques (uniquement des genres actuels) issu du présent travail en tableau 8. Ces données seront ensuite utilisées pour les analyses phylogénétiques et biogéographiques. Nous avons préféré ne pas incorporer les occurrences incertaines, telles que *Monomorium* dans l'ambre dominicain, ou *Solenopsis* dans l'ambre de Zhangpu.

Sur l'ensemble du matériel étudié, nous comptabilisons 9 nouvelles occurrences de genre qui étaient jusqu'à présent inconnus du registre fossile : *Rhopalomastix*, *Trichomyrmex*, *Lophomyrmex*, *Myrmicaria*, *Cardiocondyla*, *Proatta*, *Meranoplus*, *Gauromyrmex*, et *Lordomyrma*. Pas moins de 23 descriptions constituent de nouvelles occurrences biogéographiques. Les occurrences des genres *Cataulacus* et *Melissotarsus* constituent, à défaut d'une véritable première occurrence, la confirmation biogéographique de leur présence dans leur biorégion respective. Il en est de même pour l'occurrence *Tetramorium* dans l'ambre de l'Oise, qui représente la première description d'une fourmi myrmicine pour ce gisement, et la troisième morphospèce fossile pour la région paléarctique.

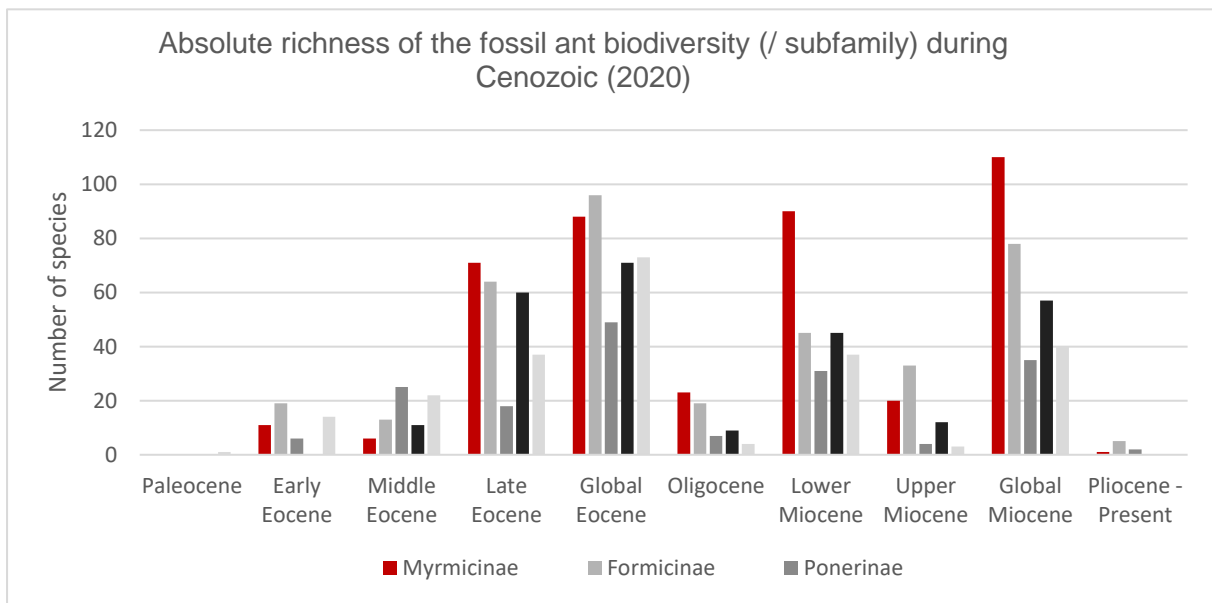
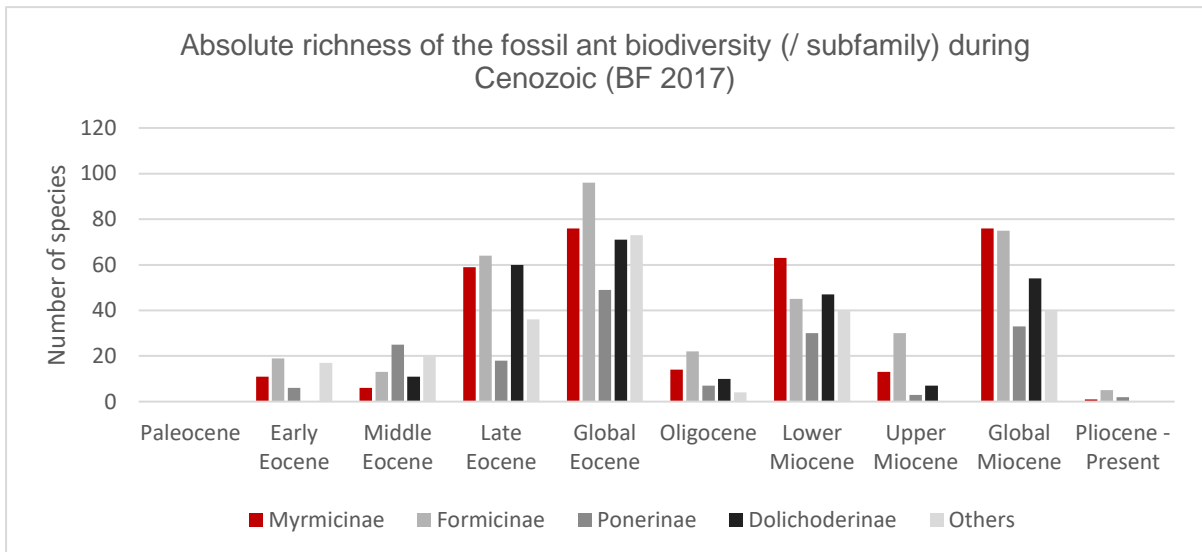


Figure 59. Comparaison des valeurs de richesse spécifique du « Big Four » au cours du Cénozoïque avant et après le travail de thèse. A, richesse spécifique par sous-famille pour chaque Série stratigraphique avant le début du travail de thèse (2017); B, mesure similaire à l'issue du travail de thèse (2020). Les fourmis myrmicines sont figurées en rouge. Nous avons incorporé seulement une occurrence biogéographique par genre. Si plusieurs morphoespèces étaient décrites pour un même gisement, une seule occurrence a été comptabilisée. Données de base recueillies à partir d'AntWeb (www.antweb.org), d'après Bolton (2020).

5. Diversité actuelle et passée

5.1. Mesure de l'impact de la thèse sur le registre fossile

Afin de mesurer l'impact possible d'un travail de thèse sur un registre de données, nous avons comparé les valeurs de richesse spécifique du « Big Four » au cours du Cénozoïque avant (Fig. 59A) et après le travail de thèse (Fig. 59). Comme nous tenions à ne pas amplifier d'avantage l'effet de nos nouvelles données sur le registre, nous avons incorporé seulement une morphoespèce par genre qui constituait une nouvelle occurrence biogéographique. En d'autres termes, si plusieurs morphoespèces étaient décrites pour un même genre et un même gisement, une seule occurrence était comptabilisée. Prenons par exemple le cas de *Strumigenys* dans l'ambre de Zhangpu, nous avons décrit 4 morphoespèces, nous n'en avons incorporé qu'une seule dans le présent registre (Fig. 59B). Nous sommes conscients que le travail focalisé sur un groupe particulier est un biais par nature, et que le registre fossile n'est finalement que la somme de ces biais de focalisation, c'est bien pour cela que nous réalisons cette comparaison : nous voulons mesurer l'effet (et en quelque sorte le biais) de notre travail sur le registre fossile des fourmis myrmécines. L'intérêt est de se rendre compte à quel point une étude approfondie sur un groupe restreint peut jouer sur les statistiques, et sur notre vision de la paléobiodiversité. C'est en quelque sorte la mesure de l'effet lagerstätte de l'ambre de Zhangpu sur le registre myrmécologique. En revanche, nous ne contestons pas les faits établis de l'hyper-dominance des fourmis Myrmicinae dans l'ambre de Zhangpu vis-à-vis des autres sous-familles. Ceci n'est nullement remis en question. Nous souhaitons voir l'effet des nouvelles données vis-à-vis du registre myrmécologique global. Le fait de ne pas incorporer toutes les nouvelles morphoespèces (et donc de ne pas « amplifier » l'effet modificateur) permet de contrebalancer l'absence de l'ajout des nouvelles morphoespèces des autres sous-familles, notamment pour l'ambre de Zhangpu, qui n'ont pas été comptabilisées intégralement. Nous avons néanmoins une idée de la richesse spécifique des autres sous-familles représentées à Zhangpu, et leur somme est inférieure à la somme des morphoespèces additionnelles que nous n'avons pas incorporée dans le présent registre (Fig. 59B). Puisque nous supprimons le biais de focalisation par la soustraction des morphoespèces myrmécines additionnelles, ce constat signifie que le registre *a posteriori* sera finalement représentatif du registre fossile futur, lorsque toutes les morphoespèces de Formicidae seront décrites de l'ambre de Zhangpu.

La comparaison du registre myrmécologique initial (2017) (Fig. 59A) et final (Fig. 59B) est particulièrement révélateur puisque nous voyons « s'envoler » la richesse des myrmécines passant de 60 à près de 90 morphoespèces pour le Miocène inférieur. Alors que les myrmécines dominaient déjà légèrement avec 28% de l'abondance totale (sur l'intervalle) au début de ce travail, le groupe atteint désormais la valeur de 36% (voir Tableau A7 en annexe pour l'intégralité des valeurs sur le Cénozoïque). L'effet est encore plus significatif lorsque l'on prend l'intervalle du Miocène dans son intégralité : avant le travail de thèse, les Formicinae et Myrmicinae présentaient une richesse rigoureusement équivalente (pour 27% d'abondance respective), mais avec les nouvelles données, les myrmécines deviennent incontestablement dominantes statistiquement et passent à 34% tandis que les Formicinae descendent à

24% de l'abondance totale. De telles valeurs pour le Miocène (23-5 Ma) donne une nette impression que les fourmis myrmicines ont dominé l'ensemble de l'intervalle, alors que leur richesse spécifique au Miocène supérieur (14-5 Ma) n'a finalement pas changé. En revanche, la riche diversité des Myrmicinae au début du Miocène n'est pas uniquement le simple fait des nouvelles données.

Ainsi, la fin de l'Éocène (38-34 Ma) et le début du Miocène (23-14 Ma) apparaissent comme deux périodes de diversification majeure des lignées myrmicines actuelles d'après le registre fossile. L'étude de nouveau matériel issu de gisements inédits comme historiques dans ce présent travail tend à confirmer ce constat. La découverte de plusieurs morphoespèces au Miocène dans différentes biorégions à travers le globe pour des genres actuels hyper-diversifiés tels que *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Monomorium*, ou *Strumigenys*, confirme que durant cet intervalle, ces lignées étaient déjà en pleine phase de diversification, avec des populations ancestrales établies sur les différents continents. Ces anciennes populations d'espèces, dont quelques-unes nous sont parvenues, sont les représentants des sous lignées actuelles des genres myrmicines majeurs répartis de manière cosmopolite.

5.2. Mesure de la diversité

Ce constat est tout de même à relativiser, car nous n'avons pas encore considéré une variable importante dans la mesure de la diversité, à savoir le nombre de gisements paléontologiques pour lesquels des espèces myrmicines fossiles ont été décrites. En effet, et comme nous l'abordions en remarque préliminaire de ce présent chapitre, les estimations de la paléobiodiversité se veulent être le reflet partiel d'une certaine réalité passée, mais la lecture de la paléobiodiversité demeurera toujours biaisée à différents niveaux. Le registre paléontologique est inégal en bien des points, comme nous avons pu le voir en détail pour les fourmis myrmicines, et dans la mesure du possible, nous cherchons à réduire les phénomènes de biais. Malgré les facteurs sélectifs que nous avons précédemment décrits (voir 2. *Remarque préliminaire*), la variable du nombre de gisements à travers le temps est relativement simple à lisser. Évidemment, cette mesure ne prend pas en compte le volume d'ambre étudié, le volume d'ambre disponible en fonction de la superficie du gisement, et bien d'autres paramètres significatifs encore, mais cela peut néanmoins nous donner un ordre d'idée sur le nombre d'espèces décrites en fonction du nombre de gisements pour chaque intervalle de temps considéré. Cette méthode, bien qu'imparfaite, permettra peut-être de faire ressortir des tendances générales, qui elles, restent révélatrices malgré les effets de biais. La figure 60 indique le nombre de dépôts (figuré bleu) et la richesse relative (figuré rouge) du groupe des Formicidae (A) et des Myrmicinae (B) en fonction de l'intervalle considéré. La richesse relative est la mesure du nombre d'espèces myrmicines fossiles décrites, pour un intervalle donné, et divisé par le nombre de dépôts pour cet intervalle.

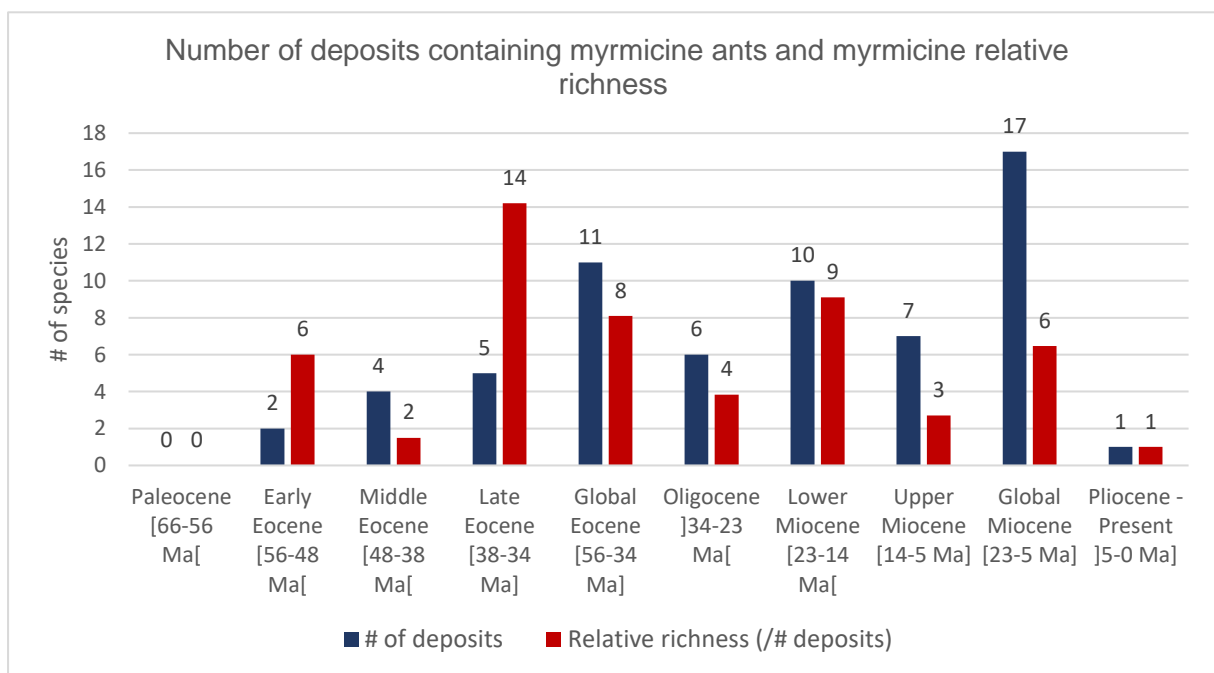
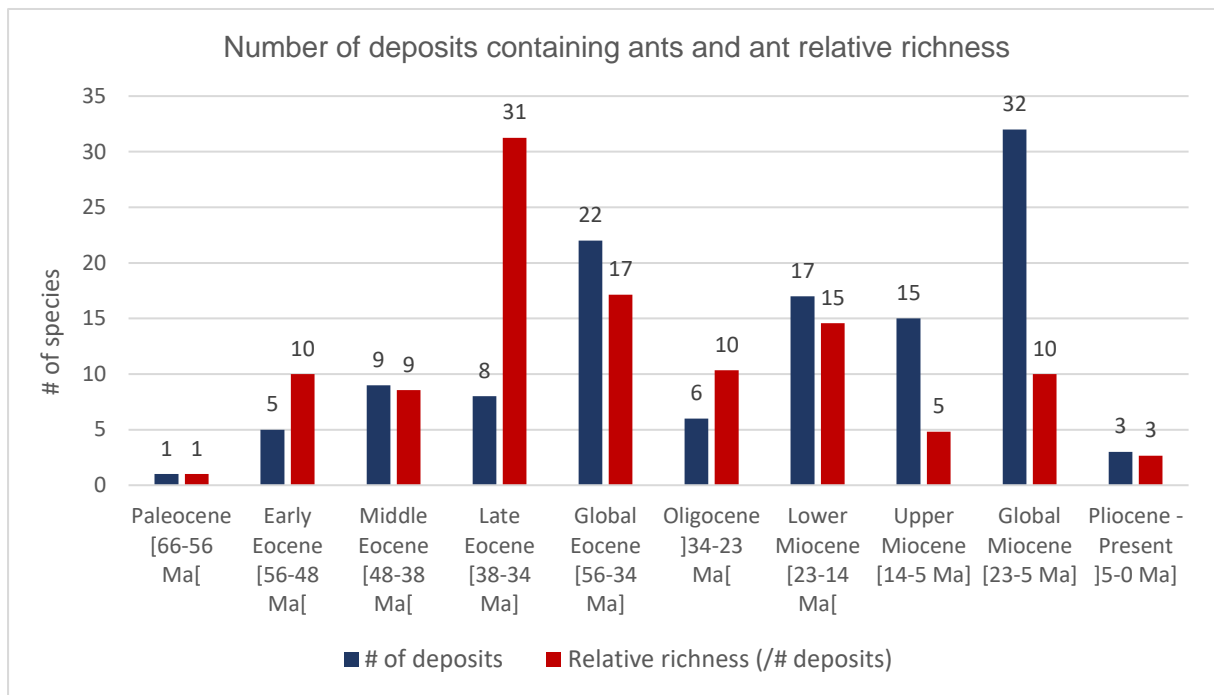


Figure 60. Richeesse relative du registre fossile des Formicidae (A) et des Myrmicinae (B) au cours du Cénozoïque. La richesse relative (figuré rouge) est la mesure du nombre d'espèces fossiles décrites, pour un intervalle donné, et divisé par le nombre de dépôts (figuré bleu) pour cet intervalle. Les valeurs tiennent compte des nouvelles occurrences issues de ce présent travail. La liste des gisements paléontologiques et leur âge respectif (Ma) utilisés pour le calcul de la richesse relative sont compilés en annexes (Tableau A8).

Le premier constat observable est la persistance d'une richesse élevée des Formicidae (31) autant que des Myrmicinae (14) à l'Éocène supérieur (38-34 Ma). En revanche, la richesse au Miocène inférieur (23-14 Ma) paraît bien plus nuancée avec un ratio de 15 et 9 morphoespèces / gisement respectivement. Ceci est principalement dû au nombre conséquent de gisements ayant livré des Formicidae (17) et des Myrmicinae (10) durant cet intervalle. Néanmoins de tels ratios restent largement supérieurs à leur homologue à l'Éocène inférieur (56-48) ou moyen (48-38 Ma) et au Miocène supérieur (14-5 Ma). Prenons simplement le registre des myrmicines, la richesse relative au Miocène inférieur (9) reste trois fois supérieure à celle du Miocène supérieur (3), pour un nombre de gisements relativement comparable (10 contre 7 respectivement). De même vis-à-vis de la richesse relative à l'Éocène supérieur (14), sept fois supérieure à celle de l'Éocène moyen (2) pour un nombre de gisements quasi similaire (5 contre 4 respectivement). Le nombre de gisements ne justifie donc pas à lui seul le contraste de diversité du registre fossile myrmicine ou myrmécologique à travers le temps, et les tendances dégagées décrivant deux phases de diversification pour les fourmis myrmicines semblent ici se vérifier.

6. Analyse TRiPS

6.1. Résultats

Les estimations TRiPS (Starrfelt & Liow, 2016) pour la sous-famille des Myrmicinae sont visibles en figure 61 (double page). La figure 61A1-C1 correspond à la base de données vierges (PBDB-Antweb), et la figure 61A2-C2 correspond à la base de données intégrant les nouvelles occurrences. L'intégralité des données des analyses est disponible en annexe (Tableaux A9 et A10). Nous rappelons que l'application TRiPS donne des estimations en maximum de vraisemblance du taux d'échantillonnage (= nombre d'observations par taxon et par million d'années), qui permet d'estimer une probabilité binomiale (= probabilité de détection d'un taxon qui existait au cours d'un intervalle déterminé), permettant elle-même d'estimer une richesse spécifique « vraisemblable » pour une lignée considérée et pour différents intervalles de temps. Un taux d'échantillonnage élevé pour un taxon (dans un intervalle de temps donné) indique que le biais d'ordre général est plus faible que celui d'un taxon ayant un taux d'échantillonnage faible. Les intervalles de confiance du maximum de vraisemblance ont par ailleurs été estimés.

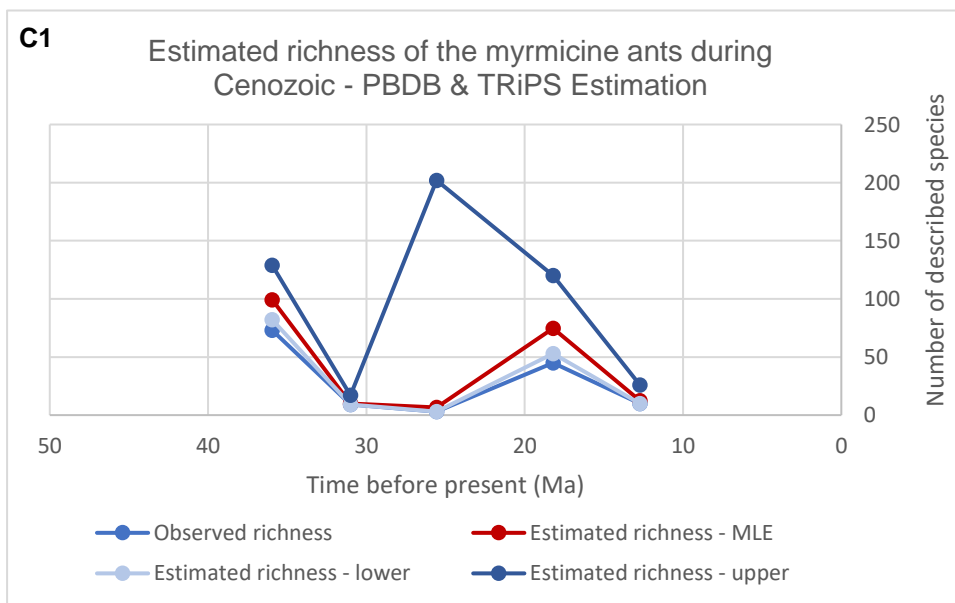
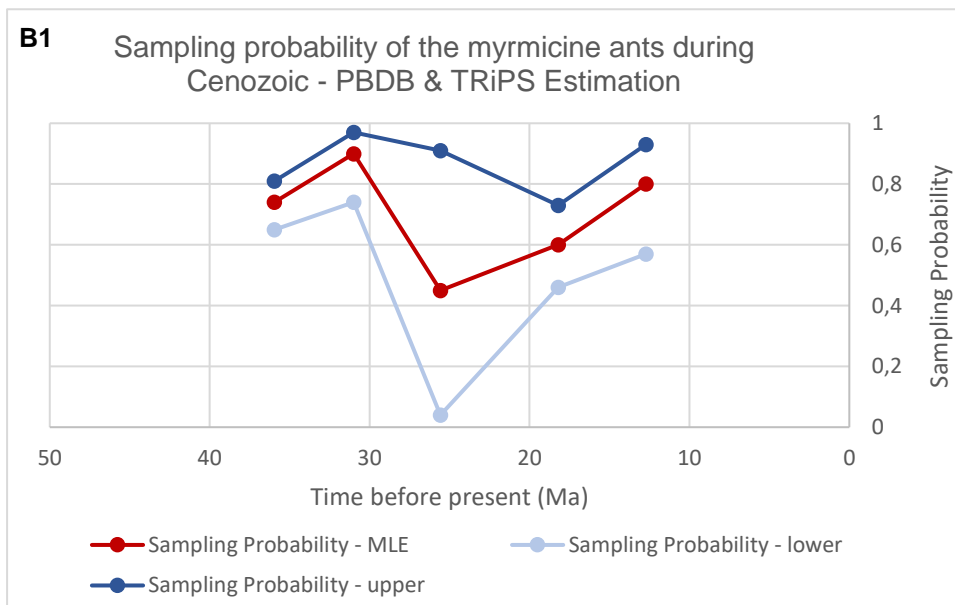
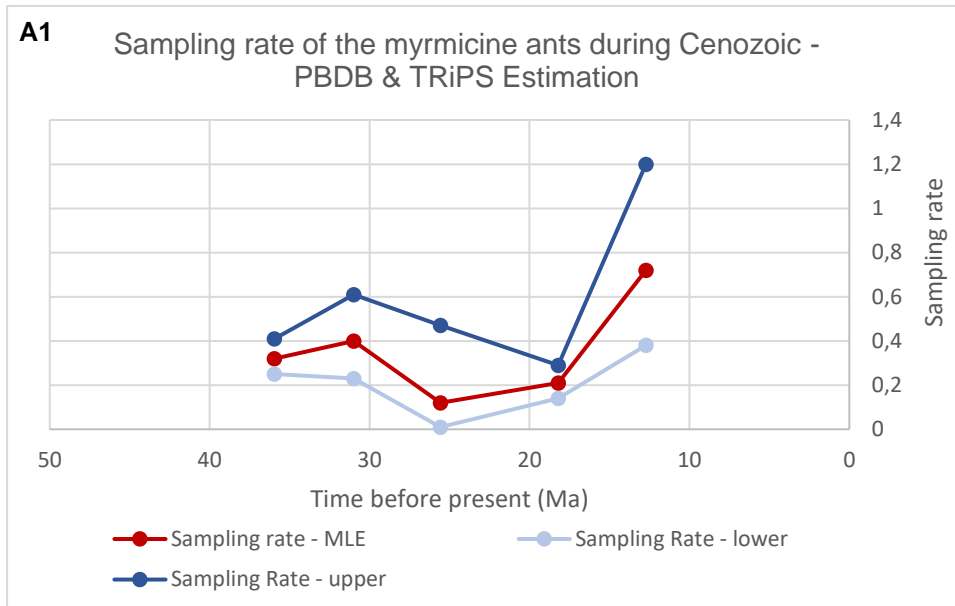
Si l'on compare le taux d'échantillonnage avant et après l'intégration des données (Fig 61A1-A2), on observe un pic local au Langhien (16-14 Ma) avoisinant la valeur de 10 observations / espèce / Ma, ce qui correspond effectivement à l'ambre de Zhangpu. Le taux d'échantillonnage avant l'intégration était situé entre 0.2 et 1.0 observation / espèce / Ma, dont les valeurs maximales sont situées aux alentours de 12 Ma, ce qui semble correspondre aux observations dans l'ambre dominicain. Le fort taux d'échantillonnage au Langhien avant ou après intégration indique à l'évidence que le biais d'ordre général est clairement plus réduit au Miocène que pour tout autre intervalle géologique. En revanche, nous observons une même tendance générale avant ou après intégration, avec un taux qui n'est pas linéaire dans le temps : la courbe montre des pics localement bas ou hauts, avec un taux d'échantillonnage relativement faible entre -30 et -20 Ma. De même après le pic du Langhien où le taux retombe à une valeur sous la barre des 1.0 observation / espèce / Ma. Ce constat d'un régime alternant valeur faible et élevée à travers le temps est important à souligner car il va à l'encontre de l'idée reçue selon laquelle les strates géologiques plus jeunes présentent un taux d'échantillonnage plus élevé (citons par exemple Brusatte, 2012 ; Butler *et al.*, 2011).

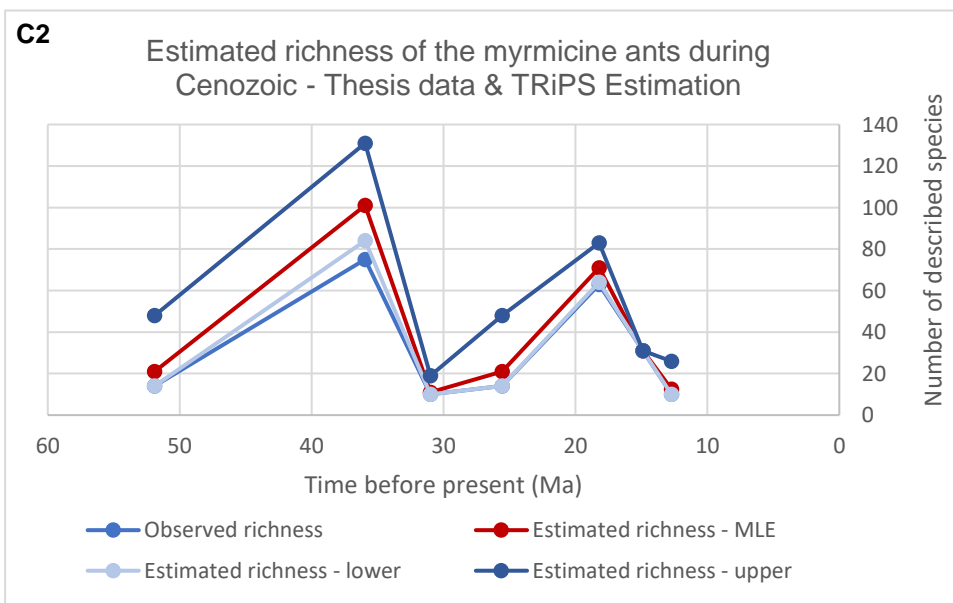
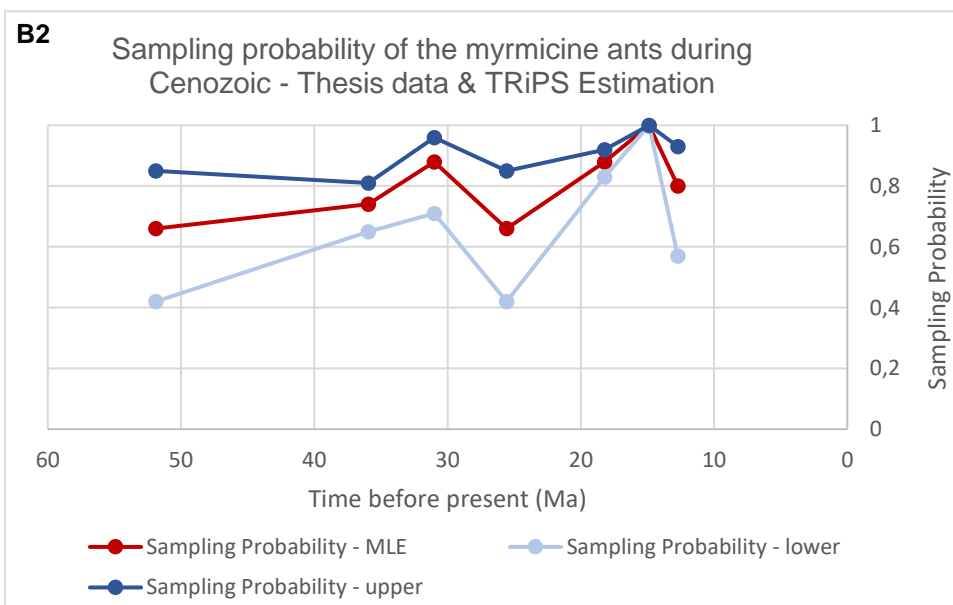
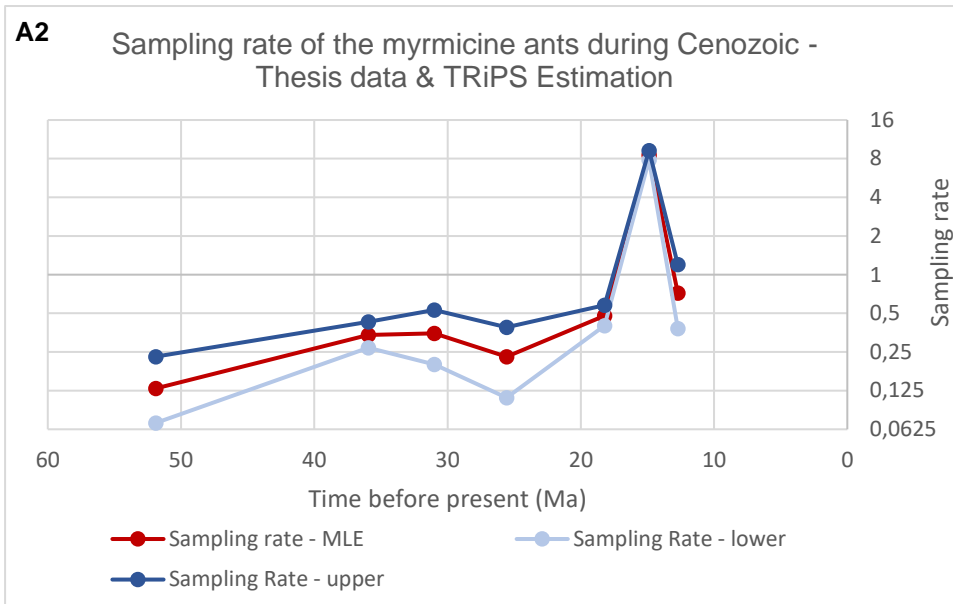
Comme le taux d'échantillonnage influe directement sur la probabilité binomiale (Fig. 61B1-B2), nous observons le même effet sur cette dernière. Avant intégration, la probabilité MLE de détection d'un taxon myrmicine au cours du Cénozoïque était estimée entre 0.4 et 0.9 (Fig. 61B1), avec une valeur plancher aux alentours de -25 Ma, correspondant donc à l'Oligocène (34-23 Ma). Néanmoins les intervalles de confiance sont particulièrement grands du fait d'un manque flagrant d'occurrences. Si l'on suit les estimations minimales, la probabilité de détection d'un taxon myrmicine serait proche de 0, ce qui laisse supposer un effet de biais particulièrement fort pour cet intervalle. La probabilité binomiale tend à remonter au Miocène avec des valeurs situées entre 0.6 et 0.8, et avec un intervalle de confiance plus réduit. Si l'on compare la probabilité binomiale avant et après intégration (Fig. 61B2), nous

retrouvons le pic décrit précédemment pour le Langhien (16-14 Ma), correspondant effectivement à l'ombre de Zhangpu. L'effet de ces nouvelles occurrences sur le taux d'échantillonnage et sur la probabilité binomiale est considérable, puisque la probabilité de détection MLE d'un taxon myrmicine atteint la valeur seuil de 1.0, ce qui voudrait dire que l'effet de biais est nul et que toutes les espèces ont potentiellement été préservées. En revanche, les valeurs intégrées ont permis de relativiser les valeurs de probabilité à l'Oligocène, puisque la valeur MLE est désormais estimée à 0.65 et l'estimation basse aux alentours de 0.4.

Enfin, si l'on observe l'estimation de la richesse spécifique avant et après intégration (Fig. 61C1-C2), l'effet des nouvelles occurrences est particulièrement visible. L'estimation MLE présente des valeurs légèrement supérieures à la richesse brute, atteignant notamment les 100 espèces au Priabonien (38-34 Ma) (vs. 73 espèces en richesse brute), ou encore 75 espèces au Burdigalien (21-16 Ma) (vs. 45 espèces en richesse brute). L'intervalle de confiance pour la richesse à l'Oligocène est particulièrement fort et atteint une valeur seuil de 200 espèces, mais ce constat est logique puisque l'intervalle de confiance de la probabilité binomiale était particulièrement grand, l'estimation basse frôlant la valeur nulle (soit un biais particulièrement fort). La richesse estimée au Langhien (16-14 Ma) n'avait pas pu être estimée car le nombre d'occurrences était jusqu'à présent trop faible pour l'analyse TRiPS. L'estimation de la richesse pour ce même intervalle après intégration des nouvelles données (Fig. 61C2) retombe inévitablement sur la valeur plancher de la richesse brute (31 espèces) puisque, comme nous l'avons vu, la probabilité binomiale atteignait le seuil de 1.0, vraisemblablement du fait d'un volume paradoxalement trop conséquent d'occurrences.

Figure 61 (ci-après). Analyse TRiPS de la paléodiversité des fourmis myrmicines au cours du Cénozoïque. A, taux d'échantillonnage λ_t (« sampling rate ») sans les nouvelles occurrences (A1) et après intégration des nouvelles occurrences (A2) dans la base de données. Les trois courbes représentent : l'estimation au maximum de vraisemblance (rouge), la limite inférieure de l'intervalle de confiance (bleu clair), et la limite supérieure de l'intervalle de confiance (bleu foncé). Le taux d'échantillonnage n'a pas de limite supérieure en ordonnées ; B, probabilité d'échantillonnage sans les nouvelles occurrences (B1) et après intégration des nouvelles occurrences (B2) dans la base de données. Les trois courbes indiquent : l'estimation au maximum de vraisemblance (rouge), la limite inférieure de l'intervalle de confiance (bleu clair), et la limite supérieure de l'intervalle de confiance (bleu foncé). La valeur de la probabilité d'échantillonnage est située entre 0 et 1 ; C, richesse estimée sans les nouvelles occurrences (C1) et après intégration des nouvelles occurrences (C2) dans la base de données. Les quatre courbes représentent : la richesse spécifique observée (richesse brute) (bleu), l'estimation au maximum de vraisemblance (rouge), la limite inférieure de l'intervalle de confiance (bleu clair), et la limite supérieure de l'intervalle de confiance (bleu foncé). La limite inférieure de l'intervalle de confiance maximum de vraisemblance ne peut pas être en dessous de la richesse brute, par définition.





6.2. Limites analytiques

Nous l'avons vu, la valeur MLE de la probabilité binomiale après intégration (Fig. 61B2) atteint la valeur seuil. Par ailleurs, l'estimation basse de l'intervalle de confiance atteignait également la valeur seuil, ce qui semble confirmer que nous atteignons la limite de ces analyses. Notre avis est que le nombre d'occurrences enregistrées dans l'ambre de Zhangpu pour certaines espèces est sans doute trop fort pour l'algorithme. En effet, les valeurs supérieures à 200 individus pour les genres *Pheidole* ou *Carebara* y sont sans doute pour quelque chose. Ceci implique deux choses : soit l'algorithme de l'analyse devra être adapté pour des mesures intégrant un nombre d'observation aussi conséquent, soit nous devrions limiter le nombre d'occurrences à intégrer pour chaque espèce observée dans l'ambre. Mais l'approche TRiPS a été spécialement développée pour prendre en compte le nombre d'occurrences dans l'estimation du biais et de la richesse spécifique, et l'atteinte de la valeur seuil conforte l'idée que nous avons ici atteint la limite d'une telle approche. Nous proposons donc de suivre la seconde option visant à limiter le nombre d'occurrences par espèce à une valeur fixe qui ne serait pas excessive vis-à-vis de l'algorithme TRiPS. Jusqu'à présent, le nombre d'occurrences pour une morphoespèce ne dépassait pas la dizaine d'individus. Nous avons choisi de considérer 3 valeurs limites différentes, afin de tenter de dégager des tendances et essayer de comprendre l'effet sur les estimations. Les valeurs limites de 10, 5 et 3 occurrences par espèce et par intervalle ont été retenues. Seuls les intervalles du Burdigalien (21-16 Ma) et du Langhien (16-14 Ma) présentent des occurrences supérieures à 10 individus par espèce, donc seuls ces derniers seront affectés par ce changement. Nous nous limiterons donc à la comparaison de ces deux intervalles. Le nombre d'occurrences respectif passe donc de 154 et 569 à 125 et 150 (#10), 106 et 96 (#5), et 63 et 31 (#3). Ces valeurs paraissent beaucoup plus équilibrées puisqu'elles approchent ou sont inférieures au nombre d'occurrences pour le Priabonien (38-34 Ma) qui est de 136. L'intégralité des valeurs est disponible en annexe (Tableau A11). Comme nous modifions volontairement le nombre d'occurrences, nous comparerons ici directement les probabilités binomiales et la richesse estimée.

La valeur limite de 10 occurrences a un effet positif important pour l'intervalle du Burdigalien puisque la richesse estimée MLE passe de 71 à 79 espèces. Ceci est vrai pour chacune des valeurs seuil retenues, puisqu'avec 3 occurrences, la richesse estimée MLE est de 123, avec une estimation haute de 201 espèces pour l'intervalle. Avec la baisse du nombre d'occurrences, la probabilité binomiale tend à baisser et passe de 0.9 à 0.8 (#10), 0.7 (#5) et 0.5 (#3), soit un biais de plus en plus fort, ce qui influe considérablement sur l'estimation de la richesse pour l'intervalle considéré. En revanche, les valeurs seuils n'ont que peu d'effet pour le Langhien : la valeur de la probabilité binomiale MLE reste forte et avoisine les 0.8 avec le seuil minimal de 3 occurrences / espèce. Avec une telle probabilité, la richesse estimée reste très restreinte, et la valeur atteint péniblement les 50 espèces pour l'estimation haute de l'intervalle de confiance. Ceci suppose que le biais général au Langhien aurait été de faible intensité.

La somme de ces observations souligne plusieurs états de fait qu'il est important de considérer : la durée de l'intervalle joue inévitablement de manière importante sur les estimations. Le Langhien est un Âge particulièrement court, ne durant que 2 millions d'années. Il est probable qu'un tel intervalle ne

permette pas de générer des estimations justes. Ajouté à cela des valeurs d'occurrences particulièrement hautes pour certains taxons, et la taux d'échantillonnage pour une valeur aussi courte devient inévitablement très élevé, ce qui impacte *de facto* l'estimation de la probabilité de détection, et *in fine* de la richesse spécifique.

Le développement d'une telle approche n'en est encore qu'à ses débuts, et les fourmis myrmicines n'avaient pas encore fait l'objet de telles analyses. Malgré des résultats d'estimation en demi-teinte, la mise en lumière des limites que nous observons est particulièrement importante si l'on souhaite ajuster ces outils d'estimation pour des groupes d'organismes variés, et tenter de mieux cerner la réalité d'une diversité passée.

6.3. Analyse comparative du « Big Four »

Afin de positionner les estimations faites précédemment pour les fourmis Myrmicinae, nous avons opéré les mêmes analyses pour les autres sous-familles constituant le « Big Four » : Formicinae, Dolichoderinae, et Ponerinae. La figure 62 illustre l'estimation de la richesse spécifique des quatre sous-familles au maximum de vraisemblance (MLE). Pour des raisons évidentes, nous avons ici utilisé les valeurs des estimations de la richesse des Myrmicinae précédemment mesurées pour le Burdigalien et le Langhien à partir d'une valeur seuil de 3 occurrences par espèce et par intervalle. L'intégralité des valeurs sont disponibles en annexes pour chacune de ces sous-familles, respectivement en tableau A12, A13, et A14.

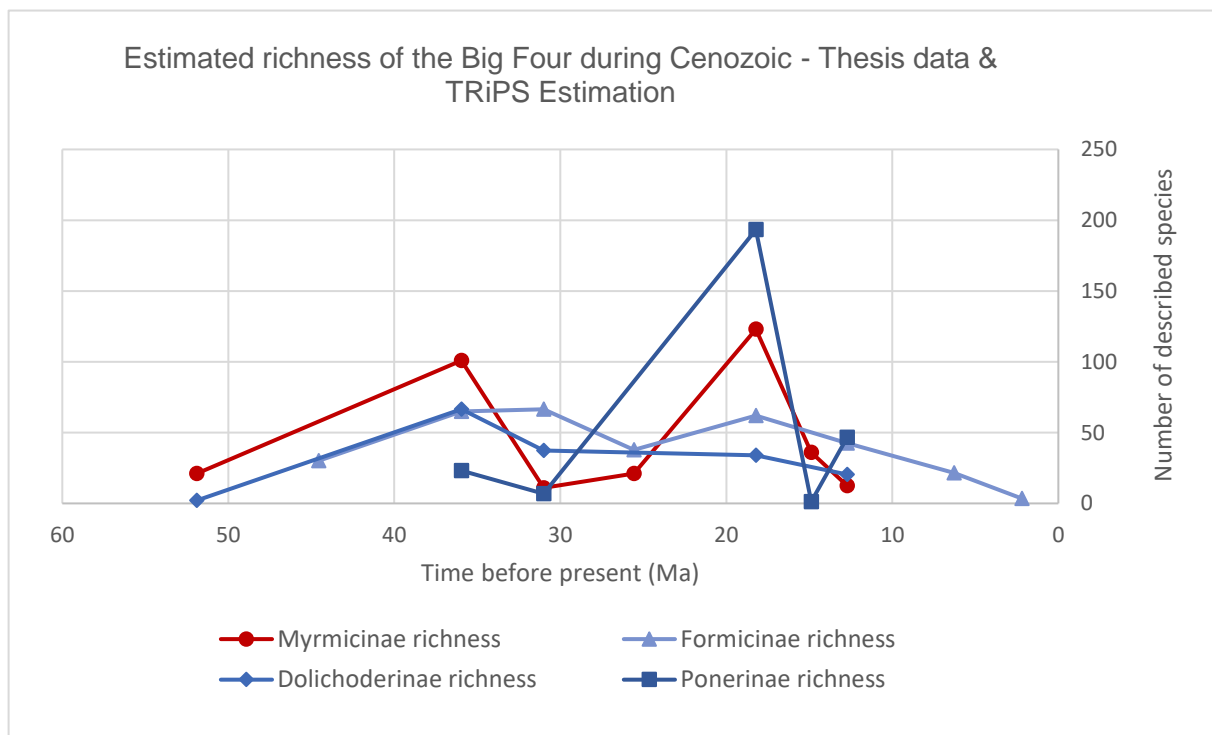


Figure 62. Estimation au maximum de vraisemblance de la richesse spécifique des sous-familles du « Big Four » au cours du Cénozoïque sous TRiPS. Les intervalles de confiance ne sont pas incorporés.

Il apparaît une tendance générale similaire pour les quatre lignées : une croissance de la richesse estimée durant l'Éocène (56-34 Ma) suivie d'une phase décroissante à l'Oligocène (34-23 Ma), précédant un pic de diversité au cours du Miocène inférieur (23-16 Ma). Les valeurs de richesse estimée pour les fourmis myrmicines semblent légèrement supérieures aux trois autres grandes sous-familles du « Big Four », à l'exception de l'Oligocène où le registre des Formicinae et des Dolichoderinae paraît plus prometteur, sans excéder la soixantaine d'espèces estimée.

Un autre point intéressant est l'estimation de la richesse au Priabonien (38-34 Ma) : avec 136 occurrences pour 75 espèces décrites, la richesse estimée des Myrmicinae atteint la centaine d'espèces, alors qu'elle tend à stagner aux alentours de la soixantaine d'espèces pour les Formicinae et les Dolichoderinae. Ceci est en grande partie due à un nombre bien plus élevé d'occurrences (> 250) pour un nombre d'espèces plus restreint (~60) pour chacune de ces deux lignées.

Notons également que l'estimation de la richesse pour les Ponerinae est particulièrement élevée durant cet intervalle, avec une valeur approximant les 200 espèces, ce qui traduirait une probabilité binomiale relativement faible. Cette valeur peut néanmoins s'expliquer assez aisément : au Burdigalien (21-16 Ma), seules 20 espèces de Ponerinae ont été décrites, mais toutes l'ont été à partir d'un représentant fossile unique. Ceci suppose qu'à chaque potentiel nouveau représentant ponérine fossile issu de cet intervalle, la probabilité de découvrir une nouvelle espèce est très élevée. Si l'on compare ces valeurs avec les myrmicines sur le même intervalle, nous avons 63 espèces décrites pour plus de 154 occurrences, ce qui explique le constat d'une valeur plus modeste aux alentours de 120 espèces. Ces valeurs restent néanmoins très élevées puisqu'elles constituent la seconde valeur la plus importante de tout le registre, et le plus fort pic de richesse estimée pour les Myrmicinae.

6.4. Taux d'échantillonnage au Cénozoïque

L'ensemble des estimations TRiPS est exclusivement basée sur des intervalles géologiques pour lesquels un nombre d'occurrences minimal est atteint pour la prise en compte par l'algorithme. En effet, puisque le registre est particulièrement déséquilibré, les taux pour les intervalles suivants n'ont donc pas pu être estimés : Danien-Sélandien-Thanétien (66-56 Ma), Lutétien (48-41 Ma), Bartonien (41-38 Ma), Aquitanien (23-20 Ma), Tortonien (11-7 Ma), Messinien (7-5 Ma), et Zancléen-Piacenzien-Gélasien (5-2 Ma). Cependant, si l'on souhaite estimer un taux d'échantillonnage pour l'intégralité du temps d'existence des fourmis myrmicines, il nous faut prendre en compte les vides substantiels présents dans le registre fossile. Même si nous ne pouvons avoir aucune certitude quant à l'âge exact d'apparition du groupe, d'après les plus anciennes occurrences (*ca.* -56 Ma) et l'état des caractères de ces dernières (que nous avons partiellement vus au cours du présent chapitre à partir des nouvelles occurrences, notamment dans l'ambre de l'Oise), il nous paraît très vraisemblable que le groupe soit apparu, ou était du moins déjà présent au début du Paléocène, soit sur une aire temporelle couvrant l'ensemble du Cénozoïque (-65 Ma à l'actuel). Cet intervalle intègre donc les Étages susmentionnés pour lesquels nous n'avons pas pu réaliser d'estimation.

Cependant, le taux d'échantillonnage est un paramètre déterminant pour la suite du travail, car il permettra de calibrer *a priori* la distribution des densités des calibrations fossiles que nous traiterons au chapitre suivant. Ce paramètre est donc important, puisque sa valeur influe directement sur l'intervalle de densité : plus la valeur du taux d'échantillonnage est grande et plus les densités pour des âges anciens seront réduites.

Afin de rendre compte des différences entre le taux d'échantillonnage MLE moyen des intervalles estimés, et le taux général du groupe sur son aire temporelle minimale d'existence supposée, nous avons tenu à estimer cette dernière. Nous avons conservé une valeur seuil de 5 occurrences / espèce, pour trois intervalles de temps différents : 0-45, 0-55, et 0-65 Ma. Ces intervalles correspondent respectivement à la somme des intervalles géologiques qui ont été estimés précédemment, la somme des intervalles géologiques pour lesquels au moins un individu myrmicine fossile est connu, et la valeur approximative de la durée totale du Cénozoïque. L'intégralité des résultats est disponible en annexes (Tableau A15).

Les valeurs du taux d'échantillonnage MLE sont relativement homogènes pour les trois intervalles considérés puisqu'ils se concentrent entre 0.02 et 0.03. Les intervalles de confiance sont également restreints, dont la valeur minimale et maximale atteint respectivement 0.018 et 0.034. Ces valeurs sont bien plus basses que les celles estimées pour les seuls intervalles géologiques dont le registre permettait des estimations. Nous discuterons par la suite des valeurs utilisées pour les analyses phylogénétiques au chapitre suivant.

6.5. Mise en perspective

Ces données ne sont qu'une première tentative de mise en application d'un outil en cours de développement qui ne nous apparait que peu adapté pour le moment. Les descriptions faites au sein de ce présent travail, à travers la découverte de nouveaux gisements paléontologiques d'intérêt majeur, remettent en question les méthodes précédemment utilisées pour l'estimation de la diversité à travers les âges. Du fait d'un échantillonnage particulièrement conséquent pour certaines espèces, dépassant la centaine d'individus, l'estimation à partir de loi de probabilité discrète ne semble pas être en capacité de rendre compte de la réalité d'une diversité passée. Difficile de croire que le biais de préservation soit presque absent au Langhien, et que nous aurions à coup sûr la chance de tomber sur toutes les espèces existantes. La paléodiversité mesurée n'est que la conséquence du contraste d'échantillonnage existant entre des espèces peu représentées et d'autres hyper-représentées au cours d'un intervalle donné. Cette paléodiversité n'est donc qu'en grande partie le reflet de facteurs ayant engendré ce contraste.

Ce constat a été récemment reporté par [Close et al. \(2018\)](#), qui témoignent d'un même problème d'estimation pour la richesse des tétrapodes lorsque les distributions d'abondance spécifique montrent de fort contraste, mais l'analyse n'avait à notre connaissance pas encore été testée pour le registre myrmécologique.

Un second facteur limitant à l'application d'une telle approche sur notre groupe d'étude est le volume restreint du nombre d'occurrences et de la variable temporelle. Si nous comparons notre groupe d'étude

à celui utilisé comme groupe de référence pour l'analyse TRiPS par [Starrfelt & Liow \(2016\)](#), ces auteurs ont étudié l'ensemble du clade des Dinosauria (pris comme groupe modèle), soit plus de 3100 occurrences pour plus de 1100 espèces, un effectif bien plus conséquent que le registre des myrmicines comprenant un peu plus de 900 occurrences près de 230 espèces. La comparaison instantanée de tels chiffres révèle directement une différence fondamentale du ratio nombre d'occurrences / nombre d'espèces, bien plus important chez les invertébrés, ce qui paraît somme toute assez logique.

Par ailleurs, si l'on se penche sur les valeurs du taux d'échantillonnage MLE du groupe modèle des précédents auteurs, elles n'apparaissent pas si éloignées de celles estimées pour les fourmis myrmicines, puisque celles-ci varient entre 0.1 et 0.6 observations / espèce / Ma (contre 0.15 à 0.7 pour les myrmicines). Cette similarité du taux d'échantillonnage indique que le registre fossile n'est étonnamment pas plus conséquent chez les myrmicines que chez les Dinosauria, en termes de quantité d'observation. Ceci pourrait laisser présumer que le registre fossile des myrmicines (et plus généralement des fourmis, voire des insectes) est encore très mal connu, ou que le registre fossile des Dinosauria est particulièrement bien fourni et documenté, ces deux suppositions pouvant très bien se cumuler. La capture dans l'ambre semble pourtant bien plus efficace pour une fonction de préservation que ne peut l'être la préservation sous forme d'impression ou de compression. Les valeurs des taux d'échantillonnage après intégration des nouvelles données tendent d'ailleurs à le confirmer. Ceci laisse présager d'un fort potentiel de découvertes futures pour le registre myrmécologique fossile.

Chapitre 4 : Phylogénie

Abstract

Intended objectives

The phylogeny of myrmicine ants has been the object of particular work in recent years, both at the subfamily (Ward *et al.*, 2015) and tribe levels (Crematogastrini, Blaimer *et al.*, 2018). Recently, new data-processing tools (e.g., TRiPS, FBD model, BAMM, CladeAge, Sampled Ancestors, etc.) have also been developed and now allow a better consideration of fossil taxa within molecular phylogeny. Previous works on Myrmicinae did not integrate (or partially) these new approaches, and involved a rather limited number of fossil calibrations. The estimate ranges inferred for the whole subfamily by Ward *et al.* (2015) is also relatively wide and generally defined over more than 20 million years, which is notably the case for the Myrmicinae crown-group (87.9-109.6 Ma in 95% HPD). In addition, the recent discovery of numerous fossil myrmicines assigned to current genera, and partly described in the previous chapter, sometimes greatly postpones the divergence times inferred by molecular phylogeny. The consideration of these elements is at the basis of the opportunity of this work.

To trace the chronologic evolution of the group, we integrated: 1) the whole Myrmicinae fossil record including the recent occurrences described in the previous chapter, as new fossil calibration points; 2) various sampling rates (TRiPS), diversification rates (values from Blanchard & Moreau, 2017 + personal values with BAMM) and fixed sampling proportion; 3) reviewed age fossil ranges (younger for most of them); 4) various calibration types (node-dating *vs.* tip-dating; crown-group *vs.* stem-group; root-node), distribution models (e.g. uniform, log-normal, auto-calibrated), topological sampling strategies (random *vs.* diversified sampling) with latest speciation models under recent packages (FBD + Sampled Ancestors *vs.* BD + CladeAge). The major objectives will therefore be: 1) to provide estimates with the whole but also part (= selected) of the myrmicine fossil record, and notably for newly calibrated lineages, and if possible, to provide new estimates for tribes and major lineages; 2) to make comparative estimates from the various calibrations modes; 3) to measure the effects of various parameters on the estimates, in particular the different calibration models; 4) to provide diversification rate estimates with BAMM for the whole subfamily, in order to identify potential major events. Then, we compare and discussed our results with those previously inferred.

Main results

First, the phylogenetic analysis with a GTR model and an unpartitioned data gave relatively satisfying results compared to previous authors that used a HKY and partitioning strategy. The inferred phylogeny was consistently similar, except for the Crematogastrini tribe for which discrepancies appeared for nodes that were however well-supported. Particular attention should be given to the topological position and internal phylogeny of the [*Vollenhovia*+*Calyptomyrmex*] group, the *Myrmecina* genus group and *Mayriella* (including *Lordomyrma*) *sensu* Blaimer *et al.* (2018).

If we consider the CladeAge reference analysis (BD-CA1) integrating a topology similar to Ward *et al.* (2015), a larger number of fossil taxa (55 *vs.* 27), younger calibrations (from -10 to -20 Ma) or

equivalent, and more complex models (BD vs. Yule; GTR vs. HKY), the crown-age of the Myrmicinae and its major lineages appears to be about ten million years younger (-88 vs. -99 Ma). It is also interesting to note that the ages inferred by the BD-CA2 analysis are closely similar to the ages of [Ward et al. \(2015\)](#) and [Blaimer et al. \(2018\)](#), especially for the basal lineage and tribes. For example, the crown-age of Myrmicinae and Crematogastrini is estimated at -103 and -80 Ma respectively when the age of the former is estimated at -98 Ma by [Ward et al. \(2015\)](#), and the age of the latter at -78 Ma by [Blaimer et al. \(2018\)](#). Thus, these estimated ages (BD-CA2) seem to coincide with those of the previous authors. Actually, it appears that the previous overestimated ages might have "balanced out" the absence of numerous calibrations.

CladeAge

For all tribes and genera, CladeAge ages follow broadly the same trend, and are generally estimated to be a few million years younger. A discrepancy was partly expected, given the difference in calibration ages and the different calibration modalities (log-normal vs. auto-calibrated), however we could not predict such discrepancies. The estimates are all the more interesting as they are not affected by a "manual" calibration of the distributions. The results of the CladeAge 1 (BD-CA1) analysis are based on a conservative approach, and we believe that they can be seen as a robust minimum age of emergence. The other CladeAge analysis modes finally allow this hypothesis to be tested, and the results support this threshold value as no other analysis has shown lower estimates. In addition, the use of CladeAge has proven to be quite efficient since the estimated ranges were generally narrower than all previous estimates, including the FBD model.

Regarding the BD-CA2 analysis (MRCA calibration = crown-group), we observe large differences with CA1, the inferred ages for calibrated taxa (*Carebara*, *Pristomyrmex*, *Tetramorium*) were logically postponed. but the calibrations also influenced the ages of major lineages since they were several million years older than the CA1 estimate, and approximated or even exceeded by a few units the estimates of the previous authors (e.g. -80 Ma vs. -71 and -78 Ma for the Crematogastrini), with the exception of the Myrmicini and Pogonomyrmecini which remain lower. For example, the age for *Carebara* and *Crematogaster* is estimated to be -38 Ma (35-41 Ma) and -56 Ma (54-59 Ma) respectively, referring to the upper limit ages of Baltic Amber and Oise Amber, meaning that the inferences do not support an older age. If we consider that the fossil taxa actually belong to the current genera (i.e. from the MRCA = hypothesis of the BD-CA2 analysis), these values would therefore be the most likely, which tends to be consistent with the fossil record as we observe it.

The BD-CA3.1 estimate (sampling rate = 0.02-0.03) appears intermediate between the ages BD-CA1 and BD-CA2, and is relatively close to the values of the previous authors. These ages, resulting from two analyses with parameters predicting an *a priori* older origin (CA2: early appearance of current genera; CA3.1: low sampling rate), not only confirm the idea of a minimal onset age equivalent to the CA1 estimates, but also provide a hypothetical maximal value for the Myrmicinae, around 100-105 Ma.

FBD

The FBD-SD analyses in diversified sampling (1 and 2) provided more contrasted estimates compared to the BD-CA1 analysis, situating an apparition between -95 and -98 Ma, and finally appear closer to the estimates of the previous authors. The ages FBD-DS1 and -DS2 (Table 14B) cover the same ranges with the exception of a few units, since we note a maximal shift of 3 Ma. The age of the Myrmicinae and the tribes thus remains between the limit values defined under CladeAge by the BD-CA1 and BD-CA2/CA3.1 analysis. The FBD-DS2 estimates are particularly close to [Ward *et al.* \(2015\)](#), however the age of the Stenammini is estimated to be much higher in our case (-61 vs -53). The age of Myrmicinae is sensibly close to these authors, with a slightly narrower confidence range (90-108 vs. 88-110). Since the FBD-DS1 ages are within the CladeAge age limits, we think that they could be considered as a hypothetical maximal value, around 95-100 Ma, slightly lower than the previous limit under CladeAge.

The FBD ages contrast particularly with those generated by [Borowiec *et al.* \(2019\)](#) who used the same speciation model and the diversified sampling strategy *sensu* [Höhna *et al.* \(2011\)](#) for the study of Formicidae. The latter estimated a Formicidae and Myrmicinae crown-group origin respectively at -112 (102-123) and -61 Ma (51-72 Ma). For these estimates, the authors reduced their dataset to 62 species for 42 fossil taxa under a diffuse root node exponential prior, with a mean at -250 Ma and an offset age at -150 Ma. Compared to [Borowiec *et al.* \(2019\)](#), our FBD analyses in diversified sampling showed ages much closer to [Schmidt \(2013\)](#) (-129 Ma) or [Brady *et al.* \(2014\)](#) (-124 Ma), since they estimated a Formicidae crown-group origin between -133 and -130 Ma. However, the BD-CA1 estimates (-RS and -DS) are roughly equivalent (-119 to -115 Ma) to [Borowiec *et al.* \(2019\)](#). On the other hand, according to the estimates of these authors, the crown-group of current lineages would have appeared between -75 Ma (Amblyoponinae + Apomyrminae) and -45 Ma (Myrmeciinae). The median age for Myrmicinae, Dolichoderinae, Formicinae and Ponerinae is thus estimated at -61, -55, -60 and -73 Ma respectively. These values are considerably inferior than all those from previous authors, and are also considerably younger with respect to our own results for the Myrmicinae. According to [Borowiec *et al.* \(2019\)](#), the divergence between, for example, *Cyphomyrmex* (Attini) and *Myrmicaria* (Solenopsidini) is estimated at -35 Ma, and that of this group with *Crematogaster* at -42 Ma. These estimates seem implausible from the fossil record alone, and are, as the authors themselves admitted it, certainly underestimated, particularly due to a lack of fossil calibrations, and probably also due to the 'small' sampling of the "diversified sampling" method. Furthermore, we do not understand why these authors calibrated the myrmicine lineage from only 3 fossil taxa: *Aphaenogaster* (-36 Ma) for the Stenammini, *Pristomyrmex* (-36 Ma) for the Crematogastrini, and *Myrmica* (-36 Ma) for the Myrmicini. Moreover, the choice of calibrations does not seem to be the most representative of the fossil record: for the Stenammini, *Aphaenogaster dluskyana* described by [Radchenko & Perkovsky \(2016\)](#) (47-43 Ma, Russia) in Sakhalin amber, for which the assignment is not questioned, appeared to be a relevant calibration point. And if the authors had doubts as to whether it belonged to the genus, the taxon could in this case be used

to calibrate the tribe, or at least the Myrmicinae lineage. According to the estimates from [Borowiec et al. \(2019\)](#), the divergence age of the tribe (= stem-group) would date from -47 Ma, suggesting that *A. dluskyana* could be a potential representative of the MRCA including the Stenammini tribe and the rest of the myrmicines, or of the basal Stenammini lineage, which is highly unlikely. The absence of calibration for the Pogonomyrmecini, Solenopsidini and Attini tribes inevitably affected the estimates, all the more so as these three lineages constitute the core of myrmicine phylogeny, and are related to the Nearctic-Neotropic region which might be the geographical origin of the group according to [Ward et al \(2015\)](#).

The effect of calibration modes

Root-node

First of all, we note that the estimates of the lower nodes (< MRCA Myrmicinae) remain very similar ($\Delta < 2$ Ma), all analyses included, and only the highest nodes below the MRCA Myrmicinae show a difference of a few million years. On the other hand, for the MRCA Formicidae and Myrmicinae, we observe more or less significant differences, with shifts ranging from 0 to 10 million years. It appears that the calibration of the upper nodes only partially constrains the estimates, however they can still affect the estimates of the upper nodes by several million years, as we just observed for the estimation of the MRCA Formicidae and Myrmicinae, varying up to 10 million years for the first, and 6 for the second. These ranges remain relatively low but still represent 5 to 10% of the estimated value.

Node-dating & Tip-dating

The comparison of tip-dating (Sampled Ancestors) and node-dating (with or without CladeAge) approaches showed large estimation discrepancies. The tip-dating method gave much higher estimates than node-dating, and even with a fixed diversification rate. However, this is more relevant for the estimation of the highest nodes, as the estimation of genera usually fell back on the node-dating FBD values. Actually, [Arcila et al. \(2015\)](#) already reported that tip-dating tends to overestimate.

Random sampling & diversified sampling

If we compare the CladeAge ages of major lineages under the two diversified sampling modes (DS1 and -DS2) (Table 14B), we can see that the estimated ages are almost identical, with a maximal difference of two million years. However, the -DS ages are generally slightly lower than the -RS. For example, the age crown-group origin of the Myrmicinae is estimated at -88 (-RS) and -84 Ma (-DS). However, the observed difference remains relatively minor, reaching a maximum of 5 million years for the Solenopsidini (66.4 vs. 60.9). Regarding the FBD ages, the trend is the same between DS1 and DS2 with a maximum difference of 3 million years. On the other hand, the FBD-RS and -DS ages show much higher discrepancies than those observed between CladeAge ages. For the most diverse tribes (Solenopsidini, Attini and Crematogastrini), the differences reach 10 to 12 million years between the

FBD-RS and -DS1 ages, and the similar trend is observed with the Myrmicinae crown-group origin, ranging from -110 Ma (-RS) to -98 Ma (-DS1). The other tribes, less diversified, show low or no variation. The differences in the FBD analyses between random and diversified sampling are in line with the young ages inferred by [Borowiec et al. \(2019\)](#) in diversified sampling.

If the ages of the major lineages between random and diversified sampling overlap in the vast majority of cases for both CladeAge and the FBD model, the same cannot be said for the estimation of genera. If we look at a few major myrmicine genera (see appendix, Table A25), there are significant variations between -RS and -DS analysis, ranging from 2 to 15 Ma. The genera *Solenopsis* (39 vs. 25), *Pheidole* (36 vs. 21), and *Strumigenys* (34 vs. 18) show the largest differences, and refer to the most represented genera in the dataset. The genera for which the differences are smallest or even zero are in fact genera that were already poorly represented in the dataset (< 4 taxa). We can therefore see that the more genera are represented, the greater the differences between FBD-RS and -DS will be. The strategy of diversified sampling would therefore avoid overestimating the values between under- and over-represented genera, and tends to balance the weight of taxa on the topology. On the other hand, we believe that the -DS ages estimated for the genera are not so representative because the restriction of the number of current taxa also restricts the number of potential calibrations, and it does not take into account the diversification rate specific to each lineage (which can be specified with CladeAge). Yet, the -DS ages inferred for the upper nodes appear much more consistent, and finally fall on a values spectrum relatively close to the -RS ages, which is all the truer under CladeAge. Thus, according to our observations, the Myrmicinae crown-group origin (and tribes) inferred by [Borowiec et al. \(2019\)](#) appears rather underestimated.

FBD & Clade parameters

The use of various parameters under the FBD model (Standard) or under the BD model (CladeAge) showed results with more or less significant variability. First of all, the FBD estimates, for which the current sampling proportion was fixed (= 0.034), do not show the same trend as [Borowiec et al. \(2019\)](#), since the -DS values are much higher than these estimates, but also higher than the CladeAge values. Clearly, the larger number of fossil calibrations and the setting of the current sampling proportion probably played a "buffer" effect on the estimates in diversified sampling, which were probably not underestimated for the major lineages.

For CladeAge, the BD-CA3.2 ages (integrating two diversification rates depending on the tribes) are similar to BD-CA1 (with a single diversification rate). The convergence of the estimates from different diversification rates confirms the robustness of the CladeAge module, which was developed to generate balanced values despite uncertainties ([M. Matschiner, pers. comm.](#)). The author was also uncertain about the strength of the module under such a range and between the different rates. We find that the use of high amplitude uncertainty ranges (e.g. 0.01-0.2) does not significantly impact the estimates. This avoids possible overestimation bias, as we observed in tip-dating.

For BD-CA3.1 (integrating a low sampling rate = 0.02-0.03 vs. 0.04-0.2 for BD-CA1, CA2 and CA3.2), the estimates were indeed much higher than those inferred under a higher rate and with a much wider range. Notably, the Myrmicinae crown-group origin is estimated at -88 Ma (80-96 Ma) under BD-CA1 while it is estimated at nearly -103 Ma (93-115 Ma) under BD-CA3.1, a gap of approximately 15 million years. It is interesting to note that these values are finally close to the FBD-DS1 ages, but also to the BD-CA2 ages. Simplistically, it appears that the effect of a sampling rate one degree lower (= ten times lower) can therefore have a similar impact to a change from "stem" to "crown" calibration. With regard to the age ranges estimated under BD-CA3.1, despite a restricted sampling rate (0.02-0.03), it appears to increase the range values, ranging from 5 to 10 million years. However, we deliberately used a very wide sampling rate for the reference analysis (0.04-0.2) in view of the uncertainty involved in choosing the most appropriate values (see discussion from the Chapter 3: Taxonomy). Taking the "fossil gap" into account for the sampling rate thus postpones the crown-group origin for the major myrmicine lineages by several million years, but the values nevertheless remain plausible. On the other hand, the sampling rate has a lesser impact on the generic crown-group origin, with variations observed between 1 and 10 Ma. For example, the differences estimated for *Crematogaster* (33.2 vs. 28.2 Ma), *Cataulacus* (21.4 vs. 18.7 Ma) or *Trichomyrmex* (17.1 vs. 15.2 Ma) in Crematogastrini remain limited to a few million years. This observation can actually be generalised to the majority of genera. It is very likely that the relatively large number of fossil calibrations has greatly constrained the estimates of the lower nodes, and that the sampling rate has a greater impact on the upper nodes, since they are less constrained.

As several geological ranges left no trace of the myrmicines after their emergence, we suspected that the absence of traces in the Paleocene was also a paleontological lacuna posterior to their emergence, reason for which we used a sampling rate considering the entire Cenozoic [0-65 Ma]. We think that the consideration of such values finally allows us to define a hypothetical maximal crown-group origin, considering a hypothesis of apparition preceding at least the beginning of the Paleocene (ca. -65 Ma). Finally, the estimated ages are close to those inferred by the BD-CA2 analysis (at least for the major lineages), which confirms our idea of a maximum threshold estimated between -100 and -105 Ma. Finally, although the vast majority of CladeAge estimates are narrower than the FBD ages, the ranges sometimes remain significant. This is the case for lineages that are poorly sampled and/or show particularly low diversity (e.g. *Proatta*, *Dacatria*, *Pristomyrmex*, etc.), even if the estimates remain more accurate by several million years than those of [Ward et al. \(2015\)](#). It is certain that the addition of at least one taxon for each of these lineages - making it possible to reach at least two taxa per genus - and of more fossil calibrations, will make it possible to determine the last missing generic crown-group estimates, and to specify those for which the discrepancy remains relatively large.

Crown- or stem- calibration?

As we observed, the calibration on either the crown- or stem-group can significantly affect the estimates, even with a large number of fossil calibrations. When the calibration of a taxon is applied at

the origin of the crown-group (for example of a genus), the divergence of the lineage but also the crown-group were logically estimated to be younger than if the calibration was applied to the crown-group itself. The stem calibration is a conservative approach, aimed at avoiding overestimation of divergence times, which has been recommended to be used systematically by many phylogeneticians (e.g., [R. Bouckaert, pers. comm.](#); [M. Matschiner, pers. comm.](#)). But is it really appropriate for any fossil calibration? To try answering this question, we have to re-examine the definition of the relative notions of crown- and stem-group. The crown-group refers to the most recent common ancestor (= MRCA) comprising all the extant relatives of the same clade. In relation to this, the stem-group is then defined as the set of relatives belonging exclusively to the extinct lineages and, in this case, having necessarily preceded the crown-group. We therefore find stem relatives (= of extinct lineages) only from fossils since these lineages have no more extant relatives. Since they are by definition part of the branch (= divergent) lineage of the clade, these hypothetical extinct lineages logically include taxa presenting some of the synapomorphies of the crown-group, but supposedly having apomorphies (or alternatively only plesiomorphies) separating them from the crown-group. For example, Eocene myrmicine genera such as *Eocenomyrma*, *Fallomyrma* or *Thanacomymex* most likely belong to extinct branch lineages. Therefore, they should not, in our opinion, share all the synapomorphies of the crown-group they preceded. If this were not the case, then we would observe fossil specimens from extinct lineages, but with a morphology that could be identical to the current lineages. In this case, how could we distinguish a member of a stem lineage from a member of the crown group? We would logically be totally unable to discriminate them. However, several authors consider that the members of the stem lineage should theoretically share all the synapomorphies of the crown-group ([M. Matschiner, pers. comm.](#)), a statement explaining their consideration of a systematic use of stem-calibration. This author also questions the reasons for calibrating the crown-group (e.g. of a current genera) rather than the stem-group. In our opinion, if this was the commonly accepted definition, then it makes fossil calibration particularly problematic. If it appears that these extinct lineages shared the synapomorphies defining the crown-group, then how can one differentiate a taxon from the crown-group than a taxon from the stem?

Another issue inherent to the paradigm of this definition and related to this point is the non-consideration of potential extinct lineages from the crown-group. Indeed, it is more than conceivable to think that a number of lineages directly from the crown-group would have progressively disappeared over time. These extinct lineages presuppose that they show at least one apomorphic feature that discriminates them from the rest of the lineage. If we cannot ascribe a fossil specimen to a current lineage, we have in theory no reason to believe that the fossil belongs to an extinct lineage preceding the crown-group, rather than to an extinct lineage within the crown-group itself. In this case, this fossil is potentially assignable to one or the other, without being able to make a definitive determination. If we cannot assign this specimen to any current lineage and we consider the definition of the crown group *sensu* M. Matschiner, we should assign this specimen to the stem-lineage preceding the crown-group.

In view of the uncertainty, the conservative approach of the stem-calibration that we followed rigorously, is the most reasonable. On the other hand, it seems in our opinion, fully justified for study of high taxonomic ranks (e.g. family, order, etc.), when the geological ages are older and ranges are much wider, and for which the uncertainties related to age, state of preservation and assignment do not allow us to reach the confidence threshold necessary. However, we believe that it may not be the most appropriate for more restricted phylogenies, whose time span does not exceed one hundred million years. The crown-group origin estimates of hyper-diversified genera at such a young age seems questionable. For example, the crown-group of *Pristomyrmex* (-25 Ma CA1 to -32 Ma FBD-DS1), *Tetramorium* (-23 Ma CA1 to -25 Ma FBD-DS1) or *Temnothorax* (-20 Ma CA1 to -28 Ma FBD-DS1) appears quite young in comparison with the fossil record of these lineages, although these estimates remain similar to those of [Ward et al. \(2015\)](#) or [Blaimer et al. \(2018\)](#).

Actually, the inferred CA2 ages finally appear more likely for the genera, but the ages of the upper nodes tend to be postponed, probably to an excessive extent. A Myrmicinae crown-group origin beyond 90-95 Ma seems unlikely, and the absence of myrmicine fossils in the Upper Cretaceous forces us to be very cautious. However, the fossil myrmicines from the Eocene (and Miocene) show derived morphologies typical of the genera to which they are assigned, sometimes similar in every way to the extant genera. According to our observations, the differences may even be particularly tenuous, as shown by the many new occurrences of Oise, Baltic, Ethiopian or Zhangpu amber. However, the majority of the genera known in the Upper Miocene (whether or not they are well represented in the dataset) are estimated to have appeared between -20 and -30 million years ago. It is true that the morphological variation between the fossil taxon and the extant relatives does not appear to be the result of a ‘distant’ divergence but rather appears to refer to interspecific variability. However, it remains difficult to envisage such a ‘young’ apparition when we observe more and more Miocene and Eocene myrmicines with highly derived morphology. Among the fossil myrmicines ascribed, for example, to *Myrmica* (Myrmicini), *Aphaenogaster* (Stenammini) *Monomorium* (Solenopsidini), *Pheidole* (Attini) and *Tetramorium* (Crematogastrini) in various Eocene amber (from -34 to -53 Ma), we have many difficulties in determining a clear boundary between the definition of a crown- and stem-group. Actually, our observations reinforced the idea that the fossils previously described likely belong to the crown-group of these genera, as we almost systematically observed the diagnostic characters defining them (observation at the basis of the CA2 analysis).

However, we were able to identify a divergent morphology when it seemed clearly different, such as *Thanacomyrmex* ([Chény et al., 2019](#)) which we formally ascribed to the Crematogastrini, and for which we believe that the fossil morphotype would belong to an extinct basal lineage within the crown-group of the *Myrmecina* genus group, supporting the idea that there are still many undescribed extinct lineages whose exact phylogenetic position remains difficult to determine. The definition of the genera itself (but also of the other taxonomic ranks), whose diagnosis is based almost exclusively on the ‘modern’ relatives (of extant genera) is at the root of the issue. In order to clarify the position of these fossil taxa,

we think that it would be necessary to define diagnoses by considering the evolutionary pattern of the lineages, by including typical characters (usually apomorphies) from fossil morphotypes that can be assigned to an extant genus with confidence. This would also make it possible to define the apomorphies specific to the crown-group of the genus, and thus to define a plesiomorphic state for the stem-group. The definition of such diagnoses is obviously more complex, but several authors now consider it, as it is the case for the recent description of the Myrmicinae from Enspel by [Jessen \(2020\)](#). We have been endeavouring to do the same in our (in progress) manuscripts (see for example in *Trichomyrmex* [Appendix B4] or *Melissotarsus-Rhopalomastix* [Appendix B5]) but to our knowledge, this approach is still very occasional.

Chapitre 4 : Phylogénie

Section : Méthodologie

1. Objectifs

La phylogénie des fourmis myrmicines a fait l'objet d'un travail particulier ces dernières années, que ce soit à l'échelle de la sous-famille (Ward *et al.*, 2015), ou de la tribu (Crematogastrini, Blaimer *et al.*, 2018). Depuis peu, de nouveaux modes d'analyses ont également vu le jour et permettent désormais une meilleure considération des taxons fossiles au sein des phylogénies moléculaires. L'axe d'étude des précédents travaux n'intégrait pas ces nouvelles approches et leurs analyses impliquaient un nombre plutôt limité de calibration fossile pour l'estimation des temps de divergence. Les gammes d'estimation des temps de divergence étaient par ailleurs relativement larges, avec des intervalles généralement définis sur plus de 20 millions d'années, ce qui est notamment le cas pour l'estimation de l'apparition du groupe couronne des fourmis myrmicines (87.9–109.6 Ma en 95% HPD, d'après Ward *et al.*, 2015). En outre, la découverte récente de nombreuses myrmicines fossiles assignées à des genres actuels, et en partie décrites au chapitre précédent, repousse parfois grandement les âges de divergence et/ou d'apparition estimés par la phylogénie moléculaire. La prise en compte des nouvelles méthodes d'estimation associée aux découvertes paléontologiques récentes est à la base de l'opportunité de ce travail. L'objectif premier de ce chapitre n'est donc pas de proposer une « nouvelle » phylogénie des Myrmicinae mais plutôt de combiner au mieux l'approche moléculaire et paléontologique encore trop peu exploitée, en tirant le meilleur parti des dernières avancées en matière de traitement de bases de données et d'intégration de calibration fossile. Toutefois, nous ne délaisserons pas l'aspect phylogénétique *stricto sensu* pour autant puisque l'étude des temps de divergence sera précédée d'une analyse en maximum de vraisemblance afin de vérifier au préalable si les affinités résultantes de l'analyse non partitionnée sont similaires à celles générées par les précédentes études.

Les objectifs majeurs seront donc les suivants : 1) établir des âges de divergence et d'apparition pour des genres nouvellement calibrés et, si possible, préciser les âges pour l'ensemble des lignées (lignée basale, tribus *sensu* Ward *et al.*, 2015, groupes de genres et genres) ; 2) réaliser des estimations comparatives à partir des derniers modèles (e.g. BD, FBD) et modules de phylogénie récemment développés (e.g. Sampled Ancestors, CladeAge) ; 3) mesurer les effets de divers paramètres sur les estimations, en particulier des différents modèles de calibration (node-dating *vs.* tip-dating), paramètres de calibration (e.g. taux de diversification, taux d'échantillonnage), modèles de distribution (e.g. uniforme, log-normale, autocalibré), types de calibration (crown-group *vs.* stem-group) ; 4) enfin, réaliser des estimations de taux de diversification pour l'ensemble de la lignée. D'autre part, les calibrations fossiles ont été réévaluées, les âges ont parfois été corrigés et nous discutons de leur usage pour chacun d'entre eux. Nous mesurerons ensuite l'effet de ces calibrations par comparaison des résultats, que nous comparerons ensuite avec ceux précédemment établis.

Les méthodes et outils que nous avons utilisés sont relativement récents (> 2015) et restent peu employés (sinon connus) de la communauté phylogénéticienne et encore moins de la communauté paléontologique. C'est pourquoi nous avons considéré important de présenter leur mode de fonctionnement. S'il s'avérait que les modèles de distribution (e.g. uniforme, log-normale), de

spéciation (e.g. Fossilized Birth Death), le rôle de la stratégie de sélection topologique (ex : random-sampling, diversified-sampling) ainsi que l'utilisation des récents packages « Sampled Ancestors » et CladeAge » vous sont connus, nous proposons au lecteur déjà initié à ces approches de se rendre directement à la section 2.6. *Base de données fossiles*, où nous présentons l'inventaire des calibrations fossiles utilisées. La synthèse des modes d'analyse et leur objectif respectif est disponible en 2.7. *Résumé des analyses et objectifs*.

2. Méthodologie

2.1. Approche phylogénétique

2.1.1. Constat initial

Pour le présent travail, nous avons la possibilité d'aborder la phylogénie des fourmis myrmicines sous trois approches : à partir de la cladistique morphologique, de la cladistique génétique, ou par l'approche hybride du « total evidence-dating ». La cladistique morphologique a su faire ses preuves à travers le temps et a été utilisée de manière intensive en myrmécologie, notamment pour décrire les grandes lignées de fourmis Myrmicinae (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Baroni Urbani *et al.*, 1992 ; Bolton, 1994, 2003). Néanmoins, Malgré plusieurs tentatives, la phylogénie interne des fourmis myrmicines n'a jamais été établie par méthode cladistique. Les raisons sont simples : le degré de convergence morphologique entre des espèces de lignées lointaines est particulièrement fort. Il n'y a qu'à comparer les espèces du genre *Carebara* de la tribu Crematogastrini, avec celles de *Monomorium* ou *Solenopsis* de la tribu Solenopsidini pour s'en convaincre. Ou bien encore avec la mise en exergue par Ward *et al.* (2015) de la paraphylie de plusieurs genres « majeurs » tels que *Pogonomyrmex*, *Aphaenogaster*, *Messor*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Temnothorax* ou encore *Tetramorium* ; ou la résurrection de genres historiquement synonymisés tels que *Trichomyrmex* par ces mêmes auteurs. Nous avons malgré tout tenté à plusieurs reprises de dresser une liste de caractères morphologiques significatifs, permettant de discriminer ces lignées problématiques. Malheureusement, nous n'avons jusqu'à présent pas pu établir une liste assez conséquente de caractères pertinents et potentiellement viables pour une analyse morphologique. Aux vues de ce constat, nous avons donc opté pour une approche basée sur la génétique, qui a par ailleurs su mettre en exergue les problèmes inhérents à la cladistique morphologique, et notamment chez les fourmis Myrmicinae. Le groupe a de plus fait l'objet de récentes études phylogénétiques de grande ampleur (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018), et nous disposons ainsi d'un important volume de données moléculaires librement accessible. Le traitement de ces données peut être effectué à partir de quatre méthodes : distance, parcimonie, maximum de vraisemblance et bayésienne. Nous présentons brièvement chacune d'entre elles, et leur application respective.

2.1.2. Analyse de la distance

L'analyse de la distance compare deux séquences alignées à la fois, et construit une matrice de toutes les paires de séquences possibles. Lors de chaque comparaison, le nombre de changements (substitutions, insertion, délétion) est compté et présenté en proportion de la longueur totale de chaque séquence. De nombreux scientifiques tendent à éviter cette méthode pour diverses raisons. Une d'entre elle reposerait sur le fait que les distances sont plus d'ordre phénétiques que phylogénétiques, en ce sens qu'elles ne font pas la distinction entre les symplesiomorphies et les synapomorphies. Cette critique n'est pourtant plus tout à fait juste car les autres approches peuvent désormais utiliser des modèles basés sur des caractères réversibles dans le temps, et n'accordent donc aucun statut particulier aux états de

caractères dérivés ou ancestraux. La topologie est alors estimée sans être « enracinée » (= unrooted) et la détermination de la polarité est effectuée *a posteriori*. La principale différence de l'analyse des distances est que celle-ci adapte tous les caractères à l'arborescence, tandis que la parcimonie, la vraisemblance et le bayésien « adaptent » les caractères individuellement. En réalité, l'approche de l'analyse des distances serait de plus en évitée car la relation des caractères avec la topologie serait progressivement perdue dans le processus de transformation des caractères en distance. Par ailleurs, comme les distances par paires ne sont pas indépendantes, toute erreur résultant d'une branche (longueur de branche anormalement courte ou longue, variabilité stochastique) se propagera dans toutes les mesures de distance, la matrice de distance qui en résultera pourrait alors mieux s'accorder à une topologie alternative (vraisemblablement moins optimale), clairement distincte des topologies résultantes d'une approche parcimonieuse, par maximum de vraisemblance ou bayésienne.

2.1.3. Parcimonie

L'approche parcimonieuse a quant à elle pour objectif d'identifier le cheminement (= la phylogénie) qui nécessite le moins de changements nécessaires pour expliquer les différences entre les séquences observées. Cette approche paraît adaptée et couramment utilisée pour l'analyse des processus de microévolution, comme par exemple les relations de parenté intraspécifiques. Ainsi, selon le critère de parcimonie maximale (« maximal parsimony »), la topologie optimale minimisera la quantité d'homoplasie (convergence, parallélisme, réversion). Par conséquent, nous pensons que cette approche n'est pas la plus adaptée pour l'analyse de processus macroévolutifs et pour décrire les relations de parenté entre des centaines d'espèces qui ont divergé au cours de plusieurs dizaines de millions d'années. En effet, nous savons que les homoplasies de convergence, de parallélisme et même de réversion existent au sein de la majorité des grandes lignées biologiques, et les fourmis myrmicines n'en sont pas exclues, comme nous l'avons vu auparavant avec les genres *Monomorium*, *Solenopsis* et *Carebara*. Nous excluons donc ici cette approche pour répondre au mieux à nos objectifs.

2.1.4. Maximum de vraisemblance et bayésien

Enfin, les troisième et quatrième approches sont l'analyse par maximum de vraisemblance et par inférence bayésienne. Ces approches sont en fait basées sur la même méthode de vraisemblance et sont donc intrinsèquement liées³⁶. L'analyse par vraisemblance, qu'elle soit donc standard ou bayésienne, fournit ainsi les valeurs des probabilités en utilisant un modèle évolutif (= « la règle du jeu ») déterminé par l'utilisateur. Toutes les topologies possibles sont prises en compte. La différence entre une analyse de vraisemblance standard et bayésienne repose sur le fait que l'analyse par inférence bayésienne est une analyse par maximum de vraisemblance qui intègre le principe de « prior probability », c'est-à-dire

³⁶ La distinction de ces deux approches d'une telle manière est donc à notre sens peu judicieux, puisque l'approche bayésienne n'est qu'une extension de la méthode de vraisemblance pour laquelle nous ajoutons le « poids » de nos connaissances actuelles *a priori* sur les estimations.

d'hypothèses de base (= les *priors*) que nous considérons comme plus ou moins avérées *a priori* et qui sont issues de nos connaissances actuelles. Ces *priors* ou hypothèses possèdent donc des valeurs de probabilité *a priori*, estimées suivant nos certitudes quant à leur véracité. L'approche bayésienne est donc une approche « étendue » par maximum de vraisemblance combinée au filtre de « probabilité de vraisemblance » de nos connaissances actuelles. Cette approche apparait donc comme la plus adaptée à nos objectifs d'analyse de l'histoire évolutive des fourmis Myrmicinae. Nous décrivons ci-après les méthodes utilisées, depuis l'acquisition du matériel moléculaire brut, en passant par l'intégration des données paléontologiques, ainsi que le paramétrage des modèles d'évolution et des calibrations fossiles.

2.2. Base de données

2.2.1. Acquisition des données moléculaires

Plusieurs études phylogénétiques se sont récemment intéressées à la phylogénie interne des Formicidae (Brady *et al.*, 2006, 2014 ; Moreau *et al.*, 2006 ; Rabelling *et al.*, 2008 ; Kück *et al.*, 2011 ; Moreau & Bell, 2013 ; Ward *et al.*, 2015). Cependant, seule l'étude de Ward *et al.* (2015) s'est concentrée sur l'ensemble de la phylogénie des fourmis Myrmicinae. Cette étude incorporait toutefois un nombre conséquent de taxons actuels (plus de 230) et incluait déjà toutes les tribus au sein des myrmicines. Partant sur une approche moléculaire pour les raisons précédemment invoquées, il est nécessaire de récupérer la base de données moléculaire afin de réeffectuer de nouvelles analyses.

L'étude phylogénétique de Ward *et al.* (2015) est basée sur le séquençage de 11 fragments du génome nucléaire incluant 2 gènes ribosomiques (18S rDNA et 28S rDNA) et 9 gènes codants protéiniques (abdominal-A (Abd-A), elongation factor 1-alpha F1 copy (EF1aF1), elongation factor 1-alpha F2 copy (EF1aF2), long wavelength rhodopsin (LW Rh), arginine kinase (ArgK), topoisomerase 1 (Top1), ultrabithorax (Ubx), wingless (Wg) and rudimentary (CAD)). Le séquençage a été effectué pour 234 taxons myrmicines actuels et 17 taxons en groupe externe, dont une partie avait déjà été publiée par de précédents auteurs (Ward & Downie, 2005 ; Brady *et al.*, 2006 ; Ward, 2007 ; Branstetter, 2009 ; Lucky & Sarnat, 2010 ; Ward *et al.*, 2010 ; Brady *et al.*, 2014).

Avant toute analyse, les données doivent être au préalable « nettoyées » des séquences dites ambiguës, c'est-à-dire de régions trop dérivées pouvant biaiser considérablement les analyses, mais surtout pour aligner les séquences homogènes. Les auteurs donnent parfois directement accès à la matrice « nettoyée », cependant Ward *et al.* (2015) ont seulement rendu accessible la matrice originale, avec néanmoins l'indication des séquences à exclure. Sont concernés les introns des gènes protéiniques 18S et 28S, et les « autapomorphie indels » des exons des gènes Abd-A, ArgK, CAD et Wg. La matrice « brute » est accessible sur TreeBase à partir du numéro d'identification de l'étude : 15764 (GenBank accession numbers KJ859686-KJ86194). La matrice originelle contient 10051 caractères.

Afin de pouvoir exploiter les données, il est donc nécessaire de retirer au préalable les séquences ambiguës. Cependant, la matrice contient des bases polymorphiques, par exemple notées {GC} dans la matrice, et les logiciels d'alignement ne lisent pas systématiquement ce format d'écriture. En revanche le polymorphisme peut être lu en utilisant le code IUPAC - The International Union of Pure and Applied Chemistry (disponible en suivant [ce lien](#)) - qui standardise le format d'écriture informatique du génome. En suivant le code IUPAC, il suffit de remplacer dans le fichier nexus tous les cas de polymorphisme par la lettre-code correspondante. Par exemple {CT} sera remplacé par Y, {AG} par R et ainsi de suite. Nous avons donc remplacé les bases polymorphiques par la fonctionnalité de reconnaissance automatique de remplacement via un simple éditeur de texte (e.g. Bloc-notes sur Windows). Une fois le polymorphisme codé, la matrice a pu être facilement importée sous un logiciel d'alignement.

Les séquences à exclure ont ensuite été identifiées à partir du fichier nexus, puis ont été annotées individuellement en CHARSET afin de les visualiser plus facilement. Pour la suppression des séquences

ambiguës, nous avons utilisé le logiciel Aliview 1.23 (Larsson, 2014) qui est un logiciel gratuit (et open source), à l'interface intuitive et facilitant la prise en main. Nous avons retiré manuellement chacune des 1064 séquences permettant d'aligner les séquences homogènes. La matrice « nettoyée » contient désormais 8987 caractères, dont 3558 sites variables et 2895 sites parcimonieux informatifs.

2.2.2. Mise à jour de la Systématique

L'étude de Ward *et al.* (2015) a permis la mise en exergue de plusieurs paraphylies (e.g. *Messor*, *Monomorium*, *Solenopsis*, *Pheidole*, *Tetramorium*, etc.). Ces auteurs ont résolu quelques-unes des paraphylies par une synonymie (e.g. *Carebarella* sous *Solenopsis*) ou des résurrections de genres (e.g. *Veromessor*, *Syllophopsis*, *Trichomyrmex*). Nous avons donc tenu compte de ces modifications taxonomiques par la mise à jour du jeu de données. Par ailleurs, l'étude datant aujourd'hui de quelques années, d'autres paraphylies ont été résolues par divers auteurs (e.g. Fisher & Bolton, 2016 ; Johnson & Moreau, 2016 ; Sparks *et al.*, 2019). Toutefois l'ensemble des paraphylies n'ont pas encore été résolues, pour diverses raisons. Nous présentons ces cas particuliers au chapitre 4 : Phylogénie. La liste des taxons corrigés est disponible en tableau 9.

Tableau 9. Liste des synonymies issues de divers auteurs (dont Ward *et al.*, 2015 ; Fisher & Bolton, 2016 ; Johnson & Moreau, 2016 ; Sparks *et al.*, 2019) ayant permis la mise à jour taxonomique du jeu de données.

Tribus	Nom binomial (Ward <i>et al.</i>, 2015)	Nom binomial actualisé (2020)
<i>Pogonomyrmecini</i>	<i>Pogonomyrmex angustus</i>	<i>Patagonomyrmex angustus</i>
<i>Attini</i>	<i>Anisopheidole antipodum</i>	<i>Pheidole antipodum</i>
<i>Attini</i>	<i>Machomyrma dispar</i>	<i>Pheidole dispar</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Chalepoxenus kutteri</i>	<i>Temnothorax kutteri</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Myrmoxenus bernardi</i>	<i>Temnothorax bernardi</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Rhoptromyrmex transversinodis</i>	<i>Tetramorium transversinodis</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Anergates atratulus</i>	<i>Tetramorium atratulus</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Teleutomymex kutteri</i>	<i>Tetramorium kutteri</i>
<i>Solenopsidini</i>	<i>Monomorium ferodens</i>	<i>Syllophopsis ferodens</i>
<i>Solenopsidini</i>	<i>Monomorium fisheri</i>	<i>Syllophopsis fisheri</i>
<i>Solenopsidini</i>	<i>Monomorium sechellense</i>	<i>Syllophopsis sechellense</i>
<i>Solenopsidini</i>	<i>Monomorium brocha</i>	<i>Epelysidris brocha</i>
<i>Solenopsidini</i>	<i>Monomorium latinode</i>	<i>Erromyrmex latinodis</i>
<i>Solenopsidini</i>	<i>Monomorium antarcticum</i>	<i>Chelaner antarcticus</i>
<i>Stenammini</i>	<i>Messor andrei</i>	<i>Veromessor andrei</i>
<i>Stenammini</i>	<i>Aphaenogaster albisetosa</i>	<i>Novomessor albisetosus</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Monomorium criniceps</i>	<i>Trichomyrmex criniceps</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Monomorium destructor</i>	<i>Trichomyrmex destructor</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Monomorium robustior</i>	<i>Trichomyrmex robustior</i>
<i>Crematogastrini</i>	<i>Myrmisaraka brevis</i>	<i>Vitsika brevis</i>

2.2.3. Partitionnement ?

Pour les analyses phylogénétiques (maximum de vraisemblance et temps de divergence), [Ward et al. \(2015\)](#) ont employé une stratégie itérative pour identifier le meilleur partitionnement possible des séquences à partir du logiciel PartitionFinder ([Lanfear et al., 2012](#)). Les auteurs ont utilisé 21 partitions avec pour chacune des modèles de substitution estimés par PartitionFinder. Cependant, de récentes études ont mis en garde la communauté phylogénéticienne sur le choix des partitionnements et leur impact sur les résultats. Par exemple, [Baca et al. \(2017\)](#) ont récemment comparé les effets du partitionnement à partir du « k-means » sur la phylogénie d'un groupe de coléoptères. Leurs résultats ont montré que le choix du mode de partitionnement était particulièrement impactant sur l'arborescence, et qu'il était donc nécessaire de les utiliser avec prudence.

Pour la phylogénie des Formicidae, [Borowiec et al. \(2019\)](#) n'ont pas utilisé de partitionnement pour l'analyse des temps de divergence. Il en est de même pour l'étude de la tribu Crematogastrini par [Blaimer et al. \(2018\)](#). Par ailleurs, ces derniers auteurs ont comparé les résultats d'une analyse avec et sans partitionnement, et ont observé une forte correspondance des résultats pour l'ensemble de la topologie. D'autre part, étant donné que notre objectif est essentiellement focalisé sur l'estimation des temps de divergence et non sur la phylogénie à l'échelle spécifique, le partitionnement ne sera pas déterminant pour notre étude. Mais à l'instar des précédents auteurs, nous réaliserons des analyses sans partitionnement, et nous tenterons de vérifier la cohérence d'une analyse en maximum de vraisemblance sans données partitionnées pour l'ensemble du groupe. Il sera intéressant de vérifier, comme [Blaimer et al. \(2018\)](#) l'ont fait pour les Crematogastrini, s'il est possible de réaliser de mêmes analyses phylogénétiques pour un groupe à plus haute résolution.

Enfin, les analyses récentes du groupe (ou d'une partie) par [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#) ont résolu la majorité de la topologie des fourmis myrmicines. Nous partons du point de vue que ces analyses ont donné des résultats cohérents, et nous utiliserons donc l'arborescence inférée par ces études pour notre propre étude des temps de divergence. Nous considérerons sans doute une approche avec partitionnement pour un travail futur (potentielle publication hors du cadre temporel de ce travail de thèse), à partir de PartitionFinder 2 ([Lanfear et al., 2017](#)).

2.3. Logiciels et paramètres analytiques

2.3.1. Logiciel

Le calcul de temps de divergence à partir des nouvelles données fossiles peut être effectué à partir de différents logiciels d'analyses phylogénétiques utilisant le principe des inférences bayésiennes. Les logiciels tels que MrBayes (Huelsenbeck & Ronquist, 2001), PhyloBayes (Lartillot & Philippe, 2004 ; Lartillot *et al.*, 2009), BEAST (Drummond & Rambaut, 2007), constituent les plus couramment utilisés et disposent d'une communauté importante de développeurs indépendants. Nous avons fait le choix d'utiliser le logiciel BEAST 2 (Bouckaert *et al.*, 2014), qui est un projet récent et indépendant de BEAST, et qui permet de nombreuses analyses additionnelles et notamment une modélisation phylogéographique à partir des analyses phylogénétiques. La dernière version en date qui a été utilisée pour ce travail est BEAST 2.6.2 (Bouckaert *et al.*, 2019). Le logiciel intègre par défaut un modèle d'horloge relâchée (« relaxed clock model ») d'après Drummond *et al.* (2006), un algorithme Markov Chain Monte Carlo (MCMC) (= algorithme stochastique permettant de simuler une distribution à l'aide d'une chaîne de Markov) d'après Drummond *et al.* (2002), et un modèle phylogéographique d'après Lemey *et al.* (2009).

2.3.2. Modules

De nombreux contenus additionnels (appelés modules ou « packages ») sont proposés pour BEAST2, qui permettent notamment d'optimiser les temps de calcul, de complexifier les paramètres, ou encore d'intégrer de nouvelles données, qui ne pouvaient pas être pris en compte jusqu'à très récemment. Pour l'analyse des temps de divergence, nous utiliserons les packages suivants :

- « CoupledMCMC » connu sous le nom de « Metropolis coupled MCMC » (Altekar *et al.*, 2004 ; Müller & Bouckaert, 2019), permettant un paramétrage affiné de l'échantillonnage MCMC.
- BEAGLE 3.0 (Suchard *et al.*, 2009 ; Ayres *et al.*, 2012), projet indépendant de BEAST, ([ici](#) pour plus de détails) est une bibliothèque logicielle permettant d'optimiser l'analyse par l'utilisation de processeurs en parallèle, réduisant généralement le temps de calcul de 15 à 40%.
- « Sampled Ancestors » (Gavryushkina *et al.*, 2014) et « CladeAge » (Matschiner *et al.*, 2017) qui sont des alternatives au modèle de calibration fossile standard. Ces outils ont été développés pour une meilleure considération du registre fossile. Nous détaillons leur utilisation respective aux sections correspondantes.

2.3.3. Paramètres d'importation

Nous avons reporté l'intégralité des paramètres utilisés en annexe (Annexe C). Une courte explication du principe de leur fonctionnement est également incluse, ainsi que les valeurs des précédents auteurs. Nous avons suivi les recommandations de Drummond *et al.* (2012a), Heath (2020) et Matschiner & Bouckaert (2016), ainsi que les nombreuses ressources disponibles à partir de la plateforme scientifique collaborative *Taming the BEAST* proposée par Barido-Sottani *et al.* (2018).

Au regard des études majeures sur le groupe (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018), nous avons fait le choix d'utiliser en majorité des paramètres identiques à ces auteurs pour un premier set d'analyses, afin de pouvoir comparer les résultats en réduisant au maximum les différences paramétriques. Cependant, Ward *et al.* (2015) n'ont pas rendu public l'intégralité des paramètres, et ces auteurs n'ont pas répondu à nos sollicitations. En tout état de cause, l'utilisation d'un tel nombre de calibrations était de toute façon incompatible avec les modèles utilisés par ces auteurs. Nous avons donc mis de côté l'idée de cette comparaison préliminaire qui aurait pu être intéressante, pour nous concentrer directement sur les principales analyses sous différents modes de calibration et jeux de paramètres.

2.4. Calibration fossile

2.4.1. Mise en garde

La forme la plus classique de calibration des temps de divergence est le recours au registre paléontologique. L'âge d'un taxon fossile peut être utilisé comme âge de contrainte pour les présumés ancêtres communs reliant ce taxon à ses représentants actuels. De nombreuses difficultés existent néanmoins autour de l'intégration des fossiles pour calibrer une phylogénie. L'incertitude est de deux ordres : celle liée à l'âge, et celle liée à l'assignation. Pour l'incertitude liée à l'âge, une méthode simple est le recours à un intervalle temporel plus ou moins grand suivant les connaissances stratigraphiques du gisement de provenance du fossile. [Barido-Sottani *et al.* \(2019\)](#) ont par ailleurs montré qu'intégrer des intervalles dans les calibrations permettait de recueillir des estimations de temps de divergence généralement plus restreintes, plutôt qu'en fixant l'occurrence à partir d'un âge ponctuel.

En revanche, la question de l'assignation reste plus problématique. Comment savoir si le fossile auquel nous avons affaire appartient au groupe-couronne ou à une lignée éteinte. De plus, divers facteurs (type de préservation, morphologie atypique, etc.) peuvent rendre délicate l'identification et l'assignation à une lignée actuelle. Il est crucial de garder à l'esprit ces nombreux aspects pouvant biaiser l'origine de toute tentative de reconstitution phylogénétique. Si l'âge et l'assignation d'un taxon fossile sont supposés être fiables et correctement déterminés, la question de leur intégration reste tout de même à considérer avec précaution. En effet, si le fossile est un véritable représentant d'un ancêtre commun (= le nœud qu'il calibre), alors il apporte un âge minimal de divergence avec ce dernier, cependant celui-ci ne donne aucune indication sur un hypothétique âge maximal de contrainte.

2.4.2. Modèles de distribution

Les méthodes bayésiennes permettent de prendre en compte ces incertitudes dans les calibrations fossiles à travers les modèles de distribution des « priors ». [Ho & Philips \(2009\)](#) ont par ailleurs mis en évidence les effets du choix des modèles de distribution et l'influence significative de leurs paramètres sur les estimations phylogénétiques. Nous détaillons ci-après les 5 principales distributions paramétriques pour la calibration fossile (Fig. 63).

- Distribution uniforme (Fig. 63A) : Un âge minimal et maximal est appliqué et donne une contrainte uniforme. L'âge minimal est donné par le taxon fossile, l'âge maximal peut être apporté par une méthode additionnelle (e.g. « bracketing method »). Cette distribution contraint une probabilité égale pour tous les âges sur l'intervalle entre l'âge minimal et maximal considéré.
- Distribution normale (Fig. 63A) : La distribution normale suit une loi de Gauss qui permet de modéliser de nombreux phénomènes naturels. Cependant celle-ci n'est pas toujours appropriée pour la calibration d'un nœud utilisant un âge fossile. La distribution est symétrique et apporte un poids maximal sur la moyenne μ . Son échelle est déterminée par le paramètre de déviation standard σ . Les distributions restreintes à un intervalle $[0, \infty)$ telles que log-normale, exponentielle et gamma sont

plus appropriées pour étalonner une calibration fossile. Quand une telle distribution est appliquée, l'âge du fossile est l'âge minimal d'apparition. Le modèle est alors la représentation du temps qui s'est écoulé depuis la divergence (= le nœud ancestral) jusqu'au représentant fossile.

- Distribution gamma (Fig. 63A) : Distribution communément utilisée en tant que prior sur des variables scalaires dans les inférences bayésiennes. Elle est conditionnée par le paramètre d'échelle α et de taux λ . Plus le paramètre α est grand (> 10), plus la distribution se rapproche d'une distribution normale.
- Distribution exponentielle (Fig. 63B-a) : La distribution exponentielle est un cas spécifique de la distribution gamma suivant une loi exponentielle. Elle est conditionnée par un paramètre de taux λ et l'offset correspond à la probabilité la plus forte. Cette distribution est très utile pour calibrer une branche si le taxon fossile qui la calibre a un âge présumé très proche de l'âge de la divergence (= nœud ancestral). Une valeur λ faible est peu informative, tandis qu'une valeur forte de λ renforce la densité des probabilités dans un intervalle plus restreint.
- Distribution log normale (Fig. 63B-b) : La distribution est conditionnée par l'offset, c'est-à-dire un âge minimal du fossile, et la probabilité la plus forte est atteinte à des âges légèrement antérieurs à l'offset. La distribution log-normale est très souvent utilisée pour des calibrations fossiles.

2.4.3. L'incertitude inhérente du taxon fossile

Il existe de nombreux biais possibles lors de l'intégration de données fossiles pour la calibration phylogénétique, comme nous l'avons expliqué. Un des points les plus cruciaux que nous avons partiellement abordé un peu plus tôt, est celui de la considération du statut du taxon fossile vis-à-vis de la ou des lignées qu'il vient calibrer : est-il un représentant fossile du MRCA ou bien un représentant d'une lignée sœur (= un « stem fossil ») ?

L'assignation d'un fossile au groupe couronne ou à une lignée branche est loin d'être toujours évidente, comme le démontre [Lukoschek et al. \(2012\)](#) ou encore [Parham et al. \(2012\)](#). La méthode du « node-dating » qui était jusqu'à très récemment encore l'unique voie d'intégration des fossiles dans la phylogénie, implique de statuer sur la question, le taxon fossile étant considéré, par nécessité de la méthode, comme un représentant fossile d'une lignée, venant calibrer le MRCA des lignées actuelles qui en sont issues. Pourtant, comme le rapporte très justement [Heads \(2012\)](#), il est vraisemblablement beaucoup plus probable qu'un taxon fossile ne soit en réalité pas un représentant fossile du MRCA qu'il calibre, mais plutôt une lignée fossile voisine.

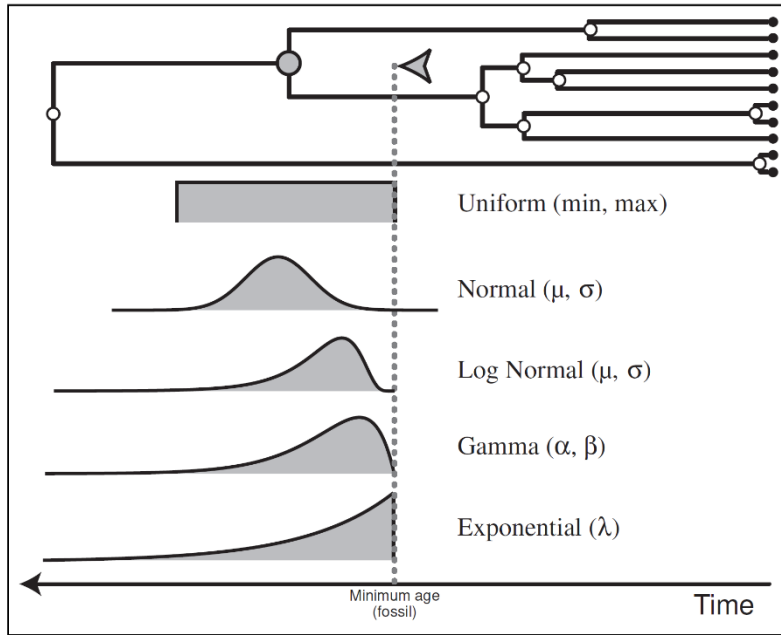


Figure 63A. Les 5 modèles classiques de distribution paramétrique utilisés pour la calibration fossile. D’après Heath (2020).

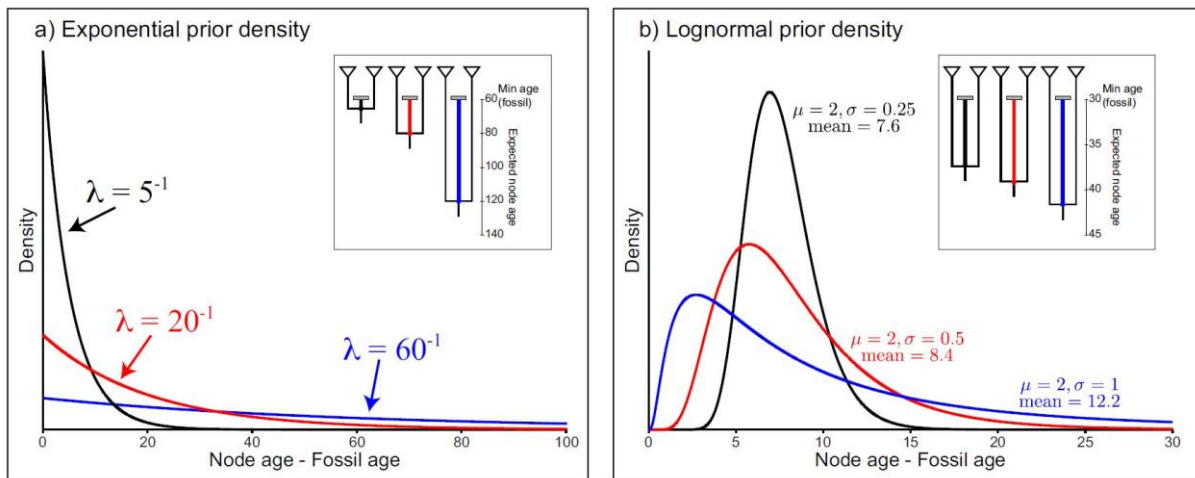


Figure 63B. Deux modèles classiques de densité de priors pour la calibration en “node-dating”: a) la distribution exponentielle avec 3 valeurs différentes pour le paramètre de taux λ . Lorsque la valeur λ Une valeur λ faible (e.g. 60^{-1}) est peu informative et aura tendance à agrandir l’intervalle hypothétique d’apparition d’un nœud, tandis qu’une valeur forte de λ (e.g. 5^{-1}) renforce la densité des probabilités d’apparition du nœud dans un intervalle plus restreint. L’encadré montre les 3 priors pour un même nœud avec un âge minimum d’apparition de 60 Ma ; b) la distribution log normale avec 3 valeurs différentes pour un même paramètre de forme $\mu = 2$. La valeur moyenne est conditionnée par la valeur de σ . L’encadré montre les 3 priors pour un même nœud avec un âge minimum d’apparition de 30 Ma. D’après Heath (2020).

Les effets d'une telle intégration sur le calcul du temps de divergence sont considérables, et pour mieux le comprendre nous utiliserons l'exemple d'un clade hypothétique (A,B,C) (Fig. 64). Si l'on considère un fossile F morphologiquement proche du clade et donc potentiellement assignable à celui-ci (toute hypothèse de convergence évolutive exclue), on ne peut savoir si le taxon fossile a divergé avant le MRCA du clade (A,B,C) et dans ce cas représenterait une lignée fossile sœur (hypothèse 1, Fig. 64A), ou s'il a divergé après l'ancêtre commun du clade (hypothèse 2, Fig. 64B). La phylogénie pourrait donc être ((A,B,C),F) pour l'hypothèse 1 ou bien ((A,B,F),C) pour l'hypothèse 2 (A et B étant ici interchangeables avec C suivant le cas de figure considéré).

Dans le premier cas, le fossile ne peut théoriquement pas être utilisé comme une contrainte du MRCA du clade (A,B,C) puisque sa divergence s'avère être antérieure à celui-ci. En revanche l'âge de divergence du taxon fossile avec le clade est nécessairement plus jeune que l'âge de divergence du clade avec son plus proche groupe frère actuel (D,E). L'âge du taxon fossile peut par conséquent être utilisé pour contraindre l'âge d'origine ou l'âge « parent » du clade (A,B,C), c'est-à-dire l'âge de divergence entre les clades (A,B,C) et (D,E).

Dans le second cas, s'il existe de sérieux arguments pour considérer que le taxon fossile F est par exemple plus proche des taxons A et B que du taxon C, alors l'hypothèse implicite est que le taxon fossile F s'inscrit dans la lignée issue du MRCA du clade, et qu'il aurait divergé des taxons actuels postérieurement à celui-ci. Dans ce cas, le taxon fossile peut être utilisé pour contraindre l'âge du MRCA de ((A,B,F),C), qui est l'âge « parent » du groupe (A,B,F). La figure 64 résume ces 2 cas de figure et les conséquences sur le temps de divergence des lignées. Les biais de calibration fossile, incluant l'effet de surestimation précédemment exposé, sont particulièrement bien résumés par [Forest \(2009\)](#).

Ainsi, calibrer un nœud ou calibrer le parent d'un nœud (= nœud précédent) n'implique pas les mêmes contraintes temporelles sur l'évolution des branches. Il est évident que l'approche classique appliquée au « node-dating » ne considère généralement pas la calibration de l'origine du nœud comme l'hypothèse de travail par défaut, ce qui devrait pourtant être le cas puisqu'avoir affaire à un représentant fossile d'un ancêtre commun est d'une part très peu probable d'un point de vue statistique ; et d'autre part si le taxon fossile est un descendant éteint de ce même ancêtre, il est impossible de déterminer la position temporelle exacte de celui-ci. Une calibration du parent du clade conditionne donc inévitablement une estimation plus faible qu'une calibration directement appliquée sur le plus proche ancêtre commun, mais cela permet de prévenir toute surestimation des temps de divergence, car l'âge estimé est ainsi une limite minimale d'apparition. Étonnamment, cette approche « prudente » n'est pas celle communément appliquée dans la grande majorité des analyses phylogénétiques, vraisemblablement par manque de recul critique sur la conceptualité de la calibration par « node-dating ». En revanche, cette technique peut facilement être mise en œuvre avec le logiciel BEAST, par l'utilisation de l'option '*UseOriginate*' lors de l'intégration des calibrations fossiles via l'interface BEAUTi.

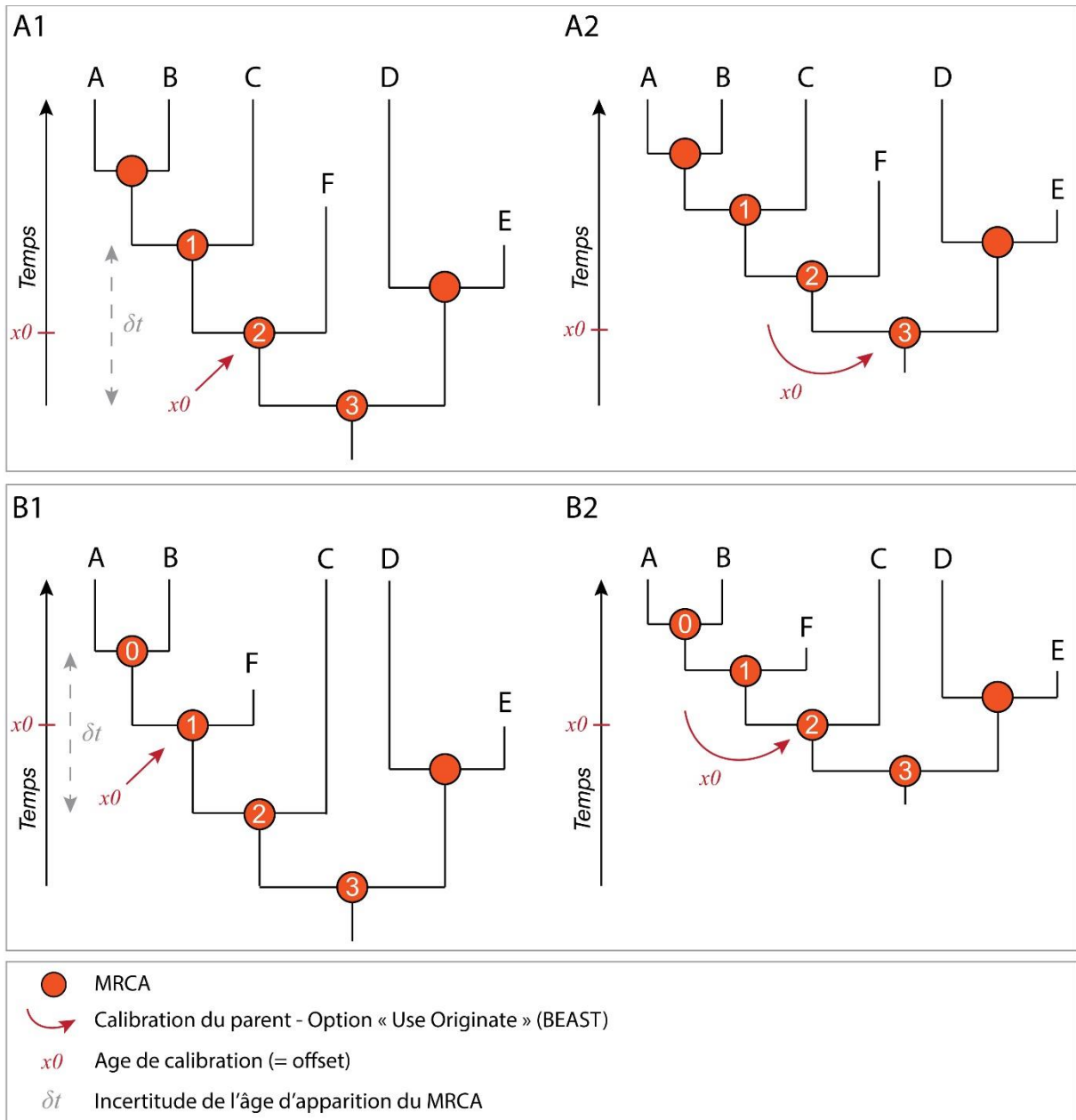


Figure 64. Les deux hypothèses de phylogénie (A & B) résumant le problème de l'incertitude de l'affinité fossile vis-à-vis des taxons actuels :

- Cas n°1 (A1-A2), les taxons actuels A,B,C forment un clade et partagent un plus proche ancêtre commun MRCA 1 qui est postérieur à la divergence du taxon fossile F. Celui-ci partage lui-même un plus proche ancêtre commun MRCA 2 avec ce clade, qui est obligatoirement antérieur au précédent. Deux options possibles : calibrer le MRCA 2 (encart A1) ou calibrer le parent de MRCA 2 (encart A2). L'option la plus prudente ici est la calibration du parent du plus proche ancêtre commun du clade ((A,B,C),F), c'est-à-dire du plus proche ancêtre commun partagé avec la lignée sœur (D,E) soit MRCA 3 (encart A2). La position temporelle (= âge d'apparition) du MRCA 2 est obligatoirement située entre MRCA 1 et 3 mais elle ne peut pas être déterminée, celle-ci pourrait se situer n'importe où le long de la branche entre ces deux limites, ce qui nous oblige à calibrer l'ascendant le plus proche, soit MRCA 3. Une telle calibration conditionne une estimation plus faible qu'une calibration directement appliquée sur le nœud lui-même, mais prévient toute surestimation des temps de divergence, car l'âge estimé est ainsi une limite minimale.

- Cas n°2 (B1-B2), le clade (A,B) partage un plus proche ancêtre commun MRCA 1 avec le taxon fossile F, puis avec le taxon actuel C (MRCA 2). Dans ce cas de figure, le taxon fossile F est considéré plus proche du clade (A,B) que le taxon C pour le même clade. Il est théoriquement envisageable de calibrer le MRCA 1, rassemblant le clade ((A,B),F) mais encore une fois, la position temporelle exacte de MRCA 1 ne peut pas être déterminée, il est donc ici toujours plus prudent de calibrer le parent du clade, c'est-à-dire le MRCA 2 (encart B2).

2.4.4. “Node-dating” versus “Tip-dating”

La question relative à la manière la plus appropriée d’intégrer la calibration fossile dans l’estimation des temps de divergence fait l’objet de grande discussion au sein de la communauté de phylogénéticiens (Parham *et al.*, 2012, ; Pyron, 2011 ; Ronquist *et al.*, 2012). Il existe aujourd’hui deux approches substantiellement différentes : la méthode du « node-dating » et la méthode du « tip-dating ». La méthode traditionnelle, la première ayant vu le jour et encore largement utilisée de nos jours, est celle dite du « node-dating ». Cette approche vise à calibrer l’âge d’un nœud, et donc du plus récent ancêtre commun des branches sous-jacentes, à partir de l’âge d’un taxon fossile. Il requiert ainsi d’identifier le plus ancien taxon fossile qui pourra être assigné au plus « jeune » (comprendre ici le plus basal) nœud interne, imposant ainsi l’âge du fossile comme une logique contrainte d’âge minimal. Cette méthode est celle initialement utilisée dans les logiciels de phylogénie comme BEAST (Drummond *et al.*, 2012b).

Mais bien que la méthode de datation des nœuds soit largement utilisée dans les études phylogénétiques moléculaires, elle présente cependant quelques inconvénients gênants. En effet, cette méthode ne permet pas la prise en compte de fossiles additionnels sur une ou plusieurs branches d’une lignée déjà calibrée par le plus ancien représentant fossile. Impossible donc, d’ajouter d’autres « sous-calibrations » à une lignée déjà calibrée à la racine du clade considéré. De plus, dans cette approche, le taxon fossile vient calibrer directement le nœud du clade, c’est-à-dire l’ancêtre commun, qui pourrait évidemment être bien plus ancien, pour les raisons que nous avons vues plus tôt (d’où l’approche prudente du ‘*UseOriginate*’ sous BEAST). Les temps de divergence qui en résultent sont inévitablement faussés, du moins ils constituent une sorte d’âge d’apparition minimal. Pourtant, comme le rapporte très justement Heads (2012), ces âges sont vus la plupart du temps par les biologistes comme un âge maximal, car ces derniers considèrent généralement les fossiles comme des représentants inévitablement basaux, ce qui est loin d’apparaître comme avéré ou même corrélé par la réalité des observations.

Autre inconvénient de taille, la définition des limites d’âge et des paramètres des priors, en particulier les distributions paramétriques, se révèlent pour la plupart être grandement subjectives, tandis que leurs effets mutuels (encore mal compris) et cumulés sur les résultats s’avèrent être non négligeables (pour plus de détails, voir Benton & Donoghue, 2007 ; Heads, 2012 ; Hedges & Kumar, 2004 ; Ho & Phillips, 2009 ; Marshall, 2008 ; Muller and Reisz, 2005). Enfin, l’utilisation de « points de calibration », donc fixes par définition, résulte parfois en des estimations d’âges aux intervalles de confiance extrêmement réduits, dont la vraisemblance est fortement remise en cause (Ronquist *et al.*, 2012).

Les faiblesses aujourd’hui bien connues du « node-dating » ont poussé la communauté scientifique à chercher une seconde alternative qui serait en mesure de palier à ces limites. À cet égard, Pyron (2011) et Ronquist *et al.* (2012) ont développé une nouvelle approche dite « d’évidence totale » et basée sur une calibration en « tip-dating ». L’approche d’évidence totale requiert l’utilisation croisée d’une base de données moléculaire et d’une seconde basée sur les caractères morphologiques afin d’inférer la position des taxons fossiles dans la phylogénie.

L'avantage premier, et non négligeable, de la calibration « tip-dating » est qu'elle peut prendre en compte l'intégralité du registre fossile, et plus seulement le plus ancien taxon fossile pour la calibration d'un nœud, comme ce qui était le cas pour le « node-dating ». Elle intègre également l'incertitude de la position du taxon fossile dans la phylogénie, ainsi que l'incertitude temporelle inhérente au gisement. Alors que nous devions donner un unique âge (= offset) au nœud via le « node-dating », nous pouvons désormais, via le « tip-dating », indiquer une limite minimale et maximale d'âge du taxon considéré, dont l'intervalle correspond par définition aux âges géologiques du gisement de provenance de celui-ci.

Cette méthode s'est montrée prometteuse, pourtant son utilisation par la communauté phylogénéticienne s'est avérée très progressive et peu d'études considèrent au départ cette approche (Near *et al.*, 2014 ; Pyron, 2011 ; Ronquist *et al.*, 2012 ; Slater, 2013 ; Wood *et al.*, 2013). Son utilisation s'est largement démocratisée, mais ses mécanismes et plus particulièrement les biais pouvant interférer sur les analyses restent encore aujourd'hui mal définis. À partir d'une étude phylogénétique sur les poissons tétraodontiformes, Arcila *et al.* (2015) ont comparé les âges de divergence estimés par les deux méthodes détaillées précédemment. Ils ont montré qu'avec peu de taxons fossiles, la méthode du « tip-dating » donnait des estimations qui s'avéraient vraisemblablement surestimées et moins cohérentes avec les connaissances actuelles (registre fossile, stratigraphie, etc.) que celles estimées par la méthode classique du « node-dating ». En revanche, ils ont également démontré que plus le nombre de calibrations fossiles augmentait, plus les estimations du « tip-dating » devenaient cohérentes, et les intervalles de confiance plus affinés encore que ceux provenant du « node-dating ». Ils ont aussi observé que suivant la position du taxon fossile par rapport au nœud qui le précède, les effets sur les estimations n'étaient pas les mêmes, dont le mécanisme est encore mal cerné.

Luo *et al.* (2020) ont par ailleurs récemment montré qu'il existait encore de nombreux biais pouvant causer des effets indésirables sur les résultats, qui sont donc à interpréter avec prudence. La possible surestimation des temps de divergence par le « tip-dating » démontrée par Arcila *et al.* (2015) nous conforte dans notre approche d'une calibration du parent (option *UseOrigin* sous BEAST) comme expliquée dans la partie précédente.

2.4.5. Modèles de spéciation

2.4.5.1. Yule *versus* Birth Death

Il existe différents modèles de spéciation possibles conditionnant l'évolution des lignées, dont les deux les plus communs sont le modèle de Yule et le modèle Birth Death (abrégé « BD »). Le modèle de Yule est le modèle de branche le plus simple. C'est un modèle dit « pure birth » qui conditionne une vitesse de spéciation λ constante le long de chaque branche. Il considère également qu'à partir de la racine de la phylogénie, seules des dichotomies peuvent se produire (d'où le nom « pure birth »), et les lignées qui se seraient éteintes ne sont pas modélisées. Un tel modèle est une simplification de la réalité et n'est donc pas le plus réaliste, mais il a l'avantage d'être moins coûteux en paramètre et en temps de

calcul. Le modèle Birth Death est une extension du modèle de Yule qui autorise quant à lui un taux d'extinction μ des lignées.

Il existe également un troisième modèle : le Fossilized Birth-Death ou « FBD » (Stadler, 2010 ; Heath *et al.*, 2014). Celui-ci a été développé très récemment et dérive directement du modèle Birth Death. Tout comme les autres modèles, il permet d'intégrer des occurrences temporelles fossiles au sein des lignées, mais il permet d'intégrer un bien plus grand nombre de calibration que ses prédécesseurs, et implique de nouveaux paramètres de distribution pour structurer l'arborescence. Le modèle FBD est considéré comme une approche très prometteuse pour le calcul des temps de divergence (Heath, 2015). En revanche, cette approche n'est pas appropriée pour une datation intégrant des données biogéographiques ou des calibrations secondaires, et pour laquelle le modèle Birth Death reste le plus adapté (Yang & Rannala, 2006 ; Heled & Drummond, 2012, 2013). Nous détaillons ci-après la différence entre modèle Birth Death et Fossilized Birth Death, et l'intérêt de ce dernier par rapport aux deux précédents modèles dans le calcul du temps de divergence.

2.4.5.2. Birth Death *versus* Fossilized Birth Death : quelle différence pour quel intérêt ?

La seule approche pour le calcul du temps de divergence a longtemps été la méthode du « node-dating ». Cette méthode est celle couramment utilisée avec le modèle de Yule ou le modèle du Birth Death. Mais malgré sa large utilisation, l'approche connaît ses propres limites : l'état du registre fossile lui-même, inévitablement fragmentaire, implique que la probabilité de retrouver un véritable représentant fossile d'un ancêtre commun d'une lignée est extrêmement faible, et même impossible à certifier. De plus, les plus « jeunes » représentants fossiles d'une lignée nouvellement divergentes peuvent aussi ne pas être distinguables des représentants de la lignée basale, ce qui complique encore plus la compréhension réelle de l'évolution du groupe considéré.

Néanmoins, les fossiles apportent *a minima* une information temporelle de l'existence de la lignée à un moment donné dans la phylogénie, valeur de référence (= offset) définissant dans cette approche l'âge minimal absolu du clade considéré. Malheureusement, l'âge maximal hypothétique de l'apparition reste inconnu, et doit être la plupart du temps supposé lors du paramétrage de la calibration. Le fossile le plus ancien d'un taxon donné est donc utilisé comme limite minimale (= minimum hard bound), tandis que la limite maximale est quant à elle supposée. La probabilité d'apparition du clade est défini par l'intervalle entre ces deux limites, la densité des probabilités définie elle-même par un modèle de distribution spécifique. Et malgré les récents progrès dans le paramétrage des calibrations, la question du choix des paramètres, et plus particulièrement celui du modèle des distributions, reste aujourd'hui un véritable challenge (Ho & Philips, 2009).

Il est d'ailleurs important de noter que les effets de la méthode du « node-dating », et plus particulièrement l'influence mutuelle des nœuds calibrés sur les estimations du temps de divergence sont encore mal compris, et apparaissent être très dépendants du jeu de données (Lepage *et al.*, 2007). Il est donc important de bien prendre en compte le type de jeu de données utilisé afin de choisir au mieux

les modèles de spéciation et de distribution. Un modèle de Yule n'est par exemple pas le plus approprié si nous savons qu'il existe un grand nombre de lignées éteintes pour le groupe étudié, mais il peut être une bonne alternative pour acquérir rapidement des premières estimations de divergence (Heath, 2020).

Dans le but de palier aux limites imposées par la méthode du « node-dating », le modèle Fossilized Birth-Death (= FBD) a récemment vu le jour (Heath *et al.*, 2014). Ce modèle reprend les bases constituantes du modèle Birth-Death (= BD), mais apporte des améliorations significatives. Alors que ce dernier utilise uniquement le plus ancien fossile pour calibrer la densité d'un nœud (= méthode classique du « node-dating »), le modèle FBD peut quant à lui intégrer l'intégralité du registre fossile pour une même lignée, car celui-ci considère les taxons fossiles comme partie intégrante du processus de diversification. Les taxons fossiles peuvent dorénavant être assignés aux branches et non plus systématiquement au MRCA en lui-même. Quatre paramètres importants sont alors intégrés : le taux de diversification, le taux de renouvellement, et la proportion d'échantillonnage actuelle et fossile (Fig. 65). Et alors que le « node-dating » requiert obligatoirement un paramétrage adapté - mais arbitraire - des distributions des densités, ceci n'est plus nécessaire pour le modèle FBD³⁷, bien que restant toujours possible. Les récentes études utilisant ce modèle (e.g. Heath *et al.*, 2014 ; Zhang *et al.*, 2016 ; Stadler *et al.*, 2018) ont montré que les résultats générés étaient non seulement cohérents avec les précédents modèles mais surtout qu'ils étaient plus précis, avec des intervalles de divergence affinés. Nous présentons plus en détail le processus de spéciation du modèle FBD en section suivante à partir du module « Sampled Ancestors » qui est directement lié aux mécanismes du modèle.

Par ailleurs, le modèle FBD n'a pas encore été appliqué aux Myrmicinae, ainsi nous choisissons ici d'effectuer des analyses avec ce modèle dans le but de comparer leurs effets sur les temps de divergence.

2.4.6. Modules de calibration

2.4.6.1. Sampled Ancestors

Une caractéristique importante du modèle FBD est sa prise en compte de la probabilité d'échantillonnage d'ascendants directs de lignées actuelles dans le processus de diversification. La probabilité d'échantillonnage (= sampling probability ; Foote, 1996) de représentants fossiles parents de taxons actuels est corrélée avec le taux de renouvellement r (« turnover rate ») ($r = \mu / \lambda$) et le taux d'échantillonnage ψ (« fossil recovery rate »). Récemment, Gavryushkina *et al.* (2014) ont étendu le principe du modèle FBD en développant le module « Sampled Ancestors » (= SA ; package disponible sous BEAST2) qui permet une plus grande flexibilité dans l'assignation des fossiles aux clades et rendant possible le réglage de nouveaux paramètres. Alors que taxons fossiles calibraient jusqu'à présent une branche terminale ou un nœud à la base d'une dichotomie, le module permet désormais de calibrer

³⁷ Le modèle FBD est similaire à la méthode du « tip-dating » au sens où il élimine non seulement la nécessité des calibrations de densité *ad hoc*, mais permet en plus d'utiliser tout le registre fossile pour un clade donné. Néanmoins il reste basé sur une calibration par « node-dating » et n'estime pas la position du taxon fossile dans la phylogénie au moyen d'une matrice morphologique, comme dans le « tip-dating ».

des nœuds internes de second degré, c'est-à-dire des nœuds faisant partie intégrante d'une branche d'une lignée actuelle (Fig. 66). Cette approche est particulièrement intéressante lorsque nous avons affaire à des représentants fossiles de lignées actuelles, ce qui est effectivement notre cas. Les taxons fossiles font désormais partie intégrante du processus de diversification. Le modèle FBD utilise par ailleurs une approche par « tip-dating », où l'arborescence est calibrée par les nœuds externes (= leaf nodes), et désormais par les nœuds internes de second degré grâce au module SA. Par ailleurs, dans cette implémentation du modèle FBD, au lieu des paramètres λ , μ , et ψ , les paramètres suivants sont utilisés dans l'optimisation du MCMC :

$$\begin{aligned}
 d &= \lambda - \mu && \text{Taux net de diversification} \\
 r &= \mu / \lambda && \text{Taux de renouvellement (= turnover)} \\
 s &= \psi / (\mu + \psi) && \text{Proportion d'échantillonnage fossile}
 \end{aligned}$$

Les taux de diversification, de renouvellement et la proportion d'échantillonnage fossile (= fossil-sampling proportion) sont ici définis *a priori*. Il faut donc avoir préalablement estimé des valeurs de diversification et de renouvellement pour le groupe d'étude. Il n'est par contre pas nécessaire d'avoir des valeurs *a priori* pour chacun des trois paramètres. Du fait de la corrélation et du rééchantillonnage de ces paramètres, une valeur peut suffire, en particulier le taux de diversification (Heath, 2020). Nous expliquons en détail les méthodes utilisées pour obtenir des valeurs *a priori* (voir 3.4.6.2.3. *Taux de diversification et taux de renouvellement*) car ceux-ci sont également nécessaires pour le module CladeAge qui est le second module utilisé. Nous résumerons ensuite la différence entre ces deux modules, et l'intérêt de leur comparaison pour les temps de divergence.

2.4.6.2. CladeAge

2.4.6.2.1. Principe de base

Comme nous l'avons décrit, avant le développement du modèle FBD, les phylogénies étaient classiquement calibrées via l'approche du « node-dating », c'est-à-dire à partir des nœuds internes de premier degré (à la base des dichotomies) représentant les clades. D'autre part, la nature imprédictible de la forme optimale des modèles de distribution de densité - choisie de manière arbitraire - influence inévitablement les estimations des temps de divergence. Comme possibles solutions au problème, deux alternatives (non exclusives) ont d'abord vu le jour : la méthode du « total-evidence dating » et le modèle FBD, précédemment décrits. Alors que ces approches se sont montrées performantes dans des conditions restreintes, elles requièrent d'inclure l'ensemble des taxons fossiles connus de chaque clade, plutôt que d'utiliser seulement la plus vieille occurrence fossile. En outre, ces deux approches considèrent que le registre fossile est le produit d'un même taux d'échantillonnage même s'il a été démontré que celui-ci pouvait fortement différer entre les taxons de niveau supérieur.

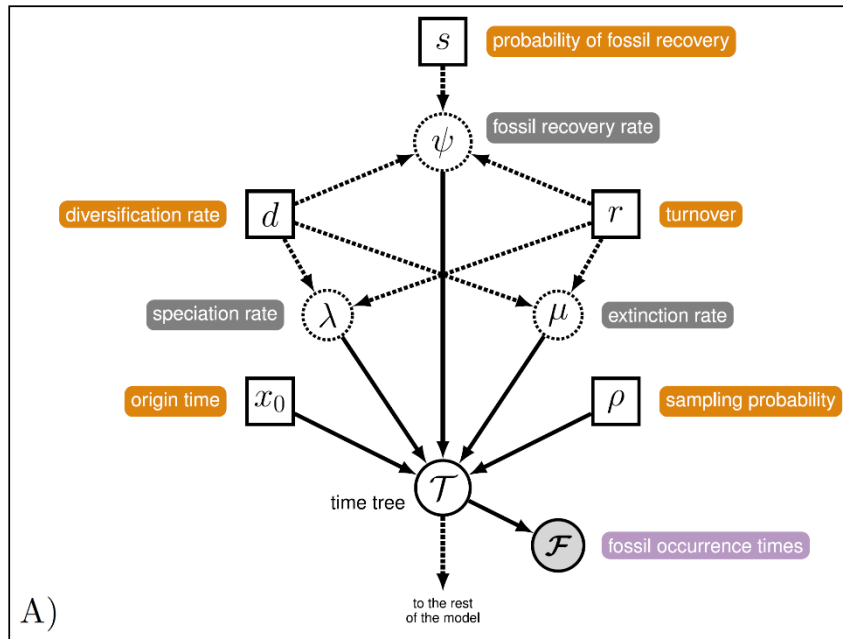


Figure 65. Diagramme explicatif du processus de « Fossilized Birth – Death » pour l’estimation des temps de divergence. Les indices paramétriques entourés par un carré représentent des paramètres constants, ceux avec un cercle plein indiquent des variables stochastiques. Les indices estimés sont entourés par un cercle pointillé. Un paramètre grisé indique une variable observée. Ce modèle est relié au reste du modèle de Markov à temps continu par la variable temporelle (“time-tree”). Modifié d’après Heath (2020).

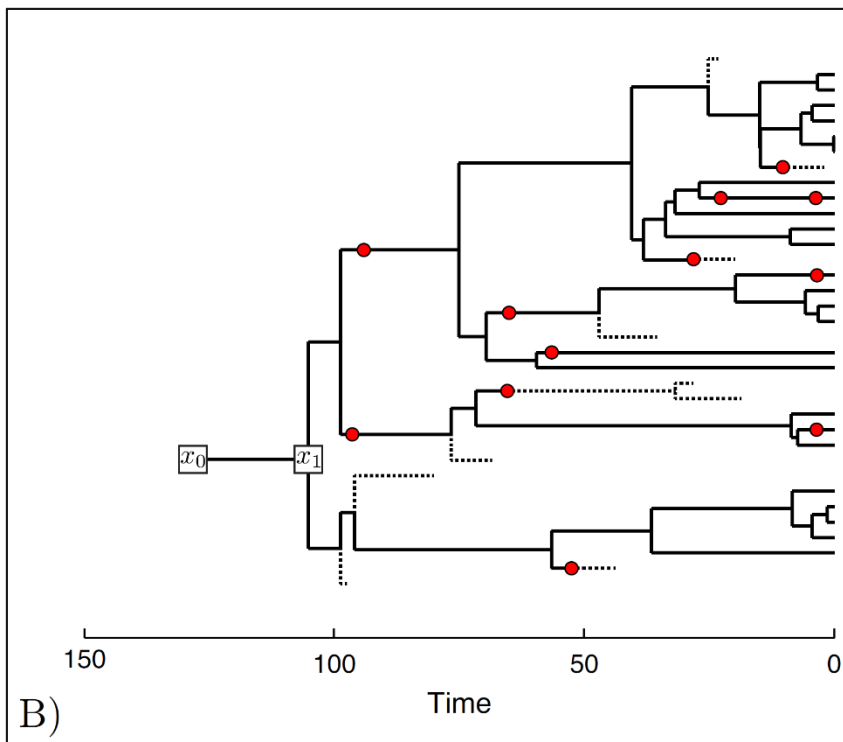


Figure 66. Arborescence générée sous modèle FBD et module Sampled Ancestors, avec $\lambda = 0.02$, $\mu = 0.01$, $\psi = 0.01$, $\rho = 1$. Les cercles rouges représentent les calibrations fossiles (= nœuds internes de second degré) constituant une approche par « tip-dating ». Les lignées actuelles sont représentées en ligne pleine, les lignées éteintes en tireté. Modifié d’après Heath (2020).

Le module CladeAge, développé par [Matschiner et al. \(2017\)](#) pour le programme BEAST 2, tente de palier au problème en calculant les densités optimales pour chaque clade calibré à partir du registre fossile, en se basant non seulement sur les estimations du taux de diversification mais également sur celles du taux d'échantillonnage, celui-ci remplaçant la proportion d'échantillonnage. Le taux d'échantillonnage caractérise la fréquence avec laquelle les fossiles sont préservés le long des branches. C'est un paramètre que nous avons vu en détail dans le chapitre *Taxonomie*, et que nous avons pu estimer pour les fourmis myrmicines. Ainsi, CladeAge permet de combiner à la fois les avantages du « node-dating » et du modèle FBD : les densités des calibrations ne sont plus définies arbitrairement, mais estimées à partir de la plus ancienne occurrence fossile, du taux de diversification et du taux d'échantillonnage, qui peuvent être spécifiés séparément pour chacun des taxons intégrés dans l'étude.

Par ailleurs, [Matschiner \(2019\)](#) a démontré que l'utilisation standard du modèle FBD, c'est-à-dire sans la prise en compte du taux d'échantillonnage et la non restriction à la plus ancienne occurrence d'un clade, peut produire des temps de divergence considérablement surestimés, en raison des interactions, encore mal comprises, entre les paramètres du modèle (e.g. taux de diversification, d'échantillonnage, de renouvellement etc.). Au contraire, les estimations faites sous CladeAge, méthode combinant l'occurrence exclusivement la plus ancienne et l'estimation des taux de diversification et d'échantillonnage, se sont montrées bien plus précises que le simple modèle FBD. Pour plus d'informations, le détail des résultats et la discussion sont disponibles dans [Matschiner, 2019](#).

Pour une utilisation éclairée du module, nous avons suivi le guide CladeAge proposé par [Matschiner & Bouckaert \(2016\)](#). Nous avons également suivi le tutoriel « Fossil-based divergence-time estimation with CladeAge » par M. Matschiner, disponible sur la plateforme collaborative *Taming the BEAST* ([Barido-Sottani et al., 2018](#)). Une fois installé sous BEAUTi, un nouvel onglet « Fossil Priors » est disponible. Ici nous devons spécifier les paramètres qui sont nécessaires à l'estimation des densités optimales de calibration : âge minimal et maximal de l'occurrence fossile la plus ancienne du taxon considéré, taux d'échantillonnage ψ et taux de diversification. Nous détaillons ci-après les méthodes utilisées pour estimer ces différents paramètres.

2.4.6.2.2. Taux d'échantillonnage

Le taux d'échantillonnage ψ ou « sampling rate » est le premier paramètre nécessaire à l'analyse phylogénétique sous CladeAge. Plusieurs applications ont été développées pour l'estimation des taux d'échantillonnage, dont paleotree ([Bapst, 2012](#)), PyRate ([Silvestro et al., 2014](#)), ou encore TRiPS ([Starrfelt & Liow, 2016](#)). Ces programmes permettent d'estimer les taux d'échantillonnage pour un groupe donné et ses différentes branches. Les fourmis myrmicines n'avaient jusqu'à présent jamais fait l'objet d'une étude quant à leur taux d'échantillonnage. Dans le précédent chapitre de ce présent travail, nous avons estimé un taux d'échantillonnage par l'approche TRiPS ([Starrfelt & Liow, 2016](#)). Nous réutiliserons donc ici les valeurs que nous avons précédemment estimées.

Le module CladeAge permet d'intégrer une valeur minimale et une valeur maximale pour le taux d'échantillonnage, et ces valeurs ont un impact direct sur la distribution des densités : plus la valeur est grande et plus les densités des âges anciens sont restreintes. La figure A16 (annexe) illustre l'impact du taux d'échantillonnage sur les densités de probabilité. Au chapitre précédent, nous avons réalisé plusieurs analyses de taux en considérant ou non les « fossil gaps ». Les valeurs ont montré de grandes divergences puisque le taux MLE moyen avec ou sans considération de ces intervalles atteignaient respectivement : 0.02-0.04 et 0.2-0.7 observations / espèce / Ma. La plupart des analyses phylogénétiques récentes ayant intégré un taux d'échantillonnage n'ont apparemment pas considéré l'ensemble de l'intervalle d'existence du groupe considéré, et ont donc utilisé des valeurs plus élevées. Cependant, dans le but de ne pas surestimer exagérément les valeurs *a priori*, nous considérerons ici des valeurs situées entre les deux estimations réalisées. Dans un premier temps, nous prendrons la valeur limite supérieure du taux le plus faible (0.04) et la valeur limite inférieure du taux le plus élevé (0.2), ce qui permettra de restreindre une éventuelle sous- ou surestimation. Nous avons discuté de ce choix avec J. Starrfelt et M. Matschiner qui ont approuvé sans réserve la prudence de cette approche.

2.4.6.2.3. Taux de diversification et taux de renouvellement

Afin de reconstruire l'histoire phylogénétique d'un clade à partir des plus anciennes occurrences fossiles, le module CladeAge intègre un modèle « birth-death » à taux de diversification constant. Ainsi, le modèle inclue à la fois un taux de spéciation λ et un taux d'extinction μ . Cependant, nous n'avons aucun élément permettant d'estimer *a priori* le taux de spéciation ou d'extinction.

En lieu et place de ce taux, le module CladeAge permet d'indiquer une valeur pour le taux net de diversification r , qui est égal à $\lambda - \mu$, et un taux de renouvellement ε (= taux d'extinction relatif ou « turnover » qui est égal à μ / λ). Plusieurs programmes tels que BAMM (Rabosky, 2014), RPANDA (Morlon *et al.*, 2015), ou encore MEDUSA (Alfaro *et al.*, 2009), permettent d'estimer ce taux de diversification à partir d'analyses phylogénétiques, et plus particulièrement à partir des chronogrammes. Or, nous n'avons pas encore réalisé d'analyses de phylogénie puisque nous avons besoin de ce taux pour réaliser nos analyses avec le module CladeAge. Faute de pouvoir obtenir les valeurs utilisées par Ward *et al.* (2015), nous avons réalisé les premières analyses phylogénétiques à partir des quelques données accessibles sur le groupe dans Blanchard & Moreau (2016). Bien que cette étude n'était pas focalisée sur les myrmicines mais portait plus globalement sur les Formicidae, les taux de diversification et de renouvellement ont été estimés pour quelques genres de myrmicines. Nous avons ainsi différentes valeurs pour plusieurs genres appartenant aux Crematogastrini, Attini, et Solenopsidini. Ces valeurs des taux de diversification r et de renouvellement ε sont précisés en annexe (Tableau A17).

Les seuls taux de renouvellement connus correspondent à quelques genres des Attini (dont *Strumigenys*, *Procryptocerus*, *Cephalotes*, *Pheidole*...) et des Crematogastrini (dont *Temnothorax*, *Leptothorax*, *Formicoxenus*, *Harpagoxenus*...). Les valeurs estimées se situent entre 0.89 et 1,

néanmoins nous préférons utiliser la valeur 0.74 qui a été estimée sur un ensemble plus large de genre formicides, et nous choisissons 0.5 et 0.9 comme estimations minimales et maximales dans CladeAge.

Concernant le taux de diversification, les valeurs s'échelonnent de $7 \cdot 10^{-3}$ pour quelques genres Crematogastrini (*Proatta*, *Dacatria*, *Tetheamyрма*), à 0.21 pour quelques genres Attini (*Trachymyrmex*, *Acromyrmex*, et *Atta*), en passant par 0.14-0.17 pour des genres majeurs très diversifiés tels que *Crematogaster*, *Monomorium* ou encore *Tetramorium*. Les valeurs minimales et maximales présentent donc un écart particulièrement important entre chaque genre ou groupe de genres, et nous pourrions envisager de les utiliser comme telles dans CladeAge et calibrer spécifiquement chacun des taxons, cependant le temps de calcul serait beaucoup plus conséquent pour un bénéfice relativement faible. En effet, le module serait particulièrement flexible sur ces valeurs et il ne serait pas crucial, pour obtenir des résultats solides, de spécifier des taux pour chacun d'entre eux (M. Matschiner, comm. pers.).

Par ailleurs, les quelques auteurs ayant utilisé les taux de diversification pour les temps de divergence, n'hésitent pas à utiliser des valeurs très générales pour leur groupe d'étude, taux qui ont été estimés pour des groupes de rang taxonomique parfois supérieur à celui étudié (Matschiner & Bouckaert, 2016 ; M. Matschiner, comm. pers.). Nous utiliserons toutefois les estimations minimale et maximale respectives pour les trois tribus dont les valeurs ont été calculées par Blanchard & Moreau (2016) : 0.01-0.2 (Crematogastrini), 0.02-0.2 (Attini), et 0.01-0.17 (Solenopsidini). Concernant les trois tribus les plus basales (Stenammini, Pogonomyrmecini, Myrmicini), ce sont également les moins diversifiées. Nous avons donc pris comme référence les valeurs de taux de diversification calculé pour les genres d'autres tribus présentant une richesse spécifique similaire. Les valeurs 0.002-0.07 ont été retenues. Enfin, nous avons calculé un taux de diversification sous une approche arithmétique pour chacune des trois tribus, en considérant une relation de proportionnalité de la richesse des tribus, en prenant les Crematogastrini (ca. 3150 espèces) comme valeur de référence, pour un taux moyen proche de 0.16. Nous sommes finalement retombés sur des valeurs de même ordre de grandeur pour chacune d'entre elles : Pogonomyrmecini, 0.005 ; Myrmicini, 0.011 ; Stenammini, 0.025.

2.4.6.2.4. Calibration fossile

Les densités optimales de calibration décrivent les probabilités les plus vraisemblables pour l'âge d'un clade donné, en fonction de la plus ancienne occurrence fossile. Ainsi, seule l'occurrence la plus ancienne d'un clade doit être utilisée et les fossiles plus jeunes ne doivent pas être incorporés. L'assignation « générale » d'un taxon fossile à un groupe sans considérer sa position précise au sein de celui-ci est en règle générale une méthode plus robuste que de tenter de déterminer s'il est issu du groupe-couronne ou non (Matschiner & Bouckaert, 2016). Le module CladeAge a été développé pour que les densités de calibration s'appliquent à l'origine du clade, sans se soucier si le plus ancien taxon fossile fait partie du groupe-branche (= stem-group) ou du groupe-couronne (=crown-group).

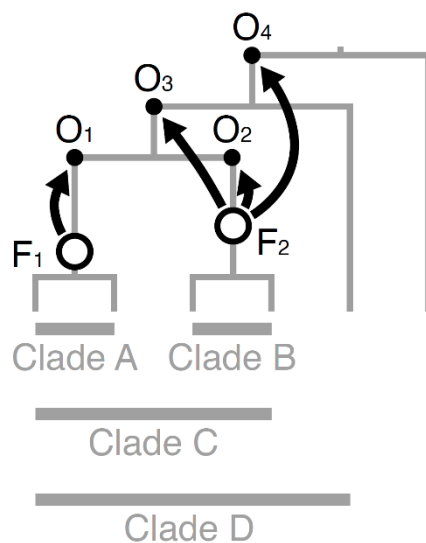


Figure 67. Schéma de calibration fossile recommandé par [Matschiner *et al.* \(2017\)](#) pour le module CladeAge sous BEAST. Lorsqu'un taxon fossile est utilisé comme calibration, celui-ci contraint l'âge de l'origine du clade et seule l'occurrence fossile la plus ancienne est utilisée. Ici, les fossiles F₁ et F₂ (représentés par un cercle blanc) sont respectivement les occurrences fossiles les plus anciennes des clades A et B. Comme le fossile F₂ est plus ancien que le fossile F₁, il représente la plus ancienne occurrence du clade C et D. Le fossile F₁ devra être utilisé pour contraindre l'âge du clade A (marqué par un cercle noir et le MRCA O₁), et le fossile F₂ sera utilisé pour contraindre l'origine des clades B, C, et D (marqué par le MRCA O₂, O₃, et O₄). Notons que, comme les clades A et B forment deux lignées sœurs, les âges de leur MRCA O₁ et O₂ sont identiques. Illustration : [Matschiner & Bouckaert \(2016\)](#).

Si deux clades frères possèdent tous deux une occurrence fossile, ceux-ci pourraient théoriquement être utilisés pour contraindre l'âge des deux clades. Cependant, comme les âges des deux clades sont nécessairement liés par leur âge de divergence simultanée, deux valeurs de divergence seraient estimées pour un seul et même nœud. D'après [Matschiner & Bouckaert \(2016\)](#), il serait toutefois plus judicieux de ne retenir que la plus ancienne des deux occurrences. Par ailleurs, de nombreux schémas de calibration possibles ont été testés par [Matschiner *et al.* \(2017\)](#), afin de trouver le modèle le plus performant. Les auteurs recommandent ainsi un schéma pour lequel tous les clades sont strictement contraints par la plus ancienne occurrence fossile. La figure 67 résume le schéma qui sera utilisé pour contraindre l'arborescence.

Une occurrence fossile peut et doit donc être utilisée pour contraindre l'âge de plusieurs clades imbriqués, en particulier si le registre fossile est inexistant pour les branches divergentes. Ce schéma de calibration a montré les meilleurs résultats dans l'étude faite par les précédents auteurs. Les contraintes peuvent donc être appliquées indépendamment du registre fossile du groupe frère du clade considéré.

De plus, l'utilisation d'un groupe externe est plus qu'importante sous l'approche CladeAge. En effet, bien qu'il ne soit pas nécessaire de connaître l'identité du groupe frère du clade étudié, celui-ci devra tout de même être inclus dans le jeu de données si l'on souhaite avoir un temps de divergence à la racine. En revanche, l'utilisation d'un tel groupe externe ne doit pas être ici pris au hasard. Au contraire des

analyses phylogénétiques basées sur le maximum de vraisemblance (GARLI, PAUP, etc.), le groupe externe doit correspondre au groupe frère du clade considéré. Si le véritable groupe frère d'un clade calibré était absent de l'analyse, l'âge parent (= origine de la branche) serait surestimé. Pour s'assurer que le groupe frère d'un clade est inclus dans la phylogénie même si l'identité exacte du groupe frère n'est pas connue, on peut simplement inclure des représentants de tous les groupes frères hypothétiques dans le jeu de données (Matschiner, 2019). Ce problème peut être évité si un arbre de diversité ou « diversity tree » est utilisé pour l'analyse, où chaque espèce existante d'un groupe donné peut être assigné à l'un des taxons (= « tips ») de l'arborescence (Alfaro *et al.*, 2009).

2.4.6.3. Sampled Ancestors *versus* CladeAge

Pour résumer, le module Sampled Ancestors utilise le modèle FBD. Le registre fossile peut être utilisé dans son intégralité et le modèle suppose que les paramètres de diversification sont identiques pour la génération des lignées actuelles et fossiles. Les calibrations fossiles sont effectuées par tip-dating. La proportion d'échantillonnage, le taux de renouvellement, et le taux de diversification doivent être estimés et définies *a priori*. Les taux sont identiques pour tous les taxons du groupe d'étude. Les densités de calibration sont définies manuellement, en fonction de la loi de distribution utilisée (uniforme, log normale, etc.).

Le module CladeAge utilise le modèle BD. Seule la plus ancienne occurrence fossile est utilisée pour la calibration des densités optimales. Tout comme le modèle FBD, les taux de renouvellement et taux de diversification doivent être définis *a priori*. Cependant, le taux d'échantillonnage vient remplacer la proportion d'échantillonnage. En revanche, le module ne restreint pas un taux unique pour les paramètres des lignées, et plusieurs taux peuvent être définis indépendamment. Les calibrations fossiles sont effectués par node-dating. Les densités de calibration optimales sont quant à elles définies « automatiquement », en fonction des paramètres définis. Par ailleurs, le module CladeAge utilise par défaut la calibration à l'origine.

2.4.7. Calibration du « root node »

Afin de vérifier l'influence des distributions de la calibration à la racine, nous avons réalisé un set d'analyses FBD (standard) en calibrant directement le MRCA basal, le groupe formicide, et/ou le groupe myrmicine sous différents modèles de distribution (log-normale, uniforme, exponentielle). La liste des analyses est la suivante :

- **FBD-SD1** : calibration à l'origine du MRCA Formicidae. Distribution log-normale, offset 100, médiane 125, 95% 180 (M 3.2, S 0.72). Calibration de référence pour le modèle FBD-SD.
- **FBD-SD2** : calibration à l'origine du MRCA Formicidae. Distribution log-normale, offset 80, médiane 120, 95% 212 (M 3.7, S 0.72).

- **FBD-SD3** : calibration à l'origine du MRCA Formicidae. Distribution uniforme, min. 90, max. 170, médiane 130, 95% 166.
- **FBD-SD4.1** : calibration à l'origine du MRCA Myrmicinae. Distribution uniforme, min. 55, max. 120, médiane 87.5, 95% 117.
- **FBD-SD4.2** : calibration à l'origine du MRCA Myrmicinae. Distribution uniforme, min. 55, max. 120, médiane 87.5, 95% 117 + calibration à l'origine du MRCA Formicidae. Distribution uniforme, min. 90, max. 170, médiane 130, 95% 166.
- **FBD-SD5** : calibration du nœud basal. Distribution exponentielle : offset 100 (plus ancien fossile formicide), M 10, médiane 107, 95% 130.
- **FBD-SD6** : aucune calibration basale

2.4.8. Calibration crown *versus* stem

Comme expliqué plus avant, la calibration fossile peut s'opérer sur le groupe couronne ou sur le nœud précédant la lignée branche (stem-group). Afin de mesurer l'impact du choix de l'un ou de l'autre type de calibration sur les estimations, nous avons effectué deux sets d'analyses sous le module CladeAge : 1) en calibrant à l'origine (analyse BD-CA1), qui est l'approche standard sous CladeAge ; 2) en calibrant le groupe-couronne, lorsque des taxons fossiles venaient calibrer un groupe (analyse BD-CA2). Néanmoins, le module CladeAge activant par défaut la calibration à l'origine, il nous a été impossible d'opérer au changement, même après la suppression de l'option dans le fichier .xml généré par BEAUTi. Comme recommandé par l'auteur du module, nous avons donc seulement calibré le taxon basal pour chacune des calibrations de groupe, au lieu de calibrer le groupe entier (M. Matschiner, comm. pers.). Ainsi, seules les calibrations de groupe étaient concernées car les calibrations individuelles n'étaient par nature pas affectées³⁸. Les calibrations de groupe, n'incluant plus que le seul taxon basal, sont ainsi devenues des calibrations individuelles. Les ajustements des calibrations pour l'analyse BD-CA2 sont figurés en tableau 11, à la suite des calibrations fossiles standards. La comparaison des estimations permettra de mettre en évidence l'effet des deux modalités de calibration.

³⁸ Sous CladeAge, la calibration à l'origine d'un taxon terminal s'opère directement sur le premier nœud dont celui-ci est issu, en d'autres termes sur le groupe-couronne, contrairement à une calibration d'un groupe de taxons, où la calibration s'effectuera sur le nœud précédant le groupe-couronne (MRCA).

2.5. Topologie

2.5.1. Topologie libre & fixe

Les analyses de divergence des fourmis myrmicines par [Ward *et al.* \(2015\)](#) avaient été réalisées sous BEAST2. Ces auteurs avaient préalablement effectué des analyses phylogénétiques de maximum de vraisemblance sous le logiciel GARLI v2.0 ([Zwickl, 2006](#)). Cependant ces auteurs n'ont pas réutilisé la topologie issue des résultats du maximum de vraisemblance. Ceci implique qu'ils ont réalisé des estimations de divergence pour des lignées qui n'étaient pas toujours les plus supportées. Bien que l'essentiel de la topologie reste la même, ceci donne potentiellement moins de crédits aux estimations faites puisqu'un certain nombre de branches ne sont pas les mieux supportées. Pour le calcul des temps de divergence, si nous éprouvons des difficultés à établir une topologie pleinement supportée, nous réutiliserons l'arbre de maximum de vraisemblance issu des analyses GARLI de ces auteurs afin de contraindre au mieux la topologie³⁹. Toutefois, nous effectuerons également des analyses sans contrainte topologique sous BEAST, afin de vérifier la robustesse phylogénétique inférée par BEAST2.

2.5.2. Stratégie de sélection topologique

Puisque la reconstitution d'une arborescence est le but premier de la phylogénie, l'incorporation d'un maximum de taxons est généralement recherchée. Cependant le nombre de taxons et la topologie peuvent avoir un impact direct sur les estimations (e.g. temps de divergence, taux de spéciation-extinction), indépendamment de la probabilité d'échantillonnage. Trois stratégies de sélection topologique (« sampling strategy ») ont été définies et testées par [Höhna *et al.* \(2011\)](#) : le « cluster sampling » minimisant la diversité et pour lequel les plus proches taxons sont sélectionnés ; le « diversified sampling » maximisant la diversité et pour lequel les taxons les plus « distants » sont sélectionnés ; le « random sampling » pour lequel les taxons de chacune des lignées sont sélectionnés sous une valeur de probabilité fixe. Ce mode peut donc intégrer des taxons des deux stratégies opposées, indépendamment de leur distance topologique. Le mode « cluster sampling » est intéressant pour des analyses particulières (e.g. étude biogéographique d'une faune locale), mais n'a pas d'intérêt direct pour notre étude. La stratégie « random sampling » peut être suivie sous deux scénarios différents, appelés « ρ -sampling » et « n -sampling » (pour plus de détails, voir [Höhna *et al.*, 2011](#)). La méthode « n -sampling » requiert d'utiliser un nombre de taxons sélectionnés sous un taux fixe de probabilité d'échantillonnage identique pour chacune des lignées, ce qui est difficile à mettre en œuvre, car il est souvent impossible d'échantillonner uniformément les lignées. La stratégie « diversified sampling » est celle communément utilisée, car les phylogénéticiens cherchent souvent à intégrer au moins un représentant pour chacune des lignées (e.g. [Meredith *et al.*, 2011](#) ; [Jarvis *et al.*, 2014](#) ; [dos Reis *et al.*, 2015](#) ; [Barba-Montoya *et al.*, 2018](#) ; [Musilova *et al.*, 2019](#)). Notre jeu de données se compose de la quasi

³⁹ L'arbre de maximum de vraisemblance issu des analyses GARLI de [Ward *et al.* \(2015\)](#) est librement accessible sur la plate-forme [TreeBase](#) à partir du numéro d'identification de l'étude : 15764.

intégralité des genres myrmicines actuels (> 98%) et correspondrait donc à une stratégie en « diversified sampling » bien qu'il réponde en partie aux critères du « random sampling » *sensu* Höhna *et al.* (2011), si l'on considère la méthode « ρ -sampling ». En effet, le jeu intègre des genres à la probabilité d'échantillonnage particulièrement variés, allant de 0.01 à 1. Les genres faiblement échantillonnés sont pourtant très représentés et sont même largement majoritaires, mais leur probabilité d'échantillonnage est significativement faible du fait de l'hyper-diversité du taxon lui-même. Par exemple, pour le genre *Strumigenys* (~ 850 espèces actuelles), le jeu de données intègre 18 espèces actuelles, pour une probabilité d'échantillonnage équivalente à 0.0212 (18/850). Les taux sont bien plus élevés pour les genres peu diversifiés, et peuvent atteindre 1 si le genre est monospécifique. Il est donc particulièrement difficile de valider le critère de la méthode « n -sampling » de la stratégie « random sampling ». Notre jeu de données correspondrait en fait à un intermédiaire entre « diversified sampling » et « random sampling ». Sous BEAST2, il est possible de considérer la proportion d'échantillonnage globale ρ à partir du modèle FBD (voir annexe C, section *Priors du modèle FBD*), qui est le critère définissant justement la méthode du « ρ -sampling » pour le « random sampling ». Nous utiliserons donc cette approche pour l'analyse FBD.

Toutefois, Höhna *et al.* (2011) décrivent la stratégie du « diversified sampling » comme la moins susceptible d'interférer excessivement dans les estimations, et recommandent son utilisation. Afin de vérifier les éventuels effets de la topologie nous testerons l'approche « diversified sampling » sous le modèle BD (CladeAge) et le modèle FBD (standard) sous 2 modalités : 1) en conservant seulement deux des taxons les plus distants dans la topologie pour chacun des genres ; 2) en conservant un unique représentant actuel par genre (excepté pour les genres dont la paraphylie n'est pas résolue) pour se conformer à la définition stricte du « diversified sampling » *sensu* Höhna *et al.* (2011) à l'échelle générique, ce qui correspond tout de même à un groupe restreint de 120 taxons actuels. Ceci permettra de comparer les effets des deux stratégies mais également de comparer l'âge d'apparition des Myrmicinae inféré avec ceux de Borowiec *et al.* (2019).

2.5.3. Contrainte monophylétique sous « Sampled Ancestors »

Pour le module « Sampled Ancestors », seuls les taxons fossiles sont calibrés, ceux-ci doivent donc être intégrés au même titre qu'un taxon actuel dans la matrice Nexus (l'intégralité du code génétique est remplacé par un caractère codant la non-connaissance (e.g. ?)). Cependant, si nous n'imposons aucune contrainte quant à la structure phylogénétique des lignées incluant des taxons fossiles, ces derniers auront une probabilité équivalente d'être rattachée à n'importe quelle lignée. Nous établissons donc des contraintes monophylétiques rattachant chaque taxon fossile au clade auquel il peut être assigné. Prenons pour exemple la nouvelle occurrence *Carebara* décrite dans l'ambre miocène éthiopien, le taxon est nommé « Carebara_afr_19 » dans la matrice Nexus et nous le rattachons directement au taxon actuel de la lignée africaine (*C. vidua*) du genre.

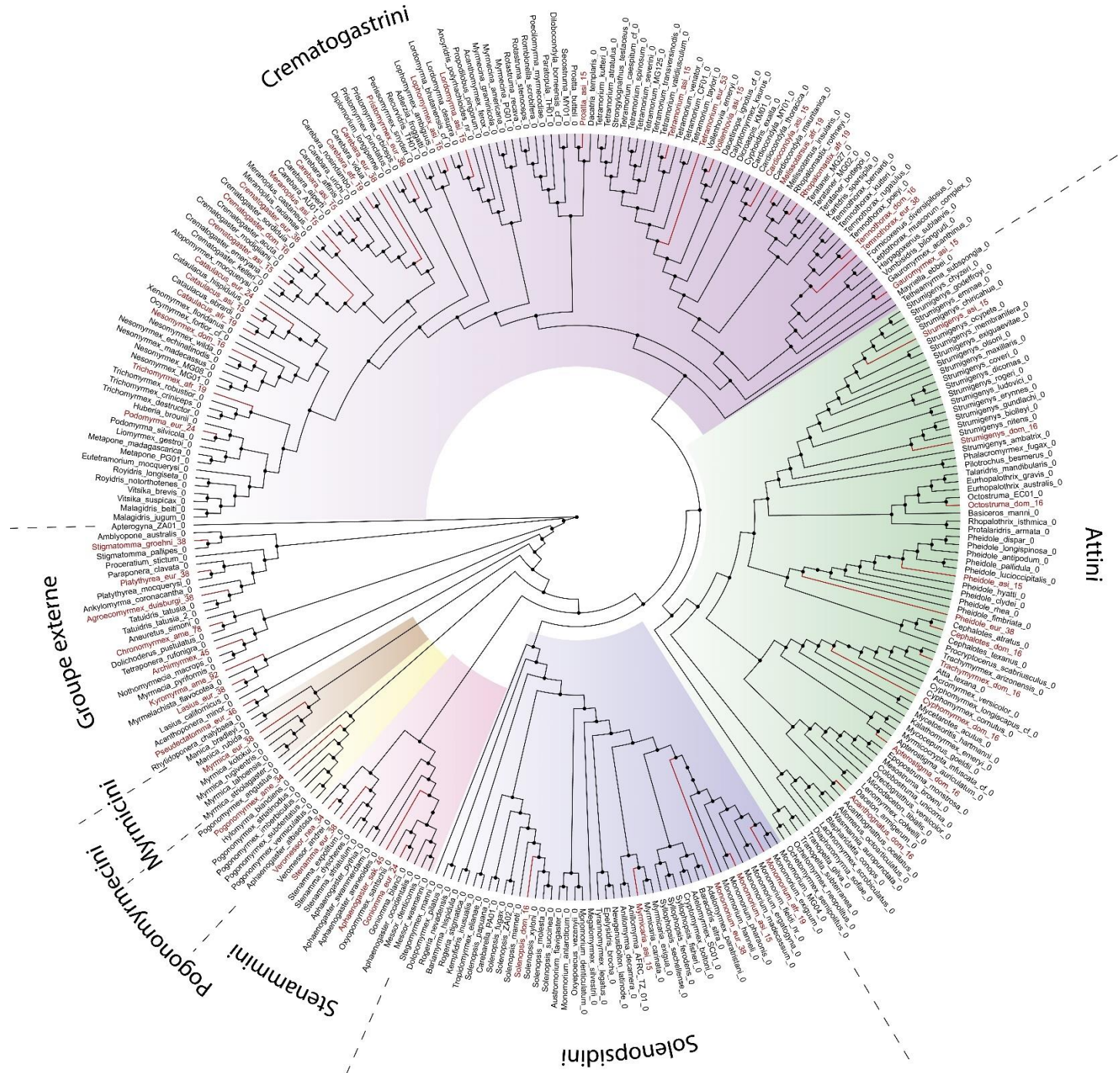


Figure 68. Phylogénie (cladogramme) des fourmis Myrmicinae dont la topologie a été générée à partir de l'arbre de maximum de vraisemblance issu des analyses GARLI de [Ward et al. \(2015\)](#), et que nous utiliserons lorsque la topologie sera fixée au préalable pour les analyses de divergence sous BEAST2. Les tribus sont illustrées par les encarts de couleur : Crematogastrini (violet), Attini (vert), Solenopsidini (bleu), Stenammini (rose), Pogonomyrmecini (jaune), Myrmicini (brun), groupe externe (incolor). Le code couleur est issu de [Ward et al. \(2015\)](#). Les taxons fossiles (figurés en rouge) constituent les calibrations pour l'estimation des temps de divergence.

2.6. Base de données fossiles

2.6.1. Inventaire des calibrations fossiles

Pour l'ensemble du travail nous intégrons 55 calibrations fossiles, 47 calibrations myrmicines et 8 calibrations en groupe externe. Nous comptabilisons 26 calibrations fossiles pour les Crematogastrini, 10 pour les Attini, 5 pour les Solenopsidini, 4 pour les Stenammini, et 1 respectivement pour les Pogonomyrmecini et Myrmicini. Pour le groupe externe, nous avons calibré chaque grande lignée du groupe formicoïde et ponéroïde, ainsi que les Ectatomminae et Formicinae, constituant les plus proches sous-familles de la lignée Myrmicinae, dont la première n'était pas calibrée par [Ward et al. \(2015\)](#). Les calibrations fossiles pour chacune des tribus sont détaillées en Tableau 10A-F. L'intégralité n'a pas été systématiquement utilisée à chaque analyse car la stratégie de sélection topologique conditionnait leur application (voir 3.5.2. *Stratégie de sélection topologique*). Les valeurs de densité sous une distribution log-normale pour les analyses FBD sont issues des diverses études phylogénétiques sur le groupe Formicidae ([Brady et al., 2006](#) ; [Schultz & Brady, 2008](#) ; [Branstetter, 2012](#) ; [Ward et al., 2015](#) ; [Blaimer et al., 2018](#)).

Enfin, nous avons illustré, en figure 68, la topologie (sous forme de cladogramme) utilisée pour l'analyse des temps de divergence, correspondant à l'arbre de maximum de vraisemblance issu des analyses GARLI par [Ward et al. \(2015\)](#). Nous avons incorporé les taxons fossiles constituant les calibrations pour l'estimation des temps de divergence, ce qui permet de visualiser leur répartition dans l'arborescence.

2.6.2. Remarque sur les âges de calibration

Nous attirons l'attention sur le fait que nous avons opéré des ajustements substantiels des âges de calibration utilisés par [Ward et al. \(2015\)](#). Les âges corrigés sont annotés pour chacun des taxons correspondants en tableau 10 (colonne Description). Par exemple, les âges que nous utilisons pour l'ambre de la Baltique *l.s.* et l'ambre de Sicile sont bien plus jeunes, puisque ces auteurs ont respectivement utilisé -42 Ma et -30 Ma comme valeur minimale de calibration, quand nous les calibrons respectivement à 34-38 Ma et 14-34 Ma. En revanche, pour l'étude des Crematogastrini, [Blaimer et al. \(2018\)](#) ont utilisé des âges plus prudents pour l'ambre de la Baltique (*str.s.*) et l'ambre sicilien (respectivement -36 Ma et -20 Ma), mais ont toutefois conservé une valeur de -42 Ma pour l'ambre danois (= balte *l. s.*). En outre, ces études ont utilisé des calibrations sous distribution log-normale. Ces calibrations restent subjectives puisqu'elles sont choisies exclusivement par l'utilisateur. Malgré toutes les précautions possibles (e.g. vérification par « sampling from the marginal prior »), la part subjective de telles calibrations influence d'une manière ou d'une autre les distributions postérieures, que ce soit du fait d'une sous-estimation ou d'une surestimation. C'est pourquoi nous souhaitons proposer une comparaison de ces différentes approches, afin de mesurer l'effet de ces différents modes de calibration. L'utilisation de modules tels que « Sampled Ancestors » ou « CladeAge » permet aujourd'hui de générer des distributions « automatisées », et basées exclusivement sur des taux issus des données

biologiques, géologiques et paléontologiques. Par ailleurs, le module CladeAge effectue la calibration à l'origine, ce qui n'est *a priori* pas toujours le cas pour l'ensemble des études phylogénétiques. Toutefois, les auteurs [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#) ont mentionné avoir utilisé l'approche prudente de la calibration à l'origine, ce qui permettra de réaliser des comparaisons cohérentes.

Ainsi, avant toute étude comparative, nous devons garder en tête que les précédents auteurs ont utilisé : 1) des âges de calibration généralement plus anciens ($\Delta = 10-20$ Ma), un écart que nous considérons non négligeable ; 2) des distributions log-normales dont la valeur minimale (= offset) était de ce fait supérieure aux nôtres, mais dont la distribution (mean et 95% quartile) est également légèrement plus élevée (voir Tableau 10). L'association de ces éléments a évidemment un effet cumulé, il est donc *a priori* probable que nos estimations affichent des valeurs relativement plus jeunes. Il sera intéressant de vérifier cette hypothèse, et tenter de comprendre l'effet de l'intégration des nouveaux paramètres sur les estimations, ainsi que leurs effets sous une distribution log-normale (modèle FBD) ou à partir d'une auto calibration (module CladeAge).

Tableau 10A. Calibrations fossiles de la tribu Crematogastrini utilisées pour l'estimation des temps de divergence sous BEAST2. Le type de calibration indique le taxon calibré en tant que lignée branche ou groupe-couronne. L'âge de calibration donne les limites inférieure et supérieure de l'âge attribué au taxon, dont les limites sont intégrées dans l'onglet *Priors* du logiciel sous le module Sampled Ancestors (distribution uniforme) et CladeAge (distribution automatique). Les valeurs de calibration sous une distribution log-normale utilisées sous le modèle FBD sont issues de [Brady et al. \(2006\)](#), [Schultz & Brady \(2008\)](#), et [Ward et al. \(2015\)](#). Les valeurs ont cependant été corrigées, en particulier pour les âges de de l'ambre de la Baltique (e.g. offset « 38 » → « 34 » ; 95% quartile « 73 » → « 69 ») et l'ambre de Sicile.

Tribu Crematogastrini	Type de calibration	Âge de calibration		Calibration log-normale			Description de la calibration
		Min.	Max.	Offset	Médiane	95% quartile	
Carebara_afr_19	stem-group <i>C. nosindambo</i> - <i>C. vidua</i>	16	23	19	40	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène éthiopien, calibrant respectivement les deux lignées africaines du genre. Age de référence issu de Perrichot et al. (2018) .
Carebara_asi_15	stem-group <i>C. alperti</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée asiatique du genre. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Carebara_eur_38	stem-group <i>Carebara</i>	34	38	34	48	69	Basée sur <i>C. antiqua</i> dans l'ambre de la Baltique (Mayr, 1868 ; Wheeler, 1915). L'âge de calibration diffère de Ward et al. (2015) (-42 Ma) car nous considérons un âge plus jeune en suivant les recommandations de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Cataulacus_afr_19	stem-group <i>C. ebrardi</i>	16	23	19	25	69	Basée sur la nouvelle occurrence identifiée du genre <i>Cataulacus</i> dans l'ambre miocène éthiopien, calibrant la lignée afrotropicale du genre. Âge de référence issu de Perrichot et al. (2018) .
Cataulacus_asi_15	stem-group <i>C. hispidulus</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée asiatique du genre. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .

Cataulacus_eur_24	stem-group <i>Cataulacus</i>	14	34	24	45	69	Deux espèces (<i>C. planiceps</i> et <i>C. silvestrii</i>) ont été décrites dans l'ambre de Sicile par Emery (1891) . L'âge utilisé par Ward et al (2015) paraît élevé (-30 Ma) au regard de l'incertitude de l'âge. Nous considérons un âge plus jeune en suivant les recommandations de Ragazzi & Roghi (2014) .
Cardiocondyla_asi_15	stem-group <i>C. thoracica</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée australasienne du genre. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Crematogaster_eur_38	stem-group <i>Crematogaster</i>	34	38	34	42	69	L'espèce <i>C. aurora</i> décrite en compression par LaPolla & Greenwalt (2015) dans la Formation Kishenehn (48-41 Ma) pourrait être assignée à la lignée afro-asiatique <i>Orthocrema</i> mais l'assignation reste incertaine. Les auteurs Ward et al. (2015) et Blaimer et al. (2018) ont utilisé le groupe d'espèces <i>C. crinosa</i> décrit dans l'ambre miocène dominicain pour calibrer le groupe-couronne, mais les deux sous lignées <i>Crematogaster str.s.</i> et <i>Orthocrema</i> auraient divergé bien avant le Miocène, probablement au début de l'Éocène (ca. -45 Ma) d'après Blaimer et al. (2018) . Nous préférons donc considérer un âge basé sur l'espèce <i>C. primitiva</i> décrite dans l'ambre de Rovno (Priabonien, 38-34 Ma) par Radchenko & Dlussky (2019) .
Crematogaster_dom_1 6	stem-group <i>C. acuta</i>	16	20	16	28	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène dominicain, calibrant la lignée néarctique du genre. Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Crematogaster_asi_15	stem-group <i>C. modiglianii</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée australasienne du genre. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Gauromyrmex_asi_15	stem-group <i>G. acanthinus</i>	14	16	15	45	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte à l'Australasie. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Lophomyrmex_asi_15	stem-group <i>L. ambiguus</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte à l'Australasie. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) . Blaimer et al. (2018) ont estimé un âge d'apparition du genre aux alentours de -5 Ma.

Lordomyrma_asi_15	stem-group <i>L. bhutanensis</i> + <i>L. desupra</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte à l'Australasie. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Melissotarsus_afr_19	stem-group <i>Melissotarsus</i>	16	23	19	45	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène éthiopien, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte à l'Afrotropique. Age de référence issu de Perrichot et al. (2018) .
Meranoplus_asi_15	stem-group <i>M. castaneus</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte à l'Australasie. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Nesomyrmex_dom_16	stem-group <i>N. wilda</i> + <i>N. echinatinodis</i>	16	20	16	40	69	Deux espèces décrites dans l'ambre miocène dominicain par De Andrade et al. (1999) , similaires à <i>N. wilda</i> et <i>N. echinatinodis</i> , calibrant la lignée néotropicale du genre. Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Podomyrma_eur_24	stem-group <i>Podomyrma</i>	14	34	24	45	69	L'espèce <i>P. mayri</i> a été décrite dans l'ambre sicilien par Emery (1891) . L'âge utilisé par Ward et al (2015) paraît élevé (-30 Ma) au regard de l'incertitude de l'âge. Nous considérons un âge plus jeune en suivant les recommandations de Ragazzi & Roghi (2014) . Blaimer et al. (2018) ont estimé un âge de divergence aux alentours de -13 Ma.
Pristomyrmex_eur_38	stem-group <i>Pristomyrmex</i>	34	38	34	48	69	Le genre <i>Pristomyrmex</i> est décrit dans l'ambre danois par Dlussky & Radchenko (2011) . L'âge de calibration diffère de Ward et al. (2015) et Blaimer et al. (2018) (-42 Ma) car nous considérons une synonymie de l'ambre danois avec l'ambre de la Baltique pris au sens large. Age de référence issu de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Proatta_asi_15	stem-group <i>Proatta</i>	14	16	15	50	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte à l'Australasie. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) . L'âge d'apparition du genre n'a pas encore été établi, mais Ward et al. (2015) et Blaimer et al. (2018) ont estimé une divergence entre <i>Proatta</i> et <i>Dacatria</i> aux alentours de -50 Ma.
Rhopalomastix_afr_19	stem-group <i>Rhopalomastix</i>	16	23	19	45	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène éthiopien. La lignée n'était pas connue de la région afrotropicale. Nous calibrons donc la lignée australasienne par défaut. Age de référence issu de Perrichot et al. (2018) .

Temnothorax_eur_38	stem-group <i>Temnothorax</i>	34	38	34	48	69	Six espèces du genre <i>Temnothorax</i> ont été décrites dans l'ambre de la Baltique par Dlussky & Rasnitsyn (2009) . L'âge de calibration diffère de Ward et al. (2015) (-42 Ma) car nous considérons un âge plus jeune en suivant les recommandations de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Temnothorax_dom_16	stem-group <i>T. poeyi</i>	16	20	16	40	69	La lignée <i>Macromischa</i> du genre <i>Temnothorax</i> a été décrite dans l'ambre miocène dominicain par De Andrade (1992) . Nous calibrons la lignée néotropicale du genre. Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Tetramorium_asi_15	stem-group <i>T. validiusculum</i>	14	16	15	40	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée australasienne du genre. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Tetramorium_eur_53	stem-group <i>Tetramorium</i> + <i>Strongylognathus</i>	53	56	53	63	69	Basée sur les nouvelles occurrences issues de l'ambre de l'Oise et décrites dans le chapitre <i>Taxonomie</i> de ce présent travail. Le morphotype présente la morphologie et les synapomorphies du genre, et se rapproche du groupe paléarctique <i>caespitum</i> . Le taxon fossile calibre l'origine du genre (<i>Strongylognathus testaceus</i> inclus). Les auteurs Ward et al. (2015) et Blaimer et al. (2018) ont utilisé un âge de calibration de -42 Ma basé sur trois espèces décrites dans l'ambre de la Baltique par Dlussky & Rasnitsyn (2009) .
Trichomyrmex_afr_19	stem-group <i>Trichomyrmex</i>	16	23	19	45	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène éthiopien. La lignée n'était pas connue du registre fossile. Blaimer et al. (2018) ont estimé un âge d'apparition aux alentours de -21 Ma. Age de référence issu de Perrichot et al. (2018) .
Vollenhovia_asi_15	stem-group <i>Vollenhovia</i>	14	16	15	30	69	Des spécimens du genre <i>Vollenhovia</i> ont été historiquement décrits dans l'ambre de la Baltique par Mayr (1868) et Wheeler (1915) mais le matériel-type est présumé perdu. Les descriptions et les illustrations originales ne permettent pas de vérifier l'assignation. Calibration basée sur la nouvelle occurrence identifiée du genre dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la seule lignée connue, restreinte à l'Australasie. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) . Blaimer et al. (2018) ont estimé un âge d'apparition aux alentours de -23 Ma.

Tableau 10B. Calibrations fossiles de la tribu Attini utilisées pour l'estimation des temps de divergence sous BEAST2. Le type de calibration indique le taxon calibré en tant que lignée branche ou groupe-couronne. L'âge de calibration donne les limites inférieure et supérieure de l'âge attribué au taxon, dont les limites sont intégrées dans l'onglet *Priors* du logiciel sous le module Sampled Ancestors (distribution uniforme) et CladeAge (distribution automatique). Les valeurs de calibration sous une distribution en log-normale utilisées pour l'analyse FBD (FBD-SD) sont en grande partie issues de [Brady et al. \(2006\)](#), [Schultz & Brady \(2008\)](#), et [Ward et al. \(2015\)](#).

Tribu Attini	Type de calibration	Âge de calibration		Calibration log-normale			Description de la calibration
		Min.	Max.	Offset	Médiane	95% quartile	
Taxon	crown / stem						
Acanthognathus_dom_16	stem-group <i>Acanthognathus</i>	16	20	16	40	69	Basée sur <i>A. poinari</i> décrite dans l'ambre miocène dominicain par Baroni Urbani & De Andrade (1994) , calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte au Néotropique. Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Apterostigma_dom_16	stem-group <i>Apterostigma</i>	16	20	16	45	69	Basée sur deux espèces décrites par Schultz (2007) dans l'ambre miocène dominicain, calibrant la seule lignée connue du genre, restreinte au Néotropique. Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Cephalotes_dom_16	stem-group <i>C. atratus</i>	16	20	16	40	69	Plusieurs espèces décrites par De Andrade & Baroni Urbani (1999) dans l'ambre miocène dominicain, assignables à la lignée néotropicale et plus particulièrement à <i>C. atratus</i> . Le groupe <i>atratus</i> est la lignée sœur de toutes les autres sous-lignées du genre (Price et al., 2014). Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Cyphomyrmex_dom_16	stem-group <i>C. longiscapus</i>	16	20	16	30	69	Basée sur les deux espèces décrites respectivement dans l'ambre miocène dominicain et l'ambre miocène mexicain par De Andrade (2003) . Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .
Octostruma_dom_16	stem-group <i>Octostruma</i>	16	20	16	40	69	Le genre a été mentionné dans l'ambre miocène dominicain par Wilson (1988) . Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .

Pheidole_eur_38	stem-group <i>Pheidole</i>	34	38	34	48	69	Basée sur la nouvelle occurrence dans l'ambre balte. Ward et al. (2015) ont utilisé l'espèce <i>P. tertiaria</i> décrite en compression par Carpenter (1930) dans les schistes de Formation Florissant (ca. -34 Ma). Âge de référence issu de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Pheidole_asi_15	stem-group <i>P. dispar</i> - <i>P. lucioccipitalis</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences dans l'ambre miocène de Zhangpu (Chine), calibrant respectivement la lignée indomalayenne et australasienne du genre à partir de <i>P. dispar</i> et <i>P. lucioccipitalis</i> . Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Strumigenys_dom_16	stem-group <i>S. nitens</i>	16	20	16	40	69	Quatre espèces du genre <i>Strumigenys</i> ont été décrites par Baroni Urbani & De Andrade (1994, 2007) dans l'ambre miocène dominicain. Parmi elles, deux (<i>S. electrina</i> et <i>S. poinari</i>) sont formellement rattachées aux lignées néarctiques actuelles, dont le morphotype est <i>Pyramica</i> , calibrant la lignée néotropicale du genre à partir de <i>S. nitens</i> . Ward et al. (2015) ont estimé un âge d'apparition du genre entre -40 et -27 Ma.
Strumigenys_asi_15	stem-group <i>S. godeffroyi</i>	14	16	15	40	69	Basée sur les nouvelles occurrences identifiées dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée australasienne. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Trachymyrmex_dom_16	stem-group <i>Trachymyrmex</i>	16	20	16	25	69	Basée sur <i>T. primaevus</i> décrite dans l'ambre miocène dominicain par Baroni Urbani (1980) . Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .

Tableau 10C. Calibrations fossiles de la tribu Solenopsidini utilisées pour l'estimation des temps de divergence sous BEAST2. Le type de calibration indique le taxon calibré en tant que lignée branche ou groupe-couronne. L'âge de calibration donne les limites inférieure et supérieure de l'âge attribué au taxon, dont les limites sont intégrées dans l'onglet *Priors* du logiciel sous le module Sampled Ancestors (distribution uniforme) et CladeAge (distribution automatique). Les valeurs de calibration sous une distribution en log-normale utilisées pour l'analyse FBD (FBD-SD) sont en grande partie issues de [Brady et al. \(2006\)](#), [Schultz & Brady \(2008\)](#), et [Ward et al. \(2015\)](#).

Tribu Solenopsidini	Type de calibration	Âge de calibration		Calibration log-normale			Description de la calibration
		Min.	Max.	Offset	Médiane	95% quartile	
Taxon	crown / stem						
Monomorium_eur_38	stem-group <i>Monomorium*</i>	34	38	34	48	69	Basée sur <i>M. kugleri</i> décrite dans l'ambre de Rovno par Radchenko & Perkovsky (2009) . Par ailleurs, des espèces ont été historiquement décrites dans l'ambre de la Baltique (<i>str.s.</i>) par Mayr (1868) et Wheeler (1915) . Nous calibrons l'origine du genre en excluant toutefois <i>M. denticulatum</i> (*) (paraphylie non résolue). Âge de référence issu de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Monomorium_afr_19	stem-group <i>M. exiguum</i>	16	23	19	35	69	Basée sur les nouvelles occurrences du genre dans l'ambre miocène éthiopien, calibrant la lignée afrotropicale du genre à partir de <i>M. exiguum</i> , dont l'espèce fossile partage une forte apparenté morphologique. Age de référence issu de Perrichot et al. (2018) .
Monomorium_asi_15	stem-group <i>M. pharaonis</i>	14	16	15	25	69	Basée sur les nouvelles occurrences identifiées dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée australasienne. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Myrmecaria_asi_15	stem-group <i>M. carinata</i>	14	16	15	45	69	Basée sur les nouvelles occurrences identifiées dans l'ambre miocène de Zhangpu, calibrant la lignée australasienne. Age de référence issu de Wang et al., in prep. (soumis) .
Solenopsis_dom_16	stem-group <i>S. succinea</i> - <i>S. xyloni</i>	16	20	16	40	69	Basée sur les nouvelles occurrences décrites après étude du matériel dont Wilson avait fait mention. Plusieurs espèces ont été décrites en compression dans l'Oligocène d'Europe, mais ces occurrences restent incertaines. Nous calibrons respectivement la lignée néarctique et néotropicale à partir de <i>S. succinea</i> et <i>S. xyloni</i> (lignée des « fire ants »). Age de référence issu de Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) .

Tableau 10D. Calibrations fossiles de la tribu Stenammini utilisées pour l'estimation des temps de divergence sous BEAST2. Le type de calibration indique le taxon calibré en tant que lignée branche ou groupe-couronne. L'âge de calibration donne les limites inférieure et supérieure de l'âge attribué au taxon, dont les limites sont intégrées dans l'onglet *Priors* du logiciel sous le module Sampled Ancestors (distribution uniforme) et CladeAge (distribution automatique). Les valeurs de calibration sous une distribution en log-normale utilisées pour l'analyse FBD (FBD-SD) sont en grande partie issues de [Brady et al. \(2006\)](#), [Schultz & Brady \(2008\)](#), et de [Ward et al. \(2015\)](#).

Tribu Stenammini	Type de calibration	Âge de calibration		Calibration log-normale			Description de la calibration
		Min.	Max.	Offset	Médiane	95% quartile	
Taxon	crown / stem						
Aphaenogaster_sak_45	stem-group Stenammini	43	47	45	52	69	Basée sur <i>A. dluskyana</i> décrite dans l'ambre de Sakhaline (Russie) par Radchenko & Perkovsky (2016) . Le morphotype est similaire à la lignée paléarctique <i>Attomyrma</i> (incluant <i>A. subterranea</i>). Aux vues des possibles paraphylies persistantes (e.g. <i>Aphaenogaster</i> , <i>Messor</i>), nous calibrons l'origine de la tribu Stenammini. Âge de référence issu de Kodrul (1999) et Baranov et al. (2015) .
Goniomma_eur_24	stem-group <i>Goniomma</i>	24	25	24	35	69	Basée sur <i>G. poschmanni</i> décrite en compression dans les sédiments lacustres d'Enspel (Allemagne) par Jessen (2020) . Age de référence issu de Mertz et al. (2007) .
Stenamma_eur_38	stem-group <i>Stenamma</i>	34	38	34	48	69	Basée sur <i>S. berendti</i> décrite dans l'ambre de la Baltique par Branstetter (2012) . Celle-ci n'est assignable à aucune lignée actuelle. L'âge de calibration diffère de Ward et al. (2015) (-42 Ma) car nous considérons un âge plus jeune en suivant les recommandations de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Veromessor_nea_34	stem-group <i>Veromessor</i>	24	34	34	48	69	Bolton (1995) a considéré les empreintes de <i>Messor sculpturatus</i> Carpenter, 1930 issues de Florissant Formation (ca. -34 Ma, U.S.A.) comme <i>incertae sedis</i> au sein du genre <i>Messor</i> . Le matériel n'a pas été révisé et l'assignation reste donc incertaine. Cependant, <i>Messor</i> est absent du Néarctique, et seule la lignée sœur <i>Veromessor</i> , dont le genre a été rétabli par Ward et al. (2015) , y serait natif. Nous considérons <i>M. sculpturatus</i> comme un hypothétique représentant de la lignée <i>Veromessor</i> .

Tableau 10E. Calibrations fossiles de la tribu Pogonomyrmecini et Myrmicini utilisées pour l'estimation des temps de divergence sous BEAST2. Le type de calibration indique le taxon calibré en tant que lignée branche ou groupe-couronne. L'âge de calibration donne les limites inférieure et supérieure de l'âge attribué au taxon, dont les limites sont intégrées dans l'onglet *Priors* du logiciel sous le module Sampled Ancestors (distribution uniforme) et CladeAge (distribution automatique). Les valeurs de calibration sous une distribution en log-normale utilisées pour l'analyse FBD (FBD-SD) sont en grande partie issues de [Brady et al. \(2006\)](#), [Schultz & Brady \(2008\)](#), et de [Ward et al. \(2015\)](#).

Tribu Pogonomyrmecini & Myrmicini	Type de calibration	Âge de calibration		Calibration log-normale			Description de la calibration
		Min.	Max.	Offset	Médiane	95% quartile	
Taxon	crown / stem						
Myrmica_eur_38	stem-group <i>Myrmica</i>	34	38	34	48	80	Basée sur les espèces décrites dans l'ambre de la Baltique et l'ambre saxon par Dlussky & Rasnitsyn (2009) . Celles-ci partagent une morphologie similaire à la lignée plésiotypique paléarctique du groupe <i>ritae</i> (Radchenko et al., 2007). L'âge de calibration diffère de Ward et al. (2015) (-42 Ma) car nous considérons un âge plus jeune en suivant les recommandations de Aleksandrova & Zaporozhets (2008) .
Pogonomyrmex_ame_34	stem-group <i>Pogonomyrmex</i> + <i>Hylomyrma</i>	24	34	34	48	69	Basée sur <i>P. fossilis</i> décrite en compression dans les schistes de la Formation Florissant par Carpenter (1930) . Celle-ci serait rattachée à la lignée néarctique et nous utilisons l'occurrence pour calibrer le groupe <i>Pogonomyrmex</i> + <i>Hylomyrma</i> . La lignée néotropicale de la tribu, représentée par <i>P. angustus</i> , est désormais assignée au genre <i>Patagonomyrmex</i> , conformément à Johnson & Moreau (2016) .

Tableau 10F. Calibrations fossiles du groupe externe (« out-group ») utilisées pour l'estimation des temps de divergence sous BEAST2. Le type de calibration indique le taxon calibré en tant que lignée branche ou groupe-couronne. L'âge de calibration donne les limites inférieure et supérieure de l'âge attribué au taxon, dont les limites sont intégrées dans l'onglet *Priors* du logiciel sous le module Sampled Ancestors (distribution uniforme) et CladeAge (distribution automatique). Les valeurs de calibration sous une distribution en log-normale utilisées pour l'analyse FBD (FBD-SD) sont en grande partie issues de [Brady et al. \(2006\)](#), [Schultz & Brady \(2008\)](#), et de [Ward et al. \(2015\)](#).

Groupe externe	Type de calibration	Âge de calibration		Calibration log-normale			Description de la calibration
		Min.	Max.	Offset	Médiane	95% quartile	
Ectatomminae	stem-group <i>Rhytidoponera</i>	46	48	45	60	90	Basée sur <i>Pseudectatomma eocenica</i> et <i>P. striatula</i> décrites dans les schistes bitumineux de Grube Messel (Allemagne) par Dlussky & Wedmann (2012) . Celles-ci sont rattachées à la sous-famille Ectatomminae. Les occurrences calibrent la sous-famille à partir de <i>Rhytidoponera chalybaea</i> . La lignée n'était pas calibrée par Ward et al. (2015) .
<i>Lasius</i>	stem-group <i>Lasius</i>	34	38	34	60	90	Basée sur les espèces historiquement décrites dans l'ambre de la Baltique (<i>l.s.</i>) par Mayr (1868) et Wheeler (1915) . Celles-ci ont été réexaminées par Dlussky (2011) qui a confirmé leur appartenance à la lignée actuelle. L'occurrence calibre l'origine du genre, conformément à Ward et al. (2015) .
Formicinae	stem-group <i>Lasius</i> + <i>Myrmelachista</i>	90	92	92	95	120	Basée sur <i>Kyromyrma neffi</i> décrite dans l'ambre du New Jersey par Grimaldi & Agosti (2000) . Celle-ci est formellement rattachée à la sous-famille Formicinae, et l'occurrence calibre l'origine de la lignée des formicines à partir des taxons actuels <i>Lasius californicus</i> et <i>Myrmelachista flavocotea</i> , conformément à Ward et al. (2015) .
Myrmeciinae	stem-group <i>Myrmecia</i>	40	46	45	60	90	Basée sur les espèces Myrmeciinae décrites par Dlussky (2012) , dont <i>Archimyrmex wedmannae</i> (Grube Messel, Allemagne, Éocène moyen) et <i>Prionomyrmex wappleri</i> (Rott, Allemagne, Oligocène). Les occurrences calibrent l'origine de la lignée Myrmeciinae, conformément à Ward et al. (2015) .

Dolichoderinae	stem-group <i>Dolichoderus</i>	78	80	78	95	110	Ward et al. (2015) ont utilisé l'occurrence <i>Burmomyrma rossi</i> décrite dans l'ambre crétacé birman (Cénomaniens, ca. -98 Ma) par Dlussky (1996) pour calibrer le taxon des dolichodéromorphes. Cependant, l'espèce a été formellement rattachée aux Falsiformicidae par Lucena & Melo (2018) . Nous utiliserons donc les espèces <i>Chronomyrmex medicinehatensis</i> (Leptomymecini) et <i>Eotapinoma macalpini</i> décrites respectivement par McKellar et al. (2013) et Dlussky (1999) dans l'ambre crétacé de Grassy Lake (Canada, Campanien, ca. -80 Ma) pour calibrer la lignée des Dolichoderinae, à partir du taxon actuel <i>D. pustulatus</i> . Âge de référence issu de McKellar & Wolfe (2010) .
<i>Tatuidris</i>	stem-group <i>Tatuidris</i>	34	38	34	60	90	Basée sur <i>Agroecomyrmex duisburgi</i> décrite dans l'ambre de la Baltique par Wheeler (1915) et plus récemment par Dlussky & Rasnitsyn (2009) . Celle-ci est formellement rattachée à la sous-famille Agroecomyrmecinae, et l'occurrence calibre la lignée à partir du taxon actuel <i>Tatuidris tatusia</i> , conformément à Ward et al. (2015) .
Ponerinae	stem-group <i>Ponerinae</i>	53	56	55	70	90	Ward et al. (2015) ont utilisé l'occurrence <i>Platythyrea primaeva</i> décrite dans l'ambre de la Baltique par Wheeler (1915) pour calibrer le taxon des Ponerinae. Cependant, l'espèce <i>Platythyrea dluskyi</i> a été décrite dans l'ambre de l'Oise (plus ancien) par Aria et al. (2011) . Celle-ci est formellement rattachée à la sous-famille Ponerinae, et l'occurrence calibre donc la lignée à partir du taxon actuel <i>Platythyrea mocquerysi</i> .
<i>Stigmatomma</i> (Amblyoponinae)	stem-group Amblyoponinae	34	38	34	70	90	L'espèce <i>Stigmatomma groehni</i> a été décrite dans l'ambre de la Baltique par (Dlussky, 2009). La divergence entre les sous-clades d'Amblyoponinae (l'un incluant le genre <i>Amblyopone</i> , et l'autre le genre <i>Stigmatomma</i>) est de toute évidence ancienne, d'après la forte divergence génétique constatée (Ward et al., 2015). Celle-ci est formellement rattachée à la sous-famille Amblyoponinae, et l'occurrence calibre donc la lignée à partir du taxon actuel <i>S. pallipes</i> , conformément à Ward et al. (2015) .

Tableau 11. Modifications des calibrations de groupe pour l'analyse BD-CA2 (modèle Birth Death, module CladeAge). Les calibrations de groupe sont réduites à calibrer uniquement le taxon basal ou le groupe le plus basal d'une lignée. Les calibrations fossiles individuelles (basales ou non) restent inchangées.

Taxon	Type de calibration	Âge de calibration		Description de la calibration
Trichomyrmex_afr_19	stem-group <i>T. robustior</i>	16	23	Le taxon fossile calibre le taxon actuel <i>T. robustior</i> , représentant basal de la lignée <i>Trichomyrmex</i> , et conformément à notre étude du morphotype miocène éthiopien qui présente de nombreuses similarités avec cette espèce issue de la lignée afrotropicale. La calibration à l'origine du taxon <i>T. robustior</i> permet de calibrer le groupe-couronne du genre.
Cataulacus_eur_24	stem-group <i>Cataulacus</i>	20	34	Le taxon fossile calibre toujours l'origine du groupe-couronne composé de <i>C. ebrardi</i> et <i>C. hispidulus</i> mais nous fixons la limite inférieure à une valeur légèrement plus élevée à l'âge standard que nous utilisons pour l'ambre sicilien (-20 Ma au lieu de -14 Ma). Cette hausse est motivée par l'existence avérée d'une lignée afrotropicale et indomalayenne-australasienne au Miocène, et par l'absence de lignée paléarctique pour calibrer un taxon basal.
Carebara_eur_38	stem-group <i>C. vidua</i>	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine du taxon <i>C. vidua</i> , représentant actuel de la lignée afrotropicale. Le genre est absent de la région paléarctique, nous ne pouvons donc pas calibrer une hypothétique lignée issue de cette région, pour lesquelles les lignées afrotropicales et indomalayennes en sont vraisemblablement issues.
Crematogaster_eur_38	stem-group <i>C. sordidula</i>	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine du taxon <i>C. sordidula</i> , représentant actuel présent en région paléarctique et vraisemblablement issu de cette lignée.
Pristomyrmex_eur_38	stem-group <i>P. punctatus</i>	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine du taxon <i>P. punctatus</i> , représentant actuel présent en région paléarctique et vraisemblablement issu de cette lignée.

Lordomyrma_asi_15	stem-group <i>L. bhutanensis</i>	14	16	Le taxon fossile calibre l'origine du taxon <i>L. bhutanensis</i> , représentant actuel de la lignée indomalayenne.
Tetramorium_eur_53	stem-group <i>T. caespitum</i> group	53	56	Le taxon fossile calibre l'origine de la lignée paléarctique incluant <i>T. kutteri</i> , <i>T. atratulus</i> , <i>S. testaceus</i> , <i>T. caespitum</i> , conformément à notre étude du morphotype yprésien de l'Oise.
Temnothorax_eur_38	stem-group <i>T. rugatulus</i>	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine du taxon <i>T. rugatulus</i> , représentant actuel de la lignée néarctique, mais étant à la base de la divergence avec la lignée paléarctique. La calibration permet donc de calibrer la divergence entre les deux lignées.
Pheidole_eur_38	stem-group <i>P. clydei</i> group	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine du groupe d'espèces divergeant à partir de <i>P. clydei</i> (<i>P. clydei</i> , <i>P. hyatti</i> , <i>P. lucioccipitalis</i> , <i>P. pallidula</i> , <i>P. antipodum</i> , <i>P. longispinosa</i> , <i>P. dispar</i>) dont la lignée paléarctique est vraisemblablement issue.
Monomorium_eur_38	stem-group <i>M. hanneli</i>	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine du taxon <i>M. hanneli</i> , représentant actuel de la lignée afrotropicale et taxon basal de la lignée. Le jeu de données n'intègre pas de représentants de la lignée paléarctique, c'est pourquoi nous calibrons le taxon le plus basal.
Aphaenogaster_sak_45	stem-group Palaearctic Stenammini	43	47	Le taxon fossile calibre l'origine de la lignée paléarctique des Stenammini (<i>Messor wasmanni</i> , <i>M. denticornis</i> , <i>A. occidentalis</i> , <i>Goniomma blanci</i> , <i>Oxyopomyrmex santschii</i>).
Stenamma_eur_38	stem-group Palae-Nearctic <i>Stenamma</i>	34	38	Le taxon fossile calibre l'origine de la lignée néarctique-paléarctique du genre <i>Stenamma</i> (<i>S. dyscheres</i> , <i>S. striatulum</i>).
Pogonomyrmex_ame_34	stem-group <i>Pogonomyrmex</i>	24	34	Le taxon fossile calibre l'origine du genre <i>Pogonomyrmex</i> , c'est-à-dire la divergence entre <i>Pogonomyrmex</i> et <i>Hylomyrma</i> (<i>P. subdentatus</i> , <i>P. imberbiculus</i> , <i>P. striatinodus</i> , <i>P. vermiculatus</i>).

2.7. Résumé des analyses et objectifs

En résumé, six modalités analytiques ont été suivies afin de comparer les différentes approches et l'impact des paramètres utilisés dans le calcul des temps de divergence :

- **Schéma de topologie** : « Random sampling » *versus* « Diversified sampling » : 1 set de 4 analyses (2 modes, voir section 2.5.2. *Stratégie de sélection topologique* pour plus de détails)
- **Type de calibration** : Node-dating *versus* Tip-dating (e.g. FBD-SD *vs.* FBD-SA)
- **Cible de calibration** : Crown-group *versus* Stem-group (e.g. BD-CA1 *vs.* BD-CA2)
- **Modèle de distribution** : Log-normale (Standard) *versus* Uniforme (Sampled Ancestors) *versus* Autocalibré (CladeAge) (e.g. FBD-SD *vs.* FBD-SA *vs.* BD-CA1)
- **Calibration du « root node »** : Calibration à la racine du MRCA Formicidae et / ou Myrmicinae suivant différents modes de distribution (log-normale, uniforme, exponentielle) (7 analyses, voir section 2.4.7. *Calibration du « root node »* pour plus de détails)
- **Paramètres de calibration 1** : Taux de diversification fixé pour le groupe *versus* Taux de diversification variable pour les tribus (e.g. BD-CA1 *vs.* BD-CA3.2) (+ prise en compte d'intervalles)
- **Paramètres de calibration 2** : Taux d'échantillonnage variable (suivant données considérées via TRiPS) (e.g. BD-CA1 *vs.* BD-CA3.1) (+ prise en compte d'intervalles)

L'analyse BD-CA3.1 intègre un taux d'échantillonnage dont les valeurs (0.02-0.03) ont été établies à partir de TRiPS pour l'intégralité du Cénozoïque, c'est-à-dire en considérant les intervalles où le registre fossile est nul. Ce mode permet de mesurer un éventuel effet du taux d'échantillonnage sur les estimations. Les valeurs du taux de diversification et du taux de renouvellement restent inchangées aux valeurs standards (= valeurs utilisées sous BD-CA-1).

L'analyse BD-CA3.2 intègre deux taux de diversification : 0.01-0.2 pour les tribus Solenopsidini, Attini et Crematogastrini ; 0.01-0.03 pour les tribus Myrmicini, Pogonomyrmecini et Stenammini. Ce mode permet de mesurer un éventuel effet du taux de diversification sur les estimations. Les valeurs du taux d'échantillonnage et du taux de renouvellement restent inchangées aux valeurs standards (= valeurs utilisées sous BD-CA-1).

La synthèse des 6 principaux modes d'analyses effectuées sous BEAST2 en stratégie « random sampling » est figurée en tableau 12. Les abréviations entre parenthèse font référence à chacune des analyses, et seront utilisées par la suite en section *Résultats*.

Tableau 12. Liste des principales analyses phylogénétiques effectuées sous BEAST2 en stratégie « Random sampling ». L'analyse sous une topologie stricte en « diversified sampling » n'a pas été figurée. L'analyse FBD-SD correspond à l'analyse de référence notée « FBD-SD1 » en section 2.4.7. *Calibration du « root node »*.

<i>Divergence dating BEAST analyses list</i>		<i>FBD-SD</i>	<i>FBD-SA</i>	<i>BD-CA-1</i>	<i>BD-CA-2</i>	<i>BD-CA-3.1</i>	<i>BD-CA-3.2</i>
General parameters	Speciation model	Fossilized Birth Death		Birth Death			
	BEAST package	Standard	Sampled Ancestors	CladeAge			
	Calibration type	Node-dating	Tip-dating	Node-dating			
	Calibration target	stem-group (origin of the clade instead of clade)			Only terminal taxa	stem-group (origin of the clade instead of clade)	
	Calibration distribution	log-normal	Uniform = Fossil age range	Auto-calibration			
	Calibration comment	Manual calibration Mean and standard deviation follow Brady et al. (2006) , Schultz & Brady (2008) , Branstetter (2012) , and Ward et al. (2015)	Fossil age range summarized in Table 10.	Distributions density are estimated with parameters including net diversification, turnover and sampling rate (see Matschiner et al., 2017 for more details)			
Calibration parameters	Net diversification rate	Estimate (initial value: 0.05)	Fixed to 0.05 (→ <i>avoid overestimation</i>)	0.01-0.2 (min and max values estimated with original values for diverse genera from Blanchard & Moreau, 2016)		Crematogastrini, Attini, Solenopsidini: 0.01-0.2 - Stenammini, Pogonomyrmecini, Myrmicini: 0.01-0.03	
	Turnover rate	Estimate (initial value: 0.5)	Estimate (initial value: 0.5)	0.5-0.9 (values follow Blanchard & Moreau, 2016)			
	Sampling proportion	Estimate (initial value: 0.5)	Estimate (initial value: 0.5)	Not used here			
	Rho parameter	0.034 (not estimate)	0.034 (not estimate)	Not used here			
	Sampling rate	Not used here	Not used here	0.04-0.2	0.02-0.03	0.04-0.2	

2.8. Estimation du taux de diversification

La génération de chronogrammes sous BEAST2 permettra non seulement de nouvelles analyses phylogéographiques mais également de générer des estimations des taux de diversification au cours du temps au sein des fourmis myrmicines. Pour cela, nous avons utilisé le logiciel BAMM v2.5.0 (Rabosky *et al.* 2013, Rabosky 2014) et le module associé BAMMtools v2.1.5 (Rabosky *et al.* 2014) sous le programme R. La phylogénie que nous utilisons n'incorpore pas tous les taxons connus de lignées myrmicines (plus de 6500 espèces) pour des raisons simples : toutes les espèces n'ont pas été échantillonnées, et dans tous les cas, la durée de traitement d'une analyse intégrant l'intégralité de la lignée serait particulièrement longue, et durerait plusieurs années malgré de puissantes ressources informatiques. Ce manque dans l'échantillonnage (= « incomplete sampling ») engendre inévitablement un biais dans toute analyse phylogénétique (Matschiner, 2019). Nos propres observations issues de nombreux tests réalisés au cours de ce présent travail ont par ailleurs confirmé ce fait. Il est donc plus que recommandé d'utiliser de préférence un « arbre de diversité » ou « diversity tree » *sensu* Matschiner (2019) pour réduire au maximum cet effet de biais. Ces arbres intègrent au minimum un représentant de chacune des « lignées » considérées (par exemple, une espèce pour chaque genre), et correspond finalement à une approche très similaire à la stratégie « diversified sampling » *sensu* Höhna *et al.* (2011) expliquée précédemment. Ce biais peut désormais être pris en compte pour certaines analyses. C'est le cas pour l'estimation du taux de diversification sous BAMM. Afin de supprimer le biais d'échantillonnage, nous avons assemblé une matrice de richesse spécifique (= « species-richness matrix ») répertoriant la diversité des espèces (actuelles + fossiles) décrites pour chaque genre. La matrice de richesse spécifique est accessible en annexe (Tableau A18). Nous avons ensuite généré des ratios pour chacun des taxons, correspondant au rapport du nombre d'espèces (par genre) comprise dans la matrice divisé par le nombre d'espèces pour chacun des genres. La matrice de probabilité d'échantillonnage (= « clade-specific sampling probabilities ») est accessible en annexe (Tableau A19). Le ratio du nombre d'espèces actuelles échantillonnées (= comprise dans notre jeu de données) sur le nombre d'espèces myrmicines actuelles indique la « Fraction d'échantillonnage global » ou « Global Sampling Fraction ». La somme des espèces actuelles pour chacun des genres représentés dans notre jeu de données est ensuite divisée par le nombre d'espèces myrmicines actuelles, et indique ce que nous appelons un « taux de représentativité » ou « Backbone Sampling Probability ». Ces taux sont importants car ils servent à paramétrer l'analyse BAMM. D'autre part, le chronogramme généré sous CladeAge (BD-CA1) a été réutilisé pour l'analyse. Nous avons configuré les paramètres en suivant la documentation disponible sur le site BAMM (<http://bamm-project.org>). La fonction 'setBAMMpriors' a été utilisée sous BAMMtools (module fonctionnant sous R) afin d'obtenir des valeurs appropriées pour les priors des taux de spéciation-extinction. La valeur de « shift » a été laissée par défaut (=1). Notre analyse incluait 4 chaînes MCMC pour une longueur de chaînes de 50 millions de générations et une fréquence d'échantillonnage de 1^e4. Un burn-in de 10% a été configuré. Les résultats ont ensuite été obtenus et visualisés à partir de BAMMtools comme suit : nous avons utilisé « computeBayesFactors »

pour identifier le modèle le plus supporté du changement de taux (« rate shift »). À partir de diverses fonctions (‘), les taux en maximum de vraisemblance (MAP ou « Maximum *a posteriori* probability ») (‘getBestShiftConfiguration’), l’intervalle de confiance à 95% (‘credibleShiftSet’) et la densité marginale postérieure moyenne des taux de spéciation (‘phylorate’) ont ensuite été obtenus et visualisés graphiquement (‘plot.bammdata’).

2.9. Exécution des analyses

Les analyses phylogénétiques ont été effectuées à partir des ressources informatiques disponibles au laboratoire de Géosciences et à partir de la plate-forme « CyberInfrastructure for Phylogenetic Research » (CIPRES Science Gateway) développée par [Miller *et al.* \(2010\)](#) et permettant un accès gratuit – mais limité – aux universitaires à de puissantes ressources informatiques de type superordinateur.

2.10. Traitement des résultats

Une analyse préalable des priors (dite « sampling from prior »), effectuée en l’absence du jeu de données, a permis de vérifier que les distributions marginales étaient bien similaires aux calibrations, et que les données étaient assez informatives pour générer des distributions postérieures qui soient différentes des données *a priori*. Nous avons utilisé le logiciel Tracer 1.7.1 ([Rambaut *et al.*, 2018](#)) pour estimer la valeur du « burn-in » par l’atteinte de la stationnarité, et vérifier le mélange (« mixing »). Pour chacune des analyses, nous lançons quatre « runs » indépendants, et le même logiciel a permis de vérifier la convergence et l’inspection des distributions. Le module « MC3 » que nous avons paramétré à 4-8 chaînes a permis d’optimiser grandement la convergence pour l’analyse en topologie libre. Soulignons que l’atteinte de la convergence était bien plus rapide sous CladeAge (combiné au modèle BD) que sous le module Sampled Ancestors (combiné au modèle FBD). Nous avons par la suite combiné les distributions postérieures pour augmenter la valeur ESS de l’ensemble des paramètres pour chaque analyse. Ces valeurs étaient systématiquement supérieures à 5000, en particuliers les valeurs du « posterior », du « likelihood » et du « prior » mais également des calibrations fossiles.

Nous avons utilisé le logiciel LogCombiner 2.6.2 pour combiner les distributions postérieures des « runs » indépendants afin d’augmenter les valeurs ESS des paramètres. Le logiciel TreeAnnotator 2.6.2 a ensuite permis de discriminer les topologies (~30 000 - 100 000) sous le principe du « maximum clade credibility » (MCC). Afin d’éviter le possible effet de valeurs extrêmes, l’âge médian a été systématiquement retenu. Le logiciel FigTree 1.4.4 a enfin permis de visualiser les chronogrammes générés.

Chapitre 4 : Phylogénie

Section : Résultats

3. Résultats

3.1. Maximum de vraisemblance

L'analyse de maximum de vraisemblance réalisée sous BEAST2 à partir du jeu de données concaténé et non partitionné (= unpartitioned concatenated ML approach) est illustré sous forme de cladogramme en figure 69. Pour cette analyse, nous n'avons opéré aucune contrainte monophylétique. Lors des descriptions, nous donnons les valeurs de probabilités postérieures (= « posterior probabilities »), notées « PP », et supportant chacun des nœuds. Le groupe externe n'a pas été figuré pour une meilleure lisibilité de la figure.

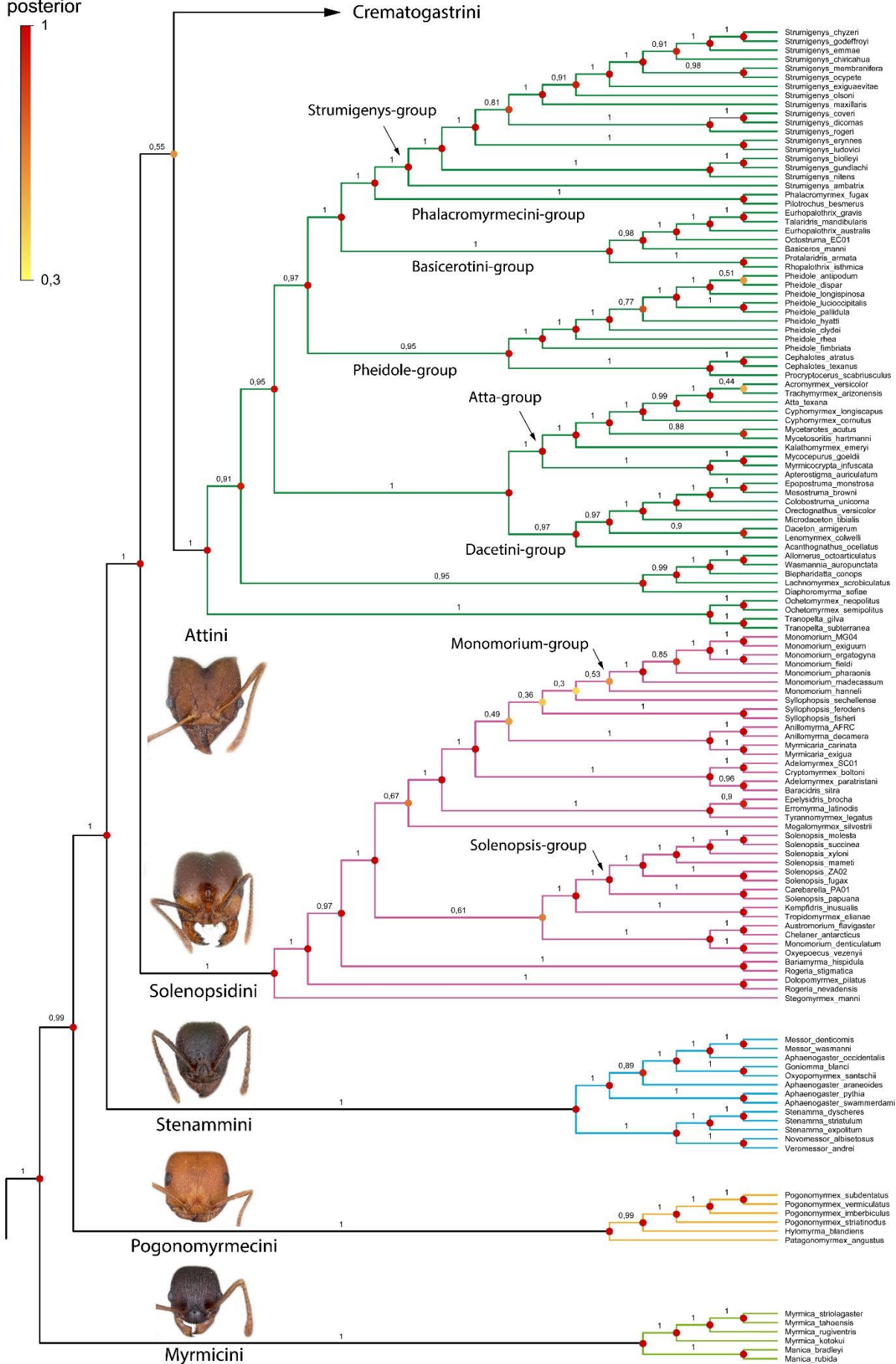
D'un point de vue général, la sous-famille Myrmicinae apparaît comme un groupe monophylétique robuste (PP 1.00). Nous observons la divergence de 6 grandes lignées myrmicines, qui correspondent en substance aux tribus qui ont été redéfinies par [Ward et al. \(2015\)](#). La phylogénie interne de ces lignées est très similaire à ces auteurs dans leur ensemble, avec néanmoins quelques divergences plus ou moins significatives. À la vue de ce constat commun, nous avons décidé de présenter les résultats en réutilisant directement la définition des tribus au sens des précédents auteurs, de la plus « basale » à la plus « dérivée », et nous détaillons uniquement les éléments qui diffèrent de ceux des études précédentes, ou les paraphylies communes restant non résolues.

3.1.1. Clade 1 : Myrmicini

Les genres *Manica* et *Myrmica* forment un groupe monophylétique bien supporté (PP 1.00), et qui apparaît comme étant la lignée sœur du « core Myrmicinae » (*sensu* [Brady et al., 2006](#)), c'est-à-dire du reste de la lignée myrmicine (PP 0.99). De plus, les deux genres apparaissent respectivement monophylétique (PP 1.00). Par le passé, les genres *Pogonomyrmex*, *Hylomyrma*, *Eutetramorium*, *Huberia* et *Secostruma* étaient rattachés au groupe Myrmicini, qui seraient finalement rattachés à d'autres lignées décrites un peu plus bas. La définition de la tribu Myrmicini *sensu* [Ward et al. \(2015\)](#) est donc supportée par cette nouvelle analyse.

Par ailleurs, ce résultat est consistant avec la morphologie très générale de ces fourmis, un aspect qui avait déjà été mis en avant et discuté par [Dlussky & Radchenko \(2009\)](#) en interprétant le genre *Myrmica* comme représentant d'une morphologie possiblement à la base des lignées actuelles. De plus, nous savons que les ouvrières *Myrmica* sont des fourrageuses opportunistes (prédatrices ou charognards) possédant une capacité de reproduction ([Seifert, 1988](#) ; [Elmes, 1991](#) ; [Wardlaw & Elmes, 1998](#)), des attributs vraisemblablement plésiotypiques confortant une position basale dans la phylogénie.

posterior



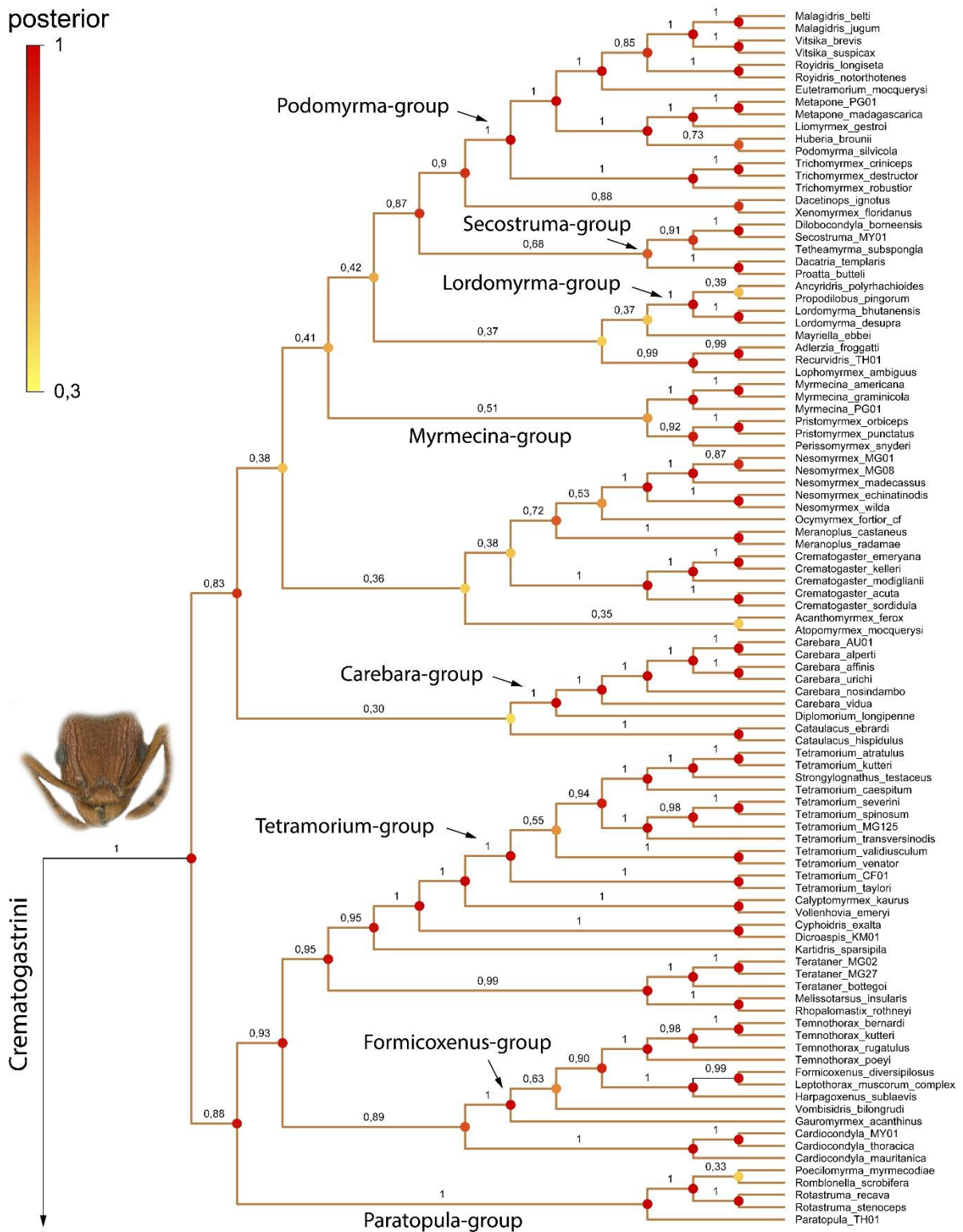


Figure 69. Phylogénie des fourmis Myrmicinae en maximum de vraisemblance (= Maximum Likelihood) sous analyse BEAST2 avec jeu de données de 11 gènes concaténé et non partitionné. Le groupe externe n'a pas été figuré. Les valeurs de probabilités postérieures, constituant les supports de nœuds, sont figurées par un code couleur et annotées en amont de chaque nœud. La barre d'échelle colorimétrique (du jaune au rouge) indique rapidement les valeurs : jaune = 0,3 ; orange > 0,5 ; rouge = 0,8-1,0. Aux vues des résultats sensiblement similaires avec [Ward et al. \(2015\)](#), la définition des tribus au sens de ces auteurs a été réutilisée, et une couleur de branche a été utilisée pour chacune d'entre elles.

3.1.2. Clade 2 : Pogonomyrmecini

Les genres *Pogonomyrmex*, *Hylomyrma* et *Patagonomyrmex* forment un groupe monophylétique robuste (PP 1.00), qui apparaît être la lignée sœur du reste du « core Myrmicinae » (PP 0.99). Le genre *Hylomyrma* est effectivement la lignée sœur de *Pogonomyrmex*, formant un groupe qui a divergé de la lignée néotropicale *Patagonomyrmex*, représenté par *P. angustus*. Ce taxon était encore récemment rattaché au genre *Pogonomyrmex*, mais la paraphylie révélée par [Ward et al. \(2015\)](#) a été ensuite résolue par [Johnson & Moreau \(2016\)](#), par la description du genre *Patagonomyrmex*. Nous confirmons donc les résultats des précédents auteurs vis-à-vis de cette ancienne paraphylie. Le genre *Patagonomyrmex*, géographiquement restreint au sud du Néotropique, constitue la lignée sœur de toutes les pogonomyrmecines.

3.1.3. Clade 3 : Stenammini

La monophylie de ce groupe de 7 genres est très bien supportée (PP 1.00), et le groupe apparaît être la lignée sœur du reste du « core Myrmicinae » (PP. 1.00) à l'exclusion de Pogonomyrmecini. À l'exclusion d'un nœud légèrement moins supporté parmi le genre *Aphaenogaster* (PP 0.89), tous les nœuds sont très bien résolus (PP 1.00). Deux lignées majeures constituent le groupe avec d'un côté les genres *Messor*, *Aphaenogaster*, *Oxyopomyrmex* et *Goniomma*, et de l'autre les genres *Stenamma*, *Novomessor* et *Veromessor*. Nos résultats sont identiques à ceux obtenus précédemment par [Ward et al. \(2015\)](#), si ce n'est une valeur de support plus élevée pour la lignée (*Stenamma*, (*Novomessor*, *Veromessor*)). La définition de la tribu Stenammini *sensu* [Ward et al. \(2015\)](#) est donc supportée par cette nouvelle analyse.

Par ailleurs, nous confirmons la paraphylie du genre *Aphaenogaster*. Les taxons *A. pythia* (Australasie) et *A. swammerdami* (Masagascar) forment un clade séparé de *A. araneoides* (Amérique centrale) et *A. occidentalis* (Néarctique). La paraphylie n'a pas encore été résolue mais la reclassification des lignées divergentes devrait s'effectuer après la publication d'une vaste étude sur la tribu ([M. Branstetter, comm. pers.](#)). En sus, il apparaît que le genre *Messor* forme un clade séparé au sein de la lignée '*Aphaenogaster*'.

3.1.4. Clade 4 : Solenopsidini

La monophylie de ce clade de 21 genres est très bien supportée (PP 1.00) à l'exception de certains nœuds internes, en particulier le placement de groupes de genres autour de *Monomorium* et *Sylophopsis*. Le clade est scindé en deux grandes lignées incluant *Monomorium* pour l'un, et *Solenopsis* pour l'autre. Ces deux lignées sont précédées de quelques lignées bien supportées (PP > 0.97) composées par *Bariamyrra*, *Rogeria*, *Dolopomyrmex*, et *Stegomyrmex*. À noter que le taxon néotropical *Rogeria nevadensis* et *Dolopomyrmex pilatus* forment un clade (PP 1.00), ainsi que le taxon australasien *Rogeria stigmatica* avec *Bariamyrra hispidula* (PP 1.00), confirmant la paraphylie de *Rogeria* conformément à [Ward et al. \(2015\)](#), toutefois la paraphylie reste non résolue. Le genres *Bariamyrra* et

Dolopomyrmex sont monospécifiques et respectivement restreint à l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord, tandis que *Rogeria* est plus diversifié (40 sp.) et réparti depuis le sud des U.S.A. jusqu'en Argentine, avec quelques espèces en Océanie (= Australasie). De ce constat, il apparaît que la lignée australasienne de *Rogeria* appartient finalement à une autre lignée qui a divergé plus tardivement dans un clade composé du genre néotropical *Bariamyрма*. Pourtant, à la vue du contraste de répartition entre *Bariamyрма* et de la lignée australasienne de *Rogeria* (représentée par *R. stigmatica*), il apparaît peu pertinent de synonymiser la lignée sous *Bariamyрма*, d'autant plus que le genre est monospécifique. Étant donné le nombre d'espèces parmi *Rogeria*, les plus simples options de résolution de la paraphylie seront soit de synonymiser *R. stigmatica* (et toute la lignée australasienne) sous *Bariamyрма*, supposant une future étude phylogénétique approfondie du groupe, soit d'établir un nouveau genre pour la lignée australasienne de *Rogeria*. De plus, aux vues de la concentration d'espèces de *Rogeria* au Néotropique (dont *R. nevadensis* fait partie), il serait vraisemblablement plus cohérent d'envisager une synonymie du genre monospécifique *Dolopomyrmex* Cover & Deyrup, 2007 sous *Rogeria* dont l'espèce constituerait une forme dérivée, mais une étude phylogénétique détaillée de ce groupe de genres sera nécessaire pour déterminer la meilleure option.

À la base de la lignée incluant *Solenopsis*, un groupe bien supporté (PP 1.00) est constitué de deux groupes composés des taxons suivants : *Austromorium flavigaster* et *Chelaner antarcticus* (anciennement sous *Monomorium* et rattaché au genre *Chelaner* par Sparks *et al.*, 2019) formant un premier clade (PP 1.00) restreint aux terres australasiennes ; *Monomorium denticulatum* et *Oxyepoecius venezyii* formant un second clade (PP 1.00) restreint au Néotropique. Aux vues de la monophylie de ces deux derniers taxons, nous proposons de synonymiser *M. denticulatum* sous le genre *Oxyepoecus*. Toutefois, *M. denticulatum*, et anciennement de *M. antarcticum*, ne sont certainement pas les seuls taxons mal assignés. Il sera donc crucial de vérifier l'intégralité des espèces décrites sous *Monomorium* en région néotropicale, et particulièrement sur le continent sud-américain, où seules quelques espèces y sont curieusement présentes : *M. bidentatum*, *M. chilense*, *M. latastei*, *M. cekalovici*, *M. brasiliense* et *M. delabiei*. Notre conviction est que le genre *Monomorium* *str. s.* ne serait pas natif du Néotropique, et que ces espèces appartiendraient à une lignée distincte. Le Néotropique paraît pourtant être un habitat adapté à ces fourmis, aux vues de son extrême diversité en Afrotropique.

Au sein de la seconde lignée incluant *Monomorium*, le genre *Adelomyrmex* se montre effectivement paraphylétique, la lignée africaine (A_SC01 [morphotaxon]) correspondant à la lignée sœur de *Cryptomyrmex*. La lignée néotropicale majoritaire (représentée par *A. paratristani*) forme un groupe monophylétique avec *Baracidris* (PP 0.96). Concernant les deux espèces australasiennes (*A. biroi* et *A. hirsutus*) décrites sous *Adelomyrmex*, il sera important de vérifier l'assignation par de nouvelles analyses moléculaires, car le genre est constitué en majorité d'espèces restreintes au Néotropique. Ces deux taxons pourraient être proches de *Cryptomyrmex* ou d'un autre genre.

Le genre *Sylophopsis* apparaît également paraphylétique, bien que *S. ferodens* et *S. fisheri* forment un clade (PP 1.00). La lignée afrotropicale représentée par *S. sechellense* serait potentiellement

divergente de la lignée *Monomorium*. La position relative de ces 3 taxons est identique à [Ward et al. \(2015\)](#), mais le groupe serait la lignée sœur du groupe (*Adelomyrmex+Baracidris+Cryptomyrmex*) d'après ces auteurs, ce qui est très vraisemblable d'après les valeurs de nœuds mal supportées. La monophylie du groupe (anciennement décrit comme le groupe *hildebrandti* sous *Monomorium*) était déjà mal supportée dans l'analyse de ces auteurs (PP 0.66 BS 0.43). Toutefois ce groupe d'espèces possède des traits morphologiques caractéristiques ([Heterick, 2006](#)).

Enfin, le genre *Monomorium* est effectivement paraphylétique avec *M. denticulatum* (dont nous proposons la monophylie sous *Oxyepoecus*), mais si ce taxon est synonymisé, le genre devient monophylétique. Au sein de la lignée *Monomorium*, les nœuds sont bien résolus, à l'exception de la divergence basale avec *M. hanneli* (PP 0.53), mais la position de ce taxon est identique à celle issue des précédents auteurs, avec une valeur de nœud très bien résolue (PP 1.00). Si l'on compare l'ensemble de la lignée avec ces auteurs, seule la position de *M. madecassum* et de *M. pharaonis* est intervertie. Ces espèces sont toutes deux d'origine afrotropicale. La définition de la tribu Solenopsidini *sensu* [Ward et al. \(2015\)](#) est donc supportée par cette nouvelle analyse.

3.1.5. Clade 5 : Attini

La monophylie de ce clade de 39 genres est très bien supportée (PP 1.00), les groupes sont parfaitement résolus à l'exception de deux groupes terminaux (*Acromyrmex - Trachymyrmex* PP 0.44 ; *P. antipodum - P. dispar* PP 0.51). Hormis ces deux exceptions en branche terminale, l'intégralité de l'arborescence est identique aux résultats de [Ward et al. \(2015\)](#).

Le genre *Cyphomyrmex* apparaît effectivement paraphylétique. Le genre *Acromyrmex* est ici le taxon frère de *Trachymyrmex*, et le genre *Atta* apparaît divergeant à la base de ce groupe, mais le clade est faiblement supporté (PP 0.44). Ce dernier serait en fait la lignée sœur de *Trachymyrmex* d'après les fortes valeurs de support des précédents auteurs. [Schultz & Brady \(2008\)](#) avaient notamment montré la difficulté imposée par ces nœuds, car leur topologie était également faiblement supportée.

Dans le quatrième groupe composé des genres *Basiceros*, *Eurhopalothrix*, *Octostruma*, *Protalaridris*, *Rhopalothrix* et *Talaridris* (PP 1.00), le genre *Eurhopalothrix* apparaît paraphylétique. Le taxon néotropical *E. gravis* serait taxon frère du genre *Talaridris* (genre monospécifique) et le taxon australien *E. australis* diverge à la base de ce groupe. La paraphylie du genre figure dans la topologie de [Ward et al. \(2015\)](#), pourtant, celle-ci n'a étonnamment pas été mentionnée par les auteurs et reste à ce jour non résolue. Le genre néotropical *Talaridris* [Weber, 1941](#) est monospécifique, et le genre *Eurhopalothrix* [Brown & Kempf, 1961](#) est composé de 53 espèces actuelles ([Brown & Kempf, 1960](#)). Il serait donc bien plus aisé de synonymiser *Talaridris* sous *Eurhopalothrix* mais ceci est théoriquement proscrit par le principe d'antériorité selon les recommandations du Code International de Nomenclature Zoologique. Toutefois, il serait possible de requérir au principe de renversement de priorité (article 23.9.3, [ICZN, 1999](#)). Bien évidemment, il serait aussi possible de synonymiser seulement le taxon néotropical *E. gravis* sous le genre *Talaridris*, ayant également une répartition restreinte au nord du

Néotropique, malheureusement nous ne connaissons pas l'affinité phylogénétique des nombreuses autres espèces néotropicales qui ont été décrites sous *Eurhopalothrix* et qui pourraient potentiellement être assignées à *Talaridris* ou à un autre genre. La lignée australasienne *Eurhopalothrix* est par ailleurs très diversifiée. Une étude approfondie sur la phylogénie interne du genre *Eurhopalothrix* - et incluant *Talaridris* - permettra de mieux comprendre les affinités phylogénétiques et biogéographiques de ces lignées.

À noter enfin que nous confirmons la paraphylie des anciennes définitions de *Pyramica* et *Strumigenys* puisque des taxons aux longues mandibules (morphes « *Strumigenys* ») sont groupés avec des taxons aux courtes mandibules (morphes « *Pyramica* »), ceci justifiant la synonymie du premier sous le second (Baroni Urbani & De Andrade, 2007), et supportant l'hypothèse que les longues mandibules (« kinetic mandibles ») caractérisent un état dérivé apparu de manière convergente (Bolton, 1999).

La redéfinition de la tribu Attini *sensu* Ward *et al.* (2015) est donc supportée par cette nouvelle analyse.

3.1.6. Clade 6 : Crematogastrini

La monophylie de ce clade composé de 57 genres est très bien supportée (PP 1.00). La topologie des deux premières grandes lignées reste relativement bien résolue (0.83 et 0.88), en revanche certains groupes internes le sont beaucoup moins, en particulier au sein de la lignée incluant les genres *Carebara* et *Lordomyrma*. Néanmoins nous retrouvons tout de même une topologie très similaire aux résultats de Ward *et al.* (2015), avec quelques divergences pour les nœuds faiblement supportés. La tribu Crematogastrini a par ailleurs fait l'objet d'une étude approfondie par Blaimer *et al.* (2018). Nous présentons ici les groupes bien supportés (PP > 0.90) et identiques à ces auteurs, dont nous suivons la topologie. Nous confirmons la définition des groupes de genres suivants (*sensu* Blaimer *et al.*, 2018) :

- *Formicoxenus* (*Formicoxenus*-group) incluant *Cardiocondyla*, *Gauromyrmex*, *Vombisidris*, *Harpagoxenus*, *Leptothorax*, *Formicoxenus* et *Temnothorax*.
- *Paratopula* (*Paratopula*-group) incluant *Paratopula*, *Poecilomyrma*, *Rotastruma* et *Romblonella*.
- *Lordomyrma* (*Lordomyrma*-group) incluant *Lordomyrma*, *Lasiomyrma*, *Propodilobus* et *Ancyridris*. Notre étude n'inclut cependant pas le genre *Lasiomyrma* qui n'avait pas encore été séquencé. Celui-ci ferait partie d'une lignée divergente proche du genre *Ancyridris* d'après Blaimer *et al.* (2018). Le temps de divergence pour ce groupe pourrait donc être légèrement affecté mais l'impact devrait être compensé par la présence d'*Ancyridris*. Notons également que le genre *Lordomyrma* est potentiellement paraphylétique d'après Blaimer *et al.* (2018)⁴⁰.

⁴⁰ Le genre lui-même pourrait par ailleurs faire partie du groupe de genres *Mayriella* d'après l'analyse coalescente de ces mêmes auteurs sous ASTRAL-II (Mirarab & Warnow, 2015).

La topologie des groupes de genres suivants présente quelques différences notables :

- *Crematogaster* incluant *Crematogaster* et *Meranoplus*. Ces genres sont effectivement très proches dans notre topologie, mais celle-ci inclut également les genres *Ocymyrmex* et *Nesomyrmex*. Toutefois le nœud est faiblement supporté (PP0.38), expliquant très probablement la divergence. Pour ce groupe, la topologie issue de [Blaimer et al. \(2018\)](#) est la plus probable.
- *Myrmecina* (*Myrmecina*-group) incluant *Myrmecina*, *Acanthomyrmex*, *Pristomyrmex*, *Perissomyrmex* et *Dilobocondyla*. Les genres *Dilobocondyla* et *Acanthomyrmex* ne figurent pas parmi le groupe dans notre analyse, le premier est situé au sein d'une lignée sœur constituée par le groupe de genres *Secostruma* (PP 0.68), et le second est groupé avec *Atopomyrmex* dans une lignée plus basale (PP 0.35). Ces deux groupes sont peu supportés et confortent une l'assignation de [Blaimer et al. \(2018\)](#). Remarquons que la topologie de [Ward et al. \(2015\)](#) divergeait déjà, puisque le genre *Myrmecina* était inclus dans un groupe composé de *Mayriella*, *Ancyridris*, *Propodilobus* et *Lordomyrma*. Pour ce groupe, la topologie issue de [Blaimer et al. \(2018\)](#) est la plus probable, mais il serait important de revérifier la phylogénie du groupe.
- *Mayriella* incluant *Kartidris*, *Mayriella*, *Tetheamyрма*, *Proatta*, et *Dacatria*. Ce groupe figure disséminé dans notre topologie, et l'est également dans celle de [Ward et al. \(2015\)](#). Les genres *Proatta*, *Dacatria* figurent avec *Tetheamyрма*, mais également avec *Dilobocondyla* et *Secostruma*, mais le groupe est relativement supporté (PP 0.88), expliquant probablement la divergence. Le genre *Kartidris* apparaît quant à lui dans une lignée bien plus éloignée, près de *Dicroaspis* ou *Cyphoidris* (lignée basale de *Tetramorium*), dans une position finalement identique à [Ward et al. \(2015\)](#) et dont le nœud apparaît relativement supporté (PP 0.95). Le genre *Mayriella* figure divergeant avec *Lordomyrma* sous une très faible valeur de support (PP 0.37), dans une position également semblable à [Ward et al. \(2015\)](#). Il est par ailleurs intéressant de noter que l'une des analyses de [Blaimer et al. \(2018\)](#) plaçait *Lordomyrma* comme taxon frère de *Mayriella*. La position de ces clades devra être clarifié, ou en tout cas reconfirmé par une étude focalisée sur ces genres problématiques.
- *Podomyrma* (*Podomyrma*-group) incluant *Lophomyrmex*, *Adlerzia*, *Recurvidris*, *Stereomyrmex* (non inclus), *Trichomyrmex*, *Eutetramorium*, *Royidris*, *Malagidris*, *Vitsika*, *Liomyrmex*, *Metapone*, *Huberia* et *Podomyrma*. Les neufs derniers genres forment effectivement un clade bien supporté (PP 1.00) mais il n'inclut pas *Lophomyrmex*, *Adlerzia* et *Recurvidris* qui forment tous trois un clade (PP 0.99) plus basal dont le nœud est mal supporté (PP 0.37), expliquant la divergence. Pour ce groupe, la topologie issue de [Blaimer et al. \(2018\)](#) est la plus probable.
- *Vollenhovia* incluant *Vollenhovia*, *Indomyrma* (non inclus), *Dacatinops* et *Aretidris*. Dans notre topologie, le genre *Vollenhovia* forme un clade (PP 1.00) avec *Calyptomyrmex*, à la base de la

divergence avec le genre *Tetramorium*, de manière identique à [Ward et al. \(2015\)](#). Par ailleurs le nœud de la divergence et ceux supérieurs sont très bien supportés (PP > 0.95) aussi bien dans notre topologie que dans celle de [Ward et al. \(2015\)](#). La question de l'assignation de *Vollenhovia* à l'un ou l'autre de ces groupes reste donc ouverte.

- *Carebara* (*Carebara*-group) incluant *Diplomorium*, *Carebara*, *Dicroaspis*, *Cyphoidris*, *Tetramorium*, *Melissotarsus* et *Rhopalomastix*. Le groupe se vérifie en grande partie dans notre topologie et celle de [Ward et al. \(2015\)](#), cependant le groupe [*Carebara*+ *Diplomorium*] n'apparaît justement pas appartenir au groupe '*Carebara*' sensu [Blaimer et al. \(2018\)](#) et figure très éloigné de celui-ci. La valeur du nœud supérieur à [*Carebara*+ *Diplomorium*] est en revanche très faible (PP 0.30) ce qui expliquerait la divergence. Toutefois, la topologie de [Ward et al. \(2015\)](#) est également différente et se rapproche grandement de la nôtre, groupant également ces deux genres en les plaçant très éloignés du groupe '*Carebara*' sensu [Blaimer et al. \(2018\)](#). Malheureusement les valeurs de nœuds dans la topologie de [Ward et al. \(2015\)](#) n'étaient pas systématiquement indiqués. Pour ce groupe, la topologie issue de [Blaimer et al. \(2018\)](#) est la plus probable.
- *Cataulacus* incluant *Cardiocondyla*, *Ocymyrmex*, *Nesomyrmex*, *Terataner*, *Atopomyrmex*, *Xenomyrmex* et *Cataulacus*. Dans notre topologie : 1) le genre *Cardiocondyla* est la lignée sœur du groupe *Formicoxenus* mais le nœud est relativement supporté (PP 0.89) ; 2) *Terataner* est groupé avec *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* (PP 0.99) tout comme dans [Ward et al. \(2015\)](#) ; 3) *Nesomyrmex* et *Ocymyrmex* sont regroupés mais la valeur des nœuds supérieurs est faible ; 4) les trois autres genres *Atopomyrmex*, *Xenomyrmex* et *Cataulacus* sont disséminés dans la topologie mais présentent des valeurs de nœuds particulièrement faibles, expliquant la divergence. Pour ce groupe, la topologie issue de [Blaimer et al. \(2018\)](#) est la plus probable.

Enfin, nous confirmons la mise en synonymie des genres *Myrmoxenus* et *Chalepoxenus* sous *Temnothorax*, et de *Anergates*, *Rhoptromyrmex* et *Teleutomomyrmex* sous *Tetramorium*. Par ailleurs, le genre *Strongylognathus* est également synonyme de ce dernier, mais à cause du principe d'antériorité, le statut du taxon n'a pas encore été résolu (pour plus de détails, se référer au 4.3.1.3.3.1. *Remarque nomenclaturale* du chapitre 3 : Taxonomie).

3.1.7. Synthèse

L'analyse phylogénétique des fourmis Myrmicinae en maximum de vraisemblance avec un mode d'analyse différent (GTR + non-partitionné vs. HKY + partitionné pour [Ward et al., 2015](#)) a donné des résultats relativement satisfaisants. Pour 5 des 6 tribus, la phylogénie inférée était rigoureusement la même, bien que quelques nœuds demeuraient faiblement supportés. La phylogénie des Myrmicini,

Pogonomyrmecini et Attini était pleinement résolue (à l'exception de deux taxons terminaux chez les Attini). Quelques nœuds étaient mal supportés parmi la tribu Solenopsidini, et l'une des deux grandes lignées de Crematogastrini était véritablement mal résolue. Toutefois, malgré des nœuds parfois mal supportés, la topologie générale était conforme à plus de 90% aux résultats de [Ward et al. \(2015\)](#). L'aspect de la reproductibilité des analyses étant un enjeu scientifique majeur, la conformation de la majeure partie de nos résultats avec ceux des analyses précédentes ([Ward et al., 2015](#) ; [Blaimer et al., 2018](#)) vient conforter les hypothèses soutenues par les précédents auteurs. Mais surtout, l'analyse montre qu'il est possible de réaliser des analyses phylogénétiques relativement simples, et donner des résultats relativement cohérents suivant la complexité du jeu de données. Il apparaît que pour une majorité des taxons, la topologie était cohérente avec les études des précédents auteurs.

En revanche, ce mode d'analyse a montré ses limites pour la tribu Crematogastrini, et l'étude de [Blaimer et al. \(2018\)](#) a permis de mettre en évidence les difficultés rencontrées liées à la complexité des relations au sein de cette tribu très diversifiée. Néanmoins, quelques nœuds bien supportés dans notre topologie et celle de [Ward et al. \(2015\)](#) diffèrent de la topologie de [Blaimer et al. \(2018\)](#). C'est le cas par exemple de la position topologique du groupe [*Vollenhovia*+*Calyptomyrex*], du groupe *Myrmecina* (dans une moindre mesure), ou encore du groupe de genres *Mayriella* (dont *Lordomyrma*) pour lequel les résultats de [Blaimer et al. \(2018\)](#) étaient déjà contrastés. La position et la phylogénie de ces clades devront donc être clarifiées, et une étude particulière sur ces groupes serait sans doute bénéfique.

Cependant, l'analyse phylogénétique *str. sensu* (= au sens de relation de parenté) n'est pas notre objectif premier. En effet, l'apprentissage de l'élaboration d'une arborescence phylogénétique, via les données moléculaires, n'était qu'une étape préliminaire à notre travail de fond. Par ailleurs, la faible résolution des quelques nœuds complexes ne sera pas un critère déterminant pour la suite de notre travail, puisque nous utiliserons les phylogrammes générés par les précédents auteurs, qui ont l'avantage d'être mieux supportés pour les cas problématiques. L'objectif principal du présent travail développé au sein de ce chapitre reste bel et bien de lever un nouveau regard sur les âges d'apparition et de divergence générés par la phylogénie moléculaire, en proposant une nouvelle lecture, et plus exactement une meilleure considération du registre fossile. La section suivante sera donc focalisée sur les analyses des temps de divergence dont les calibrations ont été détaillées en section *Méthodologie*.

Tableau 13. A. Comparaison des temps de divergence pour les Formicidae et Myrmicinae à partir des principales analyses en stratégie “random sampling” (A) et “diversified sampling” (B), et résultats comparatifs des précédentes études (Moreau *et al.*, 2006; Schmidt, 2013; Moreau & Bell, 2013; Brady *et al.*, 2014; Ward *et al.*, 2015; Borowiec *et al.*, 2019). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d’années. Les valeurs des autres études correspondent soit à la médiane, soit à la moyenne.

A		This study - Random sampling						Moreau <i>et al.</i> (2006)	Schmidt (2013)	Moreau & Bell (2013)	Brady <i>et al.</i> (2014)	Ward <i>et al.</i> (2015)
		BD-CA1	BD-CA2	BD-CA3.1	BD-CA3.2	FBD-SD	FBD-SA	YU-SD				
Formicidae Age (95%HPD)	119 (107-132)	135 (119-154)	146 (128-166)	121 (108-136)	148 (130-168)	164 (145-186)	155 (141-169)	129 (116-141)	149 (139-158)	124 (111-137)	-	
Myrmicinae Age (95%HPD)	88 (80-96)	104 (93-114)	103 (93-115)	89 (81-98)	110 (99-121)	122 (108-137)	107 (100-114)	75 (73-76)	84 (78-90)	86 (82-89)	99 (88-110)	
B		This study - Diversified sampling					Borowiec <i>et al.</i> (2019)					
		BD-CA1-DS1	BD-CA1-DS2	FBD-SD-DS1	FBD-SD-DS2	FBD-SD						
Formicidae* Age (95%HPD)	115 (104-127)	116 (103-130)	133 (118-148)	130 (117-146)	112 (103-123)							
Myrmicinae Age (95%HPD)	84.4 (77.4-92.0)	83.9 (76.5-91.4)	98 (89.6-107.9)	95.6 (87.1-105.1)	61 (51-72)							

3.2. Datation

3.2.1. Remarque préliminaire

- En référence à la stratégie topologique « random sampling » et « diversified sampling », nous utiliserons respectivement l'abréviation -RS et -DS.
- Si aucune de ces abréviations n'est employée (e.g. analyse FBD-SD), la stratégie concernée par défaut est toujours le « random sampling ».
- Les valeurs d'âge indiquées correspondent à la médiane, et celles qui suivent entre parenthèses correspondent à l'intervalle 95% HPD, exception faite des comparaisons avec d'autres auteurs.
- Aux vues des estimations réalisées en tip-dating (FBD-SA), nous préférons ne pas les prendre en compte dans la présentation des résultats. L'estimation tip-dating des âges du groupe Formicidae, Myrmicinae et des tribus (Tableaux 13A et 14) a tout de même été figurée et les âges sont quant à eux discutés en section 4.2. *Effet(s) des modes de calibration.*

3.2.2. Formicidae

Bien que le groupe Formicidae n'est pas le sujet principal de l'étude, il est intéressant de comparer brièvement l'estimation de l'âge d'apparition au regard des précédentes études (Moreau *et al.*, 2006 ; Schmidt, 2013 ; Moreau & Bell, 2013 ; Brady *et al.*, 2014 ; Ward *et al.*, 2015 ; Borowiec *et al.*, 2019). Les résultats pour les Formicidae et Myrmicinae suivants les différents modes d'analyse ont été compilés en tableau 13 (A, random sampling ; B, diversified sampling). Concernant l'apparition des Formicidae, les âges médians oscillent entre -115 Ma (BD-CA1-DS1) et -148 (FBD-SD). Les estimations varient grandement suivant les modes de calibration, toutefois elles sont comprises dans le spectre des valeurs des précédentes estimations, allant de -112 Ma (Borowiec *et al.*, 2019) à -155 Ma (Moreau *et al.*, 2006). Il est par ailleurs intéressant de remarquer que l'analyse de référence (BD-CA1) donne une estimation très similaire qu'elle que soit la stratégie adoptée, avec une valeur médiane de -119 Ma (RS) et -115 Ma (DS). Ces valeurs sont de surcroît très proches de celles récemment estimées par Borowiec *et al.* (2019) et Kolbmann (2020) (*ca.* -112 Ma). Il est certain qu'une apparition aux alentours de 110-120 Ma est tout à fait vraisemblable, puisque quelques sous-familles actuelles sont attestées avant le Paléocène, et les lignées éteintes, présumées basales, restreintes au Crétacé Supérieur. Toutefois, en dépit du fait que chacune des lignées de formicidés est représentée et calibrée, nous pensons que le groupe-externe n'est pas assez conséquent pour en tirer des conclusions, car d'après nos observations, il est possible que la divergence des lignées de formicidés soit sous-évaluée. Selon nous, il sera crucial d'intégrer les données paléontologiques désormais disponibles (taux d'échantillonnage, de diversification, etc.) dans une approche comparative sous différents modes de calibration et stratégies de sélection topologique, avec un nombre plus important de calibrations.

Tableau 14. Comparaison des temps de divergence des principales lignées Myrmicinae (= tribus *sensu* Ward *et al.*, 2015) en stratégie “random sampling” (A) et “diversified sampling” (B), et résultats comparatifs (dernière colonne) avec Ward *et al.* (2015). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d’années. Le groupe ‘Core Myrmicinae’ inclus toutes les tribus à l’exception des Myrmicini.

A	This study - Random sampling												Ward <i>et al.</i> (2015)	
	BD-CA1		BD-CA2		BD-CA3.1		BD-CA3.2		FBD-SD		FBD-SA		Standard	
	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD
Core Myrmicinae	85.3	77.5-92.1	99.9	90.8-110.3	99.6	89.3-110.1	86.1	78.8-94.3	106.8	96.7-117.0	118.3	106.3-133.3	95.4	85.2-106.0
Crematogastrini	66.3	62.3-70.7	80.1	74.1-86.7	74.8	69.1-81.2	66.6	62.3-71.2	82.9	74.0-87.0	90.7	81.2-101.2	70.8	64.1-77.9
Attini	62.6	55.8-68.8	75.2	66.5-84	72.5	65.1-79.6	62.3	55.4-68.7	82.2	74.0-90.3	89.1	78.8-100.2	67	59.2-75.4
Solenopsidini	66.4	59.4-72.4	79.3	69.9-88.8	76.4	68.8-84.6	66.6	59.6-73.4	85.1	76.9-94.3	91.6	80.8-104.5	71.1	62.4-79.7
Stenammini	47.5	40.8-55.3	58.8	50.7-69.3	54.6	45.9-64.5	49.6	42.4-58.5	65.1	56.1-76.4	68	57.4-81.5	52.9	48.1-58.6
Pogonomyrmecini	44.1	33.9-55.2	48.3	35.4-64.6	53.3	40.5-67.6	46	35.2-58.9	61.7	48.0-76.2	71.8	55.4-89.7	54.3	43.7-66.1
Myrmicini	38.3	34.1-44.1	38.8	34.4-46.1	40.4	34.5-49.6	38.4	34.2-45.8	48.9	39.8-60.8	44.2	35.0-59.5	52.3	45.3-61.0

B	This study - Diversified sampling							
	BD-CA1-DS1		BD-CA1-DS2		FBD-SD-DS1		FBD-SD-DS2	
	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD
Core Myrmicinae	81.4	74.6-88.6	80.4	73.6-87.9	94.8	86.4-103.9	92.0	84.1-101.0
Crematogastrini	63.7	60.3-67.3	62.8	59.4-66.4	74.2	68.8-80.4	71.3	66.6-76.6
Attini	56.6	49.8-63.4	54.9	47.7-62.1	72	64.9-79.7	69.3	62.6-76.0
Solenopsidini	62.2	55.4-68.6	60.9	53.8-67.6	74.9	67.3-82.7	71.8	64.4-79.3
Stenammini	46.8	40.1-54.2	48.1	40.6-56.6	61.5	52.5-70.4	60.7	52.8-68.9
Pogonomyrmecini	39.9	30.8-50.6	39.8	29.2-50.7	54.4	44.2-66.1	53.5	42.7-65.7
Myrmicini	38.2	34.1-44.1	39.2	34.3-45.1	47.9	39.7-59.1	48.5	39.6-59.6

3.2.3. Myrmicinae

3.2.3.1. Lignée basale

En ce qui concerne les Myrmicinae, l'intervalle d'apparition est situé entre -88.1 Ma (80.3-95.7)⁴¹ (BD-CA1) et -110.0 Ma (99.6-121.0) (FBD-SD) en « random sampling » et -83.9 (76.5-91.4) (BD-CA1-DS2) et -98 Ma (89.6-107.9) (FBD-SD-DS1) en « diversified sampling », correspondant à un intervalle respectif de 22 et 14 millions d'années. Les estimations basses correspondent à l'analyse de référence CladeAge, et sont légèrement supérieures à celles inférées par [Moreau & Bell \(2013\)](#) (-84 Ma) et [Brady et al. \(2014\)](#) (-86 Ma). Les plus fortes estimations correspondent à l'analyse FBD, dont les estimations -RS sont finalement proches de [Moreau et al. \(2006\)](#), (110 vs. 107) et les estimations -DS retombent exactement sur la valeur de [Ward et al. \(2015\)](#). Les valeurs inférées par les analyses de référence BD-CA1 et FBD-SD-DS1 confortent un intervalle d'apparition situé entre les estimations basses de [Moreau & Bell \(2013\)](#) + [Brady et al. \(2014\)](#) d'un côté (84-86 Ma), et l'estimation de [Ward et al. \(2015\)](#) (98 Ma). En revanche, elles contrastent particulièrement avec les dernières estimations de [Borowiec et al. \(2019\)](#) proposant une apparition beaucoup plus jeune, la situant à -61⁴² Ma.

Concernant les estimations FBD-SD, elles situent une apparition aux alentours de -110 (99-121) en « random sampling » et -95.6 (87-105) en « diversified sampling ». Sous une même topologie (-RS) et une distribution inférieure, les âges estimés s'avèrent tout de même un peu plus anciens que ceux obtenus par [Ward et al. \(2015\)](#) (99 Ma ; 88-110). Plus intéressant encore, les âges -DS retombent sensiblement sur des valeurs similaires à ces auteurs, avec une médiane respective à -98 (90-108) (-DS1) et -96 Ma (87-105) (-DS2). Les valeurs inférées sont même légèrement plus restreintes de quelques millions d'années. À partir d'un nombre de taxons fossiles plus conséquent, une calibration plus jeune (allant de 10 à 20 Ma), un modèle plus complexe (FBD+GTR vs. Yule+HKY), et deux stratégies topologiques distinctes, les âges estimés sont soit équivalents, soit légèrement supérieurs. Ce constat conforte grandement la vraisemblance d'un âge d'apparition au moins équivalent aux estimations CladeAge, sinon aux estimations légèrement supérieures en FBD-DS, proches ou équivalentes aux estimations de [Ward et al. \(2015\)](#). Dans une même idée, les âges CladeAge 2 et 3.1 sous différents modes de calibration sont particulièrement intéressants : les âges BD-CA2 (calibration du groupe-couronne) et BD-CA3.1 (taux d'échantillonnage 0.02-0.03) situent une apparition vers -104 Ma (93-114), retombant sur les âges FBD-DS1. L'écart d'âge entre certains modes de calibration reste tout de même relativement important et nous en discutons en section 4.2. *Effet(s) des modes de calibration.*

⁴¹ Les valeurs indiquées entre parenthèse correspondent au 95% HPD.

⁴² Nous expliquons, comparons et discutons les estimations faites par [Borowiec et al. \(2019\)](#) en section 4.1. *Datation.*

Tableau 15. Comparaison des temps de divergence tribus Myrmicini, Pogonomyrmecini et Stenammini en stratégie “random sampling” et « diversified sampling 1 » (-DS1), et résultats comparatifs (dernière colonne) avec [Ward et al. \(2015\)](#). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d’années. Le groupe de genres *Aphaenogaster* inclus les genres *Aphaenogaster*, *Goniomma*, *Oxyopomyrmex* et *Messor*. Les taxons calibrés apparaissent en gras.

Taxa	This study - Random & diversified (DS1) sampling												Ward et al. (2015)	
	BD-CA1		BD-CA2		BD-CA3.1		BD-CA3.2		FBD-SD		FBD-SD-DS1		Standard	
	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD
Myrmicini														
<i>Manica</i>	4.6	1.7-8.7	5.7	1.8-12.0	5.1	2.1-9.5	4.6	1.6-9.0	6.4	2.8-12.6	5.5	2.1-10.5	5	-
<i>Myrmica</i>	7.2	4.2-11.5	9.2	4.7-15.4	8.6	4.7-12.2	7.2	3.9-11.2	10.5	6.4-17.0	7.6	3.0-14.6	7.5	-
Pogonomyrmecini														
<i>Pogonomyrmex</i>	25.9	18.5-34.1	27.9	18.6-39.5	31.5	22.1-41.9	27.0	18.4-36.1	37.8	26.4-50.2	31.7	18.6-43.8	32	22-42
<i>Pogonomyrmex-Hylomyrma</i>	37.9	30.4-48.3	40.3	30.6-54.0	46.9	35.1-60.0	39.9	30.1-50.4	54.3	42.2-67.7	49.0	39.9-59.7	48	39-58
Stenammini														
<i>Aphaenogaster</i> genus-group	43.4	37.0-51.2	52.2	46-60.5	49.6	41.3-58.8	45.2	37.5-53.2	58.2	49.5-69.7	55.5	46.2-64.7	48	44-54
<i>Goniomma-Oxyopomyrmex</i>	25.6	24.1-28.7	26.3	24.1-30.6	26.3	24.1-30.9	25.7	24.1-29.2	28.2	24.6-34.6	27.9	24.6-33.7	14.5	-
<i>Stenamma</i>	26.1	15.6-37.7	38.8	34.4-45.1	30.5	17.9-43.7	27.9	15.8-39.6	39.6	24.4-53.9	39.6	24.5-53.9	30	18-42.5
<i>Novomessor-Veromessor</i>	27.3	24.1-32.5	29.9	24.5-36.4	28.7	24.2-35.3	27.6	24.1-33.1	41.2	36.8-46.9	40.6	36.4-45.9	15	-

3.2.3.2. Tribus

Les estimations de l'âge d'apparition des 6 tribus Myrmicinae (*sensu* Ward *et al.*, 2015) et de leurs principaux genres sont donnés respectivement en tableau 14 (A, random sampling ; B, diversified sampling) et en tableaux 15 à 18. Les âges estimés pour chacun des modes d'analyse montrent sensiblement la même tendance que les écarts constatés pour le groupe Myrmicinae. C'est pourquoi, pour les âges références, nous nous restreindrons à l'intervalle d'âge inféré entre BD-CA1 et FBD-SD-DS1 (figurés en rouge), et nous préciserons le mode d'analyse si un âge différent était utilisé ou discuté.

3.2.3.2.1. Myrmicini (Tableau 15)

L'âge d'apparition du groupe Myrmicini est estimé entre -38 Ma (34-44 Ma) et -48 Ma (40-59 Ma), ce qui est inférieur à l'âge estimé par Ward *et al.* (2015) situant une apparition aux alentours de -52 Ma (45-61 Ma). La forte différence des âges CladeAge pourrait toutefois s'expliquer par le faible échantillonnage de la tribu et l'âge utilisé (34-38 Ma, d'après les recommandations de Aleksandrova & Zaporozhets, 2008) pour la seule calibration *Myrmica* dans l'ambre de la Baltique (Dlussky & Rasnitsyn, 2009), tandis que Ward *et al.* (2015) ont utilisé un âge minimal de -42 Ma (médiane à -60 Ma). Les âges BD-CA2 inférés (-39 Ma, 34-46 Ma) sont d'ailleurs retombés sur les âges de référence. Cependant, les âges FBD se recoupent pour chacune des analyses (random et diversified) et supportent un âge aux alentours de -48 Ma. Ces observations confortent l'idée que le groupe-couronne Myrmicini est encore plus jeune que ce qui avait été estimé par les précédents auteurs.

Concernant les représentants actuels des genres *Manica* et *Myrmica* (Tableau 15), les âges d'apparition respectifs sont estimés entre -5 et -6 Ma pour le premier, et entre -7 et -8 Ma pour le second. Ces valeurs sont identiques aux précédentes estimations, et indiquent une apparition particulièrement jeune, à la fin du Miocène. Par ailleurs, les âges FBD-SA ne situent pas l'apparition de *Manica* au-delà de -6 Ma (3-12 Ma), et de *Myrmica* au-delà de -11 Ma (7-16 Ma).

3.2.3.2.2. Pogonomyrmecini (Tableau 15)

L'âge d'apparition du groupe Pogonomyrmecini est estimé entre -44 Ma (34-55 Ma) et -54 Ma (44-66 Ma). L'estimation sous CladeAge est inférieure à l'âge estimé par Ward *et al.* (2015) mais l'estimation FBD est rigoureusement identique à ces auteurs. Une apparition entre ces deux intervalles est donc supposée. Cette tribu présente d'ailleurs les intervalles de confiance les plus élevés du groupe (*ca.* 21 Ma), toutes analyses confondues, ce qui était déjà le cas pour ces auteurs. L'estimation sous CladeAge et sous FBD n'a pas permis de restreindre véritablement l'âge d'apparition dans un intervalle parfaitement corrélé, toutefois considérer une apparition comprise dans l'intervalle entre les deux médianes (54-44) nous paraît pertinente. Un échantillonnage plus conséquent de taxons actuels pourrait permettre à termes de réduire cet écart.

Tableau 16. Comparaison des temps de divergence des principaux genres Solenopsidini en stratégie “random sampling” et « diversified sampling 1 » (-DS1), et résultats comparatifs (dernière colonne) avec Ward *et al.* (2015). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d’années. *Monomorium** inclus tous les taxons du genre à l’exception du taxon paraphylétique *M. denticulatum*. Les taxons “*M. asian*” et “*M. african*” correspondent respectivement à la lignée asiatique et africaine du genre, représentée par *M. pharaonis* et *M. exiguum*. Le groupe de genres *Adelomyrmex* inclus *Adelomyrmex*, *Baracidris* et *Cryptomyrmex*. Le groupe de genres *Epelysidris* inclus *Epelysidris*, *Erromyrma* et *Tyrannomyrmex*. Le groupe de genres *Austromorium* inclus *Austromorium*, *Chelaner*, *Oxyepoecus* et *M. denticulatum*. Pour les âges FBD-DS1, les valeurs des taxons annotés « ** » proviennent de l’analyse FBD-SD-RS (random sampling). Les taxons calibrés apparaissent en gras.

Taxa	This study - Random & diversified (DS1) sampling												Ward <i>et al.</i> (2015)	
	BD-CA1		BD-CA2		BD-CA3.1		BD-CA3.2		FBD-SD		FBD-SD-DS1		Standard	
	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD
Solenopsidini														
<i>Adelomyrmex</i> genus-group	34.9	28.1-41.6	39.6	30.4-49.1	41.2	33.9-48.7	34.7	28.1-41.3	48.3	39.5-57.5	42.2	34.9-49.7	35	27-43
<i>Sylophopsis</i>	39.1	32.9-45.5	44	34.4-54.1	46	39.4-53.2	38.9	32.6-45.0	53.1	44.4-61.6	44.3	35.4-52.4	48	36-52
<i>Monomorium</i>*	38.8	33.4-44.8	42.6	36.5-50.4	45.4	39.1-52.3	38.9	33.7-44.4	53.1	45.9-61.2	41.3	30.9-50.8	42	34-48
<i>Monomorium</i> asian**	25.6	21.6-30.2	27.8	22.5-33.9	29.7	23.9-34.3	25.3	20.8-29.9	35.5	29.2-42.1	35.5	29.2-42.1	24	17-29
<i>Monomorium</i> african**	17.8	16.1-21.0	18.7	16.1-22.7	18.8	16.2-22.8	17.8	16.1-20.8	23.6	20.2-28.1	23.6	20.2-28.1	12	-
<i>Anillomyrma</i>	13.6	6.8-22.2	15.7	7.0-25.9	15.9	8.4-24.9	13.4	7.0-21.2	20.5	10.3-30.9	17.3	9.1-27.1	15	-
<i>Myrmecaria</i>	16.6	14.2-20.5	17.2	14.2-22.4	18	14.2-23.7	16.6	14.1-20.7	30.2	23.3-38.3	28.0	22.0-35.0	12	-
<i>Anillomyrma</i> - <i>Myrmecaria</i>	39.1	32.5-45.9	44.4	35.3-53.5	45.9	38.8-53.0	39.1	33.1-45.6	53.6	45.6-62.3	47.0	40.2-54.1	44	30-52
<i>Epelysidris</i> genus-group	40.8	32.7-48.3	46.8	35.4-57.4	47.8	39.5-55.6	40.7	32.6-48	55.1	45.3-65.5	48.1	39.3-56.0	45	35-53
<i>Solenopsis</i> dominican**	20.8	18.3-24.1	22.0	18.6-26.2	22.6	19.0-26.8	20.9	18.3-24.2	29.5	24.4-35.6	29.5	24.4-35.6	15	-
<i>Solenopsis</i>	39.6	33.4-46.5	45.6	36.9-55.5	45.1	37.4-52.6	39.6	33.0-46.2	53.6	45.3-61.9	39.0	28.7-49.2	39	31-47
<i>Kempfidris</i> - <i>Tropidomyrmex</i>	13.6	5.9-23.1	16.5	6.4-31.3	15.8	7.8-26.2	13.3	6.1-24.7	20.7	9.7-35.4	17.7	8.2-30.0	15	-
<i>Austromorium</i> genus-group	47.8	40.8-55.5	55.5	44.2-65.4	55.6	48.0-62.8	47.7	39.6-54.3	63.6	55.6-72.9	55.3	47.3-62.5	52	43-59

Concernant les lignées actuelles, les genres *Pogonomyrmex* et *Hylomyrma* apparaissent avoir divergé beaucoup plus tôt que les genres Myrmicini. En revanche, l'apparition des Pogonomyrmecini serait située entre celle des Myrmicini et Stenammini d'après nos estimations, alors que les précédents auteurs la situaient légèrement plus ancienne que ces deux tribus. En outre, nos estimations apparaissent désormais plus cohérentes avec le registre fossile puisque l'une des plus anciennes myrmicines attestées appartient aux Stenammini (*A. dluskyana* ; ca. -47 Ma) alors que les plus anciennes compressions assignées à *Pogonomyrmex* sont beaucoup plus jeunes (*P. fossilis* ; ca -34 Ma).

3.2.3.2.3. Stenammini (Tableau 15)

L'âge d'apparition du groupe Stenammini est estimé entre -48 Ma (41-55 Ma) et -61 Ma (53-69 Ma), un intervalle rigoureusement proche de [Ward et al. \(2015\)](#) qui situaient une apparition entre -48 et -59 Ma. Ces auteurs avaient toutefois utilisé des âges bien supérieurs pour *Aphaenogaster* et *Stenamma* (-42 vs -34).

Concernant les lignées actuelles, l'âge d'apparition estimé du groupe de genres *Aphaenogaster* (*Aphaenogaster* genus-group) et du genre *Stenamma* est également proche des âges inférés par l'étude précédente, avec des valeurs situées respectivement entre -43 et -55 Ma pour le premier (vs. -48), et -26 et -39 Ma pour le second (vs. -30 Ma). En revanche, la divergence du genre *Goniomma* et *Oxyopomyrmex* apparaît bien plus ancienne que la précédente estimation (ca. -14.5 Ma) puisque nous la situons entre -25 et -26 Ma. Par ailleurs, les analyses FBD-SA ne situent pas la divergence au-delà de -29 Ma (24-36 Ma). De même, la divergence entre *Novomessor* et *Veromessor* est estimée environ aux mêmes âges, (27-29 Ma), une estimation qui était également deux fois plus jeune par les précédents auteurs.

La calibration de nouvelles lignées (e.g. *Goniomma* et *Veromessor*) a effectivement repoussé l'âge d'apparition de ces genres mais ne semble pas avoir eu un impact significatif sur l'estimation des nœuds supérieurs, puisque l'âge pour la tribu reste légèrement inférieur aux précédentes estimations. En réalité, leur effet est nécessairement présent mais celui-ci est vraisemblablement masqué par l'effet compensatoire des anciennes valeurs d'âge surestimées. L'addition de taxons fossiles est tout de même venue préciser les âges internes de la lignée, et confortent l'âge d'apparition de la tribu entre -50 et -60 Ma.

3.2.3.2.4. Solenopsidini (Tableau 16)

L'âge d'apparition du groupe Solenopsidini est estimé entre -66 Ma (59-72 Ma) et -75 Ma (67-83 Ma), des valeurs comprises dans l'intervalle d'âge estimé par [Ward et al. \(2015\)](#) situant une apparition aux alentours de -71 Ma (62-80 Ma).

Concernant les principaux genres, l'apparition nouvellement calibrée de *Monomorium* est située entre -39 et -41 Ma (vs. -42 Ma), et *Solenopsis* entre -40 et -39 Ma (vs. -39 Ma), retombant sur des valeurs similaires aux précédents auteurs.

Tableau 17. Comparaison des temps de divergence des principaux genres Attini en stratégie “random sampling” et « diversified sampling 1 » (-DS1), et résultats comparatifs (dernière colonne) avec [Ward et al. \(2015\)](#). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d’années. Le groupe de genres *Trachymyrmex* inclus les genres *Trachymyrmex*, *Atta* et *Acromyrmex*. Les taxons calibrés apparaissent en gras.

Taxa	This study - Random & diversified (DS1) sampling												Ward et al. (2015)	
	BD-CA1		BD-CA2		BD-CA3.1		BD-CA3.2		FBD-SD		FBD-SD-DS1		Standard	
	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD
<i>Attini</i>														
<i>Cephalotes</i>	20	16.3-24.4	20.7	16.3-26.6	21.6	16.6-28.0	19.9	16.3-24.5	28.7	21-38.1	27.7	20.7-37.2	25	18-33
<i>Pheidole</i>	36.5	28.0-44.8	45.5	38.6-54.4	41.3	32.2-51.2	36.5	28.5-44.9	49.1	37.7-61.6	32.3	17.8-48.3	35	25-47
<i>Pheidole-group</i>	52.6	45.0-59.5	63.8	54.7-73	62.2	54.3-70.0	52.2	43.8-59.4	71.1	61.7-80.3	62.8	54.8-70.8	57	50-67
<i>Strumigenys</i>	33.8	28.8-39.5	39.6	32.6-47.6	38.8	32.4-44.6	33.8	28.4-38.9	48.6	41.8-55.4	29.9	22.1-38.5	33	27-39
<i>Trachymyrmex</i> genus-group	17.6	16.5-22.1	19.7	16.7-23.5	20.3	16.8-24.4	18.8	16.6-21.6	20.9	16.7-27.3	19.9	16.7-24.6	15	-
<i>Ochetomyrmex</i>	12.2	5.8-22.2	14.8	5.5-27.6	13.9	6.2-24.5	12.7	4.8-22.4	19.2	7.5-32.9	16.3	7.2-29.6	13	-
<i>Tranopelta</i>	14.1	6.4-23.8	16.3	6.5-29.7	15.6	7.8-26.0	14.2	5.9-24.2	19.9	9.5-33.1	18.2	8.0-31.7	15	-
<i>Ochetomyrmex</i> - <i>Tranopelta</i>	40.6	27.4-52.7	48	30.1-66.3	46.4	32.4-61.6	40.4	27.0-53.1	54.0	36.9-70.2	49.4	34.5-62.5	42.5	29-56

En revanche, pour les lignées internes de ces deux genres, leurs apparitions sont repoussées de quelques unités, puisque les âges des lignées africaine et asiatique de *Monomorium* sont situés entre -18 et -24 Ma pour la première (vs. -12 Ma), et entre -26 et -36 Ma pour la seconde (vs. -24 Ma). L'âge d'apparition de la lignée 'caraïbe' *Solenopsis* est quant à elle estimée entre -21 et -30 Ma (vs. -15 Ma). Toutefois cette divergence est à considérer avec précaution car les précédents auteurs ont calibré le MRCA entre *S. xyloni* et *S. papuana*.

Concernant le genre *Myrmicaria* (calibration Zhangpu, ca -15 Ma), l'âge d'apparition est estimé entre -17 et -28 Ma, ce qui est désormais cohérent avec les observations faites à partir du registre fossile, puisqu'il était précédemment estimé à -12 Ma par [Ward et al. \(2015\)](#). L'âge CladeAge nous paraît en revanche relativement jeune (14.2-20.5) aux vues de la morphologie dérivée du taxon de Zhangpu. Les valeurs inférées sont pourtant difficilement imputables à un problème d'échantillonnage, puisque le genre n'est pas excessivement diversifié (ca. 80 sp.) et les deux lignées biogéographiques ont été échantillonnées. Les âges FBD (RS ou DS) donnent tous deux une valeur supérieure de 10 millions d'années, estimant une apparition du groupe entre -22 et -35 Ma, ce qui nous paraît finalement plus plausible.

Pour l'ensemble des lignées non calibrées, l'âge d'apparition est généralement équivalent aux précédentes estimations, toutefois les intervalles sont généralement d'avantage restreints de 5 à 10 millions d'années. L'âge des lignées calibrées a quant à lui majoritairement été repoussé de plusieurs millions d'années, pour un intervalle d'apparition également réduit.

3.2.3.2.5. Attini (Tableau 17)

L'âge d'apparition du groupe Attini est estimé entre -63 Ma (56-69 Ma) et -72 (65-80 Ma), des valeurs comprises dans l'intervalle de [Ward et al. \(2015\)](#) qui situaient une apparition aux alentours de -67 Ma (59-75 Ma).

Concernant les lignées actuelles, l'intervalle des âges références CladeAge et FBD-DS retombe sensiblement sur les précédentes estimations. L'âge d'apparition des principaux genres *Pheidole* et *Strumigenys* est estimé entre -32 et -37 Ma pour le premier (vs. -35 Ma), et entre -30 et -34 Ma pour le second (vs. -33 Ma). Nous avons nouvellement calibré l'origine de la lignée asiatique de ces deux genres (calibration Zhangpu, ca. -15 Ma), mais ceux-ci n'ont pas repoussé les âges du groupe-couronne. Cependant, [Ward et al. \(2015\)](#) avaient calibré le nœud basal du genre *Strumigenys* (avec *S. ambatrix*) tandis que nous n'avons pas calibré le groupe-couronne. Sans contrainte sur le nœud basal, les résultats confortent donc ces mêmes âges d'apparition. Par ailleurs, les âges FBD-SD-DS1 paraissent relativement faibles (-29.9 Ma ; 22.1-38.5) au regard des âges CladeAge (-33.8 Ma ; 28.8-39.5), et constituent même les seuls âges inférieurs à ceux-ci pour la tribu. Ces résultats sont particulièrement intéressants car le genre *Strumigenys* est pourtant le taxon le plus représenté dans la topologie en random-sampling (18 taxons). L'analyse FBD-SD-RS situe quant à elle une apparition à -48 Ma (41.8-55.4), des valeurs grandement supérieures aux estimations faites en diversified sampling.

Tableau 18. Comparaison des temps de divergence des principaux genres Crematogastrini en stratégie “random sampling” et « diversified sampling 1 » (-DS1), et résultats comparatifs (dernières colonnes) avec [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d’années. Le taxon *Tetramorium** inclus le genre *Strongylognathus*. Les taxons calibrés apparaissent en gras.

Taxa	This study - Random & diversified (DS1) sampling										Ward et al. (2015)		Blaimer et al. (2018)
	BD-CA1		BD-CA2		BD-CA3.1		BD-CA3.2		FBD-SD-DS1		Standard		Standard
	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age	95% HPD	Age
<i>Crematogastrini</i>													
<i>Podomyrma-Huberia</i>	34.3	27.3-40.7	37.2	28.0-48.4	41.2	32.7-49.7	34.8	27.8-41.5	44.8	36.4-52.2	43	34-53	-
<i>Trichomyrmex</i>	15.2	8.3-22.9	21.9	16.6-27.7	17.1	10.1-25.2	14.9	8.5-22.7	18.2	8.4-30.4	17	-	21.3
<i>Nesomyrmex</i>	26.9	20.1-34.5	30.1	20.9-40.6	33.9	25.7-42.3	26.6	20.3-34.0	34.2	25.6-43.2	37	27-47	40.5
<i>Cataulacus</i>	18.7	16.2-22.5	19.5	16.3-24.1	21.4	16.7-26.8	18.9	16.2-22.9	20.7	19.0-24.9	13	-	-
<i>Carebara</i>	33.4	28.0-39.4	39	34.6-44.7	41.3	34.4-49.0	33.5	28.0-39.5	35.0	26.6-44.5	45	35-51	46.8
<i>Crematogaster</i>	28.2	22.8-35.0	36.6	38.3-51.4	33.2	25.7-41.3	28.3	22.6-35.5	24.6	17.3-35.5	35	27-43	39.3
<i>Meranoplus</i>	17.2	14.2-22.2	18.1	14.2-24.9	19.7	14.7-27.1	17.2	14.3-22.0	19.9	15.5-27.6	17	10--27	23.0
<i>Pristomyrmex</i>	24.8	15.0-36.3	38.6	34.4-44.5	29.5	18.3-42.4	24.2	14.5-34.2	32.1	20.2-45.3	28	18-40	30.9
<i>Lordomyrma</i>	17.2	11.2-25.2	19.4	14.4-27.1	21.5	12.8-31.2	16.7	10.9-23.9	26.4	15.8-38.5	23	13-34	-
<i>Proatta-Dacatria</i>	33.5	16.4-50.8	27.7	15.1-49.3	45.4	26.9-62.4	27.6	15.9-43.3	53.2	40.3-64.0	52	38-64	50.4
<i>Tetramorium</i> *	22.8	18.5-27.3	56.4	54.2-59.1	24.5	19.9-30.0	23.2	18.4-28.5	24.9	12.9-37.6	20	-	24.9
<i>Cardiocondyla</i>	27.2	21.0-34.0	31.4	22.0-43.0	27.3	21.8-33.0	27.5	20.0-34.1	22.0	15.7-30.8	20	13-28	27.9
<i>Melissotarsus-Rhopalomastix</i>	24.9	19.8-32.4	24.7	19.4-32.5	32.3	23.3-42.8	24.9	20.5-32.1	40.7	32.6-49.8	38	27-50	46.5
<i>Temnothorax</i>	19.5	16.4-23.0	37.6	34.8-41.3	21.2	16.7-27.0	19.7	16.3-23.6	28.3	21.1-36.5	24	18-30	19.0

Quant à *Pheidole*, nous avons utilisé une valeur de calibration minimale similaire aux précédents auteurs sur l'origine du nœud basal (-34 Ma). Les âges CladeAge et FBD-SD-DS sont relativement proches des précédents estimations, et à l'instar de *Strumigenys*, l'âge FBD-SD en random sampling (9 taxons) a également donné une valeur très supérieure (-49 Ma ; 36.9-61.3) aux âges en diversified sampling. Nous discutons de ces différences en section 4.2. *Effet(s) des modes de calibration*. Les lignées *Pheidole* et *Strumigenys* apparaissent donc extrêmement jeunes au regard de leur hyper-diversité (respectivement > 1 150 et 850 espèces).

Pour les deux autres genres calibrés *Cephalotes* et *Trachymyrmex* (calibration identique à [Ward et al., 2015](#)), leur apparition est respectivement estimée entre -20 et -28 Ma (vs. -25 Ma), et entre -18 et -20 Ma (vs. -15 Ma) pour le groupe de genres *Trachymyrmex*, des valeurs équivalentes ou légèrement supérieures à ces auteurs. Enfin, pour les genres non calibrés comme *Tranopelta* ou *Ochetomyrmex* (constituant une lignée basale), les âges CladeAge et FBD-DS1 apparaissent similaires à [Ward et al., 2015](#)), bien que les âges FBD sont légèrement plus hauts. La divergence de ces genres est par exemple située entre -40 et -49 Ma (vs. -42.5 Ma).

3.2.3.2.6. Crematogastrini (Tableau 18)

L'âge d'apparition du groupe Crematogastrini est estimé entre -66 Ma (62-71 Ma) et -74 Ma (69-80). Ces valeurs sont comprises dans l'intervalle d'âge estimé par [Ward et al. \(2015\)](#) qui situaient une apparition aux alentours de -71 Ma (64-78 Ma). Par ailleurs, l'âge FBD est très proche de l'estimation de -78 Ma faite par [Blaimer et al. \(2018\)](#) dont les âges médians⁴³ ont été inférés sous différentes topologies (1. arbre consensuel sous RAXML ; 2. « species tree » sous ASTRAL-II). En revanche, l'âge CladeAge de référence est inférieur de 12 Ma, un écart significatif. En fait, les âges FBD-SD (-83 Ma, 74-87), BD-CA2 (-80 Ma ; 74-86), et BDCA3.1 (-75 Ma ; 69-81) en random sampling sont plus proches des estimations de [Blaimer et al. \(2018\)](#) que de l'analyse BD-CA1 en random ou en diversified sampling.

Concernant l'âge d'apparition des principaux genres calibrés, nous constatons également des différences significatives avec les précédents auteurs. D'une part, la majorité apparaît finalement plus jeune, c'est le cas notamment de : *Nesomyrmex* (27-34 Ma vs. -37 et -40.5), *Carebara* (33-35 Ma vs. -45 et -47), et *Crematogaster* (25-28 Ma vs. -35 et -39.5) [âges comparatifs respectifs de [Ward et al., 2015](#) et [Blaimer et al., 2018](#)]. L'âge de divergence entre certains groupes de genres nouvellement calibrés suit la tendance générale du rajeunissement, c'est le cas par exemple entre *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* dont la divergence est estimée entre -25 et -41 Ma (vs. -38 et -46.5), mais aussi de *Proatta* et *Dacatria* estimée entre -34 et -53 Ma (vs. -52 et -50), ou encore de *Podomyrma* et *Huberia* estimée entre -34 et -45 Ma (vs. -43). Ces écarts sont importants puisqu'ils oscillent en 5 et 15 millions d'années, mais ils étaient en partie attendus puisque nous avons revu à la baisse l'âge de calibration d'un grand nombre d'entre eux.

⁴³ Les intervalles d'apparition (95% HPD) n'ont cependant pas été publiés par [Blaimer et al. \(2018\)](#).

D'autre part, l'ajout de nombreuses calibrations « terminales » (= au sein des genres) inédites n'a donc pas repoussé les estimations comme on aurait pu le supposer, et l'effet cumulé d'une calibration basale (à l'origine) et de calibrations terminales a vraisemblablement permis de restreindre les intervalles d'apparition sous le seuil des 10 millions d'années pour une majorité de taxons, ce qui n'était pas le cas des estimations réalisées par [Ward et al. \(2015\)](#). L'intervalle BD-CA1 (95%HPD) de *Carebara* (28-39 vs. 35-51), *Crematogaster* (23-35 vs. 27-43), *Temnothorax* (16-23 vs. 18-30), ou encore *Meranoplus* (14-22 vs. 10-27) sont de parfaits exemples.

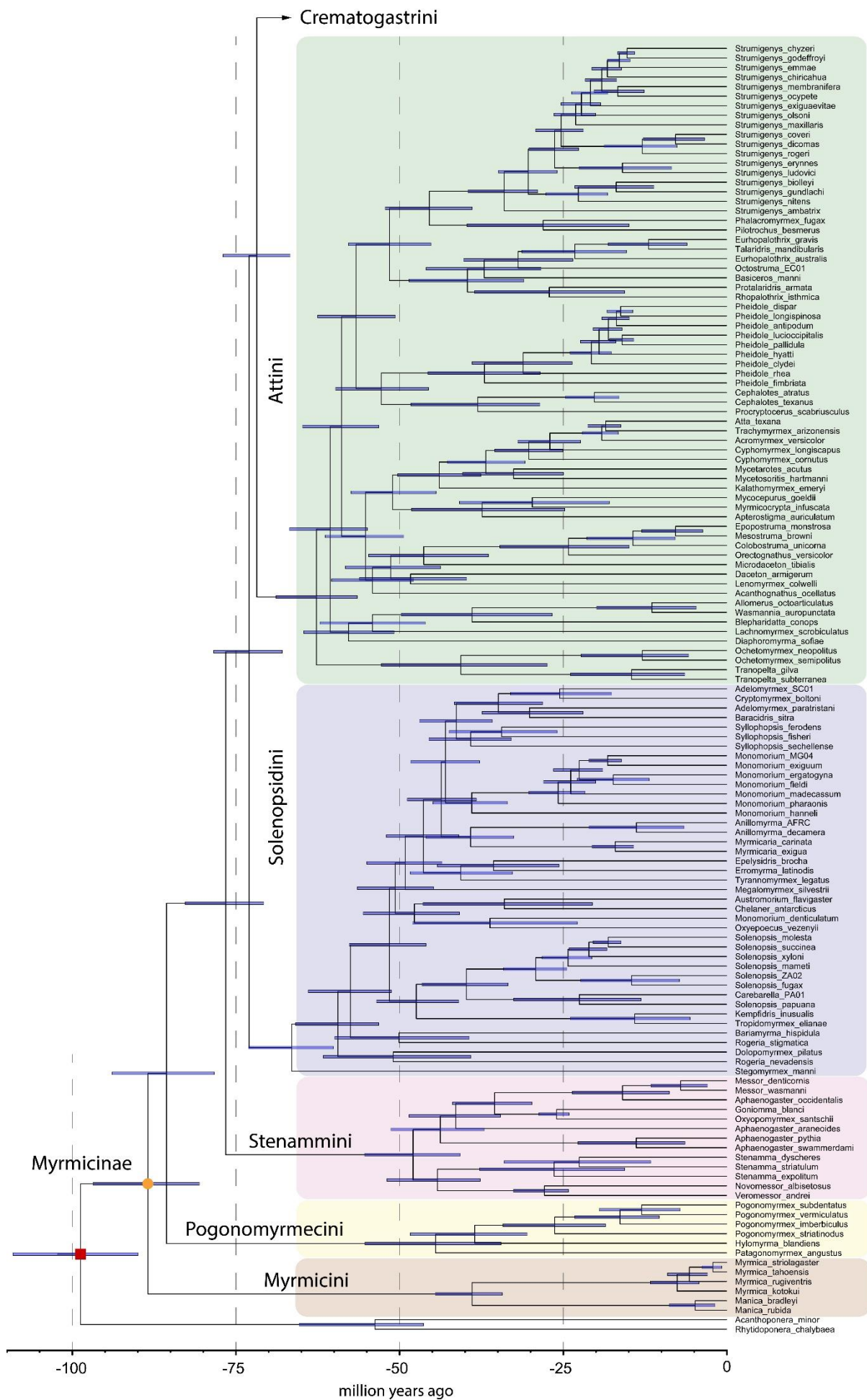
Certains genres nouvellement ou déjà calibrés montrent quant à eux des intervalles d'apparition sensiblement équivalents à ces auteurs, c'est le cas de : *Cardiocondyla* (22-27 Ma vs. -20 et -28), *Meranoplus* (17-20 Ma vs. -17 et -23), *Pristomyrmex* (25-32 Ma vs. -28 et -31), *Tetramorium* (23-25 Ma vs. -20 et -25) et *Trichomyrmex* (15-18 Ma vs. -17 et -21) [âges comparatifs respectifs de [Ward et al., 2015](#) et [Blaimer et al., 2018](#)]. L'âge d'apparition de genres nouvellement calibrés n'est donc pas nécessairement supérieur aux estimations réalisées sans calibration.

Concernant l'âge d'apparition de genres non calibrés, la plupart d'entre eux partage des valeurs semblables aux précédentes estimations (e.g. *Malagidris*, *Vitsika*, *Royidris*, *Myrmecina*, etc.), avec des intervalles généralement bien plus larges que ceux des genres calibrés. Quelques genres qui avaient été décrits comme particulièrement jeunes par [Blaimer et al. \(2018\)](#) voient leur apparition repoussée, c'est le cas notamment de *Rotastruma* (8-9 Ma vs. -4.4).

De manière globale, la majorité des genres calibrés (nouveaux ou non) apparaissent légèrement plus jeunes ou sinon présentent des âges équivalents aux estimations des précédents auteurs. Seule l'apparition de *Cataulacus* (19-21 Ma vs. -13) a été repoussée de quelques unités. Toutefois, l'âge d'apparition n'a pas pu être systématiquement estimé pour les genres calibrés (qui ne sont donc pas figurés) car certains n'étaient représentés que par un seul taxon, rendant impossible toute estimation d'une apparition d'un potentiel groupe-couronne. C'est le cas par exemple du genre *Lophomyrmex* que nous avons calibré à partir des spécimens de Zhangpu (*ca.* -15 Ma), et dont l'apparition a été récemment estimée à -5 Ma par [Blaimer et al. \(2018\)](#). Cet âge paraît clairement sous-estimé aux vues de la morphologie du spécimen de Zhangpu, et une future analyse incorporant au moins deux taxons par genre pour l'ensemble des Myrmicinae permettra de définir les dernières estimations manquantes, qui seront sans doute plus cohérentes si elles intègrent l'ensemble des récentes découvertes décrites dans le présent travail.

3.2.4. Chronogrammes CladeAge & FBD

Le chronogramme de référence sous CladeAge (BD-CA1) est retenu pour l'analyse des taux de diversification (BAMM) et l'analyse biogéographique. Celui-ci est illustré ci-après (Fig. 70). Les chronogrammes de l'analyse BD-CA2 (Fig. A20), BD-CA3.1 (Fig. A21), FBD-SD-RS (Fig. A22) et FBD-SD-DS1 (Fig. A23) sont disponibles en annexe, à l'exception de l'analyse BD-CA3.2 recouvrant sensiblement les mêmes intervalles que l'analyse CA1.



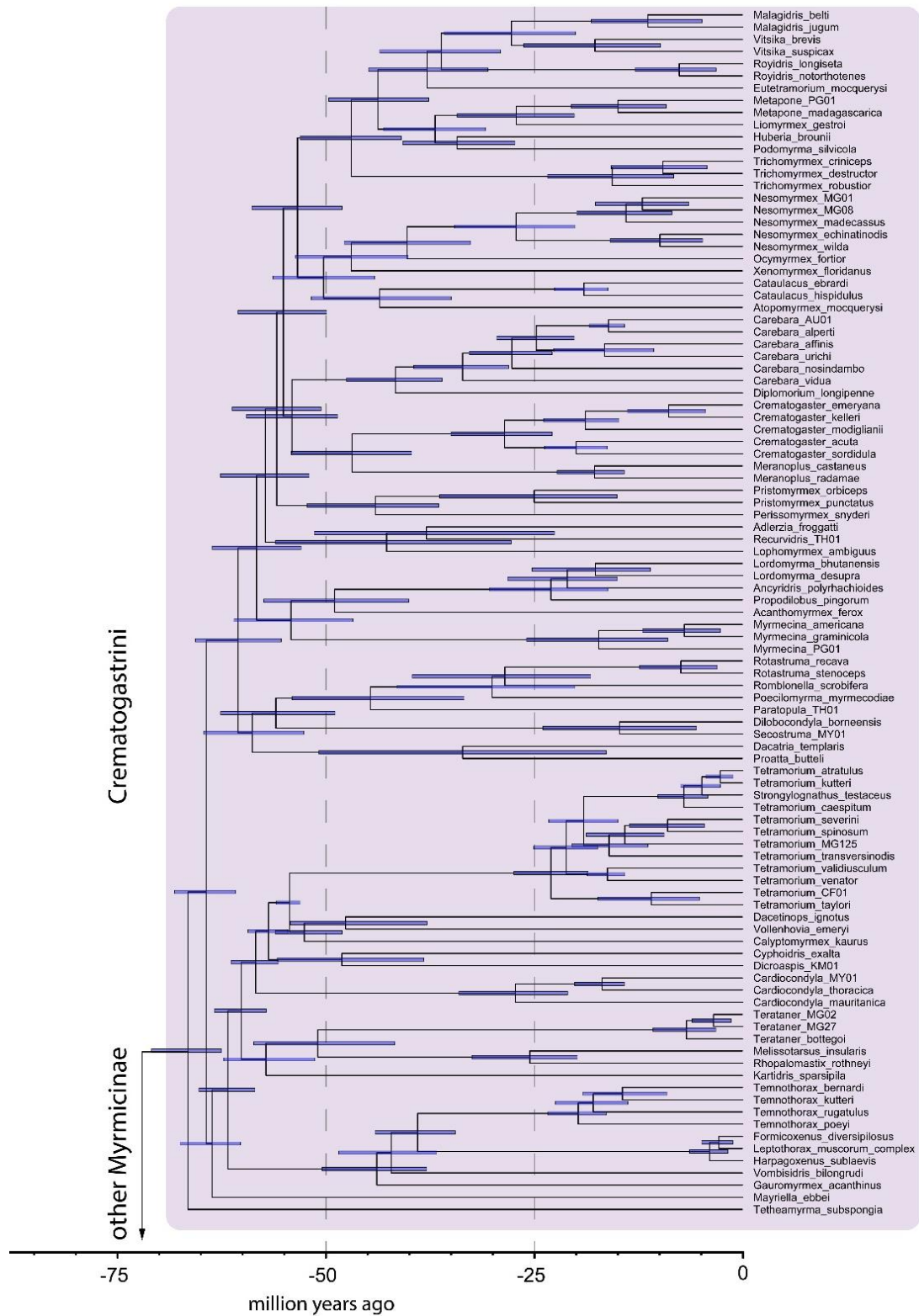


Figure 70. Chronogramme CladeAge (BD-CA1) des Myrmicinae sous BEAST2 en stratégie « random sampling ». Le groupe externe a été réduit à la 1ère divergence. Les figurés en barre indiquent l'intervalle 95% HPD. Taux de diversification net : 0.01-0.2. Taux de renouvellement : 0.5-0.9. Taux d'échantillonnage : 0.04-0.2. Nombre de calibrations fossiles in-group et out-group : 47-8.

3.3. Taux de diversification

Les taux de diversification inférés sous BAMM sont visibles en figure 71. L'analyse montre une augmentation soudaine de la diversification pour les branches menant aux genres *Myrmica* (0.5-0.6), *Pheidole* (0.3-0.4), *Strumigenys* (0.25-0.35), *Temnothorax* (0.30), *Tetramorium* (0.4-0.55) et *Crematogaster* (0.25-0.35). L'augmentation la plus forte de la diversification a lieu sur les branches menant au genre *Myrmica* et *Tetramorium*. Ces résultats supportent les inférences de [Blaimer et al. \(2018\)](#) pour les genres Crematogastrini, en particulier pour *Tetramorium*, toutefois les taux pour *Crematogaster* et *Temnothorax* sont légèrement inférieurs à ces auteurs, bien qu'ils restent équivalents.

La configuration la plus vraisemblable (= best shift configuration, graphe B) suppose 6 événements majeurs (= shift events) qui seraient à l'origine de ces « shifts », c'est-à-dire de ces augmentations abruptes de la diversification. Par ailleurs, les « shifts » placés à la base de la lignée *Tetramorium* et *Temnothorax* sont identiques à ceux estimés par [Blaimer et al. \(2018\)](#) corroborés par leur double analyse (espèce + sous-espèce). Concernant le « shift » à la base de la lignée *Crematogaster*, il est identique à l'analyse 'sous-espèce' de ces auteurs. Concernant la lignée *Myrmica* (ca. 210 sp.), il est intéressant de noter que l'explosion de la diversité serait en fait très récent puisqu'il est estimé au Miocène supérieur (ca. 15-20 Ma). Le support de la configuration la plus vraisemblable reste cependant relativement faible ($f = 0.22$), ce qui était également le cas des précédents auteurs.

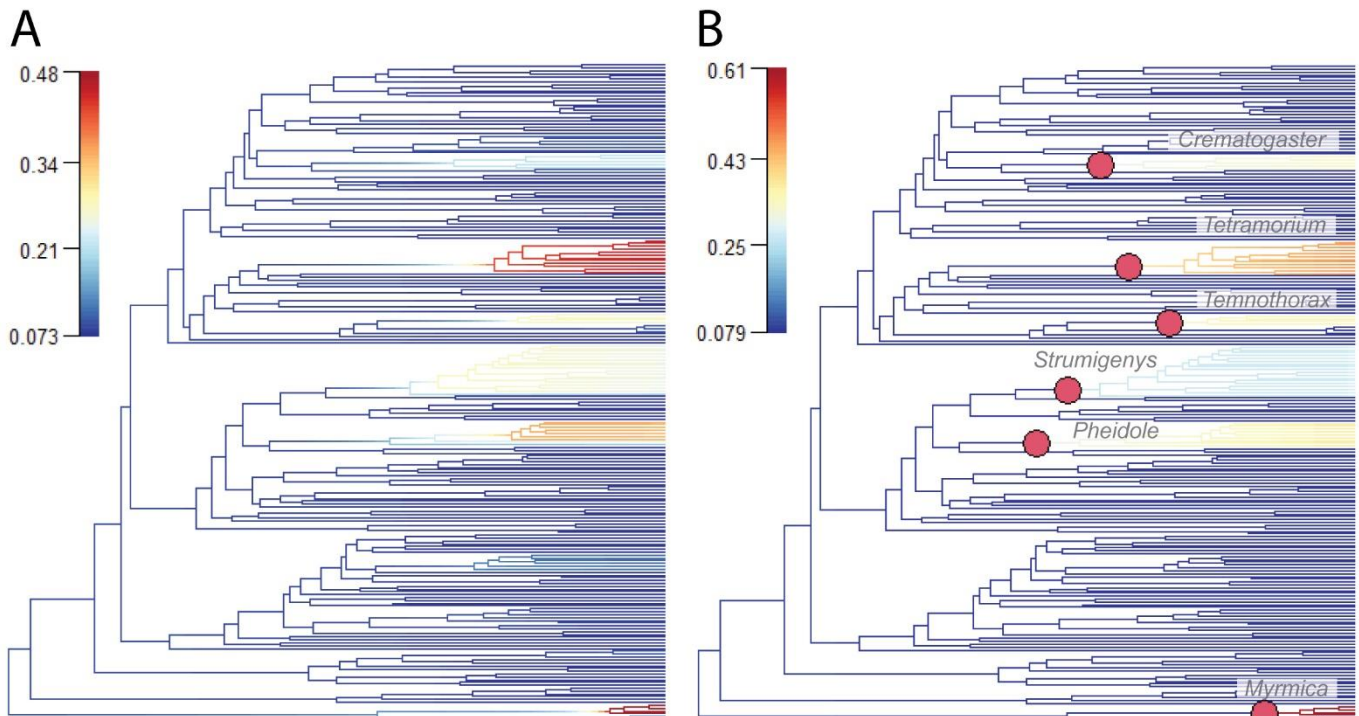


Figure 71. Taux de diversification des Myrmicinae sous BAMM, basée sur le chronogramme BEAST2 (BD-CA1) et sous une probabilité d'échantillonnage spécifique (= clade-specific sampling probabilities) pour la prise en compte des taxons manquants. Le graphe A correspond au taux moyen (= mean phylorate) et le graphe B correspond à la configuration la plus vraisemblable (= best shift configuration) avec les événements hypothétiques majeurs (= shift event) (figurés circulaires) conditionnant le changement abrupt du taux.

4. Discussion

4.1. Datation

4.1.1. Datations CladeAge

Si l'on considère l'analyse de référence CladeAge (BD-CA1) intégrant une topologie similaire à [Ward et al. \(2015\)](#), un nombre plus conséquent de taxons fossiles (55 vs. 27), des calibrations plus jeunes (de -10 à -20 Ma) ou équivalentes, et des modèles plus complexes (BD vs. Yule ; GTR vs. HKY), l'âge d'apparition des Myrmicinae et de ses grandes lignées apparaît plus jeune d'une dizaine de millions d'années (-88 vs -99 Ma). Il est également intéressant de noter que les âges inférés par l'analyse BD-CA2 sont étroitement similaires aux âges de [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#), notamment pour la lignée basale et les tribus. Par exemple, l'âge d'apparition des Myrmicinae et Crematogastrini est respectivement estimé à -103 et -80 Ma quand l'âge du premier est estimé à -98 Ma par [Ward et al. \(2015\)](#), et l'âge du second à -78 Ma par [Blaimer et al. \(2018\)](#). Ainsi, les âges estimés par ces auteurs semblent se vérifier. En réalité, il apparaît que les anciens âges surestimés aient « compensé » l'absence de nombreuses calibrations.

Concernant l'ensemble des tribus et des genres, les âges CladeAge suivent globalement la même tendance, et sont généralement estimés plus jeunes de quelques millions d'années. Une divergence était en partie attendue, étant donné l'écart des âges de calibration et les différentes modalités de calibration (log-normale vs. auto-calibré), cependant nous ne pouvions prédire de tels écarts. Les estimations sont d'autant plus intéressantes qu'elles ne sont ici pas affectées par une calibration « manuelle » des distributions. Les résultats de l'analyse CladeAge 1 (BD-CA1) sont issues d'une approche prudente, et nous pensons qu'ils peuvent être vus comme un âge minimal d'apparition robuste. Les autres modes d'analyse CladeAge permettent finalement de tester cette hypothèse, et les résultats viennent conforter cette valeur seuil puisqu'aucune autre analyse n'a montré d'estimations plus faibles. En outre, l'utilisation de CladeAge s'avère être plutôt performant puisque les intervalles estimés étaient généralement plus affinés que l'intégralité des précédentes estimations, modèle FBD compris.

Concernant l'analyse BD-CA2 (calibration du MRCA des genres), les âges d'apparition des genres calibrés ont logiquement été repoussés (e.g. *Carebara*, *Pristomyrmex*, *Tetramorium*) mais les calibrations ont également influencé l'âge d'apparition des grandes lignées puisqu'elles dépassaient de plusieurs millions d'années l'estimation CA1, et approximaient voire dépassaient de quelques unités les estimations des précédents auteurs (e.g. -80 Ma vs. -71 et -78 Ma pour l'âge des Crematogastrini), à l'exception des Myrmicini et Pogonomyrmechini qui demeurent inférieures. Par exemple, l'âge d'apparition de *Carebara* et *Crematogaster* est respectivement estimé à -38 Ma (35-41 Ma) et -56 Ma (54-59 Ma), correspondant aux âges limites supérieurs de l'ambre balte et de l'ambre de l'Oise, ce qui signifie que les inférences ne supportent pas un âge plus ancien. Si nous considérons effectivement l'appartenance des taxons fossiles aux genres actuels (c.à.d. issus du MRCA = hypothèse de l'analyse BD-CA2), ces valeurs seraient donc les plus vraisemblables, ce qui a tendance à être cohérent avec le registre fossile tel que nous l'observons. Mais entre l'analyse CA1 et CA2, nous observons de grands

écarts, comme pour *Carebara*, *Crematogaster*, *Temnothorax* ou *Tetramorium*, des genres qui ont pourtant chacun une calibration basale et au moins une calibration terminale.

Les âges BD-CA3.1 (taux d'échantillonnage = 0.02-0.03) apparaissent intermédiaires entre les âges BD-CA1 et BD-CA2, et retombent sur des valeurs relativement proches des précédents auteurs. Ces résultats, issus de deux analyses aux paramètres prédisant une origine *a priori* plus ancienne (CA2 : apparition ancienne de genres actuels ; CA3.1 : taux d'échantillonnage faible), confortent non seulement l'idée d'un âge minimal d'apparition équivalent aux estimations CA1, mais établissent de surcroît une hypothétique valeur maximale d'apparition pour les Myrmicinae (et tous taxons inférieurs), autour de 100-105 Ma.

4.1.1. Datations FBD

Les analyses FBD-SD en diversified sampling (1 et 2) ont cependant donné des estimations plus contrastées vis-à-vis de l'analyse BD-CA1, situant une apparition entre -95 et -98 Ma, et apparaissent finalement plus proches des estimations des précédents auteurs⁴⁴. Les âges FBD-DS1 et -DS2 (Tableau 14B) recouvrent les mêmes intervalles à quelques unités près, puisque nous constatons un écart maximal de 3 Ma entre les estimations. L'âge d'apparition des Myrmicinae et des tribus reste donc compris entre les âges limites définis sous CladeAge par les analyses BD-CA1 et BD-CA2/CA3.1. Les estimations FBD-DS2 sont particulièrement proches de [Ward et al. \(2015\)](#), toutefois l'âge des Stenammini est estimé bien supérieur dans notre cas (-61 vs -53). L'âge d'apparition des Myrmicinae est identique à ces derniers, avec un intervalle de confiance légèrement plus restreint (90-108 vs. 88-110). Étant donné que les âges FBD-DS1 sont compris entre les limites d'âge CladeAge, nous pensons qu'elles pourraient être considérées comme une hypothétique valeur maximale d'apparition, autour de 95-100 Ma, une valeur légèrement inférieure à la précédente limite sous CladeAge.

Les âges FBD contrastent particulièrement avec ceux générés par [Borowiec et al. \(2019\)](#) qui ont justement utilisé le même modèle de spéciation et la stratégie diversified sampling *sensu* [Höhna et al. \(2011\)](#) pour l'étude des Formicidae. Ces derniers ont estimé une apparition du groupe Formicidae et Myrmicinae respectivement à -112 (102-123) et -61 Ma (51-72 Ma). Pour leurs estimations, les auteurs ont réduit leur jeu de données à 62 espèces pour 42 taxons fossiles sous une distribution exponentielle de l'âge à l'origine (= « diffuse root node exponential prior ») avec une moyenne à -250 Ma et un âge offset à -150 Ma. Aux vues du registre fossile, de telles valeurs pour les Formicidae ne sont pas incohérentes (= 20 millions d'années avant le premier fossile du groupe-couronne) et suivent d'ailleurs la même tendance que les âges nouvellement estimés pour l'ordre des hyménoptères sous le modèle FBD ([Zhang et al., 2016](#)). Deux autres études ([Branstetter et al., 2017](#) ; [Peters et al., 2017](#)) ont cependant

⁴⁴ Nous excluons respectivement les âges FBD-SA (tip-dating) et FBD-SD en random sampling pour les raisons évoquées en section 4.2.2. *Node-dating & Tip-dating* et 4.2.3. *Random sampling & diversified sampling*. Nous discutons des divergences de ces résultats en section correspondante.

montré des âges contrastés, parfois inférieurs ou supérieurs à ces estimations⁴⁵. Comparativement à [Borowiec et al. \(2019\)](#), nos analyses FBD en diversified sampling ont révélé des âges beaucoup plus proches de Schmidt (2013) (-129 Ma) ou de Brady et al. (2014) (-124 Ma), puisqu'elles situent une apparition des Formicidae entre -133 et -130 Ma. Toutefois, les estimations BD-CA1 (-RS et -DS) sont quant à elles à peu près équivalentes (-119 à -115 Ma) à [Borowiec et al. \(2019\)](#). En revanche, d'après les estimations de ces auteurs, toutes les lignées actuelles (groupe-couronne) seraient apparues entre -75 (Amblyoponinae + Apomyrminae) et -45 Ma (Myrmeciinae). L'âge médian d'apparition des Myrmicinae, Dolichoderinae, Formicinae et Ponerinae est ainsi respectivement estimé à -61, -55, -60 et -73 Ma. Ces âges sont considérablement plus jeunes que l'intégralité des âges proposés par les auteurs précédents, et le sont également au regard de nos propres résultats pour ce qui concerne les Myrmicinae. Par exemple, la divergence entre *Cyphomyrmex* (Attini) et *Myrmecaria* (Solenopsidini) est estimée à -35 Ma, et celle de ce groupe avec *Crematogaster* à -42 Ma. Ces estimations paraissent invraisemblables au seul regard du registre fossile, et sont de l'aveu même des auteurs⁴⁶, certainement sous-estimées, en particulier du fait d'un manque de calibrations fossiles, et probablement d'un échantillonnage trop restreint lié à la méthode du « diversified sampling ». Par ailleurs, nous ne comprenons pas pourquoi ces auteurs ont seulement calibré la lignée myrmicine à partir de 3 taxons fossiles : *Aphaenogaster* (-36 Ma) pour les Stenammini, *Pristomyrmex* (-36 Ma) pour les Crematogastrini, et *Myrmica* (-36 Ma) pour les Myrmicini. De plus, le choix des calibrations ne paraît pas être le plus judicieux : pour la tribu Stenammini, *Aphaenogaster dluskyana* décrit par [Radchenko & Perkovsky \(2016\)](#) (47-43 Ma, Russie) dans l'ambre de Sakhaline, pour lequel l'assignation ne fait pas de doute, semblait être un point de calibration pertinent. Et si les auteurs émettaient des doutes quant à son appartenance au genre, le taxon pouvait dans ce cas être utilisé pour calibrer la tribu, ou *a minima* la lignée Myrmicinae. D'après l'estimation de [Borowiec et al. \(2019\)](#), l'estimation de la divergence de la tribu daterait de -47 Ma, ce qui laisserait supposer que *A. dluskyana* pourrait être un potentiel représentant du MRCA entre la tribu Stenammini et le reste des myrmicines, ou de la lignée basale Stenammini, ce qui est hautement improbable. Enfin, l'absence de calibration pour les tribus Pogonomyrmecini, Solenopsidini et Attini a inévitablement un effet sur les estimations, d'autant que ces trois lignées forment le cœur de la phylogénie myrmicine, et qu'elles sont affiliées à la région néarctique-néotropicale qui pourrait être l'aire géographique d'origine du groupe d'après [Ward et al. \(2015\)](#).

⁴⁵ L'âge d'apparition du groupe-couronne est respectivement estimé à -94 Ma (53-146 Ma) et 118 Ma (108-128 Ma) par [Peters et al. \(2017\)](#) et [Branstetter et al. \(2017\)](#). Toutefois, et tout comme notre analyse, ces études n'incluent pas les taxons formicides basaux Leptanillinae et Martialinae dont le MRCA correspond à l'ancêtre commun le plus récent des formicoïdes et des ponéroïdes.

⁴⁶ Les auteurs mentionnent (p.119) : « [...] However, the ages we recovered for ant subfamilies were calibrated with either a few known crown-group fossils or are based on only a few sampled taxa, and are almost certainly underestimated [...] »

4.2. Effet(s) des modes de calibration

4.2.1. Calibration du « root node »

Dans le but de vérifier une éventuelle influence de la distribution des densités *a priori* des nœuds basaux (origine du MRCA Formicidae et/ou Myrmicinae) sur eux-mêmes ou sur les nœuds inférieurs, nous avons réalisé 7 analyses différentes sous différentes modalités de calibrations. Les résultats sont disponibles en annexe (Tableau A24). Nous précisons que les âges estimés ont été réalisés à partir de l'analyse FBD-SD en stratégie random sampling, c'est pourquoi les estimations doivent seulement être considérées dans le cadre de cette comparaison et non de manière absolue.

Tout d'abord, nous constatons que d'une manière générale et toutes analyses confondues, les estimations des nœuds inférieurs (< MRCA Myrmicinae) restent très similaires ($\Delta < 2$ Ma), et seuls les plus hauts nœuds sous le MRCA Myrmicinae montrent une différence de quelques millions d'années. En revanche, pour le MRCA Formicidae et Myrmicinae, nous observons des différences plus ou moins marquées, avec des écarts allant de 0 à 10 millions d'années. L'analyse témoin FBD-SD6 (= aucune calibration) présentait systématiquement les valeurs les plus élevées (152-111). Toutefois, ces valeurs n'apparaissent pas si éloignées des analyses FBD-SD1 (148-110) -SD2 (150-111) et -SD3 (149-110.5). La distribution log-normale plus large (+ offset inférieur de 20 Ma) de l'analyse FBD-DS2 vis-à-vis de FBD-S1 n'a pas eu d'influence sur les estimations. Il en est de même pour la distribution uniforme de l'analyse FBD-DS3 qui présente des valeurs identiques à FBD-SD1, -SD2 et -SD6, à 1 ou 2 unités près.

La calibration de l'origine du MRCA Myrmicinae pour les analyses FBD-SD4.1 et 4.2 a quant à elle réduit la valeur d'apparition du groupe Myrmicinae de 5 Ma, pour une apparition mutuelle à -105 Ma, un écart léger mais restant non négligeable. Par ailleurs, la calibration conjointe de l'origine du MRCA Formicidae sous l'analyse FBD-SD4.2 n'a pas eu d'impact sur les estimations vis-à-vis de l'analyse FBD-SD4.1. Toutefois, l'écart des valeurs se réduit progressivement pour l'estimation des tribus. Enfin, la forte contrainte de calibration du nœud basal sous l'analyse FBD-SD5 (distribution exponentielle, offset 100, 95%Q 130) n'a pas empêché l'estimation de valeurs bien supérieures pour le groupe Formicidae (142.5), dont les estimations sont toutefois retombées sur les valeurs FBD-SD4 (calibration à l'origine MRCA Myrmicinae). Il apparaît donc que la calibration des nœuds supérieurs ne contraint que très partiellement les estimations, toutefois elles peuvent tout de même influencer de plusieurs millions d'années sur les estimations des nœuds supérieurs, comme nous venons de l'observer pour l'estimation du MRCA Formicidae et Myrmicinae, variant jusqu'à 10 millions d'années pour le premier, et 6 pour le second. Ces écarts restent relativement faibles mais correspondent tout de même à 5-10% de la valeur estimée. Par ailleurs, nous avons vérifié que les estimations FBD n'étaient pas trop contraintes par la calibration employée.

4.2.2. Node-dating & Tip-dating

La comparaison des méthodes tip-dating (Sampled Ancestors) et node-dating sous BEAST2 a montré de forts écarts d'estimation. Les âges tip-dating ont donné des estimations bien plus élevées que les âges

node-dating, tous paramètres confondus. Toutefois ce constat vaut d'avantage pour l'estimation des nœuds les plus hauts, car l'estimation des genres retombait généralement sur les valeurs FBD en node-dating. En fait, [Arcila et al. \(2015\)](#) avaient déjà signalé que le tip-dating avait tendance à la surestimation. À partir d'une étude phylogénétique sur les poissons tétraodontiformes, ces auteurs ont montré qu'avec peu de taxons fossiles, le tip-dating donnait des estimations très larges et vraisemblablement surestimées en comparaison du node-dating et au regard du registre fossile. En revanche, ils avaient observé que plus le nombre de calibrations augmentait, plus les estimations du tip-dating devenaient cohérentes, les intervalles de confiance pouvant même être plus affinés que le node-dating. L'estimation de l'apparition de leur groupe d'étude était particulièrement large, allant de -119 à -185 Ma. Au regard de cet intervalle, nos estimations de l'apparition des Myrmicinae restent relativement restreintes (108-137 Ma). En réalité, les valeurs générées ne sont pas si excessives car nous avons fixé le taux de diversification (0.05), une disposition que nous avons prise car l'estimation de ce taux serait justement une des causes du problème ([Matschiner, 2019](#))⁴⁷. Nous confirmons ainsi les observations et hypothèses faites par [Arcila et al. \(2015\)](#) et [Matschiner \(2019\)](#). L'analyse tip-dating sous le module Sampled Ancestors a finalement montré ses limites malgré les nombreuses calibrations. Même avec un taux de diversification fixe, les estimations restaient particulièrement hautes.

4.2.3. Random sampling & diversified sampling

La comparaison des stratégies de sélection topologique a également donné des résultats intéressants. Si l'on compare les âges CladeAge des grandes lignées sous les deux modes diversified sampling (DS1 et -DS2) (Tableau 14B), on constate que les âges estimés sont quasiment identiques, avec un écart maximal de deux millions d'années. Toutefois, les âges -DS sont généralement légèrement inférieurs aux âges -RS. Par exemple, l'âge d'apparition des Myrmicinae est estimé à -88 (-RS) et -84 Ma (-DS). Toutefois l'écart observé reste relativement réduit, puisqu'il atteint au maximum 5 millions d'années pour les Solenopsidini (66.4 vs. 60.9). Concernant les âges FBD, la tendance est la même entre les âges DS1 et DS2 avec au maximum 3 millions d'années d'écart. Les âges Myrmicini, Pogonomyrmecini et Stenammini sont par ailleurs rigoureusement identiques. En revanche, les âges FBD-RS et -DS montrent des écarts bien plus importants que ceux constatés entre les âges CladeAge. Pour les âges des tribus les plus diversifiées (Solenopsidini, Attini et Crematogastrini), les écarts atteignent 10 à 12 millions d'années entre les âges FBD-RS et -DS1. De même pour l'âge d'apparition des Myrmicinae qui passe de -110 Ma (-RS) à -98 Ma (-DS1). Les autres tribus, moins diversifiées, présentent quant à elles peu ou pas de différences. Les écarts des analyses FBD entre random et diversified sampling vont dans le sens des âges très jeunes constatés par [Borowiec et al. \(2019\)](#) en diversified sampling, à ceci près que nous avons utilisé un bien plus grand nombre de calibrations fossiles, et que nous avons utilisé des

⁴⁷ Nous avons par ailleurs réalisé une même analyse en laissant l'estimation du taux de diversification par le MCMC, et les âges étaient effectivement supérieurs de plus de 30 Ma, avec un intervalle également plus large.

valeurs *a priori* de taux d'échantillonnage et de diversification, mais également une proportion d'échantillonnage actuel ρ (valeur fixe), dont les auteurs n'ont pas fait mention. Il est plus que probable que ces différents taux aient joué un rôle dans les estimations.

Si les âges des grandes lignées entre random et diversified sampling se recoupent en grande majorité que ce soit pour CladeAge ou pour le modèle FBD, il n'en est pas de même pour l'estimation des genres. Si l'on s'intéresse à quelques genres majeurs myrmicines (voir annexe, Tableau A25), on constate des écarts importants entre analyse -RS et -DS⁴⁸, allant de 2 à 15 Ma. Les genres *Solenopsis* (39 vs. 25), *Pheidole* (36 vs. 21), et *Strumigenys* (34 vs. 18) présentent les plus grands écarts, et correspondent justement aux genres les plus représentés dans le jeu de données initial. Les genres pour lesquels les écarts sont les moins importants voire nuls sont en fait des genres qui étaient déjà peu représentés dans le jeu de données (< 4 taxons). Nous constatons donc que plus les genres sont représentés, et plus les écarts entre FBD-RS et -DS seront importants. La stratégie en diversified sampling permettrait donc d'éviter une surestimation des valeurs pour des genres sous- et sur-représentés, et tend à équilibrer le poids des taxons sur la topologie. En revanche, nous pensons que les âges -DS estimés pour les genres ne sont pas représentatifs, car d'une part la restriction du nombre de taxons actuels restreint le nombre de calibrations possibles, et d'autre part il ne tient pas compte du taux de diversification spécifique à chaque lignée (ce qui est paramétrable sous CladeAge). En revanche, les âges -DS inférés pour les nœuds supérieurs apparaissent bien plus cohérents, et retombent finalement sur un spectre de valeurs relativement proche des âges -RS, ce qui se vérifie d'autant plus sous CladeAge. Ainsi, d'après nos observations, les récentes valeurs d'apparition des Myrmicinae (et des tribus) estimées par [Borowiec et al. \(2019\)](#) paraissent largement sous-estimées pour l'ensemble des raisons précédemment évoquées.

4.2.4. Effet des paramètres FBD et CladeAge

L'utilisation des différents paramètres (taux d'échantillonnage, de diversification, de renouvellement, proportion d'échantillonnage fossile et actuel ρ) sous le modèle FBD (Standard) ou sous le modèle BD (CladeAge) a montré des résultats d'une variabilité plus ou moins significative. Tout d'abord, les estimations FBD, dont la proportion d'échantillonnage actuel avait été fixée (= 0.034), ne montrent pas la même tendance que [Borowiec et al. \(2019\)](#), puisque les valeurs -DS sont largement supérieures à ces estimations, mais également aux valeurs CladeAge. De toute évidence, le nombre plus conséquent de calibrations fossiles et la fixation de la proportion d'échantillonnage actuel a sans doute joué un rôle « tampon » sur les estimations en diversified sampling, qui n'ont vraisemblablement pas été sous-estimées pour les grandes lignées.

Concernant CladeAge, les âges BD-CA3.2 (intégrant deux taux de diversification suivant les tribus) sont sensiblement similaires aux âges BD-CA1 qui intégrait un unique taux de diversification (défini

⁴⁸ L'estimation de l'apparition des genres n'est pas disponible sous l'analyse FBD-SD-DS2 puisqu'un seul taxon n'était présent pour chacun des genres.

sur l'intervalle 0.01-0.2 - valeurs minimale et maximale estimées à partir des taux issus de [Blanchard & Moreau, 2017](#)). La convergence des estimations à partir de taux de diversification différents confirme la robustesse du module CladeAge, qui a été développé pour établir des valeurs équilibrées en dépit des incertitudes ([M. Matschiner, comm. pers.](#)). L'auteur était par ailleurs incertain de la robustesse du module sous un tel écart dans l'intervalle et entre les différents taux. Nous constatons que l'utilisation d'intervalles d'incertitude à forte amplitude (ex : 0.01-0.2) n'impacte pas les estimations de manière significative. Ceci permet d'éviter d'éventuels biais de surestimation, comme nous l'avons observé en tip-dating.

Concernant les âges BD-CA3.1 (intégrant un taux d'échantillonnage faible = 0.02-0.03 vs. 0.04-0.2 pour BD-CA1, CA2 et CA3.2), les estimations étaient effectivement beaucoup plus hautes que celles inférées sous un taux plus élevé et à l'intervalle beaucoup plus large. Notamment, l'âge d'apparition des Myrmicinae est estimé à -88 Ma (80-96 Ma) sous BD-CA1 alors qu'il est estimé à près de -103 Ma (93-115 Ma) sous BD-CA3.1, soit un écart approximatif de 15 millions d'années. Il est intéressant de noter que ces valeurs sont finalement proches des âges FBD-DS1, mais également des âges BD-CA2. De manière simpliste, il apparaît que l'effet d'un taux d'échantillonnage inférieur d'un degré 1 (10 fois inférieur) peut donc avoir un impact similaire à un passage d'une calibration « stem » à « crown ». En ce qui concerne les intervalles d'âge estimés sous BD-CA3.1, malgré un taux d'échantillonnage restreint (0.02-0.03), il apparaît une augmentation de la largeur des intervalles, allant de 5 à 10 millions d'années. Nous avons pourtant utilisé un taux d'échantillonnage volontairement très large pour l'analyse référence (0.04-0.2) aux vues de l'incertitude dans le choix des valeurs les plus judicieuses (discussion en fin de chapitre 3 : Taxonomie). La prise en compte du « fossil gap » pour le taux d'échantillonnage repousse ainsi l'âge d'apparition des grandes lignées myrmicines de plusieurs millions d'années mais les valeurs demeurent cependant plausibles. En revanche, le taux d'échantillonnage impacte moins les estimations d'apparition des genres, avec des écarts constatés entre 1 et 10 Ma. Par exemple, les écarts d'âge d'apparition estimé pour *Crematogaster* (33.2 vs. 28.2 Ma), *Cataulacus* (21.4 vs. 18.7 Ma) ou *Trichomyrmex* (17.1 vs. 15.2 Ma) chez les Crematogastrini restent réduits à quelques millions d'années. Ce constat peut en fait être généralisé à la majorité des genres. Il est très probable que le nombre relativement conséquent de calibrations fossiles ait grandement contraint les estimations des nœuds inférieurs, et que le taux d'échantillonnage ait un impact plus important sur les nœuds supérieurs, puisque moins contrainte.

Nous avons utilisé un taux d'échantillonnage en considérant l'intégralité du Cénozoïque [0-65 Ma], plusieurs intervalles géologiques n'ayant laissé aucune trace des myrmicines après leur apparition avérée, nous suspectons également que l'absence de traces au Paléocène soit également un vide paléontologique postérieur à leur apparition. Nous pensons que la considération de telles valeurs permet finalement d'établir un hypothétique âge maximal d'apparition, en considérant une hypothèse d'apparition antérieure au moins au début du Paléocène (*ca.* -65 Ma). Finalement, les âges d'apparition

estimés sont retombés sur des valeurs proches de celles inférées par l'analyse BD-CA2 (au moins pour les grandes lignées), ce qui nous conforte dans l'idée d'un seuil maximal estimé entre -100 et -105 Ma.

Enfin, bien que la grande majorité des estimations CladeAge soient plus restreintes que les âges FBD, les intervalles demeurent parfois encore importants. C'est le cas pour des lignées peu échantillonnées et/ou présentant une diversité particulièrement faible (e.g. *Proatta*, *Dacatria*, *Pristomyrmex*, etc.), même si les estimations restent plus affinées (de plusieurs millions d'années) que celles de [Ward et al. \(2015\)](#). Il est certain que l'ajout d'au moins un taxon pour chacune des lignées (permettant d'atteindre au moins deux taxons par genre), et de calibrations fossiles, permettra d'établir les derniers âges d'apparition manquants, et de préciser ceux pour lesquels les écarts restent relativement grands.

4.2.5. Calibration à l'origine ?

Comme nous l'avons constaté, l'effet d'une calibration sur le groupe-couronne ou à l'origine modifie significativement les estimations des temps de divergence. Lorsque la calibration d'un taxon s'effectue à l'origine des branches (= d'où le groupe-couronne est issu), la divergence mais également l'apparition du groupe-couronne étaient logiquement estimées plus jeunes que lors d'une calibration visant le groupe-couronne lui-même. La calibration à l'origine est une approche prudente, visant à éviter la surestimation des temps de divergence, qui nous a été recommandée d'utiliser de manière systématique par de nombreux phylogénéticiens ([R. Bouckaert, comm. pers.](#) ; [M. Matschiner, comm. pers.](#)). Mais est-elle réellement adaptée à toute calibration fossile ? Pour tenter d'y répondre, il nous faut revenir sur la définition des notions relatives de groupe-couronne et de lignée branche. Le groupe-couronne correspond au plus récent ancêtre commun (= MRCA) comprenant l'intégralité des représentants actuels d'un même clade. Par rapport à celui-ci, la lignée branche (ou stem-group) est alors définie comme l'ensemble des représentants appartenant exclusivement aux lignées éteintes et dans ce cas, ayant nécessairement précédé le groupe-couronne. Nous retrouvons donc des représentants de lignées éteintes uniquement sous la forme de fossiles puisque ces lignées n'ont pas de représentants actuels. Puisque faisant par définition partie de la lignée branche (= divergente) du clade, ces hypothétiques lignées éteintes comprennent logiquement des taxons présentant une partie des synapomorphies du groupe-couronne, mais possédant supposément des apomorphies (ou par défaut uniquement des plésiomorphies) les séparant du groupe-couronne. Les genres myrmicines éocènes éteints tels que *Eocenomyrma*, *Fallomyrma* ou *Thanacomymex* pourraient vraisemblablement appartenir à une ou des lignées branches éteintes. Ceux-ci ne devraient donc pas, en théorie, partager l'intégralité des synapomorphies du groupe-couronne qu'ils précèdent. Si tel était le cas, alors nous nous retrouverions à observer des spécimens fossiles issues de lignées éteintes, mais partageant une morphologie semblable aux lignées actuelles. Comment pourrait-on dans ce cas, faire la différence entre représentant d'une lignée branche et représentant du groupe-couronne ? Nous serions en toute logique dans l'incapacité totale de pouvoir les discriminer.

Pourtant, certains auteurs considèrent que les représentants de la lignée branche devraient théoriquement partager l'intégralité des synapomorphies du groupe-couronne (M. Matschiner, *comm. pers.*). C'est pourquoi ils considèrent une utilisation systématique de la calibration à l'origine. Ces mêmes auteurs remettent par ailleurs en cause les raisons d'une calibration du groupe-couronne (e.g. d'un genre actuel) plutôt que de la lignée branche. Selon nous, si cette définition est celle communément admise, alors elle rend particulièrement problématique la calibration à partir d'un taxon fossile. Car, si nous la considérons en son sens le plus strict, nous en revenons au même problème : s'il s'avère que ces lignées éteintes partageaient les synapomorphies définissant justement le groupe-couronne, comment pourrai-on faire alors la différence entre un taxon issu du groupe-couronne et un taxon issu de la lignée branche ?

Un autre problème inhérent au paradigme de cette définition et en lien avec ce dernier constat est la non-considération de potentielles lignées éteintes issues du groupe-couronne. En effet, il est plus qu'envisageable de penser qu'un certain nombre de lignées issues du groupe-couronne ait progressivement disparu au cours du temps. Ces lignées disparues supposent qu'elles disposent au moins d'une apomorphie⁴⁹ la discriminant du reste des lignées. Si nous ne pouvons rattacher un spécimen fossile à une lignée actuelle, nous n'avons en théorie aucune raison de penser que ce fossile est plutôt d'une lignée éteinte précédant le groupe-couronne, plutôt que d'une lignée éteinte au sein du groupe. Dans ce cas, ce fossile est potentiellement assignable à l'un ou à l'autre, sans pouvoir trancher définitivement. Si nous ne pouvons rattacher ce spécimen à aucune lignée actuelle et que nous considérons la définition du groupe-couronne *sensu* M. Matschiner, nous devrions assigner ce spécimen à la lignée branche précédant le groupe-couronne.

Au regard de l'incertitude, l'approche d'une calibration stricte à l'origine est la plus prudente, c'est pourquoi nous l'avons suivie scrupuleusement et nous l'avons retenue pour les estimations des temps de divergence. D'autre part, elle nous paraît parfaitement adaptée pour des fossiles assignés à de hauts rangs taxonomiques (e.g. famille, ordre, etc.), lorsque les intervalles géologiques sont bien plus larges et anciens et pour lesquels les incertitudes liées à l'âge, à l'état de préservation et à l'assignation ne permettent pas d'atteindre le seuil de conviction nécessaire à la détermination de l'appartenance au groupe-couronne ou à une lignée plus basale. Toutefois nous pensons qu'elle n'est peut-être pas la plus adaptée pour des phylogénies plus restreintes, dont la temporalité ne dépasse pas la centaine de millions d'années. L'estimation si jeune de l'apparition de genres hyper-diversifiés nous paraît discutable. Par exemple, l'apparition du genre *Pristomyrmex* (-25 Ma CA1 à -32 Ma FBD-DS1), *Tetramorium* (-23 Ma CA1 à -25 Ma FBD-DS1) ou encore *Temnothorax* (-20 Ma CA1 à -28 Ma FBD-DS1) paraît jeune au regard du registre fossile, bien que ces estimations demeurent semblables à celles de [Ward et al. \(2015\)](#)

⁴⁹ Au sens de la définition de morphoespèce puisque nous avons rarement accès à la génétique de taxons fossiles. Évidemment, des lignées divergentes pourraient tout à fait conserver (par homologie) ou converger (par homoplasie, parallélisme ou réversion) vers un même phénotype et présenter un génotype distinct, malheureusement ces hypothèses ne peuvent pas être vérifiées pour des taxons fossiles, car seul le phénotype macroscopique - et parfois cellulaire - est préservé.

ou de [Blaimer et al. \(2018\)](#). En fait, les âges CA2 inférés nous semblent finalement plus vraisemblables pour les genres, mais les âges des nœuds supérieurs tendent à être repoussés, peut-être à l'excès. Une apparition des Myrmicinae au-delà de 90 Ma nous paraît peu probable, et l'absence de fossiles myrmicines au Crétacé Supérieur nous contraint à la plus grande prudence. Pourtant, les myrmicines fossiles décrites dans l'ambre éocène (et miocène) présentent des morphologies dérivées typiques des genres auxquels elles sont assignées, parfois semblables en tout point aux représentants actuels. D'après nos observations, les différences peuvent même être particulièrement ténues comme le montrent les nombreuses nouvelles occurrences des ambres de l'Oïse, de la Baltique, d'Éthiopie ou de Zhangpu. Pourtant, la majorité des genres connus au Miocène supérieur (très représentés ou non dans le jeu de données) voit leur apparition estimée entre -20 et -30 millions d'années. Il est vrai que la variation morphologique entre le taxon fossile et les représentants actuels ne semble pas être issue d'une divergence lointaine mais apparaît plutôt correspondre à une variabilité interspécifique. Toutefois, il reste difficile d'envisager une si jeune apparition lorsque nous observons de plus en plus de myrmicines miocènes et éocènes à la morphologie hautement dérivée. Entre les myrmicines fossiles attribuées à *Myrmica* (Myrmicini), *Aphaenogaster* (Stenammini) *Monomorium* (Solenopsidini), *Pheidole* (Attini) et *Tetramorium* (Crematogastrini) dans divers ambres de l'Éocène (de -34 à -53 Ma), dont nombre d'entre eux ont été présentés au cours de ce travail, nous ne réussissons pas bien à déterminer la limite entre la définition d'un groupe-couronne et de lignées branches pour ces genres actuels. En réalité, nos observations ont conforté l'idée que ces fossiles appartenaient sûrement au groupe-couronne de ces genres, car nous retrouvons de manière presque systématique les caractères diagnostiques les définissant (observation à la base de l'analyse CA2). Toutefois, nous avons pu reconnaître des formes légèrement divergentes lorsqu'elles existaient, comme *Thanacomymex* ([Chény et al., 2019](#)) que nous avons pu formellement rattacher aux Crematogastrini, et que nous pensons être un représentant d'une lignée basale éteinte au sein du groupe-couronne du groupe de genres *Myrmecina*, supportant l'idée qu'il existe encore de nombreuses lignées disparues non décrites dont la position phylogénétique exacte reste difficile à déterminer. La définition même du genre (mais également des autres rangs taxonomiques), dont la diagnose est définie quasi-exclusivement sur les représentants actuels, est à la base du problème de la limite des notions entre groupe-couronne et lignée branche. Afin de clarifier la position de ces taxons fossiles, nous pensons qu'il serait nécessaire d'établir des diagnoses en considérant l'aspect évolutif des lignées, en incluant des caractères définis sur les morphoespèces fossiles pouvant y être assignées avec certitude. Ceci permettrait en sus de définir les apomorphies propres au groupe-couronne, et donc de définir un statut plésiomorphique distinct de la lignée branche. La définition de telles diagnoses est évidemment plus complexe mais certains auteurs l'intègrent désormais dans leur publication, comme ce fut le cas pour la récente description de fourmis Myrmicinae d'Enspel par [Jessen \(2020\)](#). Nous avons par ailleurs tenté de faire de même pour les publications en cours de rédaction (liste en annexe C).

Chapitre 5 : Biogéographie

Abstract

Intended objectives

The phylogenetic study of the previous chapter allowed the generation of chronograms in which the apparition of Myrmicinae is mostly estimated between -100 and -85 Ma. The tribes would then appear progressively until the divergence between Attini and Crematogastrini at around -85 to -75 Ma. With such an old evolutionary history and a distribution that is now cosmopolitan, the possible scenarii that could explain such a distribution are numerous and logically imply taking into account the fossil record, tectonic and climatic evolution, but also the biological processes of dissemination of the species. The biogeographical origin of the Myrmicinae has been the subject of several hypotheses: initially presumed to originate in Africa (Dlussky *et al.*, 2004; Dlussky, 2005; Radchenko & Dlussky, 2013a), this hypothesis is, however, little supported by the fossil record and has been questioned by Ward *et al.* (2015). These authors sampled the vast majority of extant lineages, and their biogeographic analysis suggested a South American origin for the basal lineage, but also for the majority of the tribes. However, the basal Myrmicini tribe appears to be of Nearctic origin, and the Crematogastrini tribe of the East Asian region. However, the rare South American continental palaeontological deposits that have yielded ants (e.g. Fonseca (23-34 Ma, Brazil), Confluencia (ca. -48 Ma, Argentina), Pilcaniyeu (ca. -23 Ma, Argentina), and Amazonian amber (12-15 Ma, Peru)) did not yield any myrmicine. However, divergence estimates (Ward *et al.*, 2015; Blaimer *et al.*, 2018; present study) supported the view that the group was much older than these deposits. In addition, Mexican and Dominican Miocene amber has trapped a large and diverse myrmicine fauna. Moreover, the recent discovery of amber from Zhangpu (China) and Ethiopia yielded a total of 23 previously unpublished biogeographical occurrences, and no less than 9 first occurrences of the genus (see Chapter 3, Table 8 for an overview). Taking into account and interpreting these new occurrences in the light of current knowledge is a key factor for a better understanding of the actual myrmicine biogeography and its overall evolutionary history.

In this chapter, we propose: 1) to draw up a state of the art on the biogeographical distribution of living myrmicines at different scales (tribe / genus) and for each bioregion; 2) to measure different biodiversity rates (e.g. occupation rate, 'potential' endemic rate) for current and fossil myrmicines, that have not yet been conducted for the group; 3) to compare the current and fossil distribution across these different rates; 4) finally, to provide a Bayesian analysis based on the previous generated chronograms and after adjusting the distribution matrix used by Ward *et al.* (2015). The definition of bioregions and the different biodiversity rates measured are explained in the section *Methodologie*. The adjustments made to the distribution matrix are presented and discussed for each occurrence in section 4.5.1. *Ajustements et cas problématiques*.

Main results

Biogeography: past and present

From the beginning of the Eocene (-55 to -45 Ma), we find the Crematogastrini (i.e. *Crematogaster*, *Tetramorium*) and Stenammini (*Aphaenogaster*) in the Palearctic and Nearctic regions, then follow the Attini (*Pheidole*), Solenopsidini (*Monomorium*) and Myrmicini (*Myrmica*) in the Palearctic region and the Pogonomymecini in the Nearctic region during the mid-Eocene (Priabonian, 34-38 Ma). The tribes are all present at the end of the Eocene, and become particularly diverse in the Miocene and appear more distributed around the globe, and especially in lower latitudes. While members of current subfamilies have been described in Cretaceous amber, sometimes in co-occurrence with ‘basal’ formicide extinct lineages, doubt remains for myrmicines with the compressions described from Orapa (Botswana, Turonian, ca. -91 Ma) with *Afromyrma petrosa* (described as the hypothetical oldest myrmicine, but the assignment remains very doubtful). Consequently, no ‘verified’ fossil myrmicine ants have yet been described from Cretaceous deposits. Figure 72-A1 illustrates the palaeogeographic distribution of fossil ant deposits during the Upper Cretaceous, and the hypothetical occurrence of a myrmicine in the southern Gondwanian paleocontinent. For more details about the paleobiogeographic myrmicine occurrences, see 4.1. *Histoire de paléo-biogéographie*.

Nowadays, and among the current major subfamilies, the Myrmicinae is the most widespread around the globe, and with the obvious exception of the poles, its members can be found on every continent. However, the majority of biodiversity is concentrated in tropical and equatorial latitudes, with a density exceeding several hundred species in the Amazon basin, in Equatorial Africa and in Borneo (Guénard *et al.*, 2017; Janicki *et al.*, 2016). Furthermore, a closer look at a genus-level reveals heterogeneous distributions, great disparities between tribes, and even within tribes. In order to observe this disparity in more detail, we produced a measure of ‘presence’ and ‘occupancy’ rates, available in Tables 20 and 21 respectively. [N.B.: a tribe generic presence rate for a given bioregion is calculated by dividing the number of known genera of the tribe in the bioregion by the total number of genera of the tribe. An ‘occupancy’ rate for each tribe and for each bioregion can then be estimated. This rate measured at the tribe level is equal to the quotient of the number of genera of a tribe in a bioregion over the number of known myrmicine genera in that bioregion. In other words, it defines the relative presence (= occupancy) of a tribe in function of the presence of other tribes.]

Presence and occupancy rate

The Myrmicini (2 current genera) is restricted to the northern hemisphere, and mainly under a temperate climate. The only two extant genera are uniformly distributed since they are found together throughout the tribe's range, excluding the Indomalayan region where only *Myrmica* is present.

The Pogonomymecini (3 current genera) is restricted to the Nearctic and Neotropic. In reality, only the genus *Pogonomymex* is really present in both bioregions (as well as in the Caribbean), the other

two genera are known only in the Neotropic. The three extant genera are restricted to the New World and show an even narrower distribution than the Myrmicini.

The Stenammini (7 current genera of which 5 are known from the fossil record) is widely distributed over the continents, but is however absent from the Neotropical region, excluding Central America defining the northern edge of the Neotropic. Actually, only *Aphaenogaster*, *Messor* and *Stenamma* are widely distributed across the globe. The majority of the 7 extant genera remains concentrated between the Nearctic (4 genera), West-Palaeartic (5 genera) and East-Palaeartic (3 genera) regions. The generic (and global) presence rate for the Nearctic and West-Palaeartic regions thus represents 57% (for 22% of the global rate) and 71% (for 28% of the global rate) respectively, together constituting more than half of the generic biogeographic occurrences. The Stenammini (with the exception of the genus *Aphaenogaster*) is therefore actually exclusively concentrated in the Nearctic and Palearctic regions. The maximum occupancy rate of the group is recorded in the West-Palaeartic (0.24) and in the Nearctic (0.17) with an average occupancy rate of approximately 10%.

The Solenopsidini tribe (22 current genera, 3 of which are known from the fossil record) is widely distributed over the continents, although only the genera *Monomorium* and *Solenopsis* have an almost cosmopolitan distribution. The 22 current genera are distributed relatively unevenly on the continents. The highest presence rates are found in the Neotropics (0.52 for 25% of the total occurrences of the group) with 11 genera and in Australasia (0.43 for 20% of the total occurrences) with 9 genera. The Afrotropical and Indomalayan regions follow with 6 genera each (0.29 and 0.14), but only *Monomorium*, *Myrmecaria* and *Sylophopsis* are common to these two bioregions. The tribe is nevertheless present in the other bioregions at much lower rates. The presence of Solenopsidini in the northern hemisphere is therefore attested, but it remains particularly reduced.

The Attini tribe (47 current genera, 8 of which are known from the fossil record) is widely distributed over the continents, yet the group is absent from the highest latitudes, and is even absent from the northern part of the Palearctic. Actually, only *Pheidole* and *Strumigenys* are present on all continents, but remain absent from the East-Palaeartic. The other genera are restricted to a single bioregion, and the vast majority (80%) of which is thought to be endemic to the Neotropic. The tribe, although almost cosmopolitan, shows a rather uneven distribution since more than half of the generic occurrences are concentrated in the Neotropic. For this single bioregion, more than 80% of the genera of the tribe are present (0.81), while the second highest presence rate of the group refers to the Caribbean and Australasia with only 17% of genera present (0.17), particularly low values, implying a high rate of endemism in the Neotropic. From the Palaeartic region, only the genera *Pheidole* and *Strumigenys* are actually present, referring to less than 3% of the generic biogeographic occurrences of the group. A few additional genera are known from the Nearctic (*Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis*, and *Trachymyrmex*) although at the same latitudes as the Palearctic. This presence is probably due to the effect of geographical proximity between the Neotropic and the Nearctic for lineages that have undergone adaptation to more temperate climates.

The Crematogastrini (65 current genera, 18 of which are known from the fossil record) shows the largest distribution of the group, since it is found on every continent and at every latitude, excluding the poles. Nevertheless, only the genus *Crematogaster* is present on every bioregion. The genera *Cardiocondyla* and *Tetramorium* are present throughout the Old World (6 bioregions), but are absent from the Nearctic and Neotropic. The genera *Carebara*, *Cataulacus*, *Meranoplus*, *Myrmecina*, *Nesomyrmex* are distributed over 4 or 5 bioregions, but they show important heterogeneities. All other genera are present in up to 3 bioregions, and the vast majority (34 genera) are restricted to a single bioregion. The tribe appears weakly present throughout the New World, since only 8, 7 and 2 genera are known in the Nearctic, Neotropical and Caribbean regions, for a generic (and global) presence rate of 0.12 (0.06), 0.11 (0.05), and 0.03 (0.01). These regions taken together represent barely 12% of the total generic occurrences of the tribe, which is particularly low for a hyper-diverse tribe with a supposedly cosmopolitan distribution. In reality, the Crematogastrini appear particularly present in the Indomalayan (38 genera) and Australasian (26 genera) regions with a generic (and global) presence of 0.58 (0.28) and 0.40 (0.19), representing between them almost 50% of the total generic occurrences of the tribe. The presence is slightly lower in Afrotropic (19 genera) and Madagascar (14 genera) with a generic (and global) presence of 0.29 (0.14) and 0.20 (0.10), and even a little more in the West- and East-Palaearctic (11 and 10 genera) with nevertheless 15% of the genera present in the region, representing, for the Palearctic as a whole, 15% of the total generic occurrences of the tribe. The average rate reaches 15 generic occurrences, which is relatively high despite the almost absence of the group in the New World. In terms of occupancy rate, the tribe shows the highest values of the group for all bioregions except the Neotropics and the Caribbean: 0.35 in the Neotropics, 0.52 and 0.59 in the West- and East-Palaearctic, 0.66 in the Afrotropics, 0.67 in Madagascar, 0.75 in the Indomalaya, and 0.59 in Australasia. Despite a low presence in the Nearctic and Palearctic, the tribe thus remains the dominant group, which illustrates the low myrmicine diversity of these bioregions. For more details about the comparison with their respective tribal geographic paleo-occurrence, see 4.1.3. *Biogéographie actuelle*.

Potential endemic rate

The Myrmicini genera do not appear to be endemic to any of the nine bioregions. Two of the three genera (*Hylomyrma*, *Patagonomyrmex*) of the Pogonomyrmecini tribe are restricted to the Neotropic. Four of the seven Stenammini genera are restricted to a single bioregion, two in the Nearctic and two in the Palearctic. Moreover, the tribe appears to be related to these two ecozones in a similar way to the Myrmicini. In view of the data and rates measured, a potential common geographical origin for these two tribes, already proposed by [Ward et al \(2015\)](#), cannot be definitively excluded. With 16 restricted genera out of 22, the Solenopsidini tribe appears to be very dependent on two distinct bioregions: 7 genera are restricted to the Neotropic and 6 genera to the Indo-Australian complex (and two others in the Afrotropic). The potential rate of generic endemism of the tribe nevertheless reaches 73% (32% in the Neotropic, 14% respectively in the Indomalaya and Australasia, and 9% in the Afrotropic),

constituting the second highest rate. The Neotropic and the Indo-Austral complex represent the majority proportion of the potential endemism rate of the tribe with 44% and 38% respectively. The Attini shows the highest potential rate with 87% of the genera restricted (41 out of 47) to a single bioregion, of which 68% (32) are inferred from the Neotropic alone. This region represents the majority proportion of the potential rate of endemism for the tribe, with 78% of the restricted species inferred to the Neotropic. A fraction of the endemic potential is observed for the Indo-Australian complex with 6 restricted genera (2 and 4) representing nearly 15% of the rate, which is a significant value. No Attini genus appears restricted to the Caribbean or the Palearctic, and only one genus is restricted to the Afrotropic (*Microdaceton*) and Madagascar (*Pilotrochus*). Regarding the Crematogastrini, 33 of the 65 genera are restricted to a bioregion, representing a potential endemism rate of 0.51, which is relatively low compared to the Attini. This confirms the wide dispersion of many genera that has been partly observed across the various rates measured previously. And as curious as it may seem, no Crematogastrini genus appears to be restricted to the Nearctic, Caribbean or Palearctic. Moreover, the potential rate is almost nil in the Nearctic (3%) with only 2 restricted genera (*Rostromyrmex* and *Xerolitor*). This rate is slightly higher in Afrotropic (8% - 5 genera) and Madagascar (5% - 3 genera), and reaches 25% (16 genera) and 11% (7 genera) respectively for the Indomalaya and Australasia. The latter two regions also represent the majority proportion of the tribe's potential endemism rate, with 48% and 21% respectively.

More generally, 96 out of 146 myrmicine genera are restricted to a bioregion, which represents a potential endemism rate of 66%, with a high rate in the Neotropic (0.29 - 43 genera), and for the Indo-Australian complex (0.24 - 35 genera). However, the rates of presence, occupancy and potential endemism for each of the tribes do not, on the other hand, reflect the similarities or dissimilarities between the myrmicine fauna of the different bioregions.

Paleofauna and 'modern' fauna affinity

The distribution of the current myrmicine fauna and their affinities between each bioregion is an important aspect in reconstructing the evolutionary history of the group. However, this can only make sense if we do consider the fossil record, which provides a temporal dimension to the spatial one. A comparison of palaeofaunas and present-day myrmicine faunas (Table 24) will not only make it possible to account for similarities and/or dissimilarities between past and present faunas in the bioregion, but will also reveal general trends and invalidate or confirm hypotheses made solely on the basis of the modern record.

Eocene Nearctic

The affinity of the Eocene Nearctic (5 current genera) with the current Nearctic is 100%, which means that all the genera described in the fossil record (*Aphaenogaster*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Veromessor*) are still present in the region. This suggests that the abiotic parameters might not have varied significantly and/or that the lineages have all persisted despite possible changes.

On the other hand, affinity with the current Caribbean is also high (0.8), for which only the *Veromessor* genera is absent. The Nearctic inheritance of these Eocene lineages seems to be confirmed here. Regarding the affinity with the Palearctic (current and fossil), the values indicate the same trend as the modern record: both bioregions (and paleo-regions) share several genera in common such as *Aphaenogaster*, *Crematogaster* or *Pheidole*. On the other hand, the genera *Pogonomyrmex* and *Veromessor*, described in the Eocene Nearctic, are absent from the current or fossil Palearctic. This observation therefore supports the hypothesis of a Nearctic origin for the Pogonomyrmecini and Stenammini tribes. Curiously, the Eocene Nearctic shares as much affinity with the Indo-Austral complex (0.6) as with the Palearctic-Afrotropical complex (0.6-0.4). This can be explained by the presence of cosmopolitan genera such as *Aphaenogaster*, *Crematogaster* or *Pheidole*, which are present in these regions and were already found in the Eocene Nearctic.

Miocene Caribbean

The generic affinity of the Miocene Caribbean region (13 current genera) with the Nearctic and the Neotropic reaches 0.62 and 0.85 respectively. These values indicate a rather significant affinity, particularly towards the Neotropic for which 85% of the Miocene Caribbean genera are now observed in the Neotropic (11 shared genera). This value is even higher than the affinity of the Miocene Caribbean with its own current fauna, since it modestly reaches 77% for 10 common genera. While the genera *Aphaenogaster* and *Temnothorax* are present during the Miocene in the Caribbean, they are currently absent from the Neotropic. On the other hand, these genera are still present nowadays in the Caribbean, however the genera *Apterostigma*, *Nesomyrmex* and *Octostruma*, which were present during the Miocene, are absent. These genera are however currently present in the Neotropic. For these reasons, the Miocene Caribbean region is closer to the present Neotropic than to the modern Caribbean. Finally, the paleo-region shows a medium affinity with the Palearctic and Afrotropic, through the common presence of currently cosmopolitan genera such as *Aphaenogaster*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Solenopsis*, *Strumigenys*, *Temnothorax*...

Eocene-Miocene Palearctic

The generic affinity of the West-Palaeartic paleoregion with its current fauna is relatively moderate (Eocene: 0.64; Oligocene: 0.5; Miocene: 0.5) if we compare it, for example, with the values previously estimated for the Caribbean region. Moreover, the affinity is curiously higher between the Eocene and current fauna than with the Oligocene or Miocene and current fauna. From the Eocene paleofauna (11 current genera), only *Carebara*, *Pristomyrmex* and *Vollenhovia*, which were originally present in the region (taxa described in Baltic amber), appear to be absent nowadays. The other eight genera, on the other hand, have persisted. And from the Oligocene (8) and Miocene (6) paleofauna, *Cataulacus* and *Podomyrma* also appear currently absent. In summary, species of *Carebara*, *Cataulacus*, *Podomyrma*, *Pristomyrmex* and *Vollenhovia*, that were observed in the Palearctic between the Eocene and Miocene,

appear currently mostly absent from this region. Extant species of these genera currently live in much lower latitudes, their distribution being reduced for the majority to sub-tropical, tropical or equatorial climates. On the other hand, *Podomyrma* and *Vollenhovia* are now restricted (but possibly not endemic) to the Indomalayan or Australasian region. The genera *Cataulacus* and *Pristomyrmex* show a splitted distribution between the Afrotropics and the Indo-Australasian complex.

Furthermore, if we compare the affinity of the Palearctic paleofauna with the Indo-Austral complex, we notice that the values are particularly high, ranging from 0.63 to 0.83 with reference values of 0.82 and 0.73. It is even interesting to note that the Eocene Palearctic region shows a greater affinity with the fauna of the Indo-Austral complex than with its own current fauna (0.73-0.64). This phenomenon is mainly due to the elements mentioned above, i.e. the presence in the Eocene and within the Palearctic of genera that have now disappeared from it and restricted to lower latitudes (e.g., *Carebara*), the Afrotropic and the Indo-Austral complex (e.g., *Cataulacus*, *Pristomyrmex*), or exclusively restricted to the Indo-Austral complex (e.g., *Podomyrma*, *Vollenhovia*).

Miocene Afrotropic

The generic affinity of the Afrotropical Miocene (6 current genera) with its current fauna is relatively high (0.83) with 5 out of 6 genera still present (*Carebara*, *Cataulacus*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Trichomyrmex*). Only *Rhopalomastix* is not known from the current African continent, and its distribution can be puzzling, since it is now restricted to the Indo-Australian complex. The taxon has been described as endemic to Australasia, but its presence in Afrotropic during the Miocene period questions the definition of its status (see Appendix B5). From the Nearctic (0.17) and the Neotropic (0.33), only *Monomorium* and *Carebara* are common to the Afrotropic, explaining the low generic affinity. With the Palaeartic-West, the genus *Trichomyrmex* substitutes *Carebara*, for a similar level of affinity (0.33). However, none of the genera is common with the Palaeartic-East. Moreover, the current faunas of the Afrotropic and the Palaeartic-East already show a clear dissimilarity (0.21-0.35), which can also be seen from the fossil record, and reflects the clear biogeographical separation between these bioregions that seems to have been in place for several tens of millions of years.

The affinity of the Miocene Afrotropic with Madagascar remains moderate (0.67) in view of their geographical proximity. Among the 6 genera present during the Miocene in Afrotropic, *Rhopalomastix* and *Trichomyrmex* appear to be absent from Madagascar. The first one, which is part of the *Melissotarsus* lineage, is indeed not known to the current Afrotropic but is widely distributed in the Indo-Austral complex. The second is known from southern Africa to Myanmar, via the Arabian Peninsula. The island of Madagascar is no farther from the African continent than the Caribbean on the South American continent, yet compared to the latter, the affinity of the fauna is curiously lower.

Miocene Indomalaya

With 16 extant genera newly described from the fossil record (Zhangpu amber), the Miocene Indomalaya is the richest, surpassing the Caribbean. The generic affinity with its own current fauna reaches 100%, which means that all the genera described there during the Miocene are still present nowadays. The paleoregion also shows a strong affinity with Australasia (0.81), a relationship that had already been partly highlighted by the current register (0.51-0.59). Among all the occurrences, only *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, and *Proatta* appear to be restricted to the Indomalaya.

In addition, the affinity with Afrotropic and Madagascar is surprisingly high (0.63) with 10 shared genera out of 16. This time, *Lordomyrma*, *Myrmicaria* and *Vollenhovia* are restricted to the Indo-Australian complex, their absence in Afrotropic-Madagascar adding up to the 3 previous genera. While the affinity of the current fauna appeared relatively low (0.24 to 0.32) between these bioregions, the Miocene Indomalaya shares a significant fraction of occurrences with the Afrotropic / Madagascar.

The affinity with the West- and East-Palaearctic (0.44 and 0.31) is relatively low, although nearly 30% of their genera are shared. The dissimilarity is even more pronounced with the Nearctic and Neotropic (0.31). Actually, the dissimilarity of these current faunas is already very strong (0.10 to 0.23). This means that the New World and the Palearctic share more affinity with the Miocene Indomalaya than with the present-day Indomalaya. For example, *Carebara* and *Cataulacus*, which were described from the Eocene-Miocene Palearctic, are now absent from these regions, and are currently observed in more southern regions, particularly in the Afrotropic, Indomalaya and Australasia.

In sum, the Miocene or present-day Indomalaya - since they show no generic dissimilarity - are closer to the Eocene Palearctic than to the present-day Palearctic. This reflects a generic turnover of the myrmicine fauna (e.g. with *Carebara*, *Cataulacus*, *Pheidole*, *Pristomyrmex*) of the Palearctic, from the Eocene to the present day. On the other hand, the relatively significant affinity of the Indomalaya (and by extension the Indo-Australian complex) with the Afrotropic (+ Madagascar) suggests a common inheritance and above all a closely related evolutionary history.

Lagrange analysis

Main results

Four major scenarii resulted from the Lagrange analysis (Table 25) for the Myrmicinae inheritance. The most likely scenario simultaneously includes the Nearctic, Neotropic and Indomalaya for the 'core Myrmicinae' branch, and the Nearctic for the Myrmicini branch (NOI|N - 0.27). However, the two following scenarii show relatively high probabilities, the first (OI|N - 0.22) excludes the Nearctic as a possible origin of the core Myrmicinae, and the Palearctic substitutes the Nearctic as the origin of the Myrmicini for the second (OI|P - 0.15). These results contrast with those of [Ward et al. \(2015\)](#), since their analysis gave only two major scenarii where only the Neotropic were shown as the possible area of origin of the core Myrmicinae (see Table A29 in the appendix for details of their results). On the other hand, the scenarii inferred by these authors had equivalent probabilities (0.20) and are much lower

than ours, which made it impossible to consider either scenario. In addition, our most likely scenario includes the Nearctic and Indomalaya for the 'core Myrmicinae', which did not appear in [Ward et al \(2015\)](#). For the Myrmicini branch, our results confirm those previously inferred and support even more a Nearctic origin. On the other hand, for the 'core Myrmicinae' branch, whose exclusive inheritance was presumed to be Neotropical, the results are more divided and indicate that the group was probably already diversified between the Old World and the New World before the Cenozoic. Our analysis therefore does not corroborate a strict Neotropical origin, although this region is indeed present in the majority of the scenarii. On the other hand, the systematic occurrence of the Indomalaya in the four major scenarii for the 'core Myrmicinae' lineage is interesting because it was completely absent from those of [Ward et al. \(2015\)](#).

The Myrmicini lineage (and crown-group) would be mostly inherited from the Nearctic, but the probability remains rather low (0.33), an equivalent value with the previous authors. The alternative scenarii, however, imply only the Palearctic as other possible bioregion. In any case, the crown-group shows a very late diversification event within these two provinces, at the end of the Miocene.

Regarding the crown-group of the 'core-Myrmicinae', the major scenario (OI|O - 0.40) involves the Neotropic and the Indomalaya (two regions also present in the following scenarii) while [Ward et al. \(2015\)](#) inferred an exclusively Neotropical inheritance for the descending branches with a high probability (O|O - 0.62). This scenario is the fourth in our analysis with a probability of only 0.07.

For the Pogonomyrmechini lineage and crown-group, we confirm the results of [Ward et al. \(2015\)](#) with a significant majority scenario, inferring a single Neotropical origin (0.92) and a later diversification in the Nearctic.

The Stenammini lineage would be inherited from the Nearctic, but the crown-group would be divided between Neotropic and Palearctic for the *Aphaenogaster-Messor* lineage, and the Nearctic for the *Stenamma-Novomessor* lineage according to the major scenario (OP|N - 0.34). The alternative scenarii imply or exclude the Neotropic and/or the Nearctic for the first lineage, but ultimately remain quite similar. The results differ greatly from [Ward et al. \(2015\)](#) on the *Aphaenogaster-Messor* lineage's inheritance (ONF|N - 0.17), which also involved the Nearctic and Afrotropic and excluded the Palearctic. However, the scenario of these authors was poorly supported, and unlike them, we included the Palearctic *Aphaenogaster* lineage, whose bioregion is occurring in all three major scenarii. This also demonstrates the importance of including as many biogeographic occurrences as possible.

According to the major scenario, the Solenopsidini and Attini tribes share a common Neotropical origin, which is also the case for their respective crown-group. In both cases, the relative probability of a Neotropical crown-group apparition is very high (O|O - 0.96), which is consistent with previous estimates by [Ward et al. \(2015\)](#) (0.97). A major biogeographical diversification appears in the mid-Eocene (-45 to -30 Ma), then in the Miocene (-25 to -15 Ma), and particularly in the Afrotropic and Indomalaya for the most 'derived' genera (e.g. *Solenopsis*, *Monomorium*, *Sylophopsis*, *Pheidole*, *Strumigenys*).

The origin of the node at the base of the divergence between Attini and Crematogastrini is split between Indomalaya and Neotropic for a rather well supported scenario (0.75), unlike [Ward *et al.* \(2015\)](#) for whom the origin was solely Neotropic. This scenario is in our case very unlikely (< 0.05). Thus, the divergent lineage at the origin of the Crematogastrini finally shows no direct ancestral bond with the Neotropic, contrary to the previous authors. And regarding the Crematogastrini crown-group (and its many sub-lineages), the major scenario supports an Indomalayan inheritance with a high relative probability (II - 0.84). The following scenarii are very weakly supported (< 0.03) and involve in all cases the Indomalaya for the two descending branches. These results contrast surprisingly with [Ward *et al.* \(2015\)](#) since their major scenario also involved the Neotropic and Afrotropic with a much lower probability (OFII 0.43). Our results are more consistent with [Blaimer *et al.* \(2018\)](#) although these authors inferred a split inheritance between Indomalaya and Afrotropic for the adjacent lower nodes, an alternative scenario which is much less supported in our case.

The two major Crematogastrini lineages (= from the crown-group) would each be already present in Indomalaya at the beginning of the Paleocene (ca. -65 Ma). The majority of the sub-lineages are actually affiliated to the Indomalayan region with high relative probabilities (> 0.80) (of which a few upper nodes differ with [Blaimer *et al.*, 2018](#)). The major lineages including *Tetramorium* (= *Carebara*-group + *Cataulacus*-group *sensu* [Blaimer *et al.*, 2018](#)) would be overwhelmingly inherited from Indomalaya, although a few nodes remain moderately supported. The major difference with these authors refers to the inheritance of the *Carebara*-group lineages (including *Tetramorium*, *Cyphoidris*, *Dicroaspis*): our major scenario would be a common emergence in Indomalaya, unlike [Ward *et al.* \(2015\)](#) and [Blaimer *et al.* \(2018\)](#) who inferred an Afrotropical inheritance. However, these scenarios remain relatively supported and the following systematically include an Afrotropical inheritance with a probability reaching nearly 0.4, an alternative scenario whose value is therefore not negligible. Regarding the second major lineages, the upper nodes strongly support an Indomalayan inheritance, results which are similar to [Ward *et al.* \(2015\)](#) and even more so with [Blaimer *et al.* \(2018\)](#). The most recent common ancestor of *Carebara*, *Crematogaster* and *Meranoplus*, *Nesomyrmex*, *Trichomyrmex* and *Cataulacus* is related to Afrotropic in the major scenario, but the inheritance remains moderately supported (0.56). This finding is similar to [Ward *et al.* \(2015\)](#) but differs slightly from [Blaimer *et al.* \(2018\)](#) whose origin is split between Afrotropic and Indomalaya. However, comparison with the latter authors may not be relevant since the topology is not consistent with that of [Blaimer *et al.* \(2018\)](#).

Finally, many Crematogastrini genera appear to have colonised the New World during the Miocene: 1) *Crematogaster*, *Temnothorax* and *Tetramorium* which are known today in the Nearctic and Neotropic and whose ancestral lineages were probably distributed throughout the Old World; 2) *Carebara* and *Nesomyrmex* which are known today in the Neotropic and whose ancestral lineages are thought to be inherited of the Afrotropic. These two genera could have reached South America as early as the beginning of the Eocene (ca. -50 Ma). Further genera would have eventually spread from the Indomalayan province to Australasia (e.g. *Lordomyrma*, *Myrmecina*, *Poecilomyrma*, *Romblonella*) [an

example of dispersal can be found in Appendix B7] but also from Afrotropic (e.g. *Huberia*, *Podomyrma*, *Trichomyrmex*, *Metapone*) during the Oligocene-Miocene (35-10 Ma).

Discussion

An ancestral inheritance disputed

Regarding the basal Myrmicinae inheritance, the major scenario differs slightly from the one proposed by [Ward *et al.* \(2015\)](#), since in addition to the Neotropic, it includes the Nearctic and Indomalaya for the 'core Myrmicinae' lineage (NOI|N - 0.27). But, although this one is more supported than these previous authors, the values remain low and no one scenario dominates widely. To date, the geographical inheritance of the basal lineage of all extant myrmicines is therefore not known with confidence. According to [Ward *et al.* \(2015\)](#), the most likely hypothesis was that it originated in the Neotropic, as inferred by their results. Three of the six myrmicine tribes (Pogonomyrmecini, Solenopsidini, Attini) would indeed have originated there (our analysis having confirmed this point), and this could be also true for the Formicidae lineage as already assumed earlier ([Moreau *et al.*, 2006](#); [Moreau & Bell, 2013](#)).

However, we can only wonder about the absence of the Myrmicini in the Neotropic, which is the most 'basal' myrmicine tribe. Moreover, with the sole exception of the Attini, the very low presence and occupation of the Myrmicine tribes in the Neotropic, in particular the Stenammini and Crematogastrini, is surprising, all the more so as the emergence of the crown-group of the Crematogastrini is ancient, since it is estimated between -65 and -80 Ma. Moreover, the crown-group would have appeared respectively in the Nearctic and the Indomalaya, and their presence in the Neotropic is thought to be due to a subsequent colonisation. Actually, the Neotropic is even the less occupied bioregion for all the tribes, except for the Attini. If we consider again the Stenammini and Crematogastrini, (this latter being the most diversified with nearly 3150 extant species), only 2% and 12% of the myrmicine genera in the Neotropic belong to them, constituting 6% and 5% of the generic biogeographic occurrences of these tribes, whose Crematogastrini members are nevertheless very diversified in other regions of similar latitudes. In view of these findings, and given that the Nearctic (and the Indomalaya to a lesser extent) seems to have been as important as the Neotropic regarding the ancestral lineage history, we can not state that the Myrmicinae crown-group is inherited from the Neotropic as assumed in [Ward *et al.* \(2015\)](#). It is possible that the basal inheritance of the first tribe lineages is Neotropic as supposed for the Formicidae, but the Nearctic appears to be an even more supported hypothesis according to our analysis. Furthermore, it is not impossible that a basal lineage first appeared in the Nearctic, and that a dispersion then quickly occurred towards the Neotropics, which would have led to a great primary radiation resulting in the emergence of the main lineages, and notably the Solenopsidini and Attini in Neotropic.

The Palearctic - Indomalaya affinity

The analysis of the faunal and palaeofaunal affinity by bioregion (Tables 23 and 24) revealed several interesting elements with regard to the Palearctic: on the one hand the strong affinity between Palearctic and Nearctic with 60-70% common genera, but also the relatively moderate affinity of the Palearctic with the Indo-Austral complex (50% and reciprocal at 20%). Even more interesting is the remarkable affinity of the Eocene and Miocene Palearctic with the modern Indo-Austral complex (0.63 to 0.83). A little earlier, we noted that this phenomenon was explained by the presence, in the Eocene and within the Palearctic, of genera that have now disappeared from this bioregion, restricted to lower latitudes and for which we mentioned several examples. We propose here to study in detail the evolution of the entire Palearctic myrmicine paleofauna to better understand this significant affinity.

Between the Eocene and Miocene, 15 current genera are known in the Palearctic, mainly in Baltic amber (indicated if different) (see Table 26 for more details): *Myrmica* (Myrmicini); *Aphaenogaster*, *Goniomma* (Western European compressions), *Stenamma* (Stenammini); *Monomorium*, *Solenopsis* (Western European compressions) (Solenopsidini); *Pheidole* (Attini); *Carebara*, *Cataulacus* (Sicilian amber), *Crematogaster*, *Podomyrma* (Sicilian amber), *Pristomyrmex*, *Temnothorax*, *Tetramorium* and *Vollenhovia* (Crematogastrini). If we take a closer look at the evolution of these taxa, we can see that few of them have persisted to this day in the geographical area where their respective fossil relatives have been described. Among the 15 extant genera described in the fossil record in the Palaeartic, 9 are now absent from the Northern Palaeartic, and 4 of them (*Cataulacus*, *Podomyrma*, *Pristomyrmex*, *Vollenhovia*) are even completely absent from the Palaeartic. And from the 6 persistent taxa around the Baltic, only *Myrmica* and *Temnothorax* to a lesser extent, show a relatively high diversity with several dozen known species in the region. The four other genera (i.e., *Aphaenogaster*, *Stenamma*, *Solenopsis*, and *Tetramorium*) show an extremely low diversity for this part of the Palearctic, with only 1 living species for the first three, and 5 species for the latter. In addition, they show much greater diversity at lower latitudes, particularly around the Mediterranean basin and beyond. While we noted earlier the ‘survival’ of several genera around the Baltic Sea despite numerous disappearances, it turns out actually that the majority of these genera show a diversity reduced to its strict minimum in the region, and of all the known genera in the Eocene, only *Myrmica* and *Temnothorax* would have substantially subsisted. All the genera (9) that were formerly present around the Baltic between the Eocene-Miocene are currently found in much lower latitudes. Their presence is verified either in the Southern Palearctic (Mediterranean basin, Middle East), or in the Afrotropical region and/or in the Indo-Austral complex.

Additionally, several extinct Palearctic genera could be ascribed to genus-groups that appear to be ‘native’ of the Indo-Australian complex. This is the case, for example, with *Thanacomymex* ascribed to the *Myrmecina* genus-group (Crematogastrini), and for which the morphology was closely similar to *Pristomyrmex* or even more to *Acanthomyrmex*, both genera that are nowadays restricted to the tropical climate (for more details, see [Chény et al., 2019](#)). *Acanthomyrmex* is nowadays only known from the Indomalayan region, and three fossil taxa belonging to *Pristomyrmex* have been described in the Eocene

Baltic amber (Dlussky & Radchenko, 2011; Radchenko & Dlussky, 2018b), and whose extant relatives are absent from the Palearctic regions. More generally, this group includes *Dilobocondyla*, *Myrmecina* and *Perissomyrmex*, that are restricted (to the exclusion of a few *Myrmecina* species) either to the Afrotropic and the Indo-Austral complex (*Pristomyrmex*), or exclusively to the latter for three of them (*Acanthomyrmex*, *Dilobocondyla*, *Perissomyrmex*). *Myrmecina* is also very diversified in the Indo-Austral complex. Furthermore, the monophyly of this group was verified by Blaimer *et al.* (2018). Thus, it appears that extinct palearctic genera would belong to lineages which are now very diversified in tropical regions, and in particular in the Indo-Austral complex.

Palearctic: a multiple inheritance?

Before the recent discovery of the rich fossiliferous deposits described in this thesis, the Baltic paleomyrmecofauna already showed some remarkable affinities with the current myrmecofauna of the Indo-Austral complex, with strong similarities in their generic composition (Guénard *et al.*, 2015). The detailed study of numerous new occurrences of Zhangpu and their affinity with the modern myrmicine fauna supports even more this statement. However, due to the lack of an Eocene fossil record from the present-day tropics, it is impossible to know whether these genera were already present there or whether they would be inherited from Palaearctic lineages. In the absence of such a fossil record, we cannot theoretically conclude whether their current distribution is the result of a restriction, i.e. a relictual distribution due to the progressive reduction of tropical latitudes, or whether the Palearctic lineages gradually moved to the Indomalaya (and Afrotropic) following the reduction of the tropical zone. The Palaearctic fossil record would suggest that ancestral populations may have ‘moved’ to more tropical regions, but biogeographical analyses revealed that the Crematogastrini crown-group most likely appeared in the Indomalayan region (Ward *et al.*, 2015; Blaimer *et al.* 2018; present work) at the end of the Upper Cretaceous (between -65 and -80 Ma) and that the majority of genus-groups would have appeared before or during the Eocene, which is notably the case of the *Myrmecina* group mentioned above. In view of the close affinity between the Palearctic paleoregion and the modern Indomalaya, and the presumed Indomalayan origin of the Crematogastrini, it is very likely that the presence of the Crematogastrini in the Palearctic is ultimately the result of a dispersion from the Indomalaya during the Eocene, of which typical extinct Palearctic genera such as *Eocenomyrma*, *Fallomyrma* or *Thanacomyrme*x are fossil relatives.

On the whole, it is reasonable to assume that the Palearctic myrmicine fauna (present + fossil) is an inheritance from several dispersions at the beginning of the Eocene and during the Miocene: 1) from the Indo-Austral complex, especially for the Crematogastrini; 2) from the Afrotropic for the Solenopsidini (e.g., *Monomorium*) and Attini (part.) (e.g., *Strumigenys*); 3) from the Nearctic for the Myrmicini, Stenammini (e.g., *Aphaenogaster*, *Stenamma*) and Attini (part.) (e.g., *Pheidole*). For the latter case, we know that two connections periodically occurred between the Palearctic and the Nearctic (Fig. 78): the Beringia land bridge linking the Western Nearctic to the eastern edge of the Palearctic (Fig. 78, Fig. B), but also the Greenland passage linking the Eastern Nearctic to the Western Palearctic (Fig. 78, Fig. A).

For Beringia, several studies corroborated a dispersal through this passage between the Upper Cretaceous and the Neogene, thus explaining the strong affinity of the Nearctic fauna (Sanmartín *et al.*, 2001) and flora (Wen *et al.*, 2016) with the Asiatic province. Regarding the Greenland passage, Archibald *et al.* (2011) described a putative dispersal of Formicini ants (*Titanomyrma lubei*) from North America to Western Europe, explaining the discovery of co-occurring specimens solely between these two regions (i.e. Green River Formation for the Nearctic; Messel, Great Britain and Bournemouth, Germany for the Palearctic; *ca.* -48 Ma).

These successive dispersions would have been allowed following brief successive hyperthermal events involving the ETM 1-2-3 (~56-54-52 Ma) then the MECO (~40 Ma) that would have favoured the extension of tropical biomes at high latitudes (Bijl *et al.*, 2010; Bohaty *et al.*, 2009). Furthermore, analysis of the diversification rate (see Chapter 4: Phylogeny, section 3.3. *Taux de diversification*) showed a potential occurrence of particular events (= shift events) during the Eocene (*ca.* -35 Ma, Priabonian) which led to intense diversification of major myrmicine genera (e.g., *Pheidole*, *Strumigenys*, *Crematogaster*). It is possible that this diversification was made possible by these short hyperthermal events. The gradual fall in temperature due to the Antarctic glaciation at the Eocene-Oligocene transition probably marked a definitive turning point for many of the Palearctic genera resulting from these dispersions, which probably disappeared as a result of this long period of cooling. This would also explain the turnover of the fauna during the Miocene. The modern distribution of numerous myrmicine genera in the Indomalaya and Afrotropic would therefore result from a restriction of the habitat of these ancestral populations, due to the progressive reduction of tropical latitudes.

The Middle East discontinuity

Finally, several Old World myrmicine genera share an astonishing disparity in their distribution: present on the one hand in the Afrotropics and in the Indo-Australian complex on the other hand, they nevertheless appear to be absent from the Middle East. This discontinuity in distribution is found in the following genera: *Caloptomyrmex* (C), *Cataulacus* (C), *Meranoplus* (C), *Myrmicaria* (So), *Pristomyrmex* (C), and *Syllophopsis* (So) (Fig. 79). Several scenarios can, however, explain the absence of these genera in the Middle East.

A first hypothesis is that these are present but have not yet been found, due to a lack of prospecting, or the cryptic behaviour of certain species. This is plausible but seems unlikely, as many myrmicine genera have already been surveyed in these regions for several decades. However, a few species of *Meranoplus* and *Syllophopsis* have recently been recorded, in the Arabian Peninsula (Sharaf *et al.*, 2014; Sharaf & Aldawood, 2019) for the former, and between Egypt and Saudi Arabia for the latter (Aldawood, 2016). However, these occurrences remain punctual and do not allow a generalisation of a possible presence in the Middle East, whether for these two genera or the others not recorded.

A second hypothesis would be that they are truly absent. However, a real current absence is not necessarily synonymous with a past absence. If the hypothesis of a past absence in the Middle East

explains a current observed absence, this would not explain their current distribution, and in particular the several (isolated?) *Meranoplus* or *Syllophopsis* 'spots' partially described by the latest publications (Sharaf *et al.*, 2014; Sharaf & Aldawood, 2019; Aldawood, 2016) which tend to contradict this hypothesis. In addition, this would imply a dispersion of populations between Afrotropic and Indomalaya that would not include the Middle East, which is located at the junction of these bioregions. This scenario is therefore plausible but remains very unlikely, especially as the Lagrange analysis inferred large dispersions between Palearctic, Indomalaya and Afrotropic.

A third hypothesis would be that a population was indeed present in the past. This presence in the Middle East would be the result of multiple dispersions between Afrotropic, Indomalaya and Palearctic, whose populations would have been progressively reduced to clusters of more or less isolated populations (e.g. *Meranoplus*, *Syllophopsis*), or would have finally disappeared. This reduction (or disappearances) could be the consequence of the gradual reduction in tropical latitudes mentioned earlier. During the multiple ancestral dispersions, the populations could then have reached new regions before the restriction of their global distribution, affecting in particular the Middle East, and splitting the faunal distribution. This scenario would explain the presence of two ancestral populations and their descendant lineages in Afrotropics and Indomalaya, as well as the discontinuity currently observed. Finally, the presence of apparently isolated populations in the Arabian Peninsula corroborates a relictual presence following a climatic restriction.

Finally, it is interesting to reconsider the previously described co-occurrence of *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* in Ethiopian amber. The presence of *Melissotarsus* was not surprising on the African continent (Fig. 79), and its fossil representatives confirmed that the genus was already present in East Africa since at least the Miocene (23-16 Ma). On the other hand, the presence of *Rhopalomastix* is much more astonishing since the genus is currently known only in the Indo-Austral complex (Fig. 79). The presence of *Rhopalomastix* workers in Ethiopian amber disproves the hypothesis of an Indo-Australasian origin, and the most likely hypothesis was a mutual apparition of these two lineages in Afrotropic. Furthermore, the biogeographical analysis of Ward *et al.* (2015) inferred an Afrotropical origin for *Melissotarsus*, Australasian for *Rhopalomastix*, and an Afrotropical origin for the branch at the base of this clade. According to our analysis, *Rhopalomastix* and the branch lineage at the base of the clade would actually be of Indomalayan origin, which is partly supported by the analysis of Blaimer *et al.* (2018), however these authors inferred an Afrotropical ancestral origin for the upper node, while our analysis suggests an Indomalayan origin instead. In any case, the discontinuity (already observed for genera mentioned above) between the distribution of these two sister lineages, and their absence from most of the eastern region of the Southern Palearctic could be explained by the same phenomenon of past dispersion-restriction across the Middle East. However, an alternative scenario involving ancient dispersal across the Indian Plate as it moved upwards towards Eurasia cannot be excluded, and the recent discovery of a fossiliferous amber deposit from the basal Eocene of India (Barden *et al.*, 2016; Rust *et al.*, 2010) could shed some light on this mystery.

Chapitre 5 : Biogéographie

Section : Méthodologie

1. Objectifs

L'étude phylogénétique du chapitre précédent a permis la génération de chronogrammes dans lesquels l'apparition des Myrmicinae est vraisemblablement estimée entre -100 et -90 Ma. Les tribus apparaîtraient ensuite progressivement jusqu'à la divergence entre Attini et Crematogastrini aux environs de -85 à -75 Ma. Avec une histoire évolutive aussi ancienne et une répartition aujourd'hui cosmopolite, les scénarios potentiels pouvant expliquer une telle distribution sont nombreux et impliquent logiquement de prendre en compte le registre fossile, l'évolution tectonique et climatique, mais également des processus biologiques de dissémination des espèces. L'origine biogéographique des fourmis Myrmicinae a justement fait l'objet de plusieurs hypothèses : d'abord supposées originaires d'Afrique (Dlussky *et al.*, 2004 ; Dlussky, 2005 ; Radchenko & Dlussky, 2013a), cette hypothèse est toutefois peu supportée par le registre fossile et a été remise en question par Ward *et al.* (2015). Ces auteurs ont échantillonné la grande majorité des lignées actuelles, et l'analyse biogéographique suggère une origine sud-américaine pour la lignée basale, mais aussi pour la majorité des tribus. La tribu basale Myrmicini apparaît toutefois être originaire du Néarctique, et la tribu dérivée Crematogastrini de la région est-asiatique. Cependant, les rares gisements paléontologiques continentaux sud-américains ayant livré des fourmis (e.g. Fonseca (23-34 Ma, Brésil), Confluencia (*ca.* -48 Ma, Argentine), Pilcaniyeu (*ca.* -23 Ma, Argentine), et ambre amazonien (12-15 Ma, Pérou)) n'ont livré aucune myrmicine. Pourtant, les estimations des temps de divergence (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018 ; présente étude) ont confirmé que le groupe était bien plus ancien que ces gisements. De plus, l'ambre miocène mexicain et dominicain a piégé une importante faune de myrmicines très diversifiée. En sus, la découverte récente des ambres de Zhangpu (Chine) et d'Éthiopie a livré un total de 23 occurrences biogéographiques inédites, et pas moins de 9 premières occurrences de genre (voir Chapitre 3, Tableau 8 pour l'intégralité du registre). La prise en compte de ces nouvelles occurrences est déterminante si l'on souhaite mieux comprendre la biogéographie actuelle du groupe et son histoire évolutive dans son ensemble.

Dans le cadre de ce chapitre, nous proposons de : 1) réaliser un état de l'art sur la distribution biogéographique des myrmicines actuelles à différentes échelles (tribu / genre) et en fonction des régions biogéographiques ; 2) mesurer différents taux de biodiversité (e.g. taux d'occupation, taux potentiel endémique) pour les myrmicines actuelles et fossiles, constituant des mesures qui n'ont pas encore été réalisées pour le groupe ; 3) comparer la répartition actuelle et fossile à travers ces différents taux ; 4) enfin, réaliser une analyse bayésienne à partir des chronogrammes générés à la suite des analyses phylogénétiques après ajustement de la matrice de distribution utilisée par Ward *et al.* (2015). Nous expliquons ci-après la définition des biorégions et des différents taux de biodiversité mesurés. Les ajustements opérés sur la matrice de distribution sont présentés et discutés pour chacune des occurrences, en section 4.5.1. *Ajustements et cas problématiques.*

2. Remarques préliminaires

- Pour la description paléobiogéographique et les comparaisons, nous utiliserons la notion de région biogéographique que nous définissons par la suite et qui repose sur des paramètres biotiques et abiotiques actuels. Une telle notion s'inscrivant exclusivement dans le temps présent n'a inévitablement pas de véritable sens dans un contexte passé, surtout lorsque cela concerne des temps géologiques reposant sur des dizaines de millions d'années. Cependant, nous savons que la conformation des plaques a relativement peu changé en l'espace de 50 millions d'années. Au titre de ce travail de thèse, nous considérons donc que la comparaison de la distribution des faunes entre chaque biorégion sur cet intervalle de temps reste donc consistante.
- Dans le cadre de ces comparaisons, nous userons d'un raccourci en employant le terme « paléobiorégion » ou « paléorégion », terme qui ne prendra pas en compte les potentielles divergences inhérentes à la dimension temporelle, entre une biorégion actuelle et une hypothétique biorégion passée. Nous avons toutefois pleinement conscience des limites intrinsèques à un tel cadre de réflexion.
- Nous userons parfois des termes « Ancien Monde » et « Nouveau Monde » lors des descriptions. Ces notions historiques divisant la surface terrestre en deux unités sont fréquemment utilisées en biogéographie, principalement dans la littérature scientifique anglophones. Elles peuvent s'avérer particulièrement utiles d'un point de vue descriptif puisqu'elles permettent de comparer deux grandes régions séparées par l'Océan Atlantique : d'un côté l'Amérique constituant le Nouveau Monde, et de l'autre, l'Eurasie et l'Afrique composant l'Ancien Monde. Cette division cartographique peut effectivement parfois revêtir une réalité biogéographique. Nous l'utiliserons donc dans le même sens que la littérature scientifique anglophone. Nous opérons néanmoins un ajustement puisque nous rattachons l'Océanie à l'Ancien Monde, bloc rattaché au Nouveau Monde, au sens de la définition historique.
- En référence à l'unité géographique composée des biorégions Indomalais et Australasie, nous emploierons le terme de « complexe indo-austral ».

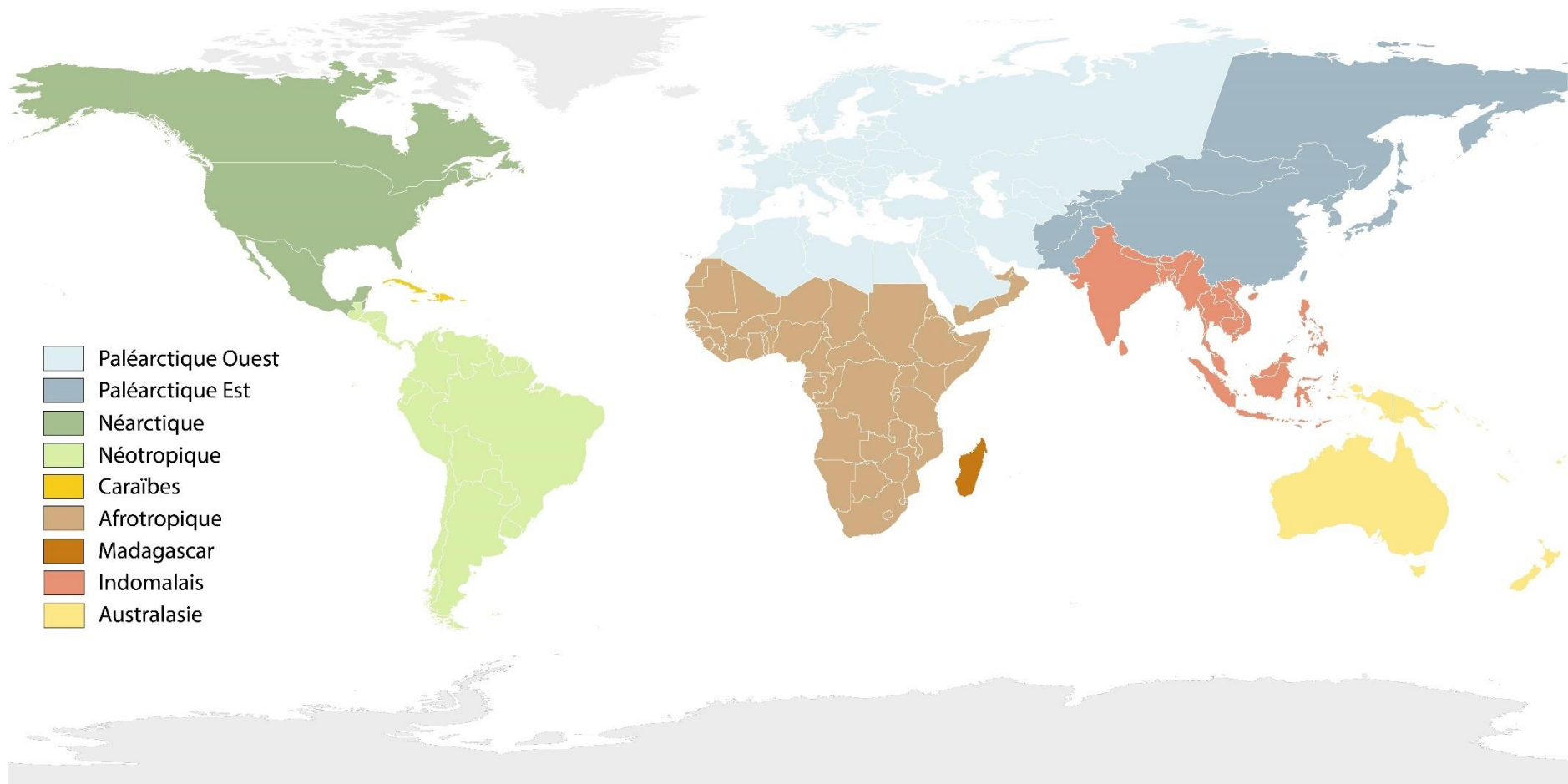


Figure 71. Divisions biogéographiques appliquées au présent travail. Fond de carte issu d'OpenStreetMap - QGIS.org (2020), © CC BY-SA 3.0. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>. Modifié sous Illustrator CC 2015.

3. Méthodologie

3.1. Unité biogéographique

En biogéographie, la surface terrestre est généralement délimitée en plusieurs unités écologiques de grande échelle, permettant de décrire la répartition des écosystèmes actuels. Chacune de ces biorégions, appelées aussi écozones⁵⁰, est caractérisée par des facteurs biotiques et abiotiques bien particuliers. Pour ce travail, nous adoptons la conformation standard composée de 6 biorégions (Cox, 2001). Toutefois, pour une étude appliquée aux fourmis myrmicines, nous procédons à quelques ajustements, conformément à Guénard *et al.* (2012) : nous divisons le Paléarctique en deux sous-unités ouest et est, et nous considérons les Caraïbes et Madagascar comme de véritables biorégions. La liste des 9 biorégions⁵¹ est donc la suivante (Fig. 71) :

- Néarctique (23 millions km²)
- Néotropique (19,0 millions km²)
- Caraïbes ⁵²(0,3 millions km²)
- Ouest-Paléarctique (34 millions km²)
- Est-Paléarctique (20 millions km²)
- Afrotropique (22 millions km²)
- Madagascar (0,6 millions km²)
- Indomalais (7,5 millions km²)
- Australasie-Océanie (9 millions km²)

Nous suivons par ailleurs la ligne de Weber (Weber, 1902) pour la séparation biogéographique de l'Indomalais et de l'Australasie, telle que définie précisément par Mayr (1944). Les séparations suivant les lignes de Lydekker (Lydekker, 1896) ou de Wallace (Wallace, 1860) (cette dernière utilisée par Ward *et al.*, 2015) ne nous apparaissent pas comme les plus consistantes (voir Simpson, 1977 pour plus de détails sur ces lignes). Concernant la biorégion Caraïbes, divers auteurs (ex : Wilson, 1985b ; Baroni Urbani, 1995) ont constaté une forte dissimilarité entre la paléontofaune de l'ambre dominicain et l'entomofaune actuelle de l'île d'Hispaniola. Guénard *et al.* (2012) l'ont par ailleurs mis en exergue pour l'ensemble du groupe Formicidae. Il est donc intéressant de vérifier si cette hypothèse est valide pour l'unique sous-famille Myrmicinae, et de comparer l'affinité de la paléofaune myrmicine de l'ambre miocène dominicain avec les Caraïbes actuelles, ou avec les autres biorégions. Il en est de même pour la région de Madagascar, qui a été incluse à la région afrotropicale dans les analyses biogéographiques de Ward *et al.* (2015) et de Blaimer *et al.* (2018).

⁵⁰ Les écozones sont elles-mêmes subdivisées en plusieurs écorégions, telles que les prairies, les forêts de mousson, ou encore les forêts tropicales caducifoliées.

⁵¹ La biorégion Antarctique (14 millions km²) n'a pas été considérée du fait de l'absence de données la concernant, et n'est donc pas figurée.

⁵² L'écozone Caraïbes se compose des Bahamas, des Grandes Antilles et des Petites Antilles.

3.2. Base de données

3.2.1. Distribution générique actuelle

Afin de réaliser des analyses comparatives d'affinité des faunes myrmicines actuelles entre chaque biorégion, nous avons dressé la liste de la distribution générique des fourmis Myrmicinae actuelles pour chacune d'entre elles. La matrice correspondante est disponible en annexe (Tableau A26). La liste des distributions génériques permettra non seulement de vérifier la pertinence d'un modèle à 9 biorégions pour les fourmis Myrmicinae, mais aussi de confirmer ou d'infirmer les possibles affinités entre biorégions, et ainsi vérifier si les hypothèses émises par les précédents auteurs sont valides ou non : par exemple, est-il cohérent, pour les fourmis myrmicines, de rattacher la région malgache à la région afrotropicale (comme [Ward et al., 2015](#)) ? Est-il cohérent de considérer la région Caraïbes comme une région distincte de la région néarctique ou néotropicale ? Peut-on y dégager d'éventuels scénarios possibles de diversification entre biorégions ? Y a-t-il également des genres restreints à une seule biorégion, ou des genres cosmopolites ? Existe-il des motifs de distribution qui se répètent ? Constate-t-on des distributions homogènes ou hétérogènes ?

Il est également important de noter que quelques genres, de par leur distribution particulière, ont parfois pu être problématiques. C'est le cas des genres *Aphaenogaster* et *Mycetosoritis* qui sont présents en bordure de région néotropicale (= Amérique centrale) mais sont en revanche totalement absents du continent sud-américain, qui est le constituant essentiel de la définition de la région néotropicale. Nous n'avons pas estimé leur présence effective comme assez significative pour cette biorégion, et nous avons donc choisi de ne pas considérer leur présence dans celle-ci. C'est également le cas du genre *Procryptocerus* pour la région néarctique. Ces cas mis à part, le reste des genres n'a pas posé de difficulté majeure quant à leur attribution biogéographique, si l'on excepte le délicat problème des espèces dites « exotiques », c'est-à-dire des espèces présumées non-natives d'une région, et supposément introduites par l'homme de manière volontaire ou non. Pour les genres composés d'espèces définies comme exotiques d'une biorégion, les occurrences ont été exclues en suivant diverses sources incluant [Wilson & Taylor \(1967\)](#), [Bolton \(1987, 2000\)](#), [Seifert \(2003\)](#), [Guénard et al. \(2017\)](#), et [Janicki et al. \(2016\)](#). Nous discutons de cet aspect par la suite, en section *Résultats* de ce présent chapitre.

Enfin, comme nous avons utilisé les données moléculaires issues de [Ward et al. \(2015\)](#) pour la phylogénie, nous réutiliserons les chronogrammes générés pour les analyses biogéographiques. Nous comparerons nos données initiales avec les précédents auteurs afin de vérifier la cohérence de nos analyses. Pour chacune des occurrences biogéographiques divergentes des précédents auteurs, ou de celles qui ont posé problème vis-à-vis des choix de ces derniers, nous le discutons dans la section *Résultats* de ce présent chapitre. L'établissement d'une matrice cohérente au regard des connaissances actuelles et des études précédemment menées étant un premier résultat *in fine*, nous prenons parti de ne pas le présenter dans la présente section *Méthodologie*. Les résultats de l'analyse de l'affinité générique des myrmicines actuelles sont disponibles en Tableau 23.

3.2.2. Distribution générique fossile

Afin de rendre compte des affinités génériques entre la paléofaune myrmicine et la faune myrmicine actuelle pour chaque biorégion, nous avons dressé la liste de la distribution générique des fourmis Myrmicinae connues du registre fossile pour chacune d'entre elles. Toutefois, seuls les fossiles rattachés à un genre actuel ont été comptabilisés. La matrice correspondante est disponible en annexe (Tableau A27). Les matrices de distribution des myrmicines actuelles (Tableau A26) et des myrmicines fossiles (Tableau A27) ont ensuite été comparées entre biorégion actuelle et paléobiorégion. Les résultats de l'analyse de l'affinité générique entre myrmicines actuelles et fossiles (par biorégion et paléobiorégion) sont disponibles en Tableau 24. Les intervalles géologiques qui ont été considérés sont les suivants : Éocène (56-34 Ma), Oligocène (34-23 Ma), Miocène (23-5 Ma). Les valeurs s'échelonnent de 0 à 1. Une valeur nulle indique qu'aucun genre connu du registre fossile pour une paléobiorégion donnée n'est aujourd'hui présent dans la seconde biorégion considérée. Une valeur égale à 1 indique que tous les genres connus du registre fossile pour une paléobiorégion donnée sont présents dans la seconde biorégion considérée. Les genres myrmicines éteints ne sont pas comptabilisés.

La comparaison des paléofaunes myrmicines et des faunes actuelles entre paléobiorégion et biorégion permet non seulement la mise en exergue des similarités ou des dissimilarités entre chacune d'entre elles, mais également d'infirmer ou de confirmer les hypothèses de diversification émises précédemment, voire même d'en établir de nouvelles : par exemple, l'affinité des biorégions actuelles étaient-elles la même à l'Éocène et au Miocène ? Constate-t-on des affinités particulières entre des paléobiorégions et des biorégions ? Sont-elles adjacentes, éloignées ? La répartition des occurrences génériques fossiles est-elle cohérente avec la répartition actuelle ou constatons-nous des incongruences ? Si oui, comment peuvent-elles s'expliquer ?

3.3. Paramètres analytiques

3.3.1. Taux de présence et taux d'occupation des tribus

La considération de la présence / absence d'un taxon au sein d'une aire géographique définie est une information « discrète » importante, mais qui ne suffit pas à l'étude approfondie de la biodiversité. Afin d'étudier relativement la distribution biogéographique des fourmis myrmicines, nous avons opéré à une comptabilisation de la distribution des genres pour chaque tribu et pour chacune des biorégions. La matrice initiale utilisée pour la comptabilisation est la même que celle générée pour la distribution générique actuelle, disponible en annexe (Tableau A26). Afin de nuancer la présence/absence des genres et/ou des tribus, nous utiliserons un paramètre que nous avons nommé « taux de présence générique ». Celui-ci permettra de mettre en exergue les différents niveaux de présence des tribus pour chacune des biorégions qu'elles occupent. Le taux de présence générique d'une tribu pour une biorégion donnée est calculé en divisant le nombre de genres connus de la tribu dans la biorégion par le nombre total de genres de la tribu. Nous évaluerons ensuite un « taux d'occupation » de chaque tribu pour chacune des biorégions. Ce taux mesuré à l'échelle de la tribu est égal au quotient du nombre de genres d'une tribu dans une biorégion sur le nombre de genres myrmicines connus dans cette biorégion. En d'autres termes, elle définit la présence relative d'une tribu en fonction de la présence des autres tribus. Ces paramètres sont étroitement liés à la mesure de l'endémisme que nous expliquons ci-après.

3.3.2. Mesure du « potentiel d'endémisme »

Pour caractériser le niveau d'endémisme lié à « l'isolement géographique » défini par les écozones, nous avons comptabilisé les genres qui apparaissent présents dans une seule biorégion. Les genres apparaissant dans plus d'une biorégion ont été exclus. Les taxons qui sont comptabilisés dans une unique biorégion sont ici considérés comme endémiques. Il est possible qu'un taxon apparaisse dans une biorégion, étende son aire de répartition et devienne progressivement présent dans diverses régions alentours, disparaisse ensuite de son aire d'origine, et apparaisse finalement restreint à une seule biorégion différente de la région qui l'a vue apparaître. Ce taxon peut être qualifié d'indigène ou natif⁵³, c'est-à-dire naturellement présent dans une région donnée sans avoir été introduit par l'homme, néanmoins celui-ci n'en est justement pas pour autant endémique⁵⁴. Malheureusement, aucune méthode ni aucun algorithme ne sera jamais capable de vérifier la plausibilité d'un tel scénario. C'est évidemment une des limites de cette mesure de la biodiversité, dont nous devons tenir compte. Il existe un terme anglais pour désigner un taxon restreint à une aire géographique sans présomption de sa nature endémique, c'est l'adjectif « precinctive » au sens de [Bequaert \(1940\)](#) et de [Frank & McCoy \(1990\)](#). En

⁵³ Le terme natif signifie ici « naturellement originaire ».

⁵⁴ Un taxon dit « endémique » signifie qu'il est exclusivement originaire du biote dans lequel on le trouve, tandis qu'un taxon indigène peut être présent dans des régions distantes géographiquement, voire séparées. Tout taxon endémique est par définition indigène, mais tout taxon indigène n'est donc pas systématiquement indigène.

revanche, aucun terme français ne semble décrire le statut d'un tel taxon. Nous pourrions employer le terme « indigène », puisque dans notre cas, nous prenons uniquement en compte des occurrences indigènes mais celles-ci ne sont pas nécessairement restreintes à une seule biorégion. Nous choisissons donc de conserver malgré tout le terme « endémique » pour la définition de la mesure, avec l'emploi du terme « potentiel » en apposition pour définir le caractère hypothétique de la mesure. Aussi, le qualificatif « restreint » sera couramment employé, au sens de l'adjectif « precinctive » de ces précédents auteurs. Deux raisons principales ont conforté notre choix : d'abord, les mesures de la biodiversité seront en premier lieu effectuées à l'échelle générique et non spécifique, ce qui permet la réduction de l'effet de nombreux biais. Par exemple, nous partons du principe mathématique simple qu'un taxon générique a statistiquement plus de chance d'être observé qu'un taxon spécifique, pour la simple et bonne raison qu'un genre est généralement composé de plusieurs espèces, et parfois même de centaines, ce qui est d'ailleurs notre cas. Si un taxon générique n'a pas été observée dans une biorégion donnée, alors il est dans ce cas peu probable - en tout cas relativement moins probable qu'à l'échelle spécifique - que le taxon soit effectivement présent. Et plus le nombre d'espèces constituant le genre est grand, plus la probabilité de manquer une occurrence générique est faible. Ce principe simple peut être transposé de la même manière pour la question de l'apparition et de la disparition d'un taxon générique comparativement à un taxon spécifique : si un genre apparaît dans une région donnée, celui-ci étant généralement composée de plusieurs espèces, la probabilité que ce genre disparaisse totalement de la région est statistiquement plus faible que la probabilité qu'une espèce du genre disparaisse de cette même région.

Par ailleurs (deuxième raison), la définition arbitraire du genre paraît relativement robuste dans le temps⁵⁵, comme nous l'avons vu au cours du précédent chapitre. Ainsi, pour des analyses à l'échelle générique, le risque du biais de disparition d'occurrences génériques pour une biorégion donnée est théoriquement réduit. Enfin, et même si nous ne pouvons pas exclure ce risque, nous avons des données paléontologiques pour un certain nombre de genres (ex : *Pheidole* dans l'ambre balte, aujourd'hui absent des régions scandinaves). Le registre fossile sera donc pris en compte pour exclure d'éventuels taxons pour la mesure du taux potentiel d'endémisme. Ainsi, si un taxon actuel apparaît endémique à une région mais qu'un fossile rattaché à ce taxon est connu d'une autre biorégion, nous ne considérerons pas cette occurrence comme valide, puisqu'il existe une probabilité non négligeable que celui-ci ne soit pas endémique de la région dans laquelle il apparaît exclusivement présent de nos jours.

Enfin, aux vues des premières analyses faunistiques, nous avons choisi de ne pas prendre en compte les possibles occurrences additionnelles de l'écozone Caraïbes, pour des raisons que nous expliquerons en section correspondante. En revanche, l'écozone de Madagascar sera comptabilisée indépendamment de la biorégion afrotropicale.

⁵⁵ De nombreux genres actuels sont connus du registre fossile depuis l'Éocène comme nous l'avons décrit en détail au chapitre *Taxonomie*. La notion de genre paraît donc conserver une validité malgré la distance temporelle séparant les taxons fossiles des taxons actuels.

3.3.3. Analyses bayésiennes

3.3.3.1. Logiciel

Pour l'étude de l'histoire biogéographique des fourmis myrmicines, nous avons réalisé une analyse bayésienne à partir du logiciel Lagrange (Ree *et al.*, 2005 ; Ree & Smith, 2008). Le programme intègre un modèle DEC de dispersion-extinction par cladogenèse (« dispersal-extinction-cladogenesis ») qui évalue la vraisemblance de tous les scénarios biogéographiques évolutifs possibles. L'analyse se fait au niveau des nœuds (= MRCA) à partir d'un arbre ultramétrique. Pour ce faire, nous ré-utiliserons le chronogramme généré sous BEAST2 correspondant à l'arbre de consensus strict (= « post-burn-in consensus tree ») issu des analyses Birth-Death sous le module CladeAge (analyse CA-2 & CA-3.2). Nous utiliserons les deux chronogrammes afin de vérifier si les résultats convergent malgré l'écart du temps de divergence du groupe couronne (*ca* -14 Ma). D'un point de vue technique, l'arbre ultramétrique est formaté avec des longueurs de branches en unité de temps (Ma) et le groupe externe a été préalablement retiré.

3.3.3.2. Matrice de distribution

Pour les analyses Lagrange, une matrice de distribution a été établie et est rendue accessible en annexe (Tableau A28). Toutes les espèces myrmicines ne sont pas présentes dans la matrice. Ceci s'explique par le simple fait que l'analyse biogéographique nécessite l'utilisation d'un chronogramme issu de l'analyse phylogénétique, et le jeu de données que nous utilisons (qui est le plus complet à ce jour) n'intégrait pas toutes les espèces myrmicines. L'étude originale réalisée par Ward *et al.* (2015)⁵⁶ n'intégrait donc pas non plus toutes les occurrences biogéographiques. Cependant, il est possible de considérer l'intégralité des occurrences biogéographiques de chacun des genres, en reconsidérant simplement le statut d'un taxon par genre. Lorsque cela sera possible, nous emploierons le taxon basal de chacun des genres comme représentant générique. En d'autres termes, lorsque le genre sera composé de plusieurs taxons manquants et impliquant des occurrences biogéographiques manquantes, nous affecterons ces éventuelles occurrences au taxon basal. Ainsi, si un genre est représenté par un seul taxon dans le jeu de données, nous affecterons l'ensemble des occurrences biogéographiques du genre à celui-ci. Ceci permet d'intégrer aisément l'intégralité des occurrences biogéographiques manquantes malgré l'absence de nombreux taxons. La matrice de distribution ainsi générée (Tableau A28) intègre donc l'intégralité des occurrences biogéographiques du groupe. Nous avons toutefois « simplifié » la matrice en reconsidérant le Paléarctique comme une unique biorégion (conformation standard) et en intégrant les occurrences de la région malgache à l'Afrotropique, conformément aux précédents auteurs.

Par ailleurs, il est important de bien comprendre le processus d'élaboration d'une telle matrice, car elle conditionne obligatoirement les résultats. Pour la comptabilisation des occurrences, nous avons

⁵⁶ Cette étude associant analyse phylogénétique et biogéographique, reste la seule publiée à ce jour ayant intégrée la quasi-intégralité des occurrences génériques de fourmis myrmicines.

observé individuellement la répartition des taxons (genres et/ou espèces) pour chacune des biorégions définies précédemment. Par la délimitation des écozones, nous tentons d'intégrer des données biologiques à un « modèle », c'est-à-dire d'un objet idéal débarrassé d'éventuelles « imperfections » mais qui se veut résolument réaliste. Toutefois la réalité est souvent plus complexe. Par exemple, comment considérer la présence d'un taxon à la seule interface de plusieurs biorégions ? Autre cas gênant : prenons l'exemple d'un taxon très diversifié, composé de plusieurs centaines d'espèces, et réparti sur tous les continents à l'exception d'une biorégion où sa présence n'est constatée que par une unique espèce. Devrait-on considérer la présence du genre dans cette biorégion comme avérée ? Comment considérer la présence d'un genre dans une biorégion lorsque celle-ci se réduit à quelques rares espèces qui ne couvrent que très partiellement l'aire biogéographique considérée ? Et à cela s'ajoute la question du caractère indigène : cette unique espèce d'un genre cosmopolite aurait-elle été introduite par l'homme sans être considérée comme telle à ce jour ? Ces questions se posent inévitablement pour n'importe quelle étude en biogéographie. C'est pourquoi nous pensons qu'il est important de faire figurer l'ensemble de ces discussions en amont des résultats des analyses.

Pour chacun des cas qui ont pu poser problème et/ou pour lesquels nous avons opéré à des ajustements vis-à-vis des précédents auteurs, nous avons pris le soin d'expliquer le processus de décision adopté quant à leur comptabilisation dans la matrice de distribution. Nous considérons en outre que ce processus fait partie intégrante des résultats, puisque l'analyse de la distribution s'opérait dès l'élaboration de la matrice, du fait du modèle biogéographique défini. La matrice peut donc être vue comme un résultat en soi. De la matrice initiale de [Ward et al. \(2015\)](#), nous avons opéré à 28 ajustements que nous présentons en section 4.5.1. *Ajustements et cas problématiques* du présent chapitre. La résolution des paraphylies résultantes de l'analyse de [Ward et al. \(2015\)](#) (+ diverses études) avaient été prises en compte pour l'analyse phylogénétique, toutefois il restait des paraphylies non résolues, que l'élaboration de la matrice de distribution a par ailleurs corroborées, à la vue de disparité évidente. Lorsqu'aucun acte nomenclatural n'a été réalisé (ex : *Adelomyrmex*, *Monomorium*, etc.), nous avons conservé le nom valide, tout en gardant à l'esprit que ces taxons n'ont pas à être considérés pour le nom de genre qu'ils portent.

3.3.3.3. Configuration

L'aire maximal de distribution ancestrale a été fixée à 3 unités biogéographiques, car la grande majorité des espèces actuelles n'occupe qu'une seule biorégion, et aucune n'est présente sur plus de trois écozones. Nous avons également intégré des contraintes spatiales et temporelles, de sorte que la dispersion soit confinée aux zones adjacentes et, conformément à l'évolution paléogéographique (Blakey, 2008 ; Scotese, 2010), différents taux ont été utilisés pour les périodes 100-50 et 50-0 Ma. La matrice d'adjacence utilisée pour l'analyse est figurée en Tableau 19. Pour le taux de dispersion entre Afrotropique et Néarctique pour l'intervalle 100-50 Ma, nous utilisons une valeur supérieure (0.25) à Ward *et al.* (2015) car nous considérons que le passage entre ces biorégions à la fin du Crétacé restait encore plausible, malgré l'ouverture de l'Atlantique Nord dès le début du Jurassique (*ca.* -200 Ma).

Tableau 19. Matrice d'adjacence (= « adjacency matrix ») utilisée pour l'analyse Lagrange. Les biorégions utilisées sont les suivantes : Néarctique (NEA), Néotropique (NEO), Paléarctique (PALEA), Afrotropique (AFRO), Indomalais (INDO) et Australasie (AUS). Les taux de dispersion pour les régions adjacentes sont indiqués pour les périodes 50–100 Ma (valeurs inférieures à la diagonale) et 50–0 Ma (valeurs supérieures). Pour des biorégions adjacentes mais séparées par un large surface d'eau, le taux de dispersion est estimé à 0.5 (ex : Néotropique / Afrotropique, Néotropique / Australasie, Afrotropique / Australasie pour l'intervalle 50–0 Ma ; Indomalais / Australasie pour l'intervalle 50–100 Ma). Ces taux ont été estimés à partir des reconstitutions paléogéographiques (Blakey, 2008 ; Scotese, 2010).

	NEA	NEO	PALEA	AFRO	INDO	AUS
NEA	–	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0
NEO	1.0	–	0.0	0.5	0.0	0.5
PALEA	1.0	0.0	–	1.0	1.0	0.0
AFRO	0.25	1.0	1.0	–	1.0	0.5
INDO	0.0	0.0	1.0	1.0	–	1.0
AUS	0.0	1.0	0.0	1.0	0.5	–

3.3.3.4. Lancement de l'analyse

L'analyse Lagrange a été effectuée sous Python 3.8.6. (Van Rossum & Drake, 2009) et nous avons suivi le tutoriel de Van Rossum & Drake (1995) pour la prise en main, ainsi que la très riche documentation d'aide en ligne (<https://docs.python.org/>). Les modules SciPy (Virtanen *et al.*, 2020) et NumPy (Oliphant, 2006 ; Harris *et al.*, 2020) sont également nécessaires pour l'analyse. Pour une installation simplifiée des modules, nous recommandons d'utiliser le programme Conda, qui est un gestionnaire de paquets et qui repose sur une distribution libre et « open source » (Anaconda Software Distribution, 2016). Il intègre des langages de programmation Python et R appliqués au développement d'applications, ainsi que des centaines de modules dédiés au traitement de données scientifiques.

Chapitre 5 : Biogéographie

Section : Résultats

4. Résultats

4.1. Histoire de paléo-biogéographie

4.1.1. Une possible apparition au Crétacé ?

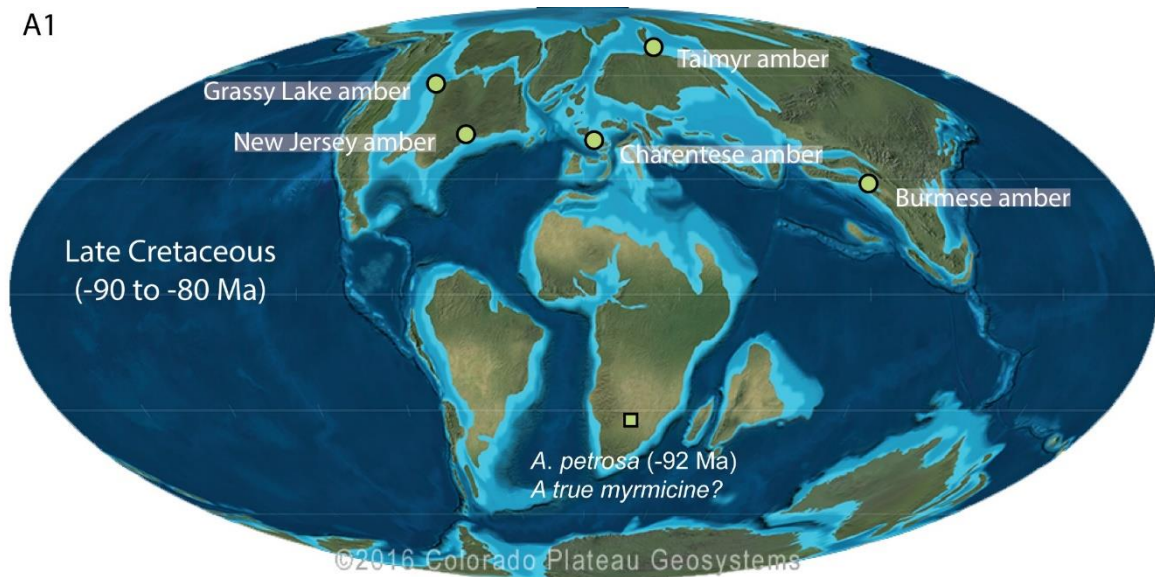
Au début du Crétacé Supérieur (-100 à -66 Ma), le groupe Formicidae a déjà connu au moins une grande radiation (Barden, 2017), en attestent les morphologies hautement dérivées des plus anciennes occurrences remontant à la transition albo-cénomaniennne (ca. -100 Ma). Rappelons succinctement la géographie contemporaine de ces découvertes : au cours du Crétacé Supérieur, le processus de dislocation du supercontinent Gondwana est entamé depuis plus de 50 millions d'années, et le rifting atlantique ouest sépare progressivement l'Afrique de l'Amérique du Sud. La plaque indienne, relativement proche des côtes est-africaines, poursuit sa remontée vers la plaque eurasiatique (Scotese, 2010 ; Blakey, 2008). De cet âge, et plus particulièrement de la transition albo-cénomaniennne, les lignées éteintes Sphecomyrminae et Haidomyrmecinae sont décrites dans l'ambre des Charentes (ex : Nel & Perrault, 2004 ; Perrichot *et al.*, 2008a, 2008b ; Perrichot, 2014) et du Myanmar (ex : Dlussky, 1996 ; Barden & Grimaldi, 2012, 2013, 2014, 2016 ; Perrichot, 2014 ; Perrichot *et al.*, 2016, 2020 ; Cao *et al.*, 2020a, 2020b ; Barden *et al.*, 2020 ; Lattke et Melo, 2020). Ces lignées apparaissent diversifiées et largement réparties dans l'hémisphère nord, puisqu'on les retrouve également en région néarctique dans l'ambre campanien de Grassy Lake (Canada, ca. -80 Ma) (ex : Borysenko, 2017 ; McKellar *et al.*, 2013), dans l'ambre turonien du New Jersey (U.S.A., ca. -92 Ma) (ex : Wilson & Brown, 1967 ; Grimaldi *et al.*, 1997 ; Engel & Grimaldi, 2005), mais aussi au nord de la région paléarctique, dans l'ambre santonien de Taïmyr (Russie, ca. -85 Ma) (ex : Dlussky, 1975 ; Dlussky, 1987).

Des représentantes de sous-familles actuelles ont par ailleurs été décrites⁵⁷ dans l'ambre crétacé, parfois en co-occurrence avec ces lignées éteintes. Mais pour l'hémisphère sud, le registre fossile myrmécologique au Crétacé est curieusement restreint aux compressions décrites à Orapa (Botswana, Turonien, ca. -91 Ma) avec *Afropone oculata* (Ponerinae) décrit en co-occurrence avec le genre sphécomyrmine *Orapia* par Dlussky *et al.*, (2004). Concernant la lignée Myrmicinae, le doute subsiste cependant, car de ce gisement botswanais, ces auteurs y ont effectivement décrit *Afromyrma petrosa* comme l'hypothétique plus ancienne représentante myrmicine, mais l'assignation reste plus qu'incertaine⁵⁸. Par conséquent, aucune fourmi myrmicine fossile avérée n'a pour le moment été observée dans des couches crétacées. La figure 72-A1 illustre la répartition paléogéographique des gisements à fourmis fossiles au cours du Crétacé Supérieur, et l'hypothétique occurrence myrmicine au sud du palécontinent gondwanien.

⁵⁷ Citons par exemple la formicine *Kyromyrma neffi* Grimaldi et Agosti, 2000 et la ponéromorphe *Brownimecia clavata* Grimaldi *et al.*, 1997 dans l'ambre turonien du New Jersey, ou encore des spécimens de Formicinae, Dolichoderinae et Ponerinae mentionnés dans l'ambre campanien (ca. -72 Ma) du Myanmar (Zheng *et al.*, 2018).

⁵⁸ Dans le chapitre introductif (section 2.2.1. *Registre fossile : état de l'art*), nous avons en partie présenté cet aspect et discuté des raisons de notre réserve quant à son appartenance aux Myrmicinae.

A1



- Major Cretaceous fossil ant deposits [without any myrmecine] (in amber)
- Hypothetic oldest myrmecine ant (in compression)

A2

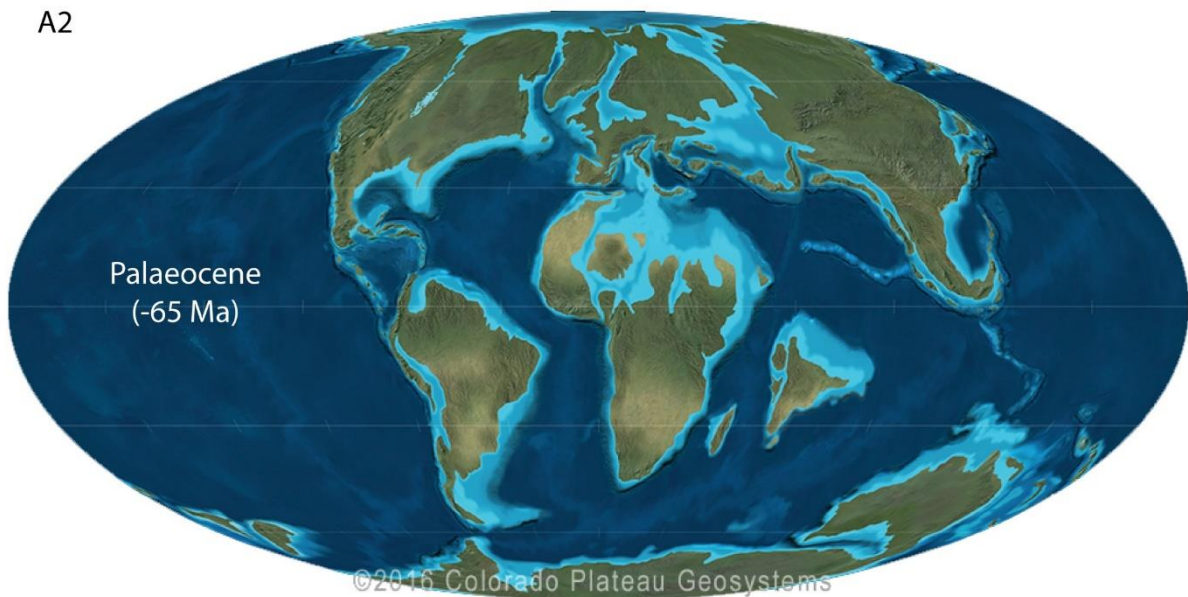


Figure 72. Paléogéographie au cours du Crétacé Supérieur (ca. -80 Ma) (A1) et au Paléocène (-65 Ma) (A2). Les gisements paléontologiques majeurs du Crétacé Supérieur ayant livré des fourmis dans l'ambre ont été figurés. La seule hypothétique occurrence d'une fourmi myrmecine, *A. petrosa* décrite en compression par [Dlussky et al. \(2004\)](#), a également été figurée (rectangle). Le registre myrmecine est inexistant au Paléocène (66-56 Ma) (A2). Le registre myrmécologique dans son ensemble est par ailleurs presque totalement vide pour ce même intervalle, à l'exception du taxon *Napakimyрма* (Aneuretinae) décrit par [La Polla & Barden \(2018\)](#) dans la Formation Paskapoo (62-57 Ma, Alberta, Canada) (occurrence non figurée). Carte modifiée d'après [Blakey \(2008\)](#).

4.1.2. Cénozoïque

4.1.2.1. Paléocène

Le passage du Secondaire au Tertiaire n'aide en rien à la résolution du mystère car le registre paléontologique myrmicine au Paléocène (66-56 Ma) est inexistant. En sus, le registre myrmécologique dans son entièreté est presque totalement vide pour cet intervalle, puisque seul le genre *Napakimyрма* (Aneuretinae) a été décrit par [La Polla & Barden \(2018\)](#) dans la Formation Paskapoo (62-57 Ma, Alberta, Canada). Aucune occurrence n'a pour le moment été signalée pour le reste des sous-familles, qu'elles fassent partie de lignées actuelles ou de sous-familles éteintes présentes au Crétacé. La figure 72-A2 illustre le vide paléontologique du registre myrmécologique durant au Paléocène (-65 à -56 Ma). Cependant, d'après le registre crétacé, nous pouvons présumer qu'à l'aube du Cénozoïque - débutant par le Paléocène à -65 Ma - les Formicinae, Dolichoderinae, et Ponerinae (3 des 4 groupes majeurs du « Big Four ») devaient être déjà présentes en divers points du globe. Concernant les Myrmicinae, bien qu'aucune trace ne permette d'attester leur présence, les occurrences myrmicines dans les ambres yprésiens (48-56 Ma) de l'Oise, de Fushun (Chine), de Cambay (Inde), et de Hat Creek (Canada), tous largement distants, suggère l'existence de la sous-famille au moins au Paléocène supérieur.

4.1.2.2. Yprésien-Lutétien : les premières occurrences avérées

Les plus anciennes traces de myrmicines avérées au début du travail de thèse remontaient à l'ambre yprésien de Fushun (Chine, *ca.* -50 Ma) ([Hong, 2002](#)), mais les taxons décrits ont été rattachés à des genres éteints. La plus ancienne occurrence d'un genre actuel remontait quant à elle à un peu plus de 40 millions d'années avec *Aphaenogaster dluskyana* décrit dans l'ambre de Sakhaline (Russie, 43-47 Ma) par [Radchenko & Perkovsky \(2016\)](#). Toutefois la préservation du spécimen reste relativement médiocre. De plus, le genre *Aphaenogaster* de la tribu Stenammini est particulièrement complexe d'un point de vue taxonomique, puisqu'il apparait clairement paraphylétique. Le taxon de Sakhaline a été assigné au genre *Aphaenogaster* mais en réalité, il faut comprendre cette assignation avec une notion du genre pris au sens large, et considérer plutôt une appartenance certaine au Stenammini, bien que difficilement assignable à un genre valide (= monophylétique) au sein de la tribu. La seconde plus ancienne description était la gyne en compression assignée à *Crematogaster aurora* décrite dans les schistes bitumineux de la Formation Kishenehn (Montana, U.S.A., Lutétien, *ca.* -46 Ma) par [LaPolla & Greenwalt \(2015\)](#). Au cours de l'étude taxonomique issu de ce travail, nous avons décrit une nouvelle morphospèce myrmicine dans l'ambre de l'Oise (France, Yprésien, 53-56 Ma) (voir chapitre 3 : Taxonomie, section 4.3.1.3. *Ouvrières de l'Oise* + [Chény et al. \[Tetramorium\]](#), *in prep.*, Annexe B3). Le taxon présente tous les caractères typiques de la sous-famille, et appartiendrait même au genre actuel *Tetramorium*, d'après les apomorphies observées. Après publication, le taxon de l'Oise constituera formellement la plus ancienne fourmi myrmicine décrite, faisant remonter de près de 10 millions d'années la présence avérée de genres actuels myrmicines. Ainsi, la présence des fourmis myrmicines, et même de la tribu Crematogastrini est confirmée au début de l'Éocène en région paléarctique. Cette

découverte corrobore une apparition ancienne de la tribu, tout comme le supposait nos analyses phylogénétiques. Celle-ci suppose qu'au moins une partie des grandes lignées actuelles (= ce que nous décrivons comme des genres ou des groupes de genres) serait apparu *de facto* avant l'Éocène, au minimum pendant le Paléocène, voire probablement à la fin du Crétacé Supérieur. Avec la plus grande prudence prise sur les calibrations (c'est-à-dire en considérant les fossiles en tant que lignée branche), nos analyses phylogénétiques ont montré que le groupe-couronne des fourmis myrmicines serait apparu aux alentours de -80 à -96 Ma, ce qui situe effectivement l'apparition au cours du Crétacé Supérieur.

4.1.2.3. Une présence diversifiée à l'Éocène

En dehors des plus anciennes occurrences du début de l'Éocène (Yprésien-Lutétien), il est à noter la quantité importante de fossiles myrmicines à l'Éocène moyen (= Priabonien-Bartonien, -41 à -34 Ma), largement distribués dans l'hémisphère nord : d'abord en région paléarctique dans les ambres de la Baltique, de Rovno ou encore de Bitterfeld. De ces gisements, 5 des 6 tribus myrmicines ont été recensées. La tribu Crematogastrini est la plus représentée avec les genres *Carebara*, *Crematogaster*, *Pristomyrmex*, *Temnothorax*, *Tetramorium*, et *Vollenhovia* ; la tribu Attini est représentée par le genre *Pheidole* dont l'occurrence est issue de ce travail de thèse ; la tribu Solenopsidini par le genre *Monomorium* ; la tribu Stenammini par le genre-type *Stenamma* et *Aphaenogaster* ; enfin, la tribu Myrmicini par le genre-type *Myrmica*. Notons que la tribu Pogonomyrmecini est totalement absente de la région paléarctique, ceci aussi bien dans le registre fossile que dans l'actuel. Soulignons également que seul le genre *Aphaenogaster* est effectivement attesté en région paléarctique-est avec *A. dluskyana*, mentionné précédemment.

Pour la région néarctique, trois localités ont livré des myrmicines à l'Éocène : dans l'ambre de l'Arkansas (U.S.A., 48-41 Ma), et en compression dans la Formation Green River (U.S.A., 48-41 Ma) et la Formation Kishenehn (U.S.A., *ca.* -46 Ma). Concernant l'ambre de l'Arkansas, seul le genre éteint *Eocenidris* a été décrit par [Wilson, 1985a](#). Hormis cette occurrence, l'intégralité du registre éocène repose sur des compressions pour la région néarctique. Nombre de ces occurrences ont été assignées à des genres éteints (ex : *Eocenidris*, *Solenopsites*, *Myrmecites*), toutefois quelques genres actuels ont également été recensés : *Crematogaster* de la tribu Crematogastrini et mentionné précédemment ; *Pheidole* de la tribu Attini ; *Aphaenogaster* et *Veromessor* de la tribu Stenammini ; enfin, le genre *Pogonomyrmex* de la tribu Pogonomyrmecini. La diversité du registre fossile est plus faible en région néarctique qu'en région paléarctique, mais on constate déjà quelques similarités avec la co-présence de genres comme *Crematogaster*, *Pheidole* ou encore *Aphaenogaster*. En revanche, le genre *Pogonomyrmex*, et plus généralement la tribu Pogonomyrmecini apparaît étroitement liée à la région néarctique, et en est probablement originaire. Nous discuterons de ce point par la suite.

Enfin, les dernières occurrences biogéographiques connues à l'Éocène sont situées à l'extrémité de la région paléarctique-est. Nous les avons citées un peu plus avant puisqu'elles correspondent aux précédentes plus anciennes occurrences temporelles du groupe dans l'ambre de Fushun (Chine, *ca.* -50

Ma) (Hong, 2002) et l'ambre de Sakhaline (Russie, 43-47 Ma) (Radchenko & Perkovsky, 2016). La figure 73-B1 illustre la répartition paléogéographique des gisements à myrmicines fossiles au cours de l'Éocène (-56 à -34 Ma) (figuré en brun).

4.1.2.4. Les compressions de l'Oligocène

Durant l'Oligocène (-34 à -23 Ma), huit⁵⁹ localités différentes (Fig. 73-B1, figuré brun clair) ont livré des myrmicines. En revanche, elles sont presque toutes (7) concentrées en Europe de l'Ouest. Six d'entre elles ont livré des spécimens en compression (par âge chronologique décroissant) : les calcaires de Gurnard Bay (Ile de Wight, Royaume-Uni, ca. -34 Ma) ; les marnes rupéliennes (30-34 Ma) de Brunstatt (Haut-Rhin, France) et de Kleinkems (Bade-Wurtemberg, Allemagne) ; les marnes chattiennes (23-28 Ma) d'Aix-en-Provence et les impressions d'Enspel et de Rott (Rhénanie-Palatinat, Allemagne, ca. 24.6 Ma d'après Mertz *et al.* 2007). De ces gisements, les genres *Aphaenogaster*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Gonionmma*, *Myrmica*, *Podomyrma*, et *Solenopsis* ont été décrits. Un doute subsiste néanmoins pour le genre *Solenopsis*. Les taxons décrits dans les marnes rupéliennes (30-34 Ma) de Brunstatt et Kleinkems (descriptions originales par Förster, 1891) n'ont pas été revus depuis près d'un siècle, leur assignation reste donc à vérifier. Notons que l'occurrence *Cataulacus* en région paléarctique est supposée d'âge oligocène car les taxons *C. planiceps* et *C. silvestrii* Emery, 1891, ont été tous deux décrits dans l'ambre sicilien dont l'âge n'a pas encore été déterminé avec précision (14-34 Ma, pour plus de détail voir Ragazzi & Roghi, 2014). La septième occurrence en région paléarctique ouest est constituée par l'ambre de Bitterfeld (= ambre saxon) dont l'âge a été situé à la transition éocène-oligocène d'après le registre fossile⁶⁰.

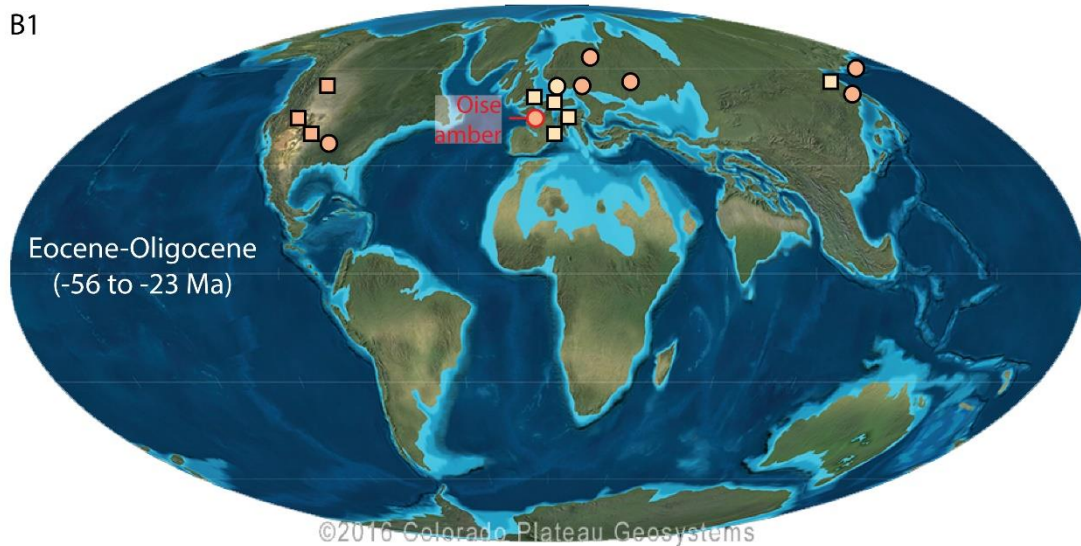
Comparativement à l'Éocène, les genres apparaissant dans le registre fossile, et décrits des gisements précédemment mentionnés, sont les suivants : *Gonionmma* (Stenammini), *Podomyrma* (Crematogastrini) et possiblement *Cataulacus* (Crematogastrini) et *Solenopsis* (Solenopsidini). Les nouvelles données confirment donc la présence de ces tribus déjà attestées à l'Éocène.

La huitième et dernière occurrence biogéographique est constituée par les diatomites lacustres de Bol'shaya Svetlovodnaya (= Biamo River, Russie, ca. -34 Ma) située à l'extrémité orientale de la région paléarctique-est, et à relative proximité des gisements d'ambre de Fushun et de Sakhaline.

⁵⁹ Nous parlons bien ici de localités et non de gisements. La proximité géographique de quelques dépôts (ex : Rott et Enspel en Allemagne) peut être considérée dans la littérature comme un seul et même gisement mais ils peuvent être distribués sur plusieurs localités. Le nombre exact de gisements ou de localités à l'Éocène, à l'Oligocène ou au Miocène peut donc varier en fonction des sources. Enfin, une autre raison est la considération des incertitudes quant à l'intervalle d'âge exact de certains gisements. Nous considérons par exemple ici que les taxons issus du gisement russe Bol'shaya Svetlovodnaya sont probablement âgés de l'Oligocène, mais il pourrait également être d'âge priabonien (Éocène), voire même répartis sur les deux intervalles géologiques. Il en est de même pour le gisement britannique de Gurnard Bay.

⁶⁰ Pour l'ambre de Bitterfeld, nous avons inclus les données fossiles dans l'intervalle Éocène des registres, malgré le fait que nous avons préféré situé le gisement à l'Oligocène dans la frise chronologique (Fig. 74) par manque de certitude quant à son appartenance à l'un ou l'autre des intervalles géologiques.

B1



B2

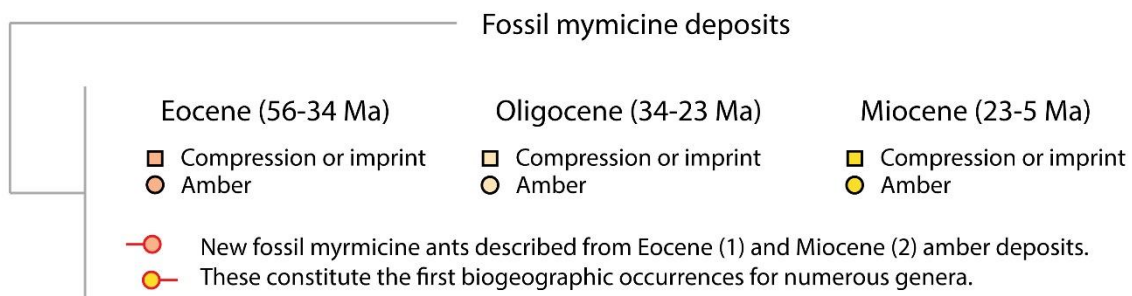
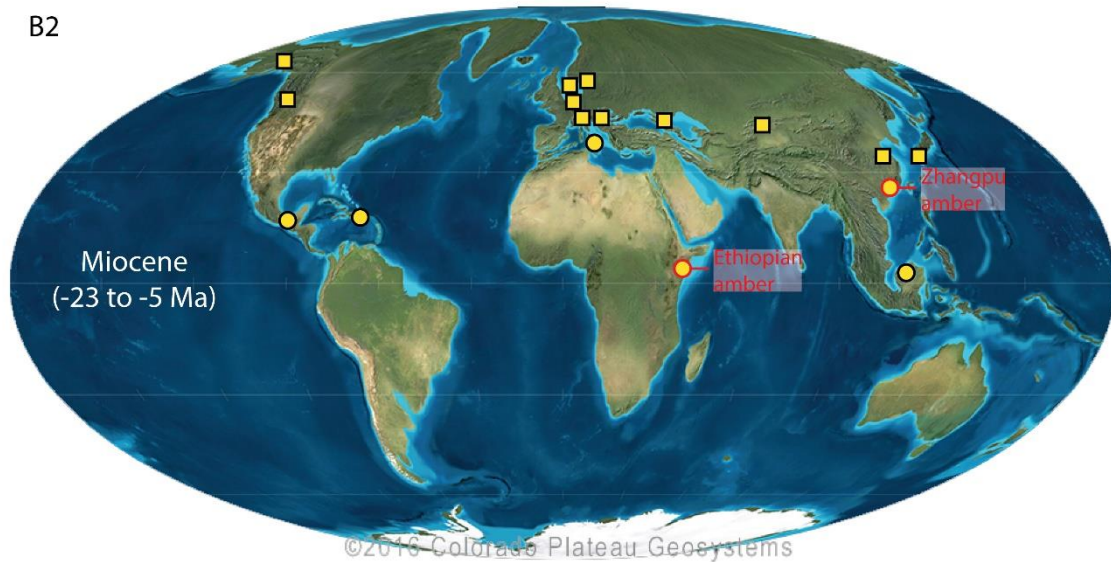


Figure 73. Paléogéographie au cours du de l'Éocène - Oligocène (56-23 Ma) (B1) et au Miocène (23-5 Ma) (B2) et distribution des gisements paléontologiques majeurs ayant livrés des fourmis myrmicines. B1, Les gisements éocènes-oligocènes sont concentrés dans l'hémisphère nord, en Europe de l'Ouest ainsi qu'en Amérique du Nord. Les myrmicines décrites dans l'ambre de l'Oise constituent la plus ancienne occurrence du groupe ; B2, Les gisements miocènes sont plus largement répartis autour du globe mais restent concentrés dans l'hémisphère nord. Les myrmicines décrites dans l'ambre éthiopien et l'ambre de Zhangpu constituent respectivement les premières occurrences biogéographiques du continent africain et asiatique. Un figuré peut correspondre à plusieurs localité proches. Par exemple, les gisements de Mokřina et Radoboj sont illustrés par un seul et même figuré. Le nombre exact de gisements à l'Éocène, à l'Oligocène ou au Miocène peut varier en fonction des sources car des incertitudes existent quant à l'âge réel de certains d'entre eux. Carte modifiée d'après [Blakey \(2008\)](#).

Cependant, de ces dépôts, seuls des genres éteints (*Agastomyrma*, *Biamomyrma*, *Myrmecites*) ont été décrits (Dlussky *et al.*, 2015). Soulignons qu'il n'existe jusqu'à ce jour aucune occurrence myrmicine connue pour l'hémisphère sud au Paléogène (-66 à -23 Ma).

4.1.2.5. Miocène : une diversité foisonnante

Le début du Néogène (-23 à -3 Ma), débutant avec le Miocène (-23 à -5 Ma) contraste particulièrement avec le Paléogène, puisque de nombreux gisements ont été découverts à des latitudes beaucoup plus basses. Les occurrences géographiques sont plus largement réparties et davantage distribuées qu'auparavant, puisqu'on en répertorie de l'extrémité nord-ouest de la région néarctique à la bordure nord de la région australasienne, en passant par l'extrémité nord de la région néotropicale mais aussi en Afrotropique. La figure 73-B2 illustre la répartition paléogéographique des gisements à myrmicines fossiles au cours du Miocène.

Au Miocène inférieur (-23 à -14 Ma ; Aquitanien-Langhien), le nombre de gisements, la diversité, tout comme nombre d'occurrences biogéographiques sont à leur paroxysme. Pour la région néarctique, le genre *Aphaenogaster* est de nouveau décrit, mais cette fois un peu plus au nord, dans les argilites de Quesnel (Canada, *ca.* 23 Ma). C'est cependant la seule occurrence de cet intervalle pour le Néarctique. Plus au sud, en bordure des Néotropiques, de nombreux taxons ont été décrits dans l'ambre de Simojovel (Mexique) et l'ambre de République dominicaine vraisemblablement contemporains (16-20 Ma) : de ces dépôts, la tribu Attini est particulièrement diversifiée puisque huit genres ont été décrits (ou mentionnés) : *Acanthognathus* (ex : Baroni Urbani & De Andrade, 1994), *Apterostigma* (Schultz, 2007), *Cephalotes* (ex : De Andrade & Baroni Urbani, 1999 ; Solórzano Kraemer, 2007), *Cyphomyrmex* (De Andrade, 2003), *Mycetomoellerius* (description originale sous *Trachymyrmex* par Baroni Urbani, 1980), *Octostruma* (non publié mais cité par Wilson, 1988), *Pheidole* (ex : Baroni Urbani, 1995 ; Casadei-Ferreira *et al.*, 2019), *Strumigenys* (ex : Baroni Urbani & De Andrade, 2007). Pour la tribu Crematogastrini, les genres *Nesomyrmex* (De Andrade *et al.*, 1999) et *Temnothorax* (De Andrade, 1992) ont été précédemment décrits. Nous confirmons par ailleurs la présence du genre *Crematogaster* à l'issue du présent travail, taxon qui avait été mentionné par Blaimer (2012). Pour la tribu Solenopsidini, seul le genre *Solenopsis*, qui avait été mentionné par Wilson (1988), est effectivement avéré (voir Chény *et al.* [*Solenopsis*], *in prep.*, Annexe B2). Enfin, le genre *Aphaenogaster* est également décrit (De Andrade, 1995), cette fois sous une latitude bien plus faible. La présence des Attini en bordure de la région néotropicale est donc attestée dès le début du Miocène, et ce, de manière très diversifiée. Une telle diversité corrobore une présence vraisemblablement établie depuis un certain temps, ce qui supposerait un possible établissement à l'Oligocène, voire à l'Éocène.

Concernant le Paléarctique, trois gisements sont répertoriés pour la partie occidentale de la région paléarctique-ouest : les compressions de Mokřina - Děčín - Bílina (= Krottensee, Rep. Tchèque, 16-23 Ma) et Radoboj (Croatie, 16-20 Ma), ainsi que l'ambre sicilien (14-34 Ma) mentionné et comptabilisé précédemment. Des compressions tchèques et croates, plusieurs genres éteints ont été décrits, mais

également *Myrmica* et *Carebara* après réattribution, et dont les descriptions originales ont été faites par Heer (1867) et Novák (1877). Ces occurrences n'apportent pas de nouveaux éléments puisque ces genres étaient déjà connus dans la région à l'Éocène. Il en est de même pour les compressions de Shanwang (Chine, ca. -17 Ma), où les taxons ont tous été assignés à des genres éteints (ex : *Zhangidris* et *Miosolenopsis* dans Zhang, 1989). Le genre *Aphaenogaster* est cependant attesté sur les îles japonaises dans les diatomites langhiennes de la Formation Chôjaboru (Japon, ca. -15 Ma) (Fujiyama, 1970).

En revanche, l'ambre de Zhangpu en Chine (Fujian, ca. -15 Ma), nouvellement décrit à l'issue de ce travail, représente une occurrence particulièrement importante d'un point de vue biogéographique puisqu'elle constitue le premier gisement à myrmicines située dans la région indomalayenne. De ce site, 16 genres sont répertoriés pour 4 tribus. La tribu Crematogastrini est majoritaire avec 11 genres : *Cardiocondyla*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, *Meranoplus*, *Proatta*, *Tetramorium*, *Vollenhovia* ; la tribu Attini est représentée par *Pheidole* et *Strumigenys* ; la tribu Solenopsidini par *Monomorium* et *Myrmicaria* ; la tribu Stenammini par *Aphaenogaster* ; les tribus Myrmicini et Pogonomyrmecini ne sont en revanche pas représentées. Chacun de ces genres constitue la première occurrence biogéographique pour la région indomalayenne, à l'exception de *Cataulacus* qui a été décrit dans l'ambre de Bornéo, d'âge vraisemblablement miocène mais à la datation précise inconnue (De Andrade & Baroni Urbani, 2004).

Il en est de même pour l'Afrotropique, puisque les myrmicines de l'ambre d'Éthiopie (16-23 Ma), également décrites à l'issue de ce travail, constituent les premières occurrences biogéographiques de la région. La présence des genres *Carebara*, *Cataulacus*, *Melissotarsus*, *Rhopalomastix*, *Trichomyrmex* (Crematogastrini) et *Monomorium* (Solenopsidini) est ainsi attestée au Miocène. Nous discuterons par la suite de l'apport de ces nouvelles occurrences au regard de l'histoire biogéographique du groupe.

Enfin, au Miocène supérieur (-13 à -5 Ma ; Serravallien-Messinien), six⁶¹ gisements à compression sont répertoriés dont cinq concernent des genres actuels. Ces gisements sont une nouvelle fois concentrés en région paléarctique-ouest : les genres *Carebara* et *Myrmica* ont été décrits à Öhningen (Allemagne, 6-12 Ma) et Parschlug (Autriche, ca. -13 Ma) (description originale de Heer, 1849), et *Carebara* à Schosnitz (Pologne, 6-11 Ma) (description originale de Assmann, 1870). Enfin, les genres *Aphaenogaster* et *Veromessor* (Stenammini) ont été décrits par Grimaldi & Triplehorn (2008) dans la Formation Grubstake (U.S.A., ca. -7 Ma), située à l'extrémité occidentale de la région néarctique.

⁶¹ Le sixième gisement est celui de Brunn-Vösendorf (Autriche, 5-7 Ma) où seul le genre éteint *Paraphaenogaster* a été décrit. Il en est de même pour le gisement Vishnevaya Balka (Russie, 11-16 Ma) que nous n'avons pas mentionné en section précédente, dont le seul et même genre *Paraphaenogaster* y a été décrit (Dlussky, 1981).

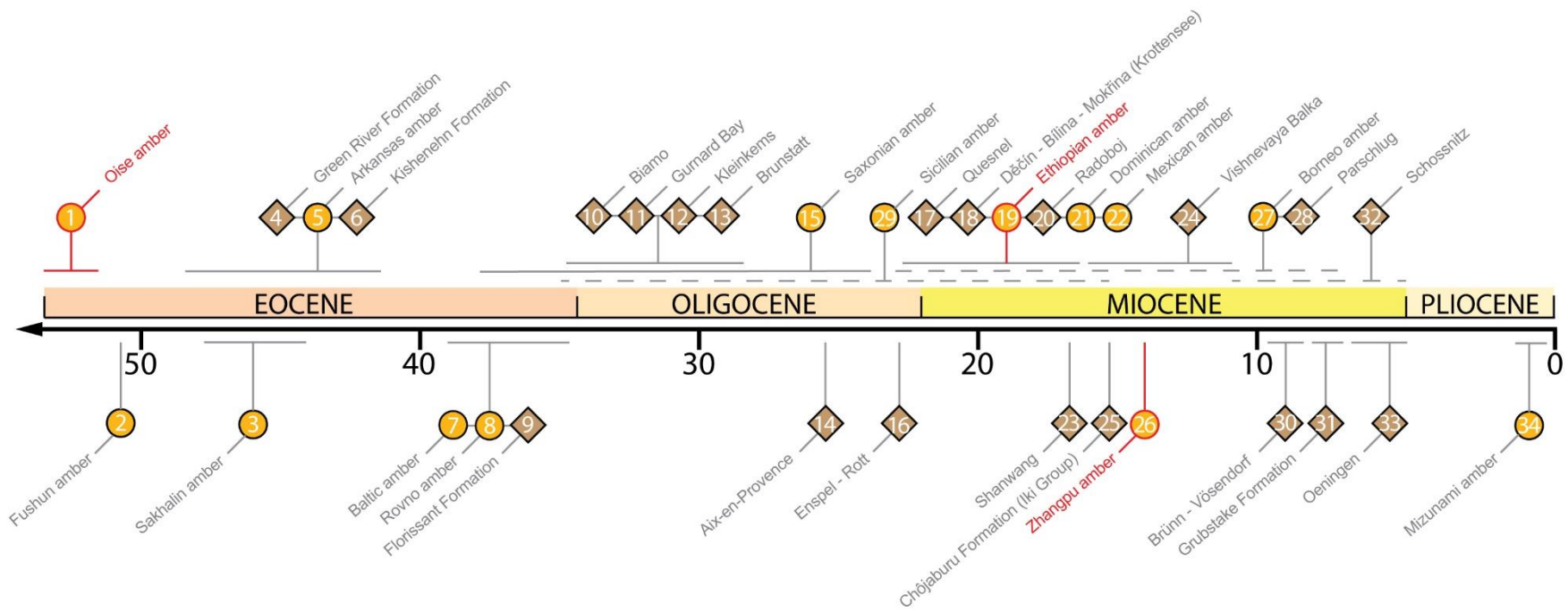
4.1.2.6. Synthèse paléobiogéographique

L'intégralité des gisements ayant livrés des fossiles de fourmis myrmicines est synthétisée en figure 74. La localisation géographique des sites et leur position temporelle ont été respectivement figurées sur la carte et la frise chronologique. Dès le début de l'Éocène (-55 à -45 Ma), on retrouve les Crematogastrini (ex : *Crematogaster*, *Tetramorium*) et Stenammini (*Aphaenogaster*) en région paléarctique et néarctique, puis viennent les Attini (*Pheidole*), Solenopsidini (*Monomorium*) et Myrmicini (*Myrmica*) en région paléarctique ainsi que les Pogonomyrmeini en région néarctique au cours du milieu de l'Éocène (Priabonien, 34-38 Ma). Les tribus sont toutes présentes à la fin de l'éocène, et deviennent particulièrement diversifiées au Miocène et apparaissent plus réparties autour du globe.

De cet état de l'art, difficile d'établir une quelconque hypothèse quant à l'aire d'apparition des différentes grandes lignées myrmicines. Malgré les nouvelles découvertes récentes décrites dans le présent travail, le manque flagrant de données pour l'hémisphère sud est un facteur particulièrement limitant. Le registre fossile à lui seul ne suffit pas. Mais il était nécessaire de dresser l'inventaire générique de la répartition paléobiogéographique des myrmicines fossiles pour mieux comprendre par la suite leur répartition actuelle, et peut-être de proposer plusieurs scénarios évolutifs établissant le lien entre les données paléontologiques et actuelles.

À l'issue de l'inventaire, la matrice de la paléodistribution générique myrmicine a pu être dressée (Tableau A27 disponible en annexe). Pour la suite de ce travail et avant de confronter les données, nous devons en toute logique dresser un même état de l'art pour la distribution des fourmis myrmicines actuelles.

Figure 74. Localisation des gisements fossiles à fourmis myrmicines connus à l'issue du présent travail. Les gisements sont notés par ordre chronologique décroissant. Les sites pour lesquels des fourmis myrmicines sont décrites pour la première fois, ont été figurées en rouge. L'hypothétique occurrence *A. petrosa* a été annotée « 0 ? » mais n'est pas figurée sur la frise chronologique. Sur la frise chronologique, les gisements à compression ou à ambre sont respectivement figurés par un losange ou un cercle. Les gisements pour lesquels l'âge est contraint à un intervalle sont figurés en trait plein sur la frise chronologique. Les gisements pour lesquels l'âge est encore incertain sont figurés par des pointillés. Carte modifiée d'après [Blakey, 2008](#).



4.1.3. Biogéographie actuelle

Parmi les grandes sous-familles actuelles, la lignée des Myrmicinae est la plus répandue autour du globe, et à l'exception évidente des pôles (et de l'Islande), ses représentantes sont visibles sur tous les continents. La majorité de la biodiversité se concentre toutefois sous les latitudes tropicales et équatoriales, avec une densité dépassant plusieurs centaines d'espèces dans le bassin amazonien, en Afrique équatoriale, ou encore à Bornéo (Guénard *et al.*, 2017 ; Janicki *et al.*, 2016). Attardons-nous dans un premier temps à la distribution des tribus myrmicines, Les figures 75 à 76 illustrent la distribution géographique actuelle des tribus myrmicines ainsi que leurs occurrences paléobiogéographiques.

4.1.3.1. Myrmicini (Fig. 75A)

La tribu Myrmicini (2 genres actuels) est contrainte à l'hémisphère nord, et principalement sous un climat tempéré. Plusieurs taxons fossiles du genre *Myrmica* ont été décrits entre l'Éocène et le Miocène, mais ils sont exclusivement restreints à l'Europe de l'Ouest. D'après Ward *et al.* (2015), le groupe-couronne serait originaire du Néarctique. Cette hypothèse n'est cependant pas corroborée par le registre fossile, ce qui pose la question d'un scénario alternatif avec une apparition en région paléarctique-ouest.

4.1.3.2. Pogonomyrmecini (Fig. 75B)

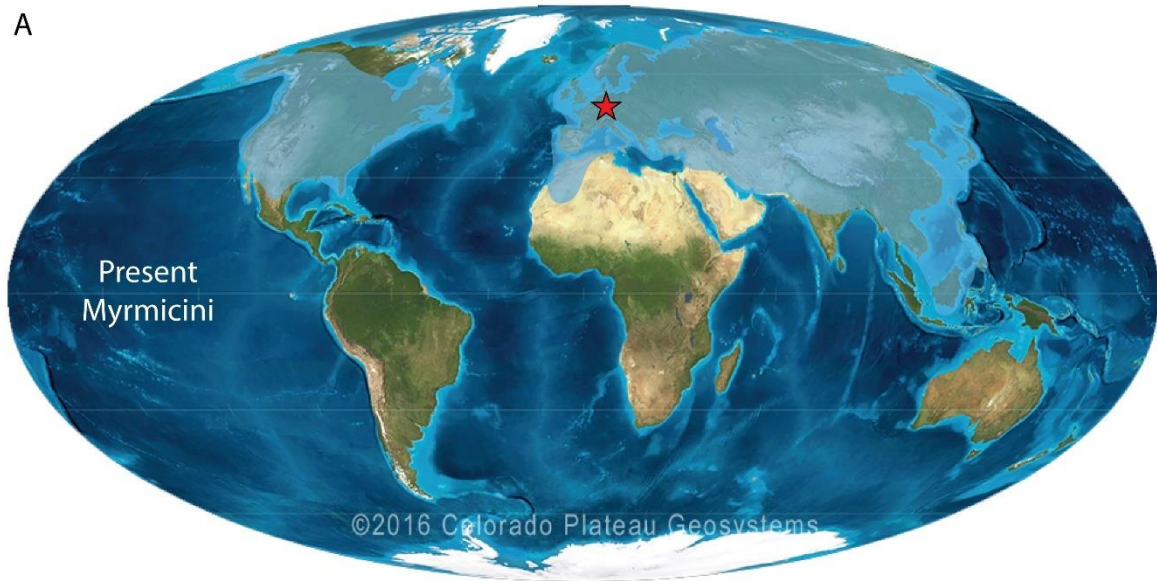
La tribu Pogonomyrmecini (3 genres actuels) est restreinte à la région néarctique et néotropicale. En réalité, seul le genre *Pogonomyrmex* est véritablement présent sur les deux biorégions (ainsi qu'aux Caraïbes), les deux autres genres sont connus uniquement en région néotropicale. L'unique taxon fossile, appartenant au genre *Pogonomyrmex*, est issu de la Formation Florissant (Colorado, U.S.A., *ca.* -34 Ma), au cœur de la région néarctique. D'après Ward *et al.* (2015), le groupe-couronne serait originaire de la région néotropicale. Cette hypothèse n'est cependant pas corroborée par le registre fossile, bien que deux genres sur trois sont endémiques au Néotropique. Ceci pose une nouvelle fois la question d'un scénario alternatif avec une apparition en région néarctique.

4.1.3.3. Stenammini (Fig. 75C)

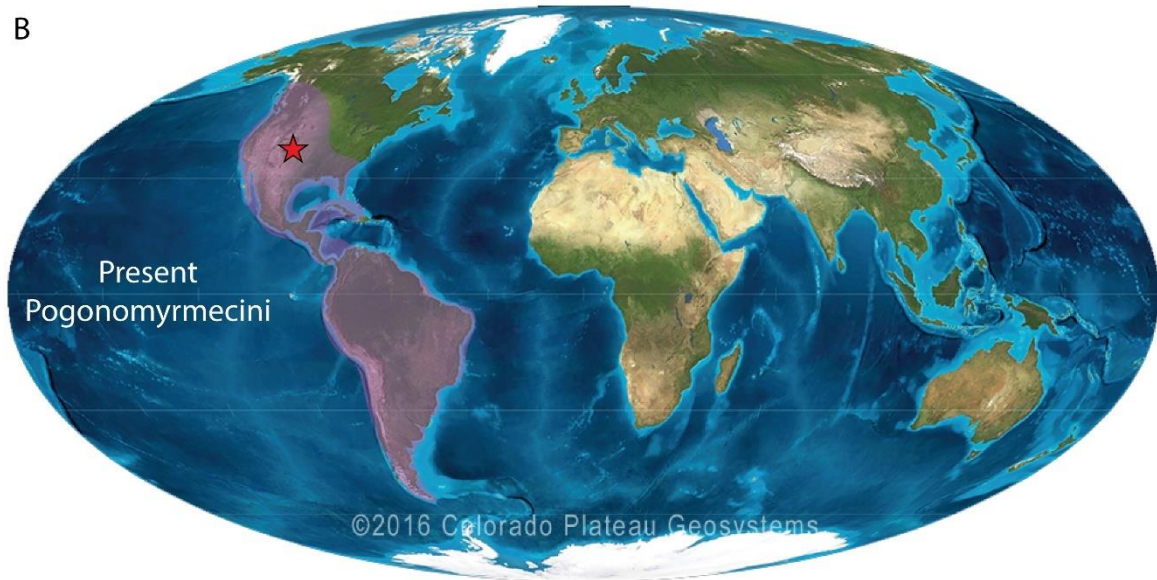
La tribu Stenammini (7 genres actuels dont cinq sont connus du registre fossile) est largement distribuée sur les continents, mais elle est cependant absente de la région néotropicale, à l'exclusion de l'Amérique centrale définissant la bordure nord du Néotropique. En réalité, seuls les genres *Aphaenogaster*, *Messor* et *Stenamma* sont largement répartis, le premier étant présent sur 7 biorégions (absent en Néotropique et Afrotropique), le second est connu en Paléarctique et Afrotropique, et le dern-

Figure 75. Répartition géographique actuelle des tribus de fourmis myrmicines : Myrmicini (A), Pogonomyrmecini (B) et Stenammini (C). Les aires colorées indiquent la présence de la tribu. Les occurrences biogéographiques fossiles pour chacune de ces tribus sont figurées par une étoile rouge. Une occurrence biogéographique peut correspondre à plusieurs localités voisines. Carte modifiée d'après Blakey, 2008.

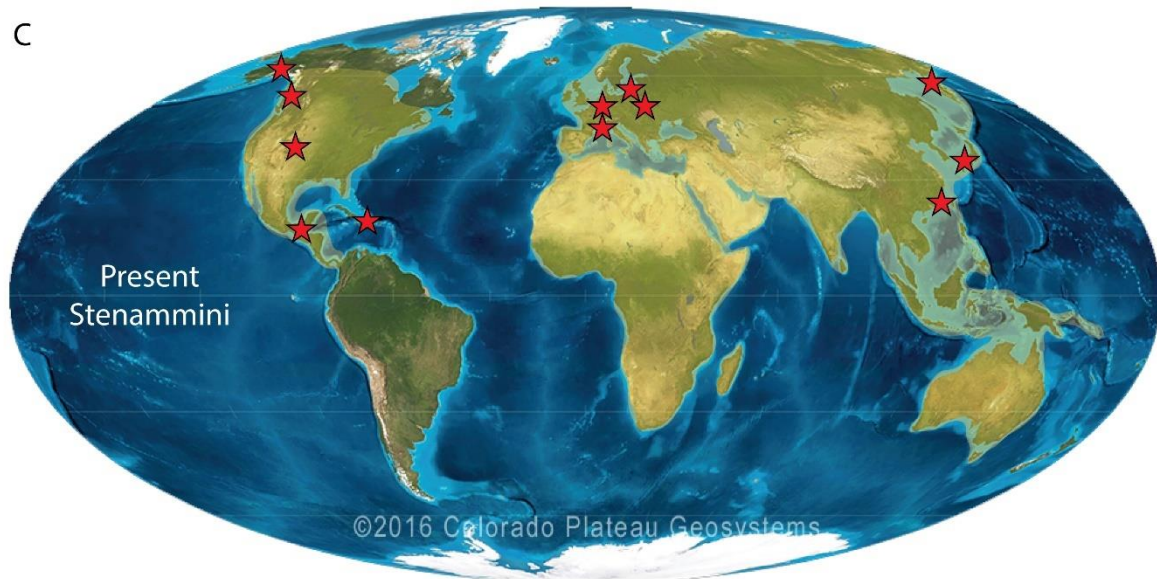
A



B



C



-nier en Néarctique, Néotropique et Afrotropique. Les quatre genres restants sont restreints à une seule de ces biorégions. Des taxons fossiles ont été décrits à l'Éocène en région néarctique, paléarctique ainsi qu'au Miocène en région indomalayenne (*Aphaenogaster*, ambre de Zhangpu) et en Caraïbes (+ ambre du Mexique). Un fait particulièrement important à remarquer est donc la présence avérée du groupe en Amérique centrale dès le début du Miocène. Le groupe ne se serait donc pas étendu vers le continent sud-américain puisqu'il apparaît présentement absent de celui-ci. D'après [Ward et al. \(2015\)](#), le groupe-couronne serait majoritairement néarctique. Les deux sous-lignées issues du groupe-couronne seraient respectivement d'origine néarctique et afrotropicale. Cette hypothèse est en partie corroborée par le registre fossile et actuel, mais les taxons éocènes du Paléarctique apparaissent bien plus anciens que l'apparition supposée de cette lignée par ces auteurs (*ca.* -30 Ma), qui seraient issues de la lignée afrotropicale. Ceci remet donc en question l'origine biogéographique d'une des deux grandes sous-lignées de la tribu.

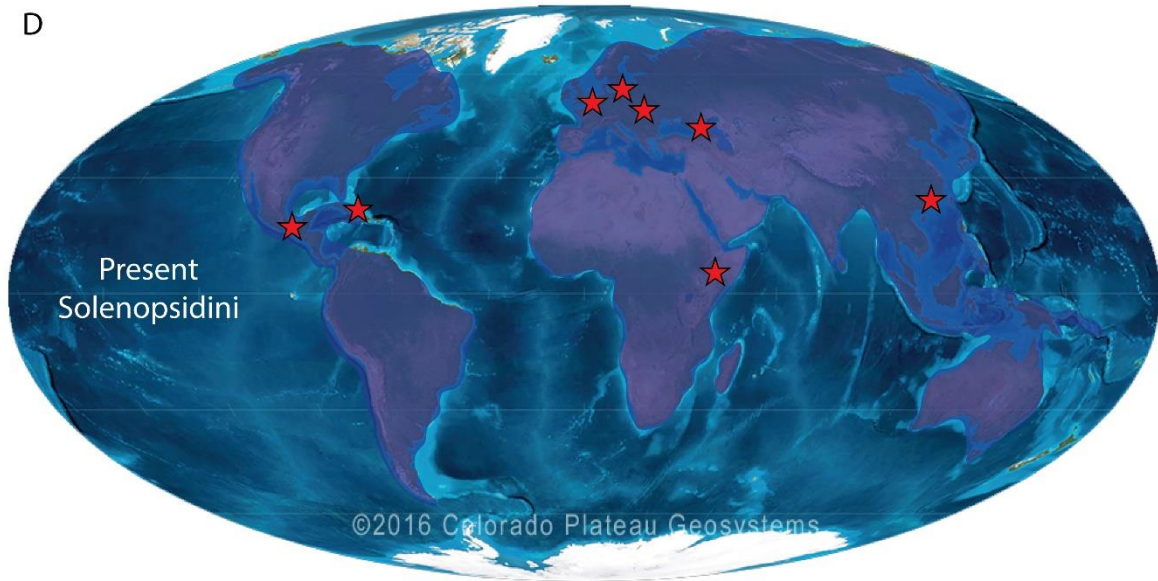
4.1.3.3. Solenopsidini (Fig. 76D)

La tribu Stenammini (22 genres actuels dont 3 sont connus du registre fossile) est largement répartie sur les continents, néanmoins seuls les genres *Monomorium* et *Solenopsis* présentent une distribution quasi cosmopolite. *Monomorium* est connu dans toutes les biorégions à l'exception de la région paléarctique-est, et *Solenopsis* est quant à lui absent de la région indomalayenne. Les genres *Rogeria*, *Myrmicaria* et *Syllophopsis* présentent une distribution plus réduite mais restent présents dans plusieurs biorégions, ces deux derniers étant connus en Afrotropique et dans la région indomalayenne et australasienne. Les autres genres sont restreints à une seule biorégion dont près d'un tiers serait endémique de la région néotropicale. Des taxons fossiles ont été décrits pour trois des genres présentant la distribution la plus importante : *Monomorium* en région paléarctique-ouest à l'Éocène, et en région afrotropicale et indomalayenne au Miocène (ambre d'Éthiopie et de Zhangpu) ; *Myrmicaria* en région indomalayenne au Miocène (ambre de Zhangpu) ; *Solenopsis* en région paléarctique-ouest à l'Oligocène-Miocène et au Miocène en Caraïbes. D'après [Ward et al. \(2015\)](#), le groupe-couronne serait d'origine néotropicale, et les deux grandes sous-lignées qui en sont issues seraient respectivement néotropicale et afrotropicale. Cette hypothèse est en partie corroborée par le registre fossile pour ce qui concerne la lignée afrotropicale. L'origine néotropicale paraît toutefois vraisemblable d'après l'endémisme important de la tribu dans cette région, mais celle-ci devra être mise à l'épreuve.

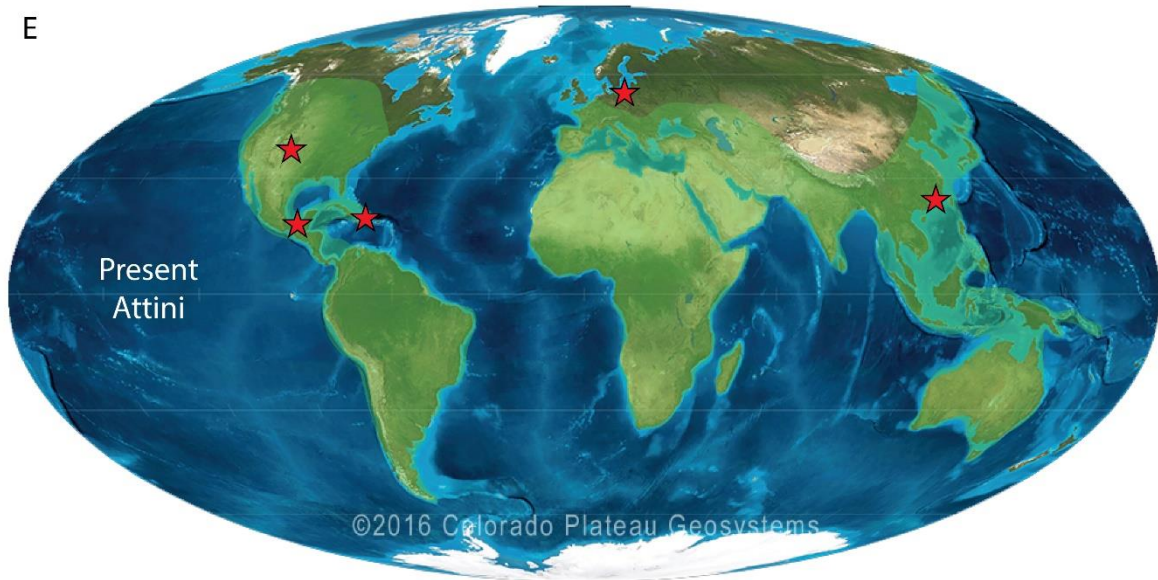
4.1.3.4. Attini (Fig. 76E)

La tribu Attini (47 genres actuels dont huit sont connus du registre fossile) est largement répartie sur les continents, néanmoins le groupe est absent des plus hautes latitudes, et est même absent de la moitié nord du Paléarctique. En réalité, seuls les genres *Pheidole* et *Strumigenys* sont présents sur tous les continents, mais restent absents de la région paléarctique-est. Les autres genres sont restreints à une seule biorégion dont la grande majorité (80%) est endémique du Néotropique. Tous les genres qui ont

D



E



F

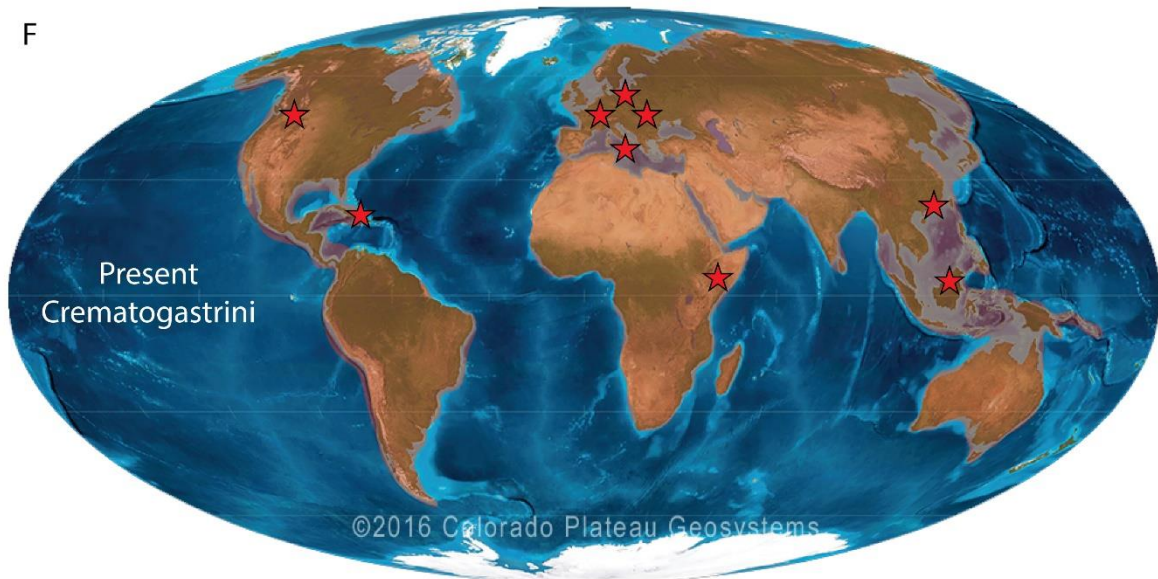


Figure 76. Répartition géographique actuelle des tribus de fourmis myrmicines : Solenopsidini (D), Attini (E) et Crematogastrini (F). Les aires colorées indiquent la présence de la tribu. Les occurrences biogéographiques fossiles pour chacune de ces tribus sont figurées par une étoile rouge. Une occurrence biogéographique peut correspondre à plusieurs localités voisines. Carte modifiée d'après [Blakey, 2008](#).

été décrits à partir de taxons fossiles présentent au moins une occurrence paléobiogéographique en région Caraïbes (ambre dominicain). Le genre *Strumigenys* a également été décrit au Miocène en région indomalayenne (ambre de Zhangpu), tout comme le genre *Pheidole* qui est aussi présent à l'extrémité nord du Néotropique pour le même intervalle (ambre mexicain), ainsi qu'en région néarctique (Formation Florissant) et paléarctique-ouest (ambre de la Baltique) à l'Éocène. Le genre est aujourd'hui absent des contrées environnantes de la Baltique, ceci implique que les populations paléarctiques ancestrales de *Pheidole* ont progressivement disparu de la partie nord de la région. D'après [Ward et al. \(2015\)](#), le groupe-couronne ainsi que toutes les grandes sous-lignées seraient d'origine néotropical. Les lignées paléarctiques apparaissent particulièrement jeunes dans le chronogramme de ces auteurs, ce qui est problématique aux vues du registre fossile. En revanche, le fort taux potentiel d'endémisme générique apparent au Néotropique corrobore un lien fort avec cette dernière. Par ailleurs, la présence d'au moins un taxon fossile dans l'ambre dominicain pour chaque genre connu du registre fossile conforte à nouveau un tel rapprochement, depuis au moins vingt millions d'années. L'origine de certaines grandes sous-lignées, particulièrement celles présentes en région paléarctique, est toutefois remise en question.

4.1.3.4. Crematogastrini (Fig. 76F)

La tribu Crematogastrini (65 genres actuels dont 18 sont connus du registre fossile) présente la plus grande distribution du groupe, puisqu'on la retrouve sur tous les continents et à toutes les latitudes, à l'exclusion de l'Islande et des pôles. Néanmoins, seul le genre *Crematogaster* est présent dans toutes les biorégions. Les genres *Cardiocondyla* et *Tetramorium* sont présents dans tout l'Ancien Monde (6 biorégions), mais sont absents des régions néarctique et néotropical. Les genres *Carebara*, *Cataulacus*, *Meranoplus*, *Myrmecina*, *Nesomyrmex* sont quant à eux distribués sur 4 ou 5 biorégions, mais ils présentent des dissimilarités importantes. Tous les autres genres sont présents sur 3 biorégions au maximum, et la grande majorité (34 genres) sont restreints à une seule biorégion. Concernant les taxons fossiles, nous retrouvons les mêmes genres prédominants. Le genre *Crematogaster* a été décrit dans 4 paléobiorégions différentes : dans la région néarctique et paléarctique-ouest de l'Éocène jusqu'au Miocène, ainsi qu'en région Caraïbes et indomalayenne au Miocène. Le genre *Carebara* est a été décrit dans 3 biorégions : dans la région paléarctique-ouest de l'Éocène jusqu'au Miocène, ainsi qu'en région afrotrropicale et indomalayenne au Miocène. Le genre *Cataulacus* a également été décrit dans ces 3 biorégions mais également dans la région australasienne au Miocène (ambre de Bornéo). Notons que seul le genre *Crematogaster* a été décrit pour la région néarctique. Il est intéressant de noter qu'à l'instar de *Pheidole*, le genre *Carebara* a été décrit dans l'ambre de la Baltique, et celui-ci est presque totalement

absent de la région paléarctique et néarctique, avec de rares exceptions sous des latitudes plus basses comme en Albanie, Grèce et Turquie ainsi que dans le sud des U.S.A. Ceci implique que les populations paléarctiques ancestrales de *Carebara* ont progressivement disparu de la partie nord de la région paléarctique et aussi très probablement du nord de la région néarctique. D'après [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#), le groupe-couronne serait d'origine indomalayenne. Les grandes sous-lignées seraient quant à elles respectivement d'origine afrotropicale et indomalayenne. Ces hypothèses sont relativement peu corroborées par les données éocènes du registre fossile puisque des taxons importants (*Carebara*, *Crematogaster*, *Tetramorium*) ont été décrits en région néarctique ou paléarctique à l'Éocène. En revanche, leur présence déjà diversifiée au Miocène en région afrotropicale et indomalayenne conforte une diversification des sous-lignées dans chaque biorégion respective. Des scénarios alternatifs ne sont donc pas à exclure.

4.2. Taux de présence et taux d'occupation

Comme nous l'avons vu, les fourmis myrmicines apparaissent largement réparties sur la surface terrestre. Les tribus Myrmicini, Pogonomyrmecini et Stenammini montrent une répartition plus restreinte que les tribus Solenopsidini, Attini et Crematogastrini qui apparaissent présentes sur tous les continents. Toutefois, si l'on s'intéresse de plus près à la distribution des genres, il apparaît de grandes disparités entre les tribus, et même au sein de chacune d'elles. Afin d'observer plus en détail cette disparité, nous avons réalisé une mesure du taux de présence et du taux d'occupation, disponibles respectivement en Tableau 20 et 21.

4.2.1. Myrmicini

Les deux seuls genres actuels constituant la tribu Myrmicini sont répartis de manière uniforme puisqu'on les retrouve ensemble dans toute l'aire de répartition de la tribu, à l'exclusion de la région indomalayenne où seul *Myrmica* est présent. Le taux de présence moyen (0.78) est inférieur à 1, ce qui indique qu'il y a moins d'une occurrence générique par biorégion. Quant au taux d'occupation, la tribu représente environ 10% des occurrences génériques myrmicines pour la région néarctique et paléarctique -ouest et -est. Les valeurs sont évidemment faibles du fait de la diversité générique extrêmement réduite de la tribu. L'origine supposée néarctique du groupe par [Ward et al. \(2015\)](#), qui n'était pas supportée par le registre fossile, reste ici incertaine à partir des données génériques. Cependant, si l'on s'intéresse de plus près aux données de richesse spécifique pour le genre hyper-diversifié *Myrmica* (188 espèces actuelles), on remarque que le pic de diversité est concentré en région paléarctique avec près de 100 espèces présentes dans la région (5 co-occurentes en Néarctique ou en Indomalais), et « seulement » près de 40 espèces en région néarctique. Par ailleurs, la région indomalayenne possède une richesse spécifique plus importante que le Néarctique avec près de 50 espèces présentes dans la région. Tout comme le registre fossile, les données myrmicines actuelles à travers les valeurs de richesse spécifique ne supportent pas véritablement l'hypothèse d'une origine néarctique.

Tableau 20. Taux de présence générique des tribus de fourmis myrmicines pour chaque biorégion. Cinq valeurs sont ici indiquées par tribu : 1) le nombre de genres (« number of genera ») par biorégion ; 2) le taux de présence générique pour chaque biorégion (« relative presence / bioregion ») ; 3) le taux de présence global (« relative presence ») ; 4) le nombre d'occurrences biogéographiques génériques total (dernière colonne) ; 5) le taux de présence moyen de la tribu (dernière colonne). Exemple : pour la tribu Myrmicini, deux genres sont présents en Néarctique, ce qui représente 100% des genres Myrmicini connus (taux de présence générique au Néarctique = 1.00) et 29% des occurrences biogéographiques génériques de la tribu (taux de présence global = 0.29), sur un total de 7 occurrences biogéographiques génériques et un taux de présence moyen de 0.78 genres par biorégion.

Tribe myrmicine ants distribution

Bioregion	Nearctic	Neotropic	Caribbean	West Palaearctic	East Palaearctic	Afrotropic	Malagasy	Indomalaya	Australasia	Total
Myrmicini										
Number of genera	2	0	0	2	2	0	0	1	0	7
Relative presence / bioregion	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.78
Relative presence	0.29	0.00	0.00	0.29	0.29	0.00	0.00	0.14	0.00	
Pogonomyrmecini										
Number of genera	1	3	1	0	0	0	0	0	0	5
Relative presence / bioregion	0.33	1.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.56
Relative presence	0.20	0.60	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Stenammini										
Number of genera	4	1	1	5	3	1	1	1	1	18
Relative presence / bioregion	0.57	0.14	0.14	0.71	0.43	0.14	0.14	0.14	0.14	2.00
Relative presence	0.22	0.06	0.06	0.28	0.17	0.06	0.06	0.06	0.06	
Solenopsidini										
Number of genera	3	11	3	2	1	6	3	6	9	44
Relative presence / bioregion	0.14	0.52	0.14	0.10	0.05	0.29	0.14	0.29	0.43	4.89
Relative presence	0.07	0.25	0.07	0.05	0.02	0.14	0.07	0.14	0.20	
Attini										
Number of genera	5	38	8	2	0	3	3	5	8	72
Relative presence / bioregion	0.11	0.81	0.17	0.04	0.00	0.06	0.06	0.11	0.17	8.00
Relative presence	0.07	0.53	0.11	0.03	0.00	0.04	0.04	0.07	0.11	
Crematogastrini										
Number of genera	8	7	2	11	10	19	14	38	26	135
Relative presence / bioregion	0.12	0.11	0.03	0.15	0.17	0.29	0.20	0.58	0.40	15.00
Relative presence	0.06	0.05	0.01	0.07	0.08	0.14	0.10	0.28	0.19	
Myrmicinae										
Number of genera	23	60	15	21	17	29	21	51	44	281
Relative presence / bioregion	0.16	0.41	0.10	0.14	0.12	0.20	0.14	0.35	0.30	31.22
Relative presence	0.08	0.21	0.05	0.08	0.06	0.10	0.07	0.18	0.16	

Tableau 21. Taux d’occupation des tribus de fourmis myrmicines pour chaque biorégion. La dernière colonne constitue le taux d’occupation moyen des tribus. Le taux d’occupation se lit comme suit : par exemple, le taux d’occupation de la tribu Crematogastrini au Néarctique est de 0.35, soit 35% des genres myrmicines présents au Néarctique appartient au Crematogastrini.

Occupation rate	Nearctic	Neotropic	Caribbean	West Palaearctic	East Palaearctic	Afrotropic	Malagasy	Indomalaya	Australasia	Mean
Myrmicini	0.09	0.00	0.00	0.10	0.12	0.00	0.00	0.02	0.00	0.04
Pogonomyrmecini	0.04	0.05	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
Stenammini	0.17	0.02	0.07	0.24	0.18	0.03	0.05	0.02	0.02	0.09
Solenopsidini	0.13	0.18	0.20	0.10	0.06	0.21	0.14	0.12	0.20	0.15
Attini	0.22	0.63	0.53	0.10	0.00	0.10	0.14	0.10	0.18	0.22
Crematogastrini	0.35	0.12	0.13	0.52	0.59	0.66	0.67	0.75	0.59	0.49

4.2.2. Pogonomyrmecini

Les trois genres actuels composant la tribu Pogonomyrmecini sont restreints au Nouveau Monde et montrent une répartition encore plus réduite que les Myrmicini : seules 5 occurrences génériques sont comptabilisées pour l’ensemble des biorégions pour un taux de présence moyen de 0.56, ce qui constitue le taux le plus bas pour le groupe des myrmicines. L’ensemble de la tribu est représenté au Néotropique, mais seul le genre *Pogonomyrmex* est connu au Néarctique et aux Caraïbes. Pour le Néotropique où les 3 genres sont recensés, les Pogonomyrmecini représentent seulement 5% du taux d’occupation des myrmicines. Le taux d’occupation moyen (0.02) constitue par ailleurs le plus bas du groupe myrmicine, ceci s’expliquant par une très faible diversité associée à une répartition restreinte. L’origine néotropicalité du groupe, proposée par [Ward et al. \(2015\)](#), et qui n’était pas supportée par le registre fossile, est en revanche corroborée par les données myrmicines actuelles.

4.2.3. Stenammini

La majorité des 7 genres actuels reste concentrée entre la région néarctique (4 genres) et paléarctique-ouest (5 genres) et -est (3 genres). Le taux de présence générique (et global) pour la région néarctique et paléarctique-ouest représente ainsi respectivement 57% (pour 22% du taux global) et 71% (pour 28% du taux global), constituant à eux deux plus de la moitié des occurrences biogéographiques génériques. Pour les autres biorégions, seule une occurrence générique est comptabilisée pour chacune d’entre elle, correspondant au genre cosmopolite *Aphaenogaster*. Le taux de présence moyen atteint deux occurrences par biorégion. La tribu Stenammini (à l’exception du genre *Aphaenogaster*) est donc en réalité exclusivement concentrée en région néarctique et paléarctique. Le taux d’occupation maximal du

groupe est recensé au Paléarctique-ouest (0.24) et au Néarctique (0.17) pour un taux d'occupation moyen approximant 10%. L'origine néarctique du groupe proposée par [Ward et al. \(2015\)](#), qui apparaissait relativement vraisemblable d'après le registre fossile, est en partie corroborée par les données myrmicines actuelles. Le plus fort pic de diversité au Paléarctique-ouest tendrait toutefois à un scénario alternatif d'une origine paléarctique.

4.2.4. Solenopsidini

Les 22 genres actuels sont distribués de manière relativement irrégulière sur l'ensemble des continents. Les plus forts taux de présence sont situés au Néotropique (0.52 pour 25% des occurrences totales du groupe) avec 11 genres et en Australasie (0.43 pour 20% des occurrences totales) avec 9 genres. Les régions afrotropicale et indomalayenne suivent avec chacune 6 genres (0.29 et 0.14), mais seuls *Monomorium*, *Myrmecaria* et *Sylophopsis* sont en fait communs à ces deux biorégions. La tribu est tout de même présente dans les autres biorégions à des taux beaucoup plus faibles : 3 genres sont connus au Néarctique (0.14 et 0.07) et seulement 2 en Paléarctique-ouest (0.10 et 0.05), ce qui constitue moins de 12% des occurrences biogéographiques génériques de la tribu. La présence des Solenopsidini dans l'hémisphère nord est donc avérée mais elle reste particulièrement réduite, contrairement à ce que la figure 76D laissait sous-entendre. Le taux d'occupation indique par ailleurs une présence marquée des Solenopsidini en Australasie avec 20% des genres myrmicines appartenant à la tribu. Pour les autres biorégions, la tribu montre un taux d'occupation variant de 6% (Paléarctique-est) à 21% (Afrotropique), avec des taux dans l'hémisphère sud systématiquement supérieurs à l'hémisphère nord. Le taux d'occupation moyen avoisine 20%. L'origine néotropicale du groupe proposée par [Ward et al. \(2015\)](#) qui paraissait peu vraisemblable d'après le registre fossile, apparaît bien plus plausible à partir des données myrmicines actuelles. Néanmoins, leur présence certaine entre l'Afrotropique et l'Indomalais associée à une forte diversité en Australasie (second plus grand pic de diversité après le Néotropique) pose question.

4.2.5. Attini

La tribu, bien que quasi cosmopolite, montre une répartition plutôt inégale puisque plus de la moitié des occurrences génériques sont concentrées au Néotropique. Pour cette unique biorégion, plus de 80% des genres de la tribu y sont présents (0.81) tandis que le second taux de présence le plus élevé du groupe correspond aux Caraïbes et à l'Australasie avec seulement 17% de genres présents (0.17), des valeurs particulièrement faibles, supposant un fort taux d'endémisme en région néotropicale. De la région paléarctique, seuls les genres *Pheidole* et *Strumigenys* y sont effectivement présents, ce qui correspond à moins de 3% des occurrences biogéographiques génériques du groupe. Quelques genres additionnels sont connus au Néarctique (*Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis*, et *Trachymyrmex*) pourtant aux mêmes latitudes que le Paléarctique. Cette présence est probablement dû à l'effet de proximité géographique entre Néotropique et Néarctique pour des lignées qui ont subi une adaptation à des climats plus tempérés.

Le taux d'occupation indique une forte dominance de la tribu au Néotropique (0.63) et aux Caraïbes (0.53), ainsi qu'une présence marquée en Australasie (0.18), pour un taux moyen de 0.25 malgré une quasi absence des régions paléarctiques (2 genres), afrotropicales et malgaches (3 genres). L'origine néotropicale du groupe proposée par Ward *et al.* (2015), qui paraissait très peu vraisemblable d'après le registre fossile, apparaît bien plus plausible à partir des données myrmicines actuelles.

4.2.6. Crematogastrini

La plus diversifiée des tribus myrmicines est aussi la plus largement répartie. Cependant, cette répartition est contrastée, comme le montre le taux de présence. La tribu apparaît faiblement présente dans tout le Nouveau Monde puisque seuls 8, 7 et 2 genres sont connus en région néarctique, néotropicale et caraïbes, pour un taux de présence générique (et global) de 0.12 (0.06), 0.11 (0.05), et 0.03 (0.01). Ces régions prises ensemble représentent à peine 12% du total des occurrences génériques de la tribu, ce qui est particulièrement faible pour une tribu hyper-diversifiée et à la répartition prétendument cosmopolite. En réalité, les Crematogastrini apparaissent particulièrement présents en région indomalayenne (38 genres) et australasienne (26 genres) avec une présence générique (et globale) de 0.58 (0.28) et 0.40 (0.19), représentant à eux deux près de 50% du total des occurrences génériques de la tribu. La présence est un peu plus faible en Afrotropique (19 genres) et Madagascar (14 genres) avec une présence générique (et global) de 0.29 (0.14) et 0.20 (0.10), et encore un peu plus au Paléarctique-ouest et -est (11 et 10 genres) avec néanmoins 15% des genres présents dans la région, représentant, pour le Paléarctique pris dans son ensemble, 15% du total des occurrences génériques de la tribu. Le taux moyen atteint 15 occurrences génériques, ce qui est relativement élevé malgré une quasi-absence du groupe dans le Nouveau Monde. Concernant le taux d'occupation, la tribu arbore les valeurs les plus élevées du groupe pour toutes les biorégions hormis le Néotropique et les Caraïbes : 0.35 au Néarctique, 0.52 et 0.59 au Paléarctique-ouest et -est, 0.66 en Afrotropique, 0.67 à Madagascar, 0.75 en Indomalais, et 0.59 en Australasie. Malgré une faible présence au Néarctique et au Paléarctique, la tribu reste donc le groupe dominant, ce qui illustre la faible diversité myrmicine de ces biorégions. L'origine indomalayenne proposée par Ward *et al.* (2015), qui paraissait très peu vraisemblable d'après le registre fossile, apparaît bien plus plausible à partir des données myrmicines actuelles.

Tableau 22. Mesure du taux potentiel d'endémisme des tribus de fourmis myrmicines pour chaque biorégion. Le nombre de genres restreints (« precinctive ») et le taux potentiel d'endémisme (« rate ») associé apparaît dans une colonne séparée pour chacune des biorégions. Les trois dernières colonnes correspondent respectivement, de gauche à droite, au nombre de genres restreints (« number of precinctive genera »), au nombre de genres actuels par tribu (« number of current genera »), et le taux potentiel d'endémisme par tribu (« endemism rate »). Les valeurs pour le groupe Myrmicinae sont figurées en dernière ligne. La proportion du potentiel d'endémisme pour chaque biorégion n'est pas figurée.

Myrmicinae Endemism rate	Nearctic		Neotropic		Caribbean		West Palaearctic		East Palaearctic		Afrotropic		Malagasy		Indomalaya		Australasia		Number of precinctive genera	Number of current genera	Endemism rate
	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate	Number of precinctive genera	Rate					
Myrmicini	0	0.00	0	0.00	0	0	0	0.00	0	0	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	2	0.00
Pogonomyrmecini	0	0.00	2	0.67	0	0	0	0.00	0	0	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	2	3	0.67
Stenammini	2	0.29	0	0.00	0	0	2	0.29	0	0	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	4	7	0.57
Solenopsidini	1	0.05	7	0.32	0	0	0	0.00	0	0	2	0.09	0	0.00	3	0.14	3	0.14	16	22	0.73
Attini	1	0.02	32	0.68	0	0	0	0.00	0	0	1	0.02	1	0.02	2	0.04	4	0.09	41	47	0.87
Crematogastrini	0	0.00	2	0.03	0	0	0	0.00	0	0	5	0.08	3	0.05	15	0.23	8	0.12	33	65	0.51
Myrmicinae	4	0.03	43	0.29	0	0	2	0.01	0	0	8	0.05	4	0.03	21	0.14	14	0.10	96	146	0.66

4.3. Mesure du potentiel d'endémisme

En association avec le taux de présence et le taux d'occupation, le taux potentiel d'endémisme est une mesure importante de la biodiversité, puisqu'elle donne une idée du processus de spéciation liée à un « isolement » géographique définissant par nature les écozones en question. Nous venons de voir que la répartition des tribus était particulièrement irrégulière, et qu'il existait plusieurs foyers biogéographiques concentrant la majorité des genres en fonction des tribus et des latitudes. Le taux potentiel d'endémisme générique⁶² permet de définir avec plus de précision le niveau d'inféodation de chacune des tribus pour chaque biorégion. Les résultats sont disponibles en Tableau 22.

La tribu Myrmicini n'apparaît pas endémique à une des neufs biorégions⁶³. Deux des trois genres (*Hylomyrma*, *Patagonomyrmex*) de la tribu Pogonomyrmecini sont restreints à la région néotropicale. Quatre des sept genres Stenammini sont restreints à une unique biorégion, dont deux en Néarctique et deux en Paléarctique. Par ailleurs, la tribu apparaît « liée » à ces deux écozones de manière assez similaire au Myrmicini. Aux vues de l'ensemble des données et taux mesurés, une potentielle origine géographique commune à ces deux tribus, déjà proposée par [Ward et al. \(2015\)](#), n'est définitivement pas à exclure. Avec 16 genres restreints sur 22, la tribu Solenopsidini apparaît très inféodée à deux biorégions distinctes : 7 genres sont limités au Néotropique et 6 genres au complexe indo-austral (et deux autres en région afrotropicale). Le taux potentiel d'endémisme générique de la tribu atteint tout de même 73% (32% au Néotropique, 14% respectivement à l'Indomalais et à l'Australasie, et 9% à l'Afrotropique), constituant le second taux le plus élevé. La région Néotropique et le complexe indo-austral représente la proportion majoritaire du taux potentiel d'endémisme de la tribu avec respectivement 44% et 38%. La tribu Attini présente quant à elle le plus fort taux potentiel avec 87% des genres restreints (41 sur 47) à une unique biorégion, dont 68% (32) sont inféodés au seul Néotropique. Cette région représente la proportion majoritaire du taux potentiel d'endémisme pour la tribu avec 78% des espèces restreintes inféodées au Néotropique. Une fraction du potentiel endémique est observée pour le complexe indo-austral avec 6 genres restreints (2 et 4) représentant près de 15% du taux, ce qui est une valeur non négligeable. Aucun genre Attini n'apparaît restreint aux Caraïbes ni au Paléarctique, et un seul genre est restreint à l'Afrotropique (*Microdaceton*) et Madagascar (*Pilotrochus*). Concernant les Crematogastrini, 33 des 65 genres sont restreints à une biorégion, représentant un taux potentiel d'endémisme de 0.51, ce qui est relativement bas comparé aux Attini. Ceci confirme la grande dispersion de nombreux genres qui a été en partie observée à travers les divers taux mesurés précédemment. Et aussi curieux que cela puisse paraître, aucun genre Crematogastrini n'apparaît restreint au Néarctique, aux Caraïbes ou au Paléarctique. Le taux potentiel est en outre quasiment nul au

⁶² Le taux potentiel d'endémisme mesuré dans le présent travail n'a pas prétention à être dénué de biais ou d'erreurs potentielles. Pour plus de détails sur les paramètres de la mesure, se référer au 3.3.2. *Mesure du « potentiel d'endémisme »* de la section *Matériel & méthodes* du présent chapitre.

⁶³ Ceci n'exclue évidemment pas un endémisme à l'échelle spécifique, comme c'est effectivement le cas au sein des Myrmicini.

Néarctique (3%) avec seulement 2 genres restreints (*Rostromyrmex* et *Xerolitor*). Ce taux est légèrement plus élevé en Afrotropique (8% - 5 genres) et Madagascar (5% - 3 genres), et atteint respectivement 25% (16 genres) et 11% (7 genres) pour les régions indomalayenne et australasienne. Ces deux dernières régions représentent par ailleurs la proportion majoritaire du taux potentiel d'endémisme de la tribu avec respectivement 48% et 21%.

D'un point de vue général, 96 genres myrmicines sur 146 sont restreints à une biorégion, ce qui représente un taux potentiel d'endémisme de 66%, avec un taux élevé au Néotropique (0.29 - 43 genres), et pour le complexe indo-austral (0.24 - 35 genres). Mais les taux de présence, d'occupation et de potentiel d'endémisme pour chacune des tribus ne rendent en revanche pas compte des similarités ou des dissimilarités entre les faunes myrmicines des différentes biorégions. Et maintenant que nous avons une image plus précise de la distribution des tribus (et des genres) myrmicines sur les continents, arrêtons-nous quelques instants sur le degré d'affinité des faunes en fonction des biorégions.

Tableau 23. Affinité générique entre les faunes myrmicines actuelles de chaque biorégion. Les valeurs ont été générées à partir de la distribution biogéographique des genres myrmicines actuels disponible en annexe (Tableau A26). Pour les genres composés d'espèces définies comme exotiques (= non natives) d'une biorégion, les occurrences ont été exclues en suivant diverses sources incluant [Wilson & Taylor \(1967\)](#), [Bolton \(1987, 2000\)](#), [Seifert \(2003\)](#), [Guénard et al. \(2017\)](#), et [Janicki et al. \(2016\)](#).

Generic similarity between the myrmicine faunas within each bioregion		Modern Myrmicinae ant faunas								
		Nearctic	Neotropic	Caribbean	West Palaeartic	East Palaeartic	Afrotropic	Malagasy	Indomalaya	Australasia
Modern Myrmicinae ant faunas	Nearctic	1.00	0.48	0.39	0.61	0.48	0.30	0.30	0.26	0.30
	Neotropic	0.18	1.00	0.22	0.10	0.05	0.12	0.12	0.08	0.17
	Caribbean	0.60	0.87	1.00	0.47	0.27	0.40	0.40	0.33	0.47
	West Palaeartic	0.67	0.29	0.33	1.00	0.71	0.48	0.38	0.48	0.43
	East Palaeartic	0.65	0.18	0.24	0.88	1.00	0.35	0.29	0.47	0.41
	Afrotropic	0.24	0.24	0.21	0.34	0.21	1.00	0.52	0.48	0.48
	Malagasy	0.33	0.33	0.29	0.38	0.24	0.71	1.00	0.57	0.62
	Indomalaya	0.12	0.10	0.10	0.20	0.16	0.28	0.24	1.00	0.51
	Australasia	0.16	0.23	0.16	0.20	0.16	0.32	0.30	0.59	1.00

Tableau 24. Affinité générique entre la paléofaune myrmicine connue et la faune myrmicine actuelle de chaque biorégion. Les intervalles géologiques considérés sont les suivants : Éocène (56-34 Ma), Oligocène (34-23 Ma), Miocène (23-5 Ma). Les couleurs indiquent la tendance générale : 0-0.25 (orange), 0.25-0.5 (jaune), 0.5-0.7 (vert clair), 0.7-1.0 (vert sombre). Les valeurs s'échelonnent de 0 à 1. Une valeur nulle indique qu'aucun genre connu du registre fossile pour une biorégion donnée n'est aujourd'hui présent dans la seconde biorégion considérée. Une valeur égale à 1 indique que tous les genres connus du registre fossile pour une biorégion donnée sont présents dans la seconde biorégion considérée. Les genres myrmicines éteints ne sont pas comptabilisés. Les valeurs ont été générées à partir de la distribution biogéographique (Tableau A26) et paléobiogéographique des genres myrmicines actuels (Tableau A27) disponibles en annexe.

Generic similarity between the myrmicine ant palaeofauna known from the different geological periods and the modern myrmicine ant fauna within each bioregion		Modern Myrmicinae ant faunas								
		Nearctic	Neotropic	Caribbean	West Palaeartic	East Palaeartic	Afrotropic	Malagasy	Indomalaya	Australasia
Fossil Myrmicinae ant faunas	Nearctic Eocene	1.00	0.60	0.80	0.60	0.40	0.40	0.60	0.60	0.60
	Caribbean Miocene	0.62	0.85	0.77	0.46	0.31	0.46	0.46	0.31	0.38
	West Palaeartic Eocene	0.64	0.45	0.45	0.73	0.64	0.64	0.55	0.82	0.73
	West Palaeartic Oligocene	0.50	0.38	0.38	0.63	0.50	0.50	0.63	0.63	0.75
	West Palaeartic Miocene	0.50	0.50	0.33	0.50	0.50	0.67	0.67	0.67	0.83
	East Palaeartic Eocene-Miocene	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00
	Afrotropic Miocene	0.17	0.33	0.17	0.33	0.00	0.83	0.67	0.83	0.67
	Indomalaya Miocene	0.31	0.31	0.31	0.44	0.31	0.63	0.63	1.00	0.81

4.4. Affinité générique des faunes

4.4.1. Comparaison de la faune actuelle par biorégion

Afin de rendre compte des similarités et/ou des dissimilarités entre les faunes myrmicines, nous avons mesuré l'affinité générique de chacune d'entre elles par biorégion, à partir de la matrice de distribution actuelle (Tableau A26 disponible en annexe). Les résultats sont disponibles en tableau 23.

4.4.1.1. Néarctique

L'affinité du Néarctique avec le Néotropique est relativement bas au regard de leur proximité géographique immédiate, puisqu'un peu moins de la moitié (0.48 soit 48%) des genres néarctiques sont présents au Néotropique. Mais l'affinité réciproque (Néotropique / Néarctique) est encore plus faible (0.18), ce qui s'explique par une très forte diversité au Néotropique (comme vu précédemment) dont de nombreux genres apparaissent endémiques de la région. La connexion de l'Amérique du Nord et l'Amérique du sud via l'isthme de l'Amérique centrale n'est à lui seul pas suffisant pour générer un échange faunistique important entre ces biorégions. Le facteur climatique apparaît donc prédominant. Par ailleurs, ces valeurs confirment la validité du statut biogéographique de ces deux écozones malgré leur lien direct à travers l'isthme de l'Amérique centrale.

L'affinité avec la région Caraïbes est légèrement plus faible (0.39) mais l'affinité réciproque (Caraïbes / Néarctique) est bien plus marquée (0.60), ce qui indique une relation plus franche du Néarctique vers les Caraïbes, avec potentiellement un héritage néarctique pour ces îles.

L'affinité avec le Paléarctique est elle aussi importante (0.61-0.48 par rapport à l'ouest et l'est) mais la réciproque (Paléarctique-ouest et -est / Néarctique) est encore plus marquée (0.67 et 0.65), ce que supposait déjà le registre fossile. Ces valeurs illustrent le lien étroit de ces deux grandes biorégions (Paléarctique pris dans son ensemble) malgré l'ouverture de l'Atlantique Nord depuis plus de 150 millions d'années. Ce lien était déjà marqué dans le registre fossile, avec les occurrences mutuelles de genres *Stenammini*, *Attini* et *Crematogastrini*, cependant le fort niveau d'affinité ne permet pas de supposer un héritage néarctique ou paléarctique entre ces deux biorégions. Par ailleurs, une affinité plus forte du Néarctique avec des biorégions plus distantes que le Néotropique (ex : Paléarctique) confirme une nouvelle fois que la proximité géographique n'est pas un facteur systématiquement déterminant dans la répartition biogéographique des genres myrmicines, auquel cas le Néarctique et le Néotropique partageraient une affinité bien plus importante.

En revanche, l'affinité avec les biorégions Afrotropique, Madagascar, Indomalais et Australasie est relativement faible (0.26 à 0.30) avec approximativement 25% des genres communs dans ces régions. La réciproque encore plus marquée (0.12 à 0.33) est évidemment due à la très forte diversité des régions tropicales, et révèle une forte dissimilarité des faunes, en partie explicable par la distance géographique, le type de climat, mais aussi un potentiel endémique plus marqué dans les biorégions de l'Ancien Monde, lui-même probablement induit par le contexte climatique.

4.4.1.2. Néotropique & Caraïbes

L'affinité du Néotropique avec le Néarctique (0.18) a été traitée en section précédente. L'affinité avec la région Caraïbes apparaît faible (0.22), ce qui est en grande partie due à un fort potentiel endémique évoqué plus avant. En revanche, l'affinité réciproque (Caraïbes / Néotropique) se montre particulièrement élevée (0.87) avec près de 90% des genres présents aux caraïbes qui le sont également au Néotropique. Ceci suppose une connexion étroite du Néotropique (60 genres) vers les Caraïbes (15 genres). La faune caraïbe apparaît donc être un héritage de la faune néotropicale.

L'affinité du Néotropique avec toutes les autres biorégions s'avère significativement basse puisque les valeurs sont comprises entre 0.05 et 0.17. Ceci s'explique encore une fois par le fort taux potentiel endémique du Néotropique. Si l'on s'intéresse à l'affinité réciproque, on constate que les valeurs d'affinité de chaque biorégion s'étendent de 0.10 à 0.33 - à l'exception du Néarctique et des Caraïbes qui montrent une affinité plus importante mais que nous avons déjà détaillé - ce qui indique que 10 à 33% des genres de l'Ancien Monde sont présents au Néotropique. Ces valeurs révèlent que l'isolement géographique du Nouveau Monde a eu un impact important sur le développement de la faune néotropicale, mais que celle-ci partage tout de même environ un quart des genres myrmicines avec le reste du globe. Une fraction d'entre eux est probablement issue de la région néarctique qui, comme nous l'avons vu, partage un héritage commun avec le Paléarctique.

L'affinité des Caraïbes avec le Néarctique (0.60) et le Néotropique (0.87) a été traitée en section précédente. L'affinité forte avec ces dernières illustre l'héritage néarctique-néotropical. La biorégion est effectivement composée en majorité de genres dont la distribution est restreinte au Nouveau Monde et plus particulièrement au Néotropique : *Acanthognathus*, *Atta*, *Cephalotes*, *Cyphomyrmex*, *Mycetomoellerius*, *Pogonomyrmex*, etc. La biorégion est à l'interface des régions néarctique et néotropicale, et à proximité directe du Néarctique, cependant la faune reste plus influencée par le Néotropique. Elle s'en distingue toutefois par la présence des genres *Aphaenogaster* et *Temnothorax*, deux taxons qui sont justement présents en région néarctique et absents du Néotropique. Par ailleurs, le taux potentiel endémique myrmicine des Caraïbes apparaît comme nul. Aux vues de ce constat, la faune caraïbe serait vraisemblablement issue d'un croisement de lignées ancestrales venues du Néarctique et du Néotropique. Au regard exclusif des genres myrmicines actuels, la considération des Caraïbes comme une véritable biorégion séparée du Néotropique reste donc relative, elle se justifie toutefois par l'absence de genres importants comme *Aphaenogaster* et *Temnothorax*, bien que l'intégralité de la faune reste héritée.

Des autres biorégions, les Caraïbes partagent une plus grande similarité avec la région paléarctique-ouest (0.47) et australasienne (0.47) qu'avec les régions paléarctique-est, afrotropicale, malgache et indomalayenne (0.27 à 0.40). Mais ces variations proches de 0.1-0.15 ne tiennent souvent qu'à la présence ou l'absence de quelques genres à la distribution large mais contrastée comme *Aphaenogaster*, *Monomorium*, *Strumigenys* ou *Temnothorax*. Une fraction de la faune myrmicine des Caraïbes reste donc commune avec les biorégions de l'Ancien Monde.

4.4.1.3. Paléarctique

L'affinité du Paléarctique (-ouest et -est) avec le Néarctique (0.67-0.65), le Néotropique (0.29-0.18) et les Caraïbes (0.33-0.24) a été traitée en section précédente. L'affinité relativement forte entre le Paléarctique et le Néarctique illustre le lien étroit entre ces deux grandes régions malgré la séparation géographique liée à l'ouverture de l'Atlantique Nord au Jurassique Supérieur. En outre, la présence des genres *Cardiocondyla*, *Goniomma*, *Messor*, *Oxyopomyrmex*, *Strongylognathus*, *Tetramorium* et *Trichomyrmex* restreints à l'Ancien Monde et absents au Néarctique-Néotropique, en plus d'expliquer leur dissimilarité, est probablement le résultat d'une apparition au Paléarctique. Quant à la très faible affinité avec le Néotropique, celle-ci s'explique par l'absence des genres cités plus haut, le fort potentiel endémique néotropical, mais également l'absence de genres à la répartition réduite à l'hémisphère nord et distribués entre la région néarctique et paléarctique-est (ex : *Formicoxenus*, *Harpagoxenus*, *Leptothorax*, *Manica*, *Myrmica*, *Temnothorax*) ou quelques autres encore uniquement absents du Néotropique (ex : *Aphaenogaster*, *Myrmecina*).

L'affinité avec l'Afrotropique et le complexe indo-austral peut paraître modérée mais approxime tout de même 50%, ce qui est bien plus élevée que l'affinité Néarctique-Néotropique, pour des écarts de latitude et de longitude semblables. Les genres *Cardiocondyla*, *Crematogaster*, *Monomorium*, *Strumigenys* et *Tetramorium* sont par exemple communs à ces trois grandes unités, et constituent donc les taxons les plus emblématiques de l'Ancien Monde.

Par ailleurs, les valeurs d'affinité entre la faune paléarctique-ouest et -est sont particulièrement élevées (0.71-0.88), ce qui est somme toute logique puisque les deux unités constituent initialement une même et seule biorégion. Cependant leur comparaison montre qu'il existe une dissimilarité non négligeable puis près de 25% des genres ne sont pas présents dans l'une ou l'autre. Par exemple, sur les 21 occurrences génériques du Paléarctique-ouest, les genres *Goniomma*, *Monomorium*, *Oxyopomyrmex*, *Pheidole*, *Strumigenys* et *Trichomyrmex* n'apparaissent pas présents au Paléarctique-est. D'après les divergences constatées à partir du registre myrmicine, la considération de deux sous biorégions pour l'écozone paléarctique nous paraît justifiée.

4.4.1.4. Afrotropique & Madagascar

Tout d'abord, l'affinité de l'Afrotropique avec Madagascar paraît relativement modérée (0.52) si l'on considère la proximité immédiate de cette dernière avec le continent africain. Ceci est en partie due à un taux potentiel endémique fort en région afrotropicale, puisque l'affinité réciproque se montre bien plus élevée (0.71) où 71% des genres présents à Madagascar le sont également en Afrotropique. La fraction restante montre toutefois une dissimilarité formelle où plus d'un quart des genres à Madagascar apparaissent absents de l'Afrotropique. La mesure du potentiel endémique nous avait déjà montré qu'il existait 4 genres restreints à Madagascar (Tableau 22 : 3 *Crematogastrini*, 1 *Attini*). Les genres

Eutetramorium, *Malagidris*, *Vistika* (= *Eutetramorium*-group⁶⁴) et *Pilotrochus* ont effectivement été décrits comme endémiques à Madagascar (Bolton & Fisher, 2014 ; Fisher & Bolton, 2016 ; Fisher & Peeters, 2019). La dissimilarité entre Afrotropique et Madagascar résultant du taux potentiel endémique mesuré - et mentionné par la littérature - confirme la validité du statut d'écozone de Madagascar d'après le registre myrmicine. Néanmoins, l'affinité générique entre Afrotropique et Madagascar reste relativement forte pour comparer leur ensemble sous une même unité avec les autres biorégions.

L'affinité de l'Afrotropique-Madagascar avec le Néarctique et le Néotropique est faible à modérément faible (0.24-0.33). La combinaison de genres restreints à l'hémisphère nord et/ou à l'Ancien Monde (précédemment cités), et des taux potentiel endémique respectifs de l'Afrotropique-Madagascar (0.05+0.03), du Néarctique (0.03) et du Néotropique (0.29), constituent la nature de la dissimilarité. Ce constat confirme la franche dissimilarité entre la faune de l'Ancien Monde et du Nouveau Monde évoquée plus avant, et ce, malgré une comparaison sous des latitudes en grande partie équivalentes. Le paramètre climatique n'apparaît donc pas être le premier facteur déterminant pour expliquer une telle dissimilarité.

Tandis que nous avons observé une forte affinité des faunes paléarctiques avec l'Afrotropique, la réciproque est beaucoup moins vraie (0.34 et 0.21), ceci étant en partie due, tout comme le Néarctique-Néotropique, à la forte diversité présente dans les régions tropicales. En revanche, l'affinité est beaucoup plus forte avec le complexe indo-austral (0.48) puisque près de 50% des genres présents en Afrotropique le sont également dans ces deux régions. Au total, 13 genres sont communs à ces 3 régions (*Calyptomyrmex*, *Cardiocondyla*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Meranoplus*, *Monomorium*, *Myrmicaria*, *Pheidole*, *Pristomyrmex*, *Strumigenys*, *Sylophopsis*, *Tetramorium*) et quelques autres genres sont partagés soit avec l'Indomalais (ex : *Trichomyrmex*) ou l'Australasie (ex : *Solenopsis*⁶⁵). La distribution de certains de ces genres paraît assez curieuse, car leur présence n'est pas attestée au Moyen-Orient⁶⁶, bien que les fourmis myrmicines de la région font l'objet de publications taxonomiques chaque année (ex : Aldawood, 2016 ; Sharaf *et al.*, 2014, 2016, 2017a, 2017b, 2018). Autre fait intéressant, de par la co-présence des genres *Aphaenogaster* et *Metapone* à Madagascar et dans le complexe indo-

⁶⁴ Le genre *Royidris* serait également endémique à Madagascar d'après Bolton & Fisher (2014) mais il n'apparaît pas comme tel dans notre base de données car une occurrence (*R. shuckardi*) a été relevée au Zimbabwe, et n'a pas été classée en tant qu'espèce exotique par Guénard *et al.* (2017) et Janicki *et al.* (2016). Le taxon, s'il est effectivement indigène (= non introduite par l'homme), ne peut donc plus être considéré comme endémique à Madagascar, puisqu'il est présent sur le continent africain.

⁶⁵ Le genre *Solenopsis* est en fait présent en Indomalais mais de manière très sporadique. Le taxon est absent de la majeure partie de la biorégion, et nous émettons des doutes quant à la nature indigène des rares espèces classées comme natives de la région. Le genre est notamment connu pour ses espèces invasives et/ou exotiques (ex : *S. invicta* ou « fourmis de feu »).

⁶⁶ Le Moyen-Orient est une notion occidentale qui définit une région géographique aux contours plus ou moins définis mais qui s'étend de manière générale, de l'Égypte jusqu'à l'Iran, et inclue le Croissant fertile (Jordanie, Irak, Israël, Palestine, Syrie, Turquie et Liban) et la péninsule arabique (Arabie saoudite, Yémen, Oman, Émirats arabes unis, Qatar, Bahreïn, Koweït).

austral (absents de l'Afrotropique), l'affinité de Madagascar avec le complexe indo-austral est encore plus fort que l'affinité de l'Afrotropique pour ce dernier (0.57-0.62 vs. 0.48-0.48).

4.4.1.5. Indomalais et Australasie

L'affinité générique de l'Indomalais et de l'Australasie avec les autres biorégions a été en partie discutée dans les sections précédentes. Le complexe partage des affinités communes avec la région paléarctique (ex : *Aphaenogaster*, *Cardiocondyla*, *Crematogaster*, *Monomorium*, *Myrmecina*, *Pheidole*, *Strumigenys*, *Tetramorium*, etc.) et de manière encore plus marquée avec la région afrotropicale (nombreux genres cités plus hauts + *Calyptomyrmex*, *Carebara*, *Cataulacus*, *Meranoplus*, *Myrmicaria*, *Pristomyrmex*, *Sylophopsis*). Les valeurs de l'affinité générique peuvent paraître faibles mais à l'instar du Néotropique, le fort taux potentiel endémique du complexe marque la dissimilarité.

Concernant l'affinité entre l'Indomalais et l'Australasie, les valeurs sont relativement élevées (0.51-0.59) puisque plus de la moitié des genres y sont communs. Une grande fraction reste cependant restreinte à l'une ou l'autre des deux biorégions. Au total, 21 genres sont restreints à l'Indomalais : *Acanthomyrmex*, *Aretidris*, *Chimaeridris*, *Epelysidris*, *Erromyrmex*, *Formosimyrmex*, *Gaoligongidris*, *Gauromyrmex*, *Indomyrmex*, *Ishakidris*, *Kartidris*, *Lasiomyrmex*, *Lophomyrmex*, *Paratopula*, *Proatta*, *Propodilobus*, *Recurvidris*, *Rotastruma*, *Secostruma*, *Tetheamyrmex*, *Tyrannomyrmex* ; et 15 genres sont restreints à l'Australasie : *Adlerzia*, *Anyridris*, *Anillomyrmex*, *Austromorium*, *Chelaner*, *Colobostruma*, *Epopostruma*, *Harpagoxenus*, *Mesostruma*, *Orectognathus*, *Peronomyrmex*, *Podomyrmex*, *Poecilomyrmex*, *Romblonella*. Le fort potentiel endémique propre à chacune de ces régions et la dissimilarité qui en résulte, confirme la validité du statut d'écozone pour l'Indomalais et l'Australasie d'après le registre myrmécine.

4.4.2. Comparaison de la faune actuelle et fossile

La distribution des faunes myrmécines actuelles et leurs affinités entre chaque biorégion est un aspect particulièrement important pour reconstituer l'histoire évolutive du groupe. Toutefois, celui-ci ne peut avoir de sens si l'on ne considère pas le registre fossile, qui apporte une dimension temporelle à la dimension spatiale. La comparaison des paléofaunes et des faunes myrmécines actuelles permettra non seulement de rendre compte des similarités et/ou des dissimilarités entre faunes passées et actuelles entre biorégion, mais aussi révéler des tendances générales, et infirmer ou confirmer des hypothèses faites au seul regard du registre actuel. Les résultats de l'affinité générique entre myrmécines actuelles et fossiles par biorégion sont disponibles en Tableau 24. Notons qu'aucune myrmécine fossile n'a été décrite pour la région Néotropique. Néanmoins, d'après la forte affinité mesurée entre les faunes actuelles de ces deux biorégions (voir section précédente), nous considérons que la paléofaune miocène des Caraïbes en est une hypothétique partielle représentante.

4.4.2.1. Néarctique éocène (56-34 Ma)

L'affinité du Néarctique éocène (5 genres actuels) avec le Néarctique actuel est de 100%, ce qui veut dire que tous les genres décrits dans le registre fossile (*Aphaenogaster*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Veromessor*) sont encore présents dans la région. Ceci suggère que les paramètres abiotiques n'ont pas dû varier de manière significative et/ou que les lignées ont toutes perduré malgré de possibles changements. Par ailleurs, l'affinité avec les Caraïbes actuelles est lui aussi élevé (0.8), pour laquelle seul le genre *Veromessor* est absent. L'héritage néarctique de ces lignées éocènes semble ici se confirmer. Concernant l'affinité avec le Paléarctique (actuel et fossile), les valeurs indiquent la même tendance que le registre actuel : les deux biorégions (et paléorégions) partagent plusieurs genres en commun tels que *Aphaenogaster*, *Crematogaster* ou encore *Pheidole*. En revanche, les genres *Pogonomyrmex* et *Veromessor*, décrits au Néarctique éocène, sont absents du Paléarctique actuel ou fossile. Ce constat soutient donc l'hypothèse d'une origine néarctique pour les tribus Pogonomyrmecini et Stenammini. Curieusement, le Néarctique éocène partage autant d'affinité avec le complexe indo-austral (0.6) qu'avec le complexe Paléarctique-Afrotropique (0.6-0.4). Ceci s'explique par la présence de genres cosmopolites comme *Aphaenogaster*, *Crematogaster* ou *Pheidole*, présents dans ces régions et que l'on retrouvait déjà au Néarctique éocène.

4.4.2.2. Caraïbes miocène (23-5 Ma)

L'affinité générique de la région Caraïbes miocène (13 genres actuels) avec le Néarctique et le Néotropique atteint respectivement 0.62 et 0.85. Ces valeurs indiquent une affinité plutôt significative, en particulier envers la région néotropicale pour qui 85% des genres miocènes des Caraïbes sont aujourd'hui attestés en Néotropique (11 genres communs). Cette valeur est même plus élevée que l'affinité des Caraïbes miocène avec sa propre faune actuelle, puisque celle-ci atteint modestement 77% pour 10 genres communs. Alors que les genres *Aphaenogaster* et *Temnothorax* sont présents au miocène dans les Caraïbes, ceux-ci sont présentement absents du Néotropique. En revanche, ces genres sont encore présents de nos jours dans les Caraïbes, toutefois les genres *Apterostigma*, *Nesomyrmex* et *Octostruma*, qui étaient présents au Miocène en sont absents. Ces genres sont cependant présents aujourd'hui au Néotropique. Pour ces raisons, la région Caraïbes miocène est plus proche du Néotropique actuel que des Caraïbes d'aujourd'hui. Enfin, la paléorégion présente une affinité moyenne avec les régions paléarctiques et afrotropicales, par la présence commune de genres aujourd'hui cosmopolites comme *Aphaenogaster*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Solenopsis*, *Strumigenys*, *Temnothorax*...

4.4.2.3. Paléarctique éocène-miocène (56-5 Ma)

L'affinité générique de la paléorégion paléarctique-ouest avec sa faune actuelle est relativement moyenne (Éocène : 0.64 ; Oligocène : 0.5 ; Miocène : 0.5) si on la compare par exemple aux valeurs estimées précédemment pour la région Caraïbes. L'affinité est d'ailleurs curieusement plus élevée entre

la faune éocène et actuelle qu'avec la faune oligocène ou miocène et actuelle. De la paléofaune éocène (11 genres actuels), seuls les genres *Carebara*, *Pristomyrmex* et *Vollenhovia* qui étaient initialement présents dans la région (taxons décrits dans l'ambre balte), apparaissent aujourd'hui absents. Les huit autres genres ont en revanche persisté. Et de la paléofaune oligocène (8) et miocène (6), les genres *Cataulacus* et *Podomyrma* apparaissent également absents de nos jours. En résumé, des représentants de *Carebara*, *Cataulacus*, *Podomyrma*, *Pristomyrmex* et *Vollenhovia* étaient présents dans la région paléarctique entre l'Éocène et le Miocène, taxons pour lesquels aucun représentant actuel n'est aujourd'hui connu dans la région. Ces genres vivent de nos jours sous des latitudes beaucoup plus basses, leur distribution se réduisant pour la majorité au climat sub-tropical, tropical ou équatorial. Par ailleurs, les genres *Podomyrma* et *Vollenhovia* sont aujourd'hui restreints (mais probablement non endémiques...) à la région indomalayenne ou australasienne. Les genres *Cataulacus* et *Pristomyrmex* montrent quant à eux une distribution divisée entre l'Afrotropique et le complexe indo-austral.

En outre, si l'on compare l'affinité de la paléofaune paléarctique avec le complexe indo-austral, on remarque que les valeurs sont particulièrement hautes, puisqu'elles s'échelonnent de 0.63 à 0.83 avec des valeurs références⁶⁷ de 0.82 et 0.73. Il est même intéressant de noter que la paléorégion paléarctique éocène montre une plus grande affinité avec la faune du complexe indo-austral qu'avec sa propre faune actuelle (0.73-0.64). Ce phénomène est majoritairement dû aux éléments mentionnés plus haut, c'est-à-dire à la présence à l'Éocène et au sein du Paléarctique, de genres aujourd'hui disparus de celui-ci et restreints à des latitudes inférieures (*Carebara*), à l'Afrotropique et au complexe indo-austral (*Cataulacus*, *Pristomyrmex*), ou exclusivement restreints au complexe indo-austral (*Podomyrma*, *Vollenhovia*). Nous discuterons par la suite de la question soulevée par la disparition de genres actuels pour le Paléarctique et l'affinité étroite avec le complexe indo-austral (voir section 5.2. *L'affinité Paléarctique — Indomalais*).

Enfin, concernant le Paléarctique-est éocène (1 genre), les valeurs ne sont pas à considérer de manière absolue, seule une occurrence générique rattachée au genre *Aphaenogaster* (Stenammini) a été décrite pour la région. La ligne correspondante indique donc l'absence ou la présence du genre cosmopolite pour chacune des biorégions. Il est intéressant de noter que le genre est absent du Néotropique⁶⁸ et de l'Afrotropique tandis qu'il est présent dans la région Caraïbes et Madagascar, ce qui constitue à notre sens une distribution hautement énigmatique.

⁶⁷ Les valeurs références sont ici celles estimées pour le Paléarctique-ouest éocène, qui prend en compte le registre fossile le plus important des paléobiorégions.

⁶⁸ Le taxon est toutefois présent en Amérique Centrale et en Colombie mais se montre totalement absent en dehors. La répartition de ce genre est particulièrement intrigant et sa comptabilisation dans la matrice de distribution s'avère par ailleurs très problématique. Nous avons donc considéré son statut comme absent pour le Néotropique.

4.4.2.4. Afrotropique miocène (23-5 Ma)

L'affinité générique de l'Afrotropique miocène (6 genres actuels) avec sa faune actuelle est relativement élevée (0.83) avec 5 genres sur 6 genres toujours présents (*Carebara*, *Cataulacus*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Trichomyrmex*). Seul *Rhopalomastix* n'est pas connu du continent africain actuel, et dont la distribution peut laisser perplexe, puisqu'il est aujourd'hui restreint au complexe indo-austral. Le taxon est décrit comme endémique de l'Australasie, mais sa présence en Afrotropique au Miocène vient remettre en question la définition de son statut (voir [Chény et al. \[*Melissotarsus*\], in prep.](#), Annexe B5). Du Néarctique (0.17) et du Néotropique (0.33), seul *Monomorium* et *Carebara* sont communs à la paléorégion afrotropicale, expliquant la faible affinité générique. Avec le Paléarctique-ouest, le genre *Trichomyrmex* se substitue à *Carebara*, pour un niveau d'affinité similaire (0.33). Aucun des genres n'est cependant commun avec le Paléarctique-est. Par ailleurs, les faunes actuelles de l'Afrotropique et le Paléarctique-est montrait déjà une dissimilarité affirmée (0.21-0.35), celle-ci se vérifie également à partir du registre fossile, et reflète la séparation biogéographique franche entre ces biorégions qui semble exister depuis plusieurs dizaines de millions d'années.

L'affinité de la paléorégion afrotropicale avec la région Madagascar reste modérée (0.67) au regard de leur proximité géographique. Des 6 genres présents au Miocène en Afrotropique, *Rhopalomastix* et *Trichomyrmex* apparaissent absents de Madagascar. Le premier, qui fait partie de la lignée *Melissotarsus*, n'est effectivement pas connu de l'Afrotropique actuel mais est largement distribué dans le complexe indo-austral. Le second est quant à lui connu du sud de l'Afrique jusqu'au Myanmar, en passant par la péninsule arabique. L'île de Madagascar n'est pas plus éloignée du continent africain que les Caraïbes du continent sud-américain, et pourtant si on les compare à ces dernières, l'affinité des faunes y est curieusement plus faible.

4.4.2.5. Indomalais miocène (23-5 Ma)

Avec 16 genres actuels nouvellement décrits dans le registre fossile (ambre de Zhangpu), la paléorégion de l'Indomalais miocène est la plus riche de toutes, devant les Caraïbes. L'affinité générique avec sa propre faune actuelle atteint 100%, ce qui signifie que tous les genres qui y ont été décrits au Miocène sont encore présents de nos jours. La paléorégion montre également une forte affinité avec l'Australasie (0.81), un lien qui avait déjà été en partie mis en exergue par le registre actuel (0.51-0.59). De l'ensemble des occurrences, seuls les genres *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, et *Proatta* apparaissent restreints à l'Indomalais.

Par ailleurs, l'affinité avec l'Afrotropique et Madagascar est étonnamment élevée (0.63) avec 10 genres communs sur 16. Cette fois, les genres *Lordomyrma*, *Myrmicaria* et *Vollenhovia* sont restreints au complexe indo-austral, leur absence en Afrotropique-Madagascar s'additionnant aux 3 genres précédents. Alors que l'affinité des faunes actuelles paraissait relativement basse (0.24 à 0.32) entre ces biorégions, l'Indomalais miocène se révèle partager une fraction importante d'occurrences avec l'Afrotropique et Madagascar.

L'affinité avec la région paléarctique-ouest et -est (0.44 et 0.31) est relativement faible, bien que près de 30% des genres y sont tout de même communs. La dissimilarité est encore plus franche avec le Néarctique et le Néotropique (0.31). En réalité, la dissimilarité de ces faunes actuelles est déjà très forte (0.10 à 0.23). Cela signifie que le Nouveau Monde et le Paléarctique partagent plus d'affinité avec l'Indomalais miocène qu'avec l'Indomalais actuel. Par exemple, les genres *Carebara* et *Cataulacus* qui ont été décrits au Paléarctique éocène-miocène, sont aujourd'hui absents de ces régions, et apparaissent actuellement dans les régions plus au sud, notamment en région afrotropicale, indomalayenne et australasienne.

En résumé, l'Indomalais actuel ou miocène - puisqu'ils ne présentent aucune dissimilarité générique - se montrent plus proches du Paléarctique éocène que du Paléarctique actuel. Cela traduit un renouvellement générique d'une partie de la faune myrmicine (ex : *Carebara*, *Cataulacus*, *Pheidole*, *Pristomyrmex*) du Paléarctique, de l'Éocène à nos jours. D'autre part, l'affinité relativement marquée de l'Indomalais (et par extension du complexe indo-austral) avec l'Afrotropique-Madagascar suggère un héritage commun et surtout une histoire évolutive étroitement liée. Nous discutons par la suite de cet aspect.

4.5. Analyse Lagrange

4.5.1. Ajustements et cas problématiques

Afin de répondre aux nombreuses questions en suspens, l'approche bayésienne, visant à reconstituer une succession d'évènements par inférence, est un excellent outil. L'analyse permettra de confirmer ou d'infirmer les hypothèses établies. Le processus de comptabilisation des cas problématiques et l'intégralité des ajustements opérés (28) à la matrice initiale de [Ward et al. \(2015\)](#) est détaillée et justifiée ci-après. Les résultats sont disponibles à la suite en tableau 25 et figure 77.

Les taxons manquants sont les suivants : *Aretidris* (C-IN), *Bondroitia* (So-AF-PAL), *Cyatta* (A-NEO), *Formosimyrmica* (C-IN), *Gaoligongidris* (C-IN), *Indomyrma* (C-IN), *Ishakidris* (A-IN), *Lasiomyrma* (C-IN), *Mycetagroicus* (A-NEO), *Mycetomoellerius* (A-NEA-NEO), *Mycetophylax* (A-NEO), *Paramycetophylax* (A-NEO), *Paratrachymyrmex* (A-NEO), *Patagonomyrmex* (P-NEO), *Peronomyrmex* (C-AUS), *Pseudoatta* (A-NEO), *Rostromyrmex* (C-IN), *Xerolitor* (C-NEO). Les abréviations utilisées sont les suivantes : Tribu. M, Myrmicini ; P, Pogonomyrmecini ; St, Stenammini ; So, Solenopsidini ; A, Attini ; C, Crematogastrini. Biorégion. NEA, Néarctique ; NEO, Néotropique ; PAL, Paléarctique ; AF, Afrotropique ; IN, Indomalais ; AUS, Australasie.

Adelomyrmex (So)

Les analyses phylogénétiques ([Ward et al., 2015](#) ; présente étude) ont révélé la paraphylie du genre : la lignée africaine (*A.*_SC01 [morphotaxon]) correspondrait à la lignée sœur de *Cryptomyrmex*, et la lignée néotropicale (majoritaire), représentée par *A. paratristani*, forme un groupe monophylétique avec *Baracidris*. Quelques espèces ont été décrites au Néotropique, dans le complexe indo-austral, et des spécimens non décrits sont connus au Seychelles (biorégion Madagascar). Le genre apparaît pourtant absent du continent africain. Nous considérons néanmoins sa présence comme valide d'après les spécimens des Seychelles, conformément aux précédents auteurs. Des investigations seront toutefois plus que nécessaires pour vérifier la présence ou non du genre sur le territoire africain. D'autre part, il sera important de vérifier l'assignation des deux espèces australasiennes (*A. biroi* et *A. hirsutus*) par de nouvelles analyses moléculaires, car le genre est constitué en majorité d'espèces restreintes au Néotropique.

Aphaenogaster (St)

Aphaenogaster araneoides : le taxon est présent au Nicaragua, au Honduras et en Colombie mais à l'exclusion de cette occurrence, le taxon et même le genre dans son intégralité est absent du continent sud-américain. [Ward et al. \(2015\)](#) l'ont pourtant inclus dans la région néotropique. Pourtant l'occurrence est faiblement significative et pourrait affaiblir le signal. Ces auteurs ont par ailleurs exclu d'autres taxons bien plus significatifs (voir ci-après). Nous suivons tout de même ces auteurs et conservons l'occurrence.

Aphaenogaster swammerdami : Ward *et al.* (2015) ont inclus le taxon en Afrotropique mais il n'est présent qu'à Madagascar, et le genre apparaît même absent de la région afrotropicale. L'occurrence est également problématique. Par ailleurs, les auteurs n'ont pas intégré d'espèces paléarctiques, pourtant le genre qui est cette fois bien présent et plutôt diversifié dans la région Paléarctique Ouest, notamment autour du bassin méditerranéen. De plus, les espèces sont décrites comme natives. Nous réutilisons donc ce taxon pour créer une occurrence paléarctique. Le genre *Aphaenogaster* semble également totalement absent d'une part des Néotropiques (à l'exception de la Colombie, voir plus haut) et de l'Afrotropique d'autre part. La distribution, hautement contrastée, indique une potentielle origine paléarctique-asiatique.

***Atta* (A)**

Seul le taxon *Atta texana* représente le genre. Les auteurs ne considèrent apparemment pas que l'espèce est présente en région néarctique, ce qui est pourtant le cas, et celle-ci apparaît même native du sud des U.S.A. La distribution de l'espèce en Amérique centrale, à l'interface entre Néarctique et Néotropique est problématique. Néanmoins, pourquoi ne pas considérer cette occurrence (néarctique) et ne pas le faire pour *Aphaenogaster araneoides* ? Les auteurs considèrent sans doute que le genre n'est pas néarctique, ce qui est très vraisemblable, mais *A. texana* n'est pas la meilleure représentante biogéographique pour le genre. Nous utilisons donc explicitement le taxon pour représenter le genre, et comme les auteurs, nous ne prenons pas en compte sa présence mineure en limite sud du Néarctique.

***Calyptomyrmex* (C)**

Seul le taxon afrotropical *Calyptomyrmex kaurus* représente le genre. Cependant, de nombreuses autres espèces sont connues en région indomalayenne et australasienne. Nous ne connaissons pas les raisons pour lesquelles les auteurs n'ont pas considéré (= intégré) les autres occurrences. Nous utilisons le taxon pour représenter le genre, et ajoutons les occurrences indomalayenne et australasienne.

***Cardiocondyla* (C)**

Genre très répandu dans l'Ancien Monde, mais semble étrangement absent d'une partie de la région Paléarctique Est. Si l'on exclue les espèces considérées exotiques, le genre devrait être absent de la région néarctique et néotropicale. Les auteurs Ward *et al.* (2015) n'intégraient pas la lignée afrotropicale, ce qui est problématique car elle est très diversifiée et largement répandue en Afrique. Le taxon *C. mauritanica* (qui n'est pas présent en Mauritanie) avait été utilisé pour représenter la lignée paléarctique, mais il est également présent en Afrotropique (ex : Soudan, Yémen, Oman). Nous intégrons donc l'occurrence manquante à ce taxon.

***Carebara* (C)**

Genre largement distribué mais concentré en région tropicale et absent des hautes latitudes : quasiment absent de la région Paléarctique-ouest et -est. Pas d'occurrence en Europe, à l'exception de *C. oertzeni* en Albanie et en Turquie. Une seule espèce est connue dans le sud de l'Amérique du Nord. La diversité est concentrée en région indomalayenne, australasienne, afrotropicale et néotropicale. Nous considérons, tout comme [Ward et al. \(2015\)](#), que le genre est absent de la région néarctique et paléarctique. Plus forte diversité à Madagascar.

***Cataulacus* (C)**

Distribution contrastée avec d'une part une présence en Afrotropique, et d'autre part en région indomalayenne. Une seule espèce présente en bordure de l'Australasie (occurrence non comptabilisée). Absence constatée au Moyen-Orient.

***Cephalotes* (A)**

Distribution concentrée dans la région néotropicale et dans le sud de la région néarctique (Texas) avec *C. texanus*. Les auteurs [Ward et al. \(2015\)](#) ont intégré les deux occurrences. Pourquoi les auteurs ont choisi de considérer la présence de *C. texanus* comme native de la région néarctique pour un genre à l'affinité clairement néotropicale, alors qu'ils ont choisi de ne pas considérer *Atta texana* et *Cyphomyrmex* comme telle ? Le choix ne suit pas la même logique et nous apparaît particulièrement curieux.

***Crematogaster* (C)**

Distribution cosmopolite, et particulièrement diversifié en région néotropicale. L'analyse n'intègre pas la sous-lignée australasienne.

***Cyphomyrmex* (A)**

Genre présent en région néotropicale et dans le sud de la région néarctique, à l'instar du genre *Atta*. Comme les auteurs, nous choisissons de ne pas prendre en compte la présence mineure du genre en limite sud du Néarctique.

***Dacatinops* (C)**

L'occurrence *D. templaris* est utilisée pour représenter le genre, et la lignée indomalayenne est intégrée.

***Eurhopalothrix* (A)**

Genre à la distribution extrêmement contrastée, avec une présence considérée comme native en région néotropicale, indomalayenne et australasienne. Absence constatée en région néarctique

(exception faite de la Floride), paléarctique et afrotropicale. Comme les auteurs, nous ne considérons pas la présence indomalayenne comme significative au sens où la présence du genre sur le continent n'est pas avérée. De plus, les analyses phylogénétiques ont montré que le genre était paraphylétique, ce qui n'avait pas été mentionné par [Ward et al. \(2015\)](#), et la paraphylie reste à ce jour non résolue. Nous considérons la lignée australasienne *Eurhopalothrix* comme une lignée indépendante de la lignée néotropicale, puisque cette dernière forme un clade avec le genre *Talaridris*. Cependant nous conservons pour le moment les noms valides.

***Formicoxenus* (C)**

L'occurrence *F. diversipilosus* est utilisée pour représenter le genre, et la lignée paléarctique est intégrée.

***Harpagoxenus* (C)**

L'occurrence *H. sublaevis* est utilisée pour représenter le genre, et la lignée néarctique est intégrée.

***Liomyrmex* (C)**

Le genre est présent dans le complexe indo-austral, en revanche, pour la région australasienne, seule une espèce est présente en Nouvelle-Guinée. Nous choisissons de ne pas considérer cette occurrence pour l'Australasie (dans la même logique que pour *Atta*, *Cyphomyrmex*, etc.) en opposition avec les précédents auteurs.

***Mayriella* (C)**

L'occurrence *M. ebbei* est utilisée pour représenter le genre, et la lignée indomalayenne est intégrée.

***Meranoplus* (C)**

Genre à la distribution contrastée, similaire à *Cataulacus*, avec d'une part une présence en Afrotropique, et d'autre part dans le complexe indo-austral. La diversité est particulièrement forte en Australasie, mais l'occurrence n'était pas prise en compte dans l'analyse des précédents auteurs. Nous utilisons l'occurrence *M. castaneus* pour intégrer la lignée australasienne (*Meranoplus_castaneus* devient *Meranoplus_indoaustral*).

***Messor* (St)**

Genre à la distribution également contrastée, avec une concentration autour du bassin méditerranéen, et une diversité qui atteint son paroxysme au Moyen-Orient. Le genre est totalement absent de la région néarctique, néotropicale et australasienne. Très faible présence en bordure nord de la région indomalayenne, que nous n'intégrons pas conformément aux précédents auteurs.

***Metapone* (C)**

Genre à la distribution très particulière : absent de la région afrotropicale à l'exception d'une espèce native au Gabon, et d'une présence remarquée à Madagascar. Présence avérée en région indomalayenne (mais absent du continent) et australasienne. Comme les précédents auteurs, nous considérons seulement les occurrences afrotropicale et australasienne.

***Monomorium* (So)**

Distribution cosmopolite, malgré une apparente absence au centre de la région néotropicale et une faible présence dans les plus hautes latitudes. La diversité est concentrée en Afrotropique et dans le sud de la région paléarctique (Moyen-Orient). D'après les résultats phylogénétiques (Ward *et al.*, 2015 ; présente étude), la lignée néotropicale correspondrait vraisemblablement à une lignée différente. Nous utilisons l'occurrence *M. MG04* pour intégrer la lignée paléarctique (*Monomorium_MG04* devient *Monomorium_paleartic*). Le taxon *M. denticulatum*, plus proche du genre *Oxyepoecus*, n'a toujours subi aucune révision taxonomique. Nous conservons donc le nom valide, tout en excluant l'occurrence biogéographique du genre *Monomorium*. Mais plus généralement, il est en fait nécessaire de vérifier l'intégralité des espèces néotropicales décrites sous *Monomorium* en région néotropicale, et particulièrement sur le continent sud-américain, où seules quelques espèces y seraient présentes : *M. bidentatum*, *M. chilense*, *M. latastei*, *M. cekalovici*, *M. brasiliense* et *M. delabiei*.

***Myrmecina* (C)**

Genre à la distribution particulière, présente en région néarctique, paléarctique, indomalayenne et australasienne, mais absente de la région néotropicale et afrotropicale.

***Myrmica* (M)**

Genre à la distribution contrastée, présent uniquement dans l'hémisphère nord, et particulièrement diversifié dans les plus hautes latitudes de la région paléarctique et néarctique. L'analyse n'intègre pas l'occurrence indomalayenne, qui reste relativement faible.

***Novomessor* (St)**

Le genre, anciennement placé en synonymie sous *Aphaenogaster*, est réhabilité par Demarco & Cognato (2015), et le taxon *Novomessor albisetosus* décrit l' occurrence du genre, restreinte au sud du Néarctique.

***Perissomyrmex* (C)**

Genre très restreint, à la distribution singulière : cinq espèces en région nord-indomalayenne, et une seule espèce en Amérique centrale (*P. snyderi*). La lignée asiatique n'était pourtant pas incluse dans le jeu de données de Ward *et al.* (2015), dont les résultats des auteurs ont donné une origine néotropicale

à la lignée *Perissomyrmex*. D'après les analyses phylogénétiques (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018 ; présent travail), le genre apparaît comme la lignée sœur de *Pristomyrmex* qui est absent du Nouveau Monde. Le genre fait d'ailleurs partie du groupe de genres *Myrmecina* qui est particulièrement inféodé à l'Asie du Sud-Est. Nous supposons donc, d'après les résultats phylogénétiques et le contraste de distribution, qu'il existe vraisemblablement une paraphylie au sein du genre. Nous considérons donc ici seulement l'occurrence indomalayenne.

***Pristomyrmex* (C)**

Genre à la distribution contrastée, similaire à *Cataulacus* et *Meranoplus*, avec d'une part une présence en Afrotropique, et d'autre part en région indomalayenne. Absence constatée au Moyen-Orient. Curieusement, le genre est connu des Mascareignes, mais pas à Madagascar. Seul le taxon *Pristomyrmex punctatus* est présent en bordure du Paléarctique-est. Les auteurs ont considéré la présence du genre en région Paléarctique, ce qui est légèrement problématique car seule l'espèce *P. punctatus* est effectivement présente en bordure orientale (Chine, Japon, Corée), mais elle l'est également dans la majorité de la région indomalayenne. Elle est également présente en Nouvelle-Guinée (Australasie). Nous ne considérons toutefois pas l'occurrence paléarctique, contrairement aux précédents auteurs, ni l'occurrence australasienne.

***Procryptocerus* (A)**

L'occurrence de *P. scabriusculus* au sud du Néarctique n'est pas pris en compte, conformément aux précédents auteurs.

***Rhopalomastix* (C)**

Le genre est présent dans le complexe indo-austral. Les précédents auteurs n'ont pas intégré l'occurrence indomalayenne, ce qui est problématique pour deux raisons : 1) le genre est présent et très diversifié en Indomalais ; 2) des représentants fossiles ont été décrits en Afrotropique, une aire d'origine restreinte à l'Australasie est donc très peu vraisemblable. Contrairement aux précédents auteurs, nous intégrons la présence du genre dans l'ensemble du complexe indo-austral.

***Rhopalothrix* (A)**

Genre à la distribution restreinte, dont quelques espèces sont connues en Amérique centrale et en bordure septentrionale du Néotropique, et une unique espèce, *R. diadema*, historiquement décrite en région australasienne, et notamment en Nouvelle-Guinée. Les représentants du genre apparaissent comme particulièrement difficiles à observer et très peu de spécimens ont été récoltés. Aucun spécimen vivant et aucun nid de *R. diadema* n'ont par ailleurs pu être observés jusqu'à présent (Longino & Boudinot, 2013). C'est probablement pour cette raison qu'aucune analyse phylogénétique n'a pu inclure de spécimens australasiens. Cependant une étude associant données morphologiques et moléculaires

s'avère plus que nécessaire car le contraste de distribution géographique est important, et paraît peu vraisemblable. Nous suspectons clairement une paraphylie au sein du genre. D'autant plus que la lignée sœur, d'après les analyses phylogénétiques, serait *Protalaridris* qui est restreint au Néotropique. Le groupe fait par ailleurs partie de la tribu Attini, dont toutes les grandes lignées seraient d'origine néotropicale. Nous choisissons donc de ne pas prendre en compte l'occurrence australasienne tant que la position phylogénétique des taxons australasiens n'est pas clarifiée.

***Rogeria* (So)**

L'analyse phylogénétique (Ward *et al.*, 2015 ; présente étude) a montré que le genre n'était pas monophylétique. L'espèce *R. stigmatica* est présente en région australasienne, et serait la lignée sœur du genre *Bariamyрма*. Ce taxon est en revanche présent uniquement en Néotropique, et de manière disparate. L'origine géographique de la lignée dont *R. stigmatica* est issue reste problématique. L'analyse des précédents auteurs indique une origine néotropicale pour ce taxon, ce qui paraît pourtant peu vraisemblable.

***Solenopsis* (So)**

Genre cosmopolite, qui semble présenter une distribution relativement similaire au genre *Pheidole*, avec quelques particularités. La diversité atteint son paroxysme en région néotropicale et est très faible voire nulle aux plus hautes latitudes. Le groupe est par ailleurs très peu présent en région paléarctique-est, ainsi qu'en région indomalayenne et australasienne. Nous constatons en effet un fort gradient de diversité longitudinale, avec un pic de diversité en région néotropicale (+ néarctique dans une moindre mesure), et un appauvrissement progressif dans l'Ancien Monde, pour une diversité extrêmement réduite en Extrême-Orient. Le genre est même quasiment absent de la région indomalayenne, et nous considérerons son absence pour cette région dans nos analyses, conformément à Ward *et al.* (2015).

***Strumigenys* (A)**

Genre cosmopolite, qui semble présenter une distribution très similaire au genre *Pheidole*, avec une aire de répartition plus réduite. La diversité est toutefois concentrée sous la bande tropicale, avec des pics de diversité en région néotropicale, afrotropicale, indomalayenne et australasienne. La diversité est très faible voire nulle aux plus hautes latitudes. Le groupe est par ailleurs très peu présent en région paléarctique, voire quasiment absent en région paléarctique-est, ainsi qu'en région indomalayenne et australasienne. De nombreuses espèces (dont certaines comprises dans le jeu de données) sont décrites comme exotiques dans les diverses régions. Les précédents auteurs n'ont pas intégré de représentants de la lignée paléarctique, et bien qu'elle soit faiblement diversifiée, celle-ci reste avérée au moins pour la partie ouest. Afin de tenir compte de sa présence pour la région paléarctique-ouest, nous intégrons l'occurrence au taxon néarctique *S. chiricahua*, qui serait d'origine paléarctique selon l'analyse biogéographique des précédents auteurs.

***Syllophopsis* (So)**

Genre à la distribution contrastée avec une répartition divisée d'une part en Afrotropique (Afrique centrale et Madagascar), et d'autre part dans la partie orientale de la région indomalayenne ainsi qu'en région australasienne. Sa présence au Moyen-Orient est très faible mais néanmoins constatée, avec 3 espèces entre l'Égypte et l'Arabie Saoudite. Cependant, le genre reste jusqu'à présent totalement absent de la région paléarctique-est ainsi qu'en partie ouest de la région indomalayenne. Le taxon *Syllophopsis sechellensis* a été utilisé comme un représentant de la lignée afrotropicale par [Ward et al. \(2015\)](#). Cependant, bien que celle-ci soit présente à Madagascar, aucune occurrence n'est connue du continent africain. Par ailleurs, sa présence dans ces îles, mais également dans diverses régions du monde, est considérée comme exotique, et son aire de répartition d'origine se limiterait à la région indomalayenne ([Guénard et al., 2016](#) ; [Janicki et al., 2017](#)). En réalité l'histoire biogéographique de cette espèce n'est pas encore résolue. Une étude approfondie sur l'espèce indique une possible origine malgache mais également indomalayenne ([Wetterer & Sharaf, 2017](#)), sans exclure l'une ou l'autre hypothèse. Aux vues de l'incertitude, nous considérons la présence mutuelle de l'espèce en région afrotropicale et indomalayenne, contrairement à [Ward et al. \(2015\)](#).

***Temnothorax* (C)**

Genre à la distribution large mais particulièrement contrastée, similaire à celle du genre *Myrmica*. Le genre est présent presque exclusivement dans l'hémisphère nord, et se montre particulièrement diversifié dans les zones tempérées ainsi que dans le pourtour du bassin méditerranéen. Quelques espèces sont connues en Amérique centrale, en région afrotropicale et indomalayenne. Par ailleurs, les espèces connues dans les Caraïbes, particulièrement diversifiées, sont exclusivement restreintes à cette région, hormis quelques-unes d'entre elles qui sont également présentes en Floride (ex : *T. allardycei*, *T. torrei*). Les espèces des Caraïbes apparaissent endémiques à la région pour la majorité, et aucun lien n'a été constaté avec le continent sud-américain. Pour le Néotropique, seules quelques espèces sont effectivement observées en Amérique centrale et une unique espèce, *T. subditivus*, au Venezuela. Cependant, toutes ces occurrences ne sont pas restreintes à la région, puisqu'elles sont également présentes au sud des U.S.A. Contrairement à [Ward et al. \(2015\)](#), nous n'intégrons donc pas l'occurrence néotropicale, qui semble bien peu significative. Cette considération s'inscrit dans la même logique que celle des occurrences *Atta* ou *Cyphomyrmex*. Le taxon *T. poeyi* est donc rattaché au Néarctique.

***Tetramorium* (C)**

Genre à la distribution large mais particulièrement contrastée. Le genre est presque exclusivement présent dans l'Ancien Monde, avec un pic de diversité en Afrique Centrale, et dans la région indomalayenne-australasienne. À l'exception de quelques espèces en bordure nord de l'Amérique centrale, le genre apparaît absent du Nouveau Monde. Toutefois, des spécimens de *T. spinosum*, une espèce bien établie dans le nord de l'Amérique centrale, ont été décrits dans divers pays du Néotropique

(ex : Colombie, Équateur, Bolivie) par [Fernández & Sendoya \(2004\)](#), mais aucune population n'a été observée, et ces occurrences restent encore à vérifier ([Guénard et al., 2016](#) ; [Janicki et al., 2017](#)). En outre, aucune espèce n'a été observée dans les îles du Pacifique. Nous remettons ici en question le statut natif de la lignée américaine, car aucune des deux biorégions (Néarctique et Néotropique) ne montrent de populations établies de *Tetramorium*, qui est pourtant un taxon aux mœurs généralistes. La piste d'une introduction humaine historique n'est pas à exclure (ex : colonisation espagnole de l'Amérique). Aux vues de ce constat, nous conservons toutefois l'occurrence néarctique mais nous ne considérerons pas sa présence en région néotropicale comme assez significative pour l'inscrire dans notre jeu de données, raison pour laquelle nous supposons que [Ward et al. \(2015\)](#) ne l'ont également pas inclus.

***Trachymyrmex* (A)**

Genre à la distribution restreinte au Nouveau Monde. L'étude phylogénétique de [Solomon et al. \(2019\)](#) a permis de mieux comprendre l'histoire évolutive du groupe, et a permis de résoudre une paraphylie avec *Atta*, *Acromyrmex* et *Pseudoatta*. Ces auteurs ont réparti les taxons en créant les genres *Mycetomoellerius* et *Paratrachymyrmex*, et en conservant 7 espèces pour le genre *Trachymyrmex*, dont la majorité est restreinte à la région néarctique. Toutefois, quelques taxons (ex : *T. saussurei*) montrent une distribution répartie entre la région néarctique et néotropicale. Le jeu de données intègre donc la lignée néotropicale, qui n'était pas incluse dans l'étude originale.

***Trichomyrmex* (C)**

Genre à la distribution restreinte à la région afrotropicale, indomalayenne et paléarctique-sud. Contrairement à plusieurs genres mentionnés précédemment à la distribution proche, les populations africaines et indomalayennes de la lignée ne semblent ici pas isolées car quelques espèces sont présentes au Moyen-Orient. Le taxon *T. destructor* (anciennement rattaché à *Monomorium*), qui est inclus dans notre jeu de données, est présent sur tous les continents de manière éparse, et sa biogéographie a été étudiée en détail par [Wetterer \(2009\)](#). D'après les résultats de cet auteur, le taxon est très vraisemblablement originaire de l'Ancien Monde, mais l'origine afrotropicale ou indomalayenne reste à ce jour non élucidée. Les plus anciennes publications de son occurrence au milieu du 19^{ème} siècle le mentionnent aussi bien en Afrique qu'en Asie. Par ailleurs, l'espèce apparaît bien établie au Moyen-Orient et en Asie centrale, établissant une continuité biogéographique entre l'Afrotropique et l'Australasie ([Collingwood & Agosti, 1996](#)). De nombreux auteurs ont considéré l'hypothèse d'une origine asiatique, mais ceci était en partie due à de mauvaise détermination au sein de *Monomorium*, et selon [Wetterer \(2009\)](#), considérer une origine biogéographique asiatique plutôt qu'africaine n'apparaît finalement pas justifiée. Nous considérons donc sa présence en région afrotropicale, paléarctique et indomalayenne, conformément aux considérations de cet auteur. L'étude de [Ward et al. \(2015\)](#) ont seulement considéré l'occurrence afrotropicale pour leur analyse. Quant au taxon *T. robustior*, l'espèce

est présente uniquement en Afrotropique et à Madagascar, mais sa présence dans cette dernière est considérée comme non native (Heterick, 2006).

***Vollenhovia* (C)**

Genre à la distribution restreinte au complexe indo-austral et à la bordure orientale de la région paléarctique-est. Le seul taxon inclus dans le jeu de données est *V. emeryi*, dont la présence est réduite à l'extrême nord-est de l'Asie (ex : Corée, Japon, Russie ; présence incertaine en Chine). Le genre présente une continuité dans la répartition des espèces. Le genre apparaît se limiter à une seule lignée asiatique, c'est pourquoi nous utiliserons le taxon pour intégrer l'occurrence indomalayenne et australasienne. L'étude initiale n'intégrait pas ces deux occurrences, dont le genre semble pourtant originaire.

***Vombisidris* (C)**

Genre à la distribution restreinte au complexe indo-austral. Le seul taxon inclus dans le jeu de données est *V. bilongrudi*, dont la présence est réduite à la Nouvelle-Guinée (Australasie). Toutefois le genre présente une continuité dans la répartition des espèces, qui est de plus restreinte au complexe indo-austral. À l'instar de *Vollenhovia*, le genre apparaît se limiter à une seule et même lignée, c'est pourquoi nous utiliserons le taxon pour intégrer l'occurrence indomalayenne. L'étude initiale n'intégrait pas l'occurrence indomalayenne, qui est par ailleurs beaucoup plus significative en termes d'abondance et de répartition.

***Xenomyrmex* (C)**

Genre à la distribution restreinte entre la région néarctique et néotropicale, et concentrée en Amérique centrale. Le seul taxon inclus dans le jeu de données est *X. floridanus*, dont la présence est décrite dans le pourtour du Golfe du Mexique, allant de la Floride jusqu'au Guatemala, en passant par Cuba. Tout comme *Vollenhovia* et *Vombisidris* décrits juste avant, le genre présente une continuité dans la répartition des espèces, qui est restreinte à l'Amérique centrale, à l'exception de *X. stollii* qui est également décrite sur le continent sud-américain, notamment en Guyane et en Équateur. À l'instar de ses prédécesseurs, le genre apparaît se limiter à une seule et même lignée, c'est pourquoi nous utiliserons le taxon pour intégrer l'occurrence néotropicale. L'étude initiale n'intégrait pas l'occurrence néotropicale, qui est pourtant plus importante que l'occurrence néarctique puisque l'Amérique centrale est définie en majorité sous cet écozone. Par ailleurs, même si l'on excluait l'Amérique centrale, la présence du genre est attestée au Néotropique avec *X. stollii*.

Tableau 25. Éventail des probabilités d'apparition pour les principales lignées Myrmicinae d'après les résultats de l'analyse Lagrange. L'éventail des scénarios est exprimé comme suit : [gauche|droite] ou la valeur « gauche » et « droite » correspondent aux éventuelles biorégions d'apparition du nœud dont la branche descendante inférieure et supérieure sont issues. Seuls les scénarios avec une probabilité relative supérieure à 0.05 sont indiqués. Les abréviations des biorégions d'apparition supposée sont les suivantes : N, Néarctique ; O, Néotropique ; P, Paléarctique ; F, Afrotropique ; I, Indomalais ; A, Australasie.

Clade	Range	Relative probability	InL
Myrmicinae	NOI N	0.2646	-601.5
	OI N	0.2115	-601.7
	OI P	0.1445	-602.1
	OPI P	0.08141	-602.7
Myrmicini	N N	0.3323	-601.3
	P P	0.1427	-602.1
	NP N	0.09327	-602.5
	N NP	0.08634	-602.6
	NP P	0.08158	-602.7
	P NP	0.07484	-602.8
Core Myrmicinae	OI O	0.3946	-601.1
	NOI O	0.2697	-601.5
	OPI O	0.1029	-602.4
	O O	0.07358	-602.8
Pogonomyrmecini	O O	0.922	-600.3
	NO O	0.03617	-603.5
Stenammini	OP N	0.3414	-601.2
	NOP N	0.1388	-602.1
	NP N	0.1282	-602.2
	N N	0.08874	-602.6
	NO N	0.05089	-603.2
Solenopsidini	O O	0.9564	-600.2
Attini	O O	0.9637	-600.2
Creumatogastrini	I I	0.8445	-600.3
	I OFI	0.0304	-603.7
	I FI	0.02679	-603.8
	I OI	0.02214	-604

4.5.2. Résultats (Fig. 77 + Tableau 25)

4.5.2.1. Lignée basale Myrmicinae

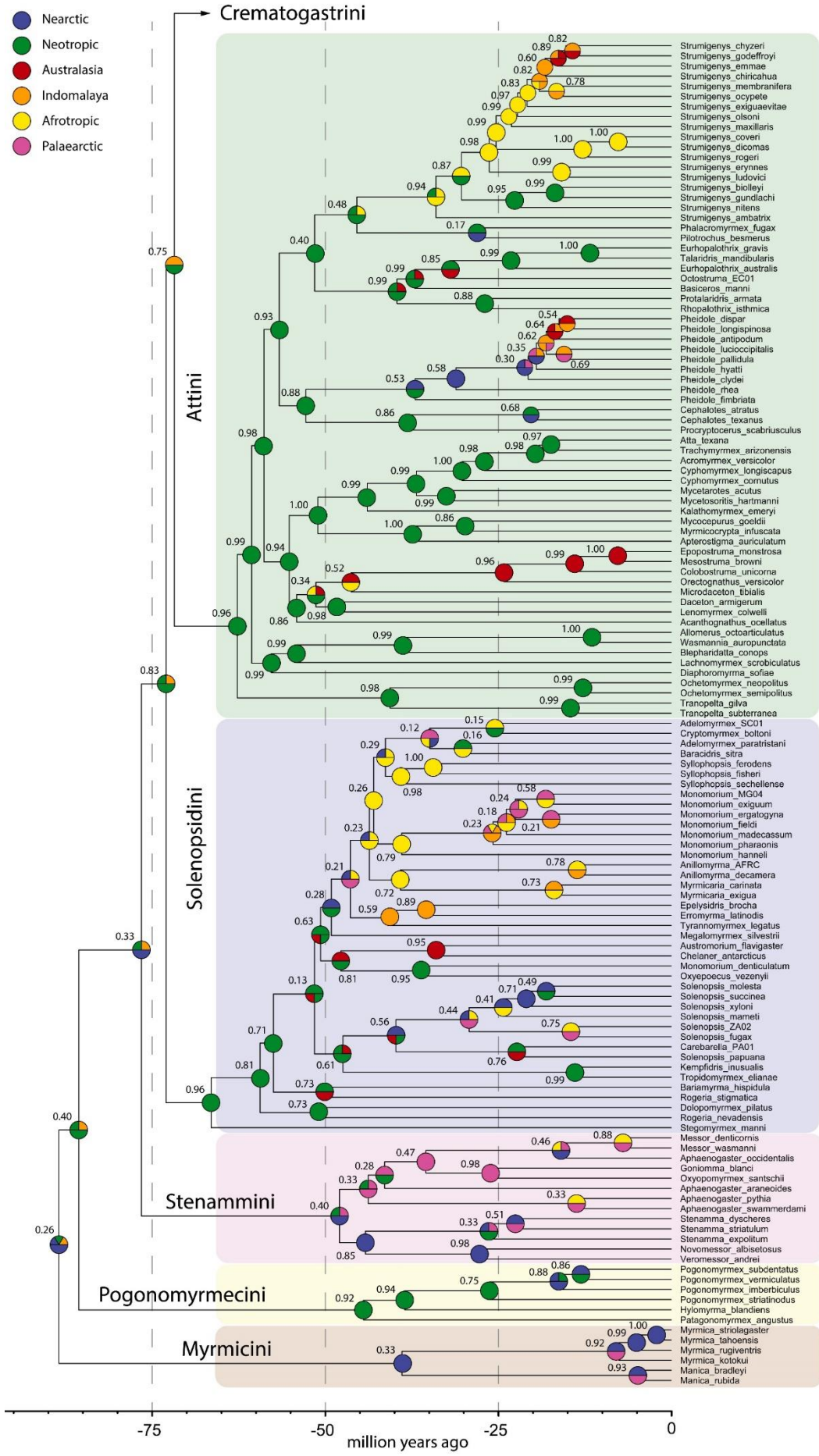
Quatre scénarios majeurs ont résulté de l'analyse Lagrange (Tableau 25) pour l'origine du groupe Myrmicinae, dont le plus vraisemblable inclut simultanément le Néarctique, le Néotropique et l'Indomalais pour la branche 'core Myrmicinae', et le Néarctique pour la branche Myrmicini (NOI|N - 0.27). Les deux scénarios suivants possèdent toutefois des probabilités relativement hautes, le premier (OI|N - 0.22) exclue le Néarctique comme possible origine des 'core Myrmicinae', et le Paléarctique remplace le Néarctique comme origine des Myrmicini pour le second (OI|P - 0.15). Ces résultats contrastent avec [Ward et al. \(2015\)](#) puisque l'analyse de ces auteurs donnait seulement deux scénarios majeurs où seul le Néotropique figurait comme région d'origine pour les 'core Myrmicinae' (voir Tableau A29 en annexe pour le détail de leurs résultats). Par ailleurs, les scénarios inférés par [Ward et al. \(2015\)](#) présentaient des probabilités équivalentes (0.20) et bien inférieures aux nôtres, qui ne permettaient pas d'envisager l'une ou l'autre. En sus, notre scénario le plus vraisemblable intègre le Néarctique et l'Indomalais comme région d'apparition des 'core Myrmicinae', qui n'apparaissaient pas dans les scénarios de [Ward et al. \(2015\)](#).

Pour la lignée à l'origine des Myrmicini, nos résultats confirment ceux précédemment établis et supportent même davantage une origine néarctique. En revanche, concernant la lignée à la base du 'core Myrmicinae', dont l'origine exclusive était présumée néotropicale, les résultats sont plus nuancés et indiquent que le groupe était vraisemblablement déjà diversifié entre l'Ancien Monde et le Nouveau Monde avant le Cénozoïque. Notre analyse ne corrobore donc pas une origine néotropicale stricte, bien que celle-ci se retrouve effectivement dans la majorité des scénarios les plus probables. D'autre part, la présence systématique de la région indomalayenne dans les quatre scénarios majeurs pour la lignée 'core Myrmicinae' est intéressante car elle était totalement absente des scénarios de [Ward et al. \(2015\)](#).

4.5.2.2. Tribus

L'origine la plus vraisemblable de la lignée et du groupe-couronne Myrmicini serait néarctique mais la probabilité reste assez faible (0.33), une valeur restant équivalente aux précédents auteurs. Les scénarios alternatifs impliquent toutefois une seule autre biorégion possible, le Paléarctique. L'origine de la tribu n'est donc pas déterminée avec certitude (mais restreinte entre Néarctique et Paléarctique), par contre le groupe-couronne est quant à lui très vraisemblablement apparu dans l'une ou dans l'autre région au cours de l'Éocène, et chacune des lignées montre une diversification très tardive au sein de ces deux provinces, à la fin du Miocène.

Concernant le groupe-couronne du 'core-Myrmicinae', le scénario majeur (OI|O - 0.40) implique le Néotropique et l'Indomalais (deux régions également présentes dans les scénarios suivants) tandis que [Ward et al. \(2015\)](#) ont inféré une origine exclusivement néotropicale pour les branches descendantes avec une forte probabilité (O|O - 0.62). Ce scénario arrive en quatrième position dans notre analyse dont la probabilité atteint seulement 0.07.



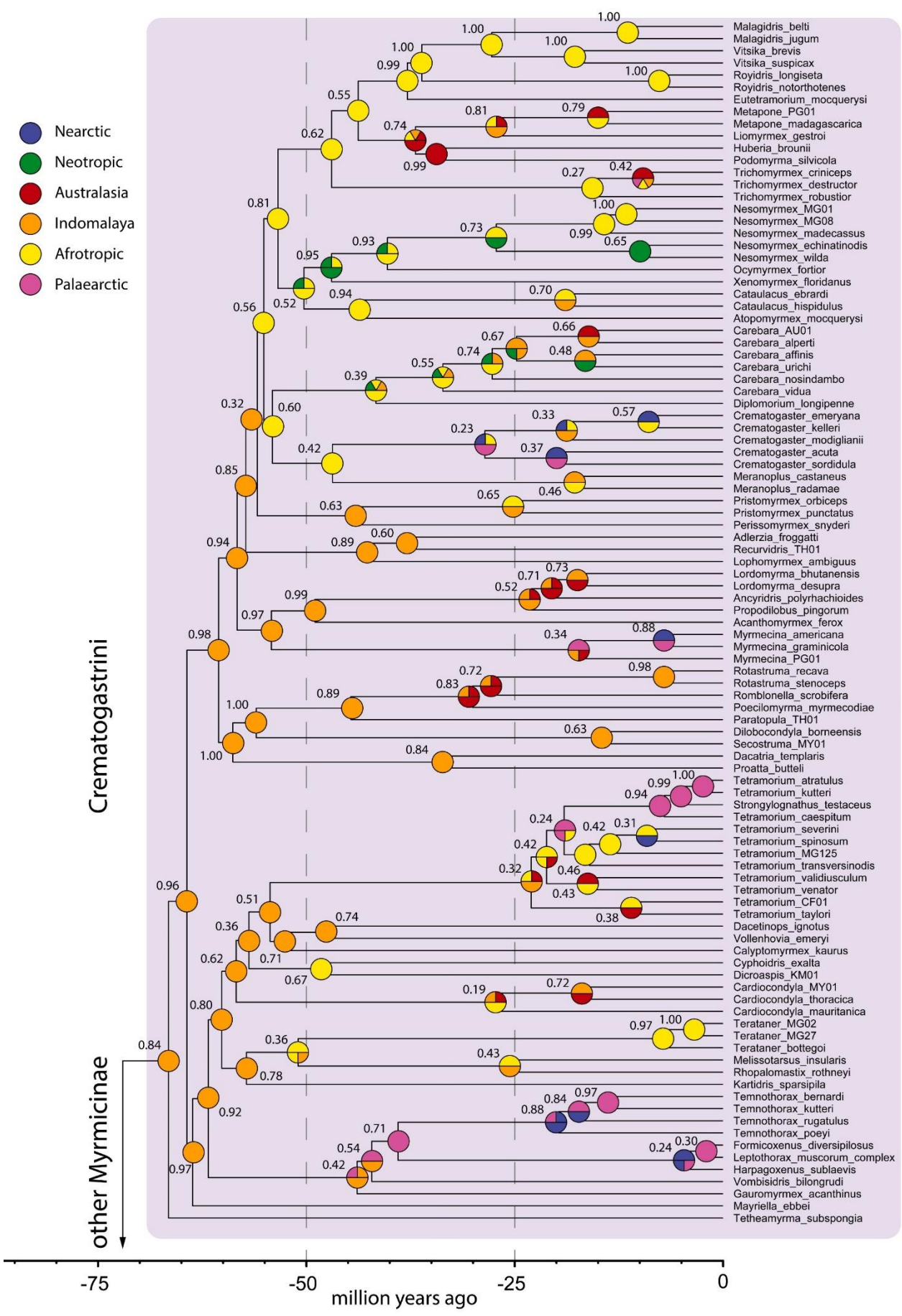


Figure 77. Histoire biogéographique des Myrmicinae d'après l'analyse Lagrange, en utilisant un modèle DEC ("Dispersal-Extinction-Cladogenesis"). Les nœuds sont figurés par une sphère de probabilité indiquant le scénario d'apparition le plus vraisemblable (= plus forte probabilité relative) pour chacune des branches descendantes. L'hémisphère supérieure se réfère à la branche descendante supérieure, et l'hémisphère inférieure à la branche descendante inférieure. La valeur des nœuds correspond à la probabilité relative du scénario le plus vraisemblable. Plus de 60% (139/230) des probabilités relatives sont supérieures ou égales à 0.70. Pour les autres, le scénario le plus vraisemblable est moins supporté et de nombreux scénarios alternatifs (moins probables) sont possibles, avec parfois une probabilité presque équivalente. Voir Tableau 25 pour le détail des probabilités d'apparition des principales lignées Myrmicinae.

Pour la lignée et le groupe-couronne Pogonomyrmeini, nous confirmons les résultats de [Ward et al. \(2015\)](#) avec un scénario largement majoritaire, inférant une unique origine néotropicale (0.92) et une diversification plus tardive en Néarctique.

La lignée Stenammini serait issue du Néarctique mais le groupe-couronne serait quant à lui originaire du Néotropique et du Paléarctique pour la lignée *Aphaenogaster-Messor*, et du Néarctique pour la lignée *Stenamma-Novomessor* d'après le scénario le plus vraisemblable (OP|N - 0.34). Les scénarios alternatifs impliquent ou excluent le Néotropique et/ou le Néarctique pour la première lignée, mais demeurent finalement assez similaires. Les résultats diffèrent grandement de [Ward et al. \(2015\)](#) sur l'origine de la lignée *Aphaenogaster-Messor* (ONF|N - 0.17) qui impliquait également le Néarctique, l'Afrotropique et excluait le Paléarctique. Toutefois le scénario de ces auteurs était peu supporté, et contrairement à ces derniers, nous avons inclus la lignée paléarctique de *Aphaenogaster*, dont la biorégion est récurrente dans les trois scénarios majeurs. Ceci démontre par ailleurs l'importance d'inclure l'intégralité des occurrences biogéographiques, lorsque cela est possible.

D'après le scénario le plus vraisemblable, les tribus Solenopsidini et Attini partagent une origine néotropicale commune, ce qui est également le cas de leur groupe-couronne respectif. Dans les deux cas, la probabilité relative d'une apparition néotropicale du groupe-couronne est très forte (O|O - 0.96), ce qui est conforme aux précédentes estimations de [Ward et al. \(2015\)](#) (0.97). Il apparaît une diversification biogéographique majeure au milieu de l'Éocène (-45 à -30 Ma), puis au Miocène (-25 à -15 Ma), et particulièrement en Afrotropique et en Indomalais pour les genres les plus dérivés (e.g. *Solenopsis*, *Monomorium*, *Syllophopsis*, *Pheidole*, *Strumigenys*).

Un fait particulièrement curieux est l'origine paléarctique supposée de la lignée branche à l'origine du groupe-couronne incluant *Tyrannomyrmex*, *Erromyrmex* et *Epelysidris* (Solenopsidini), trois taxons restreints à la région indomalayenne. L'origine de cette lignée apparaissait exclusivement indomalayenne d'après [Ward et al. \(2015\)](#). Toutefois, ce scénario, bien que le plus vraisemblable, reste peu supporté (0.21). Autre fait curieux, l'origine inférée de la lignée afrotropicale de *Pheidole* (Attini) (représentée par *P. longispinosa*, bien que restreinte normalement à Madagascar) est ici indomalayenne, en lien vraisemblablement avec les lignées australasiennes adjacentes. La probabilité totale d'une apparition afrotropicale pour cette lignée atteint seulement 20% (tous scénarios confondus). Enfin, les lignées paléarctique et indo-australe de *Pheidole* (Attini) (= nœud à la base de la divergence avec

P. rhea) seraient d'origine néarctique et se seraient diversifiées très tardivement, au cours du Miocène (-25 à -15 Ma). La lignée indo-australe de *Strumigenys* serait quant à elle issue de l'Afrotropique, conformément à [Ward et al. \(2015\)](#).

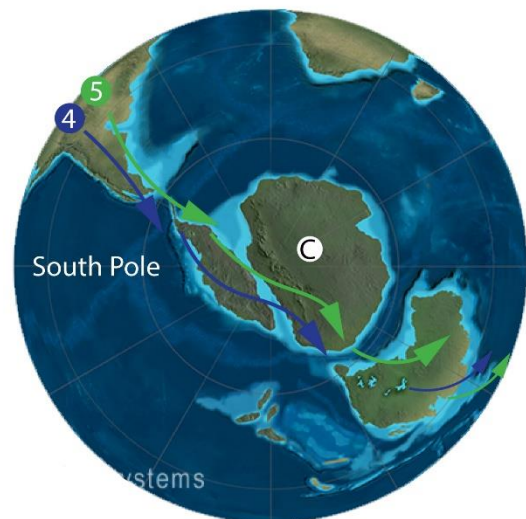
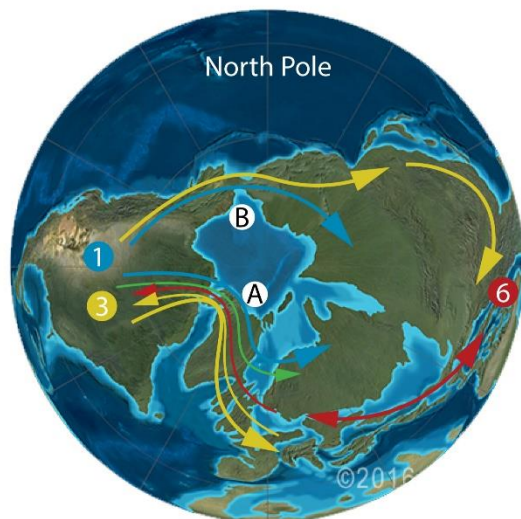
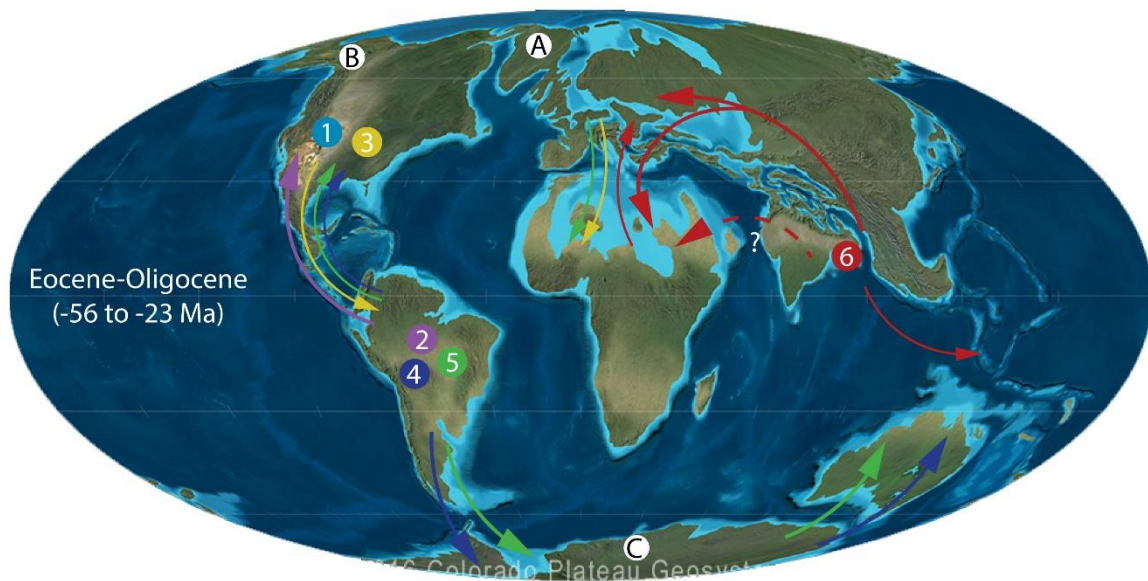
Mais plus intéressant encore est l'origine australasienne de plusieurs lignées issues elles-mêmes d'ancêtres communs dont l'origine est affiliée au Néotropique. Sont notamment concernés : 1) une des lignées '*Rogeria*' (dont nous discutons de la paraphylie au chapitre précédent) et *Solenopsis*, les genres *Austromorium* et *Chelaner* pour les Solenopsidini ; 2) les genres *Epopostruma*, *Mesostruma*, *Colobostruma*, *Orectognathus* et *Octostruma* pour les Attini. D'après la répartition des groupe-frères, restreints au Néotropique, et la forte probabilité relative de l'origine néotropical des nœuds supérieurs, ces différentes lignées seraient vraisemblablement issues du Néotropique. Il est plausible qu'une dispersion de nombreux taxons Solenopsidini et Attini ait été possible via l'Antarctique au début de l'Éocène, entre -60 et -40 Ma.

L'origine du nœud à la base de la divergence entre Attini et Crematogastrini est partagé entre Indomalais et Néotropique pour un scénario plutôt bien supporté (0.75), contrairement à [Ward et al. \(2015\)](#) pour qui l'origine était uniquement néotropical. Ce scénario est dans notre cas très peu probable (< 0.05). Ainsi la lignée divergente qui est à l'origine des Crematogastrini ne présente finalement aucun « lien » ancestral direct avec le Néotropique, contrairement aux inférences de [Ward et al. \(2015\)](#). Et en ce qui concerne le groupe-couronne Crematogastrini (et ses nombreuses sous-lignées), l'origine la plus vraisemblable serait indomalayenne avec une forte probabilité relative (|I| - 0.84). Les scénarios suivants sont très faiblement supportés (< 0.03) et impliquent dans tous les cas l'Indomalais pour les deux branches descendantes. Ces résultats contrastent étonnamment avec [Ward et al. \(2015\)](#) puisque leur scénario majeur impliquait également le Néotropique et l'Afrotropique avec une probabilité bien moins importante (OFI|I 0.43). Nos résultats concordent davantage avec [Blaimer et al. \(2018\)](#) bien que ces auteurs aient inféré une origine partagée entre Indomalais et Afrotropique pour les nœuds inférieurs adjacents, un scénario alternatif bien moins supporté dans notre cas.

Les deux grandes lignées Crematogastrini (= issues du groupe-couronne) seraient chacune déjà présentes en Indomalais au début du Paléocène (*ca.* -65 Ma). La majorité des sous-lignées est en fait affiliée à la région indomalayenne avec des probabilités relatives importantes (> 0.80) (dont quelques nœuds supérieurs diffèrent avec [Blaimer et al., 2018](#)). La grande sous-lignée incluant *Tetramorium* (= *Carebara*-group + *Cataulacus*-group *sensu* [Blaimer et al., 2018](#)) serait en grande majorité d'origine indomalayenne, bien que quelques nœuds restent moyennement supportés. La différence majeure constatée avec [Blaimer et al. \(2018\)](#) réside dans l'origine des lignées du *Carebara*-group (incluant *Tetramorium*, *Cyphoidris*, *Dicroaspis*) : notre scénario le plus vraisemblable serait une apparition commune en Indomalais, contrairement à [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#) qui ont inféré une origine afrotropicale. Toutefois, ces scénarios restent relativement supportés et les suivants intègre systématiquement une apparition afrotropicale pour une probabilité pouvant atteindre près de 0.4, un scénario alternatif dont la valeur n'est donc pas négligeable. Toutefois nous ne comprenons pas pourquoi

le scénario [Afrotropique+Indomalais] n'est pas plus supporté (i.e. IFI 0.12). Concernant la seconde grande sous-lignée, les nœuds supérieurs supportent fortement une apparition indomalayenne, des résultats qui s'avèrent similaires aux inférences de [Ward et al. \(2015\)](#) et davantage encore avec [Blaimer et al. \(2018\)](#). Le plus récent ancêtre commun des genres *Carebara*, *Crematogaster* et *Meranoplus*, *Nesomyrmex*, *Trichomyrmex* et *Cataulacus* est affilié à l'Afrotropique d'après le scénario le plus vraisemblable, mais l'origine reste moyennement supportée (0.56). Ce constat est similaire à [Ward et al. \(2015\)](#) mais diffère légèrement de [Blaimer et al. \(2018\)](#) dont l'origine est partagée entre Afrotropique et Indomalais. Cependant la comparaison avec ces derniers auteurs n'est peut-être pas pertinente puisque la topologie n'est pas conforme à celle de [Blaimer et al. \(2018\)](#).



Enfin, de nombreux genres Crematogastrini apparaissent avoir colonisé le Nouveau Monde au cours du Miocène, c'est notamment le cas des genres : 1) *Crematogaster*, *Temnothorax* et *Tetramorium* qui sont aujourd'hui connus en région Néarctique et Néotropique et dont les lignées ancestrales étaient vraisemblablement réparties dans tout l'Ancien Monde ; 2) *Carebara* et *Nesomyrmex* qui sont aujourd'hui connus en Néotropique et dont les lignées ancestrales seraient issues de l'Afrotropique. Ces deux genres auraient par ailleurs pu atteindre l'Amérique du Sud dès le début de l'Éocène (ca. -50 Ma). D'autres genres encore auraient finalement colonisé l'Australasie depuis la province indomalayenne (e.g. *Lordomyrma*, *Myrmecina*, *Poecilomyrma*, *Romblonella*) [un exemple de dispersion vers l'Australasie est disponible dans [Chény et al. \[Lordomyrma\], in prep.](#), Annexe B7) mais également depuis l'Afrotropique (e.g. *Huberia*, *Podomyrma*, *Trichomyrmex*, *Metapone* au cours de l'Oligocène-Miocène (35-10 Ma).



Crown-group origin & major diversification

- | | | |
|------------------------------|----------------------------|------------------------------|
| 1 Myrmicini (40-50 Ma) | 3 Stenammini (50-60 Ma) | 5 Attini (60-70 Ma) |
| 2 Pogonomyrmecini (45-55 Ma) | 4 Solenopsidini (60-70 Ma) | 6 Crematogastrini (65-75 Ma) |

Dispersal event

-  Main Eocene dispersal (60-30 Ma)
 Secondary Miocene dispersal (30-10 Ma)

Hypothetic land connections

- A Greenland
 B Beringia (= Bering land bridge)
 C Antarctic

Figure 78. Synthèse de l'histoire biogéographique des Myrmicinae. L'apparition du groupe-couronne des tribus et leurs principales dispersions (Éocène puis Miocène) ont été figurées. L'aire d'apparition des tribus peut correspondre à l'ensemble de la biorégion pour lequel le groupe-couronne a été figuré, et n'est pas restreint à la zone recouverte par le figuré. Les trois principales connexions (= Hypothetic land connections) ont été indiquées : A) le passage du Greenland entre le Néarctique et le Paléarctique-ouest ; B) le pont de la Beringie reliant le Néarctique-ouest au Paléarctique-est ; C) le continent antarctique reliant le Néotropique à l'Australasie.

5. Discussion

5.1. Une aire d'origine incertaine

Nous avons synthétisé en figure 78, l'histoire biogéographique des Myrmicinae en considérant le scénario le plus vraisemblable quant à l'apparition successive des tribus (= groupe-couronne) et leurs principales dispersions au cours de l'Éocène (60-30 Ma) et du Miocène (30-10 Ma). Pour l'apparition du groupe Myrmicinae, le scénario le plus vraisemblable diffère légèrement de celui proposé par [Ward et al. \(2015\)](#) puisqu'en plus du Néotropique, il inclut le Néarctique et l'Indomalais pour la lignée 'core Myrmicinae' (NOI|N - 0.27). Mais bien que celui-ci est plus supporté que ces précédents auteurs, les valeurs restent faibles et aucun scénario ne domine largement. À ce jour, l'aire géographique d'apparition de la lignée à la base de toutes les myrmicines actuelles n'est donc pas connue. D'après [Ward et al. \(2015\)](#), l'hypothèse la plus vraisemblable était qu'elle soit issue du Néotropique, comme le laissaient supposer leurs résultats. Trois des six tribus myrmicines (Pogonomyrmecini, Solenopsidini, Attini) y seraient effectivement originaires (notre analyse ayant confirmé ce point), et cette région pourrait même être l'aire d'apparition de la lignée Formicidae comme cela a déjà été envisagé ([Moreau et al., 2006](#) ; [Moreau & Bell, 2013](#)).

Toutefois, nous ne pouvons que nous questionner sur l'absence des Myrmicini au Néotropique, qui est la tribu la plus 'basale' du groupe. En outre, à la seule exception des Attini, la très faible présence et occupation des tribus myrmicines au Néotropique, en particulier les Stenammini et Crematogastrini, nous apparaît étonnante, d'autant que l'apparition du groupe-couronne des Crematogastrini (= tribu la plus 'dérivée' avec les Attini) est ancienne, puisque estimée entre -65 et -80 Ma. Par ailleurs, l'apparition de leur groupe-couronne apparaît avoir eu lieu respectivement au Néarctique et en Indomalais, et leur présence au Néotropique serait due à une colonisation plus tardive. En fait, le Néotropique constitue même la biorégion la moins occupée pour l'ensemble des tribus (Attini exceptée). Si nous considérons de nouveau la tribu Stenammini et Crematogastrini, (cette dernière étant la plus diversifiée avec près de 3150 espèces actuelles), seul 2% et 12% des genres myrmicines présents au Néotropique leur sont assignés, constituant 6% et 5% des occurrences génériques biogéographiques de ces tribus, dont les représentants Crematogastrini sont pourtant très diversifiés dans les autres régions de même latitude. Aux vues de ces constatations, et étant donné que le Néarctique (et l'Indomalais dans une moindre mesure) semble avoir été tout aussi important que le Néotropique dans l'histoire des lignées ancestrales, nous ne pouvons affirmer que le groupe-couronne des Myrmicinae soit issu du Néotropique comme l'avait proposé [Ward et al. \(2015\)](#). Il est possible que celle-ci soit le berceau des Myrmicinae et supposément des Formicidae, mais le Néarctique apparaît être une aire d'origine plus supportée encore d'après nos analyses. Il n'est finalement pas impossible qu'une lignée basale soit d'abord apparue au Néarctique, et qu'une dispersion ait ensuite eu lieu vers le Néotropique, qui aurait engendrée une grande diversification résultant en l'apparition des tribus Solenopsidini et Attini.

5.2. L'affinité Paléarctique — Indomalais

5.2.1. Quid des genres persistants ou « disparus »

L'analyse de l'affinité des faunes et paléofaunes par biorégion (Tableau 23 et 24) a révélé plusieurs éléments intéressants vis-à-vis du Paléarctique : d'une part la forte affinité entre Paléarctique et Néarctique avec 60-70% de genres communs, mais également l'affinité relativement modérée du Paléarctique avec le complexe indo-austral (50% et réciproque à 20%). Plus intéressant encore est la remarquable affinité du Paléarctique éocène-miocène avec le complexe indo-austral actuel (0.63 à 0.83). Un peu plus tôt, nous constatons que ce phénomène s'expliquait par la présence, à l'Éocène et au sein du Paléarctique, de genres aujourd'hui disparus de cette biorégion, restreints à des latitudes inférieures et pour lesquels nous avons déjà mentionné quelques exemples (*Carebara*, *Cataulacus*, *Pristomyrmex*, etc.). Nous nous proposons ici d'étudier plus en détail l'évolution de l'intégralité de la paléofaune paléarctique, pour mieux comprendre l'étroite relation avec le complexe indo-austral évoqué plus avant.

Entre l'Éocène et le Miocène, 15 genres actuels sont connus du registre fossile pour le Paléarctique, et principalement dans l'ambre balte (indiqué si différent) : *Myrmica* (Myrmicini) ; *Aphaenogaster*, *Goniomma* (compressions ouest-européennes), *Stenamma* (Stenammini) ; *Monomorium*, *Solenopsis* (compressions ouest-européennes) (Solenopsidini) ; *Pheidole* (Attini) ; *Carebara*, *Cataulacus* (ambre sicilien), *Crematogaster*, *Podomyrma* (ambre sicilien), *Pristomyrmex*, *Temnothorax*, *Tetramorium* et *Vollenhovia* (Crematogastrini). Si l'on s'intéresse de plus près au devenir de ces taxons, on constate que peu d'entre eux subsistent encore de nos jours dans la zone géographique où des représentants fossiles de leur lignée ont été décrits. Il est possible de classer ces occurrences en trois groupes géographiques (Tableau 26) : 1) ceux encore présents dans la partie nord de la région paléarctique-ouest (\approx autour de la Baltique), comprenant les divers sites où des représentants fossiles ont été décrits ; 2) ceux aujourd'hui absents du Paléarctique-nord mais présents à des latitudes inférieures, au moins dans le Paléarctique-sud (\approx bassin méditerranéen, Moyen-Orient) ; 3) ceux aujourd'hui absents du Paléarctique. Nous reportons ci-après le détail de ces occurrences :

- **Genres encore présents au Paléarctique-nord :**

- *Myrmica* : particulièrement diversifié au Paléarctique et autour de la Baltique.
- *Aphaenogaster* (part.) : une seule espèce est présente en Allemagne et en Pologne, mais aucune occurrence n'est connue au-delà ou autour de la Baltique.
- *Stenamma* : une seule espèce est présente autour de la Baltique, et quelques-unes (10) autour de la Méditerranée. Forte diversité en Amérique centrale. Plusieurs espèces sont également présentes en région indomalayenne.
- *Solenopsis* : une seule espèce est présente autour de la Baltique. La diversité est concentrée sous les tropiques.
- *Temnothorax* : quelques espèces sont présentes autour de la Baltique. La diversité reste concentrée autour du bassin méditerranéen.

Tableau 26. Distribution des genres myrmicines actuels connus du registre fossile paléarctique (ambre de la Baltique, ambre de Sicile, compressions ouest-européennes, etc.) entre l'Éocène et le Miocène. Lorsque le taxon est totalement rattaché à une seule des trois catégories, une croix (X) fait figure d'assignation. Lorsque le taxon est rattaché à deux catégories, le nombre d'espèces correspondant à l'une et l'autre catégorie est indiqué. La catégorie « Présence au Paléarctique-nord » prend en compte tous les pays limitrophes à la mer Baltique (Allemagne, Danemark, Pologne, etc.) et comprend également les gisements à compressions oligocènes. Pour les genres présents au Paléarctique, les espèces hors de cette biorégion ne sont ici pas comptabilisées. L'assignation des genres à leur tribu respective est indiquée comme suit : M, Myrmicini ; St, Stenammini ; So, Solenopsidini ; A, Attini ; C, Crematogastrini.

Genre	Présence au Paléarctique-nord	Présence au Paléarctique-sud	Absence au Paléarctique
<i>Myrmica</i> (M)	X	X	
<i>Aphaenogaster</i> (St)	1 espèce	~ 70 espèces	
<i>Goniomma</i> (St)	Absent	X	
<i>Stenamma</i> (St)	1 espèce	~ 10 espèces	
<i>Monomorium</i> (So)	Absent	~ 10 espèces	
<i>Solenopsis</i> (So)	1 espèce	~ 20 espèces	
<i>Pheidole</i> (A)	Absent	3 espèces	
<i>Carebara</i> (C)	Absent	1 espèce	
<i>Cataulacus</i> (C)	Absent	Absent	X
<i>Crematogaster</i> (C)	Absent	~ 20 espèces	
<i>Podomyrma</i> (C)	Absent	Absent	X
<i>Pristomyrmex</i> (C)	Absent	Absent	X
<i>Temnothorax</i> (C)	10-20 espèces	~ 100 espèces	
<i>Tetramorium</i> (C)	4-5 espèces	~ 50 espèces	
<i>Vollenhovia</i> (C)	Absent	Absent	X

- *Tetramorium* : quelques espèces sont présentes autour de la Baltique. La diversité est concentrée sous les tropiques de l’Ancien Monde.
- **Genres aujourd’hui absents du Paléarctique-nord mais présents au Paléarctique-sud :**
 - *Aphaenogaster* (part.) : forte diversité autour du bassin méditerranéen ainsi qu’en région néarctique et indomalayenne.
 - *Goniomma* : taxon composé de 9 espèces toutes restreintes à l’ouest du bassin méditerranéen.
 - *Monomorium* : quelques espèces autour de la Méditerranée. La diversité est concentrée entre l’Afrotropique et l’Australasie.
 - *Pheidole* : quelques rares espèces (3) présentes autour du bassin méditerranéen. La diversité est concentrée sous les tropiques.
 - *Carebara* : une seule espèce présente autour du bassin méditerranéen. La diversité est concentrée sous les tropiques.
 - *Crematogaster* : plusieurs espèces (~20) présentes autour du bassin méditerranéen. Taxon présent sur tous les continents mais absent autour de la Baltique et au Paléarctique-est.
- **Genres aujourd’hui absents du Paléarctique :**
 - *Cataulacus* : uniquement présent en Afrotropique et dans le complexe indo-austral.
 - *Pristomyrmex* : uniquement présent en Afrotropique et dans le complexe indo-austral.
 - *Podomyrma* : restreint à l’Australasie.
 - *Vollenhovia* : restreint au complexe indo-austral.

Si l’on résume, sur les 15 genres actuels décrits dans le registre fossile au Paléarctique, 9 sont présentement absents du Paléarctique-nord, et 4 d’entre eux (*Cataulacus*, *Podomyrma*, *Pristomyrmex*, *Vollenhovia*) sont même complètement absents du Paléarctique. Par ailleurs, des 6 taxons persistants autour de la Baltique, seuls *Myrmica* et *Temnothorax* dans une moindre mesure, présentent une diversité relativement importante avec plusieurs dizaines d’espèces connues dans la région. Les quatre autres genres présents, comprenant *Aphaenogaster*, *Stenamma*, *Solenopsis*, et *Tetramorium*, affichent une diversité extrêmement réduite pour cette partie du Paléarctique, avec seulement 1 espèce connue pour les trois premiers, et 5 espèces pour *Tetramorium*. En outre, ceux-ci montrent une diversité beaucoup plus importante sous de plus basses latitudes, en particulier autour du bassin méditerranéen, et au-delà. Alors que nous relevions un peu plus tôt la persistance de plusieurs genres autour de la Baltique malgré les nombreuses disparitions (voir section 4.3.2.3. *Paléarctique éocène-miocène (56-5 Ma)*), il s’avère en réalité que la majorité de ces genres présentent une diversité réduite à son strict minimum dans la région, et de tous les genres connus à l’Éocène, seuls *Myrmica* et *Temnothorax* semblent avoir persisté de manière substantielle. Le terme « persister » paraît adapté puisque ces genres présentent les plus

fortes diversités du registre fossile (plus de détails, voir section 4.1. *Ambre de la Baltique* - 4.1.2. *Discussion générale* du chapitre 3 : Taxonomie). L'intégralité des genres (9) qui étaient autrefois présents autour de la Baltique entre l'Éocène et le Miocène et qui en sont aujourd'hui absents, vit de nos jours sous des latitudes beaucoup plus basses. Leur présence se vérifie soit dans le Paléarctique-sud (bassin méditerranéen, Moyen-Orient), soit en région afrotropicale et/ou dans le complexe indo-austral.

5.2.2. L'apport de genres éteints

Par ailleurs, certains genres éteints ont été rattachés à des groupes de genres apparaissant inféodés au complexe indo-austral. C'est le cas par exemple de *Thanacomymex* qui a été rattaché au groupe de genres *Myrmecina* (Crematogastrini) et qui montre une morphologie étroitement similaire à *Pristomyrmex* ou plus encore à *Acanthomyrmex*, tous deux restreints de nos jours au climat tropical. Le genre *Acanthomyrmex* n'est d'ailleurs connu de nos jours qu'en région indomalayenne (plus de détails, voir [Chény et al., 2019](#)). Quant à *Pristomyrmex*, trois taxons fossiles rattachés à ce genre ont été décrits dans l'ambre balte⁶⁹ éocène ([Dlussky & Radchenko, 2011](#) ; [Radchenko & Dlussky, 2018b](#)), dont les représentants actuels sont absents des contrées paléarctiques. Plus généralement, ce groupe de genres incluant également *Dilobocondyla*, *Myrmecina* et *Perissomyrmex* est restreint (à l'exclusion de quelques espèces *Myrmecina*) soit à la région afrotropicale et au complexe indo-austral (*Pristomyrmex*), soit exclusivement à ce dernier pour trois d'entre eux (*Acanthomyrmex*, *Dilobocondyla*, *Perissomyrmex*). Le genre *Myrmecina* est quant à lui très diversifié dans le complexe indo-austral. Par ailleurs, la monophylie de ce groupe a été vérifiée par [Blaimer et al. \(2018\)](#). Il apparaît donc que des genres paléarctiques éteints sont rattachés à des lignées aujourd'hui très diversifiées dans des régions tropicales, et en particulier dans le complexe indo-austral.

5.2.3. Paléarctique : un héritage multiple ?

Avant la récente découverte des gisements fossilifères décrits dans le présent travail, la paléomyrmécofaune de l'ambre de la Baltique présentait déjà quelques affinités remarquables avec la myrmécofaune actuelle du complexe indo-austral, présentant de fortes similitudes dans leur composition générique ([Guénard et al., 2015](#)). L'étude approfondie des nombreuses nouvelles occurrences de Zhangpu et de leur affinité avec les faunes myrmicines actuelles confirme cette observation. Cependant, du fait de l'absence de registre fossile éocène dans les actuelles régions tropicales, il est impossible de savoir si ces genres y étaient déjà présents ou s'ils sont un héritage de lignées paléarctiques. À défaut de registre fossile, nous ne pouvons théoriquement pas déterminer si leur distribution actuelle résulte d'une restriction, c'est-à-dire d'une distribution relictuelle due à la réduction progressive des latitudes tropicales, ou si les lignées paléarctiques ont progressivement migré vers les régions indomalayenne (et

⁶⁹ *P. rasnitsyni* a été décrit dans l'ambre scandinave (danois), *P. elmesi* dans l'ambre de Rovno ([Dlussky & Radchenko, 2011](#)), et *P. archaios* dans l'ambre saxon (Bitterfeld) ([Radchenko & Dlussky, 2018b](#)).

afrotropicale), en suivant la réduction de la zone tropicale. Le registre fossile paléarctique laisserait supposer que les populations ancestrales auraient pu « migrer » vers des régions plus tropicales, toutefois les analyses biogéographiques ont révélé que le groupe-couronne de la tribu Crematogastrini était très vraisemblablement apparu en région indomalayenne (Ward *et al.*, 2015 ; Blaimer *et al.*, 2018 ; présent travail) à la fin du Crétacé Supérieur (entre -65 et -80 Ma) et que la majorité des groupes de genres serait apparue avant ou au cours de l'Éocène, ce qui est notamment le cas du groupe *Myrmecina* évoqué plus haut. Aux vues de l'étroite affinité constatée entre la paléorégion paléarctique et l'Indomalais actuel, et l'origine indomalayenne présumée des Crematogastrini, il est très probable que la présence des Crematogastrini au Paléarctique soit finalement la conséquence d'une dispersion depuis la région indomalayenne au cours de l'Éocène, et dont les genres paléarctiques éteints tels que *Fallomyrma* ou *Thanacomymex* seraient des représentants fossiles.

De manière générale, il est raisonnable de supposer que la faune myrmicine paléarctique (actuelle + fossile) soit un héritage de plusieurs dispersions au début de l'Éocène et au Miocène : 1) provenant du complexe indo-austral, notamment pour les Crematogastrini ; 2) de l'Afrotropique pour les Solenopsidini (e.g. *Monomorium*) et Attini (part.) (e.g. *Strumigenys*) ; 3) du Néarctique pour les Myrmicini, Stenammini (e.g. *Aphaenogaster*, *Stenamma*) et Attini (part.) (e.g. *Pheidole*). Pour ce dernier cas, nous savons que deux connexions ont périodiquement existé entre le Paléarctique et le Néarctique (Fig. 78) : le pont de la Béringie reliant le Néarctique-ouest à l'extrémité est du Paléarctique (Fig. 78, figuré B) mais également le passage du Greenland reliant le Néarctique-est au Paléarctique-ouest (Fig. 78, figuré A). Pour la Béringie, diverses études ont corroboré une dispersion à travers ce passage entre le Crétacé Supérieur et le Néogène, expliquant ainsi la forte affinité des faunes (Sanmartín *et al.*, 2001) et de la flore (Wen *et al.*, 2016) néarctique et asiatique. Concernant le passage du Greenland, Archibald *et al.* (2011) ont décrit une possible dispersion de fourmis Formiciinae (*Titanomyrma lubei*) de l'Amérique du Nord vers l'Europe de l'Ouest, expliquant la découverte de spécimens co-occurrents uniquement entre ces deux régions (i.e. Formation Green River pour le Néarctique ; Messel, Grande-Bretagne et Bournemouth, Allemagne pour le Paléarctique ; *ca.* -48 Ma).

Ces dispersions successives auraient été permises à la suite de brefs évènements hyperthermiques successifs impliquant les ETM 1-2-3⁷⁰ (~56-54-52 Ma) puis le MECO⁷¹ (~40 Ma) ayant favorisé l'extension des biomes tropicaux sous de hautes latitudes (Bijl *et al.*, 2010 ; Bohaty *et al.*, 2009). Par ailleurs, l'analyse du taux de diversification (voir chapitre 4 : Phylogénie, section 3.3. *Taux de diversification*) a montré l'existence potentielle d'évènements particuliers (= shift events) au cours de l'Éocène (*ca.* -35 Ma, Priabonien) ayant provoqué une intense diversification pour des lignées

⁷⁰ ETM 1-2-3 signifie « Eocene Thermal Maximum » c'est-à-dire le Maximum Thermique de l'Éocène 1, 2 et 3 survenus respectivement à -56, -54 et -52 Ma, qui sont des évènements hyperthermiques soudains décrivant un réchauffement global de la planète au cours de l'Éocène.

⁷¹ MECO signifie « Middle Eocene Climatic Optimum » est un épisode similaire survenu au Lutétien (*ca.* -40 Ma).

impliquant des genres myrmicines majeurs (e.g., *Pheidole*, *Strumigenys*, *Crematogaster*). Il est possible que ces diversifications aient été permises par ces courts événements hyperthermiques.

La chute brutale des températures due à la glaciation antarctique à la transition de l'Éocène-Oligocène a sans doute marqué un tournant définitif pour de nombreux genres paléarctiques issus de ces dispersions, qui ont probablement disparu à la suite ce long refroidissement. Ceci a sans doute également permis un renouvellement de la faune au cours du Miocène. La distribution actuelle de nombreux genres myrmicines en Indomalais et en Afrotropique résulterait donc d'une restriction aux aires d'origine de ces populations ancestrales, due à la réduction progressive des latitudes tropicales.

5.3. La discontinuité du Moyen-Orient

Enfin, quelques genres myrmicines de l'Ancien Monde partagent une étonnante disparité dans leur distribution : présents d'une part en Afrotropique et d'autre part dans le complexe indo-austral, ils apparaissent pourtant absents du Moyen-Orient. Cette discontinuité dans la répartition se retrouve chez les genres suivants : *Calyptomyrmex* (C), *Cataulacus* (C), *Meranoplus* (C), *Myrmecaria* (So), *Pristomyrmex* (C), et *Sylophopsis* (So) (Fig. 79). Plusieurs scénarios peuvent toutefois expliquer l'absence de ces genres au Moyen-Orient.

Une première hypothèse est que ceux-ci sont présents mais n'ont pas encore été répertoriés, du fait d'un manque de prospection, ou des mœurs cryptiques de certaines espèces. Ceci est plausible mais paraît tout de même peu vraisemblable, car de nombreux genres myrmicines ont déjà fait l'objet d'un recensement dans ces régions depuis plusieurs dizaines d'années. Toutefois, quelques espèces de *Meranoplus* et *Sylophopsis* ont été récemment répertoriées, dans la péninsule arabique (Sharaf *et al.*, 2014 ; Sharaf & Aldawood, 2019) pour le premier, et entre l'Égypte et l'Arabie Saoudite pour le second (Aldawood, 2016). Mais ces occurrences restent ponctuelles et ne permettent pas de généraliser une éventuelle présence au Moyen-Orient, que ce soit pour ces deux genres ou les autres non répertoriés.

Une seconde hypothèse serait que ceux-ci sont en fait véritablement absents. Toutefois, une absence actuelle avérée n'est pas nécessairement synonyme d'une absence passée. Si l'hypothèse d'une absence passée au Moyen-Orient expliquait l'absence actuellement observée, ceci n'expliquerait en rien leur distribution actuelle, et notamment les quelques 'spots' isolés de *Meranoplus* ou *Sylophopsis* décrites par les dernières publications (Sharaf *et al.*, 2014 ; Sharaf & Aldawood, 2019 ; Aldawood, 2016) qui tendent à contredire cette hypothèse. De plus, ceci impliquerait une dispersion de populations entre Afrotropique et Indomalais qui n'inclurait pas le Moyen-Orient, qui est pourtant situé à la jonction de ces biorégions. Ce scénario est donc plausible mais reste très peu vraisemblable, d'autant que les analyses Lagrange ont inféré de grandes dispersions entre Paléarctique, Indomalais et Afrotropique.

Une troisième hypothèse serait qu'une population était effectivement présente par le passé. Cette présence au Moyen-Orient résulterait de multiples dispersions entre Afrotropique, Indomalais et Paléarctique, dont les populations auraient été progressivement réduites en grappes de populations plus ou moins isolées (e.g., *Meranoplus*, *Sylophopsis*), ou auraient finalement disparu. Cette réduction (ou ces disparitions) pourrait être la conséquence de la réduction progressive des latitudes tropicales évoquée précédemment (e.g. glaciation antarctique à la transition de l'Éocène-Oligocène). Au cours des multiples dispersions à l'Éocène et au Miocène, les populations auraient alors pu atteindre de nouvelles régions avant la restriction de leur distribution globale, touchant notamment le Moyen-Orient, et scindant la répartition des faunes. Ce scénario expliquerait la présence d'une population ancestrale et de lignées filles en Afrotropique et/ou en Indomalais (suivant le sens de dispersion), ainsi que la discontinuité actuellement observée. Finalement, la présence de populations apparemment isolées dans la péninsule arabique (e.g. *Meranoplus*, *Sylophopsis*) corrobore une présence relictuelle à la suite d'une restriction climatique de la distribution.

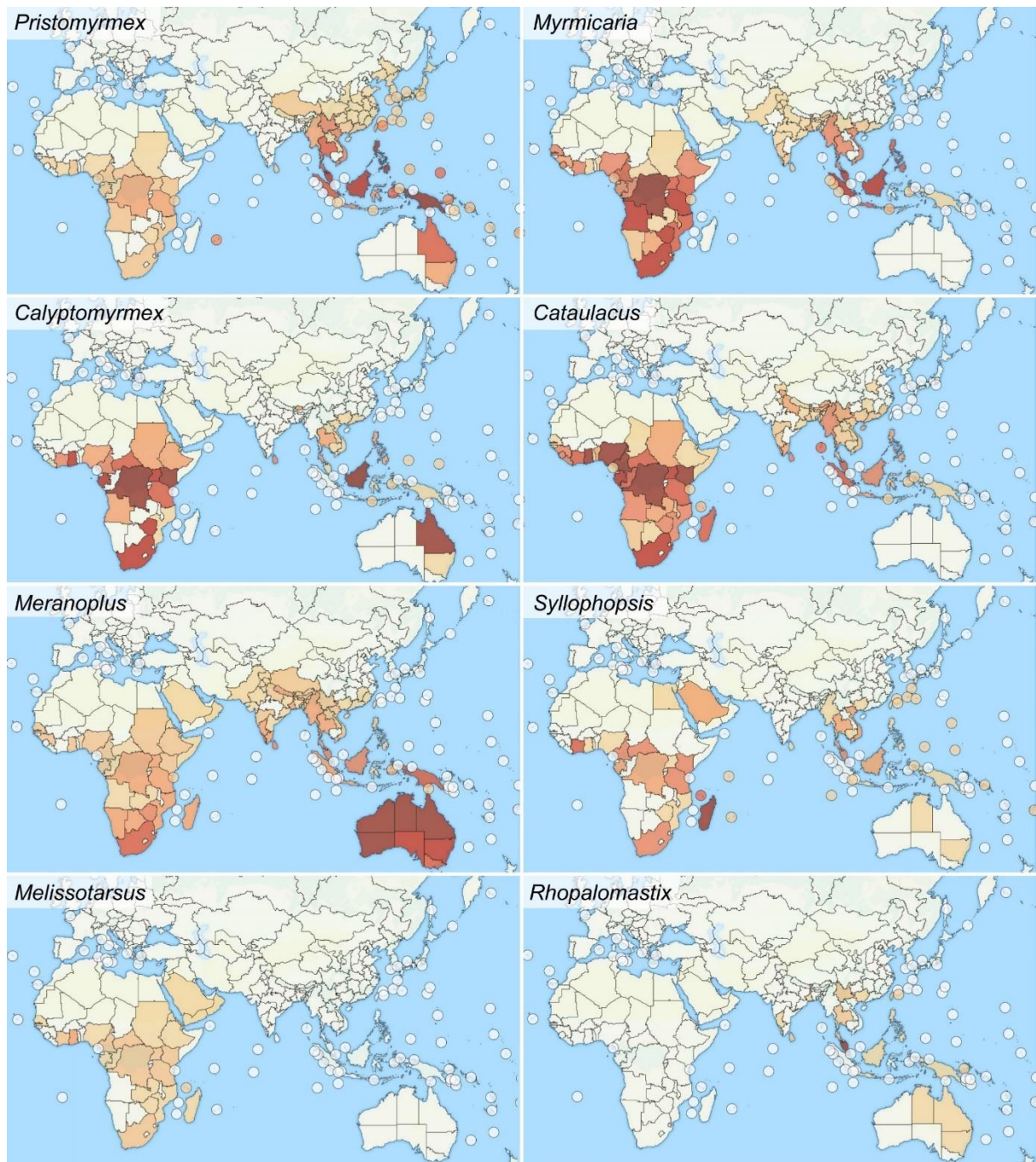


Figure 79. Distribution géographique des genres *Calyptomyrmex* (C), *Cataulacus* (C), *Meranoplus* (C), *Myrmecaria* (So), *Pristomyrmex* (C), *Syllophopsis* (So), *Melissotarsus* (C) et *Rhopalomastix* (C) présentant une discontinuité au sud du Paléarctique, et plus particulièrement au Moyen-Orient. Fond de carte : AntMaps (www.antmaps.org ; Guénard *et al.* (2017) et Janicki *et al.*, 2016).

Enfin, il est intéressant de reconsidérer la co-occurrence précédemment décrite des genres *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* dans l'ambre miocène éthiopien à partir de l'analyse biogéographique. La présence de *Melissotarsus* n'avait rien d'étonnant puisque les représentants actuels sont connus sur le continent africain (Fig. 79) et dont les représentants fossiles ont confirmé que le genre était déjà présent en Afrique de l'Est au cours du Miocène (23-16 Ma). En revanche la présence de *Rhopalomastix* est beaucoup plus étonnante puisque le genre est aujourd'hui connu uniquement dans le complexe indo-austral (Fig. 79). La présence d'ouvrières *Rhopalomastix* dans l'ambre éthiopien infirmait l'hypothèse d'une origine indo-australasienne, et l'hypothèse la plus vraisemblable était une apparition mutuelle de ces deux lignées en Afrotropique. Par ailleurs, l'analyse biogéographique de [Ward et al. \(2015\)](#) inférait une origine afrotropicale pour *Melissotarsus*, australasienne pour *Rhopalomastix*, et une origine afrotropicale de la lignée branche à la base de ce clade. D'après notre analyse, *Rhopalomastix* et la lignée branche à la base du clade seraient en fait d'origine indomalayenne, ce qui est en partie attestée par l'analyse de [Blaimer et al. \(2018\)](#), toutefois ces auteurs ont inféré une origine ancestrale inféodée à l'Afrotropique, tandis que notre analyse suggère plutôt une origine indomalayenne. Dans tous les cas, la discontinuité entre la répartition de ces deux lignées sœurs, et leur absence d'une grande partie de la région orientale du Paléarctique sud pourrait s'expliquer par le même phénomène de dispersion-restriction à travers le Moyen-Orient entre l'Éocène et le Miocène, qui a été observé pour les différents genres mentionnés précédemment. Toutefois, un scénario alternatif impliquant une dispersion ancienne à travers la plaque indienne lors de sa remontée vers l'Eurasie n'est pas à exclure, et la récente découverte d'un gisement à ambre fossilifère de l'Éocène basal d'Inde ([Barden et al., 2016](#) ; [Rust et al., 2010](#)) pourrait permettre d'élucider une partie du mystère.

Conclusion

Conclusion

Au regard d'une histoire évolutive aussi riche que complexe, l'apport des fossiles pour la compréhension de l'évolution des fourmis Myrmicinae est d'une importance capitale. Non seulement ils sont une fenêtre sur le passé mais ils permettent également de questionner la distribution actuelle des lignées et, *in fine*, de reconsidérer l'histoire racontée à travers le seul prisme de l'horloge moléculaire. Et chaque nouveau gisement apporte son lot de nouvelles surprises, infirmant ou confirmant les hypothèses établies, voire en suscitant de nouvelles.

À travers l'étude des myrmicines, nous souhaitons considérer le registre fossile dans son intégralité et l'associer à la méthode robuste de la phylogénétique. Le développement de nouveaux outils (e.g., TRiPS, modèle FBD, CladeAge, etc.) a permis cette meilleure prise en compte des données paléontologiques.

Concernant l'histoire évolutive du groupe, notre étude est loin de répondre à toutes les questions établies au départ de ce travail. Toutefois, elle a permis dans un premier temps de présenter de nouvelles paléofaunes majeures (ambre de Zhangpu, d'Éthiopie) et de réaliser les premières estimations de paléobiodiversité du groupe. Dans un second temps, nous avons pu confirmer la phylogénie du groupe tout en relevant plusieurs cas de lignées problématiques, mais nous avons surtout proposé de nouveaux âges de divergence sous des calibrations plus 'objectives', dont les estimations se sont vues affinées mais différaient parfois grandement des précédents résultats.

Nous avons par ailleurs tenté de comprendre comment les calibrations (et les modèles) pouvaient influencer sur les temps de divergence, en envisageant différents scénarios possibles quant à leur valeur et/ou leur intégration. Nous pensons que l'utilisation du module CladeAge, ou l'analyse FBD conditionnée (= diversified-sampling) est une approche viable pour l'estimation des temps de divergence. En revanche, l'estimation tip-dating nous paraît peu réaliste bien que nous ne puissions expliquer pour le moment les raisons de tels résultats aussi divergents. Aussi, la question du statut du fossile (crown ou stem) reste ouverte : comment considérer un représentant fossile à la morphologie si proche des représentants actuels et pourtant si éloigné dans le temps ? La question de la définition diagnostique des genres se pose également. En tout état de cause, l'analyse phylogénétique nous a fait prendre conscience de l'importance des « *a priori* » et de leurs possibles effets sur les résultats. Nous avons toutefois tenté de conserver une ligne prudente pour l'ensemble des analyses.

Enfin, concernant l'origine biogéographique des Myrmicinae, l'incertitude subsiste. Nos résultats supportent en (grande) partie les inférences des précédents auteurs, mais ils diffèrent finalement sur de nombreux points. Le Néarctique apparaît par exemple plus important que ce qui était précédemment supposé. La dispersion des grandes lignées (du 'core Myrmicinae') semble être également plus ancienne que précédemment estimée (70-80 Ma). Enfin, la comparaison des faunes et paléofaunes a révélé d'étonnantes similarités (e.g. l'affinité Paléarctique-Indomalais) qui ont finalement été corroborées par

les analyses bayésiennes. L'association de ces données a même permis d'inférer un scénario cohérent quant à l'étonnante disparité de certains genres myrmicines.

Toutefois, de nombreuses questions demeurent et de nouvelles sont venues s'ajouter à la liste : comment expliquer une apparition-diversification des Crematogastrini en Indomalais plutôt qu'au Néotropique qui pouvait présenter un habitat idéal pour cette tribu ? Si l'origine néotropicale des Myrmicinae était avérée (comme supposée par les précédents auteurs), comment expliquer l'absence des Myrmicini de cette région qui est pourtant la tribu 'basale' du groupe ? Et comment expliquer l'absence de fourmis myrmicines dans les différents gisements paléontologiques d'Amérique du Sud ? À l'instar de l'ambre de Zhangpu ou d'Éthiopie, la découverte de nouveaux gisements paléontologiques (ou leur redécouverte) pourrait réserver de nouvelles surprises, et permettra sans doute de lever le voile sur une partie du mystère myrmicine.

Références

Références Tome 1.

- Agavekar, G., Hita Garcia, F., & Economo, E.P., 2017. Taxonomic overview of the hyperdiverse ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) in India with descriptions and X-ray microtomography of two new species from the Andaman Islands. *PeerJ*, 5, e3800. [10.7717/peerj.3800](https://doi.org/10.7717/peerj.3800)
- Aldawood, A.S., 2016. Ants of the genus *Syllophopsis* Santschi, 1915 (Hymenoptera: Formicidae) in Saudi Arabia with description of a new species. *Zoology in the Middle East*, 62 (2), 137–143.
- Aleksandrova, G.N., & Zaporozhets, N.I., 2008. Palynological characteristics of Upper Cretaceous and Paleogene deposits on the west of the Sambian Peninsula (Kaliningrad region), Part 2. Stratigraphy and Geological Correlation 16 (3), 528–539. <https://doi.org/10.1134/S0869593808050067>
- Alfaro, M.E., Santini, F., Brock, C.D., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D.L., ... & Harmon, L.J., 2009. Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (32), 13410–13414. <https://www.pnas.org/content/106/32/13410>
- Alroy, J., Marshall, C.R., Bambach, R.K., Bezusko, K., Foote, M., Fürsich, F.T., ... & Jacobs, D.K., 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (11), 6261–6266.
- Altekar, G., Dwarkadas, S., Huelsenbeck, J.P., & Ronquist, F., 2004. Parallel metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 20 (3), 407–415.
- Anaconda Software Distribution, 2016. Conda, version 2-2.4.0. Austin, Texas. <https://www.anaconda.com>
- Anderson, K.B., Winans, R.E., & Botto, R.E., 1992. The nature and fate of natural resins in the geosphere — II. Identification, classification and nomenclature of resinites. *Organic Geochemistry*, 18 (6), 829–841.
- André, E., 1895. Notice sur les fourmis fossiles de l'ambre de la Baltique et description de deux espèces nouvelles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 20, 80–84.
- Archibald, S.B., Johnson, K.R., Mathewes, R.W., & Greenwood, D.R., 2011. Intercontinental dispersal of giant thermophilic ants across the Arctic during early Eocene hyperthermals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1725), 3679–3686.
- Archibald, S.B., Rasnitsyn, A.P., Brothers, D.J., & Mathewes, R.W., 2018. Modernisation of the Hymenoptera: ants, bees, wasps, and sawflies of the early Eocene Okanagan Highlands of western North America. *Can. Entomol.* 150, 205–257. <https://doi.org/10.4039/tce.2017.59>
- Arcila, D., Pyron, R.A., Tyler, J.C., Ortí, G., & Betancur-R, R., 2015. An evaluation of fossil tip-dating versus node-age calibrations in tetraodontiform fishes (Teleostei: Percomorphaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 131–145.
- Aria, C., Perrichot, V., & Nel, A., 2011. Fossil Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) in Early Eocene amber of France. *Zootaxa*, 2870 (1), 53–62.

- Arnold, G., 1917. A monograph of the Formicidae of South Africa. Part III. Myrmicinae. *Annals of the South African Museum*, 14, 271–402.
- Arnold, V., 1998. Vergessene Einschlüsse–Blutenstaub in Baltischem Bernstein. *Mitteilungen der Geologisch-Palaontologisches Institut Universität Hamburg*, 81, 269–282.
- Assefa, G., 1991. Lithostratigraphy and environment of deposition of the Late Jurassic – Early Cretaceous sequence of the central part of the Northwestern Plateau, Ethiopia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 182, 255–284.
- Assmann, A., 1870. Beiträge zur Insekten-Fauna der Vorwelt. I. Beitrag. Die fossilen Insekten des tertiären (miocenen) Thonlagers von Schossnitz bei Kanth. *Zeitschrift für Entomologie (Breslau) (N.F.)*, 1, 33–58.
- Astruc, C., Julien, J.F., Errard, C., & Lenoir, A., 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 880–893.
- Ayres, D.L., Darling, A., Zwickl, D.J., Beerli, P., Holder, M.T., Lewis, P.O., ... & Rambaut, A., 2012. BEAGLE: an application programming interface and high-performance computing library for statistical phylogenetics. *Systematic Biology*, 61 (1), 170–173.
- Baca, S.M., Toussaint, E.F., Miller, K.B., & Short, A.E., 2017. Molecular phylogeny of the aquatic beetle family Noteridae (Coleoptera: Adephaga) with an emphasis on data partitioning strategies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107, 282–292.
- Bachmayer, F., 1960. Insektenreste aus den Congerienschichten (Pannon) von Brunn-Voesendorf (sudl. von Wien) Nierderoesterreich. *Sitzungsberichte der Osterreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 169, 11–16.
- Bapst, D.W., 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 803–807.
- Baranov, V., Andersen, T., & Perkovsky, E.E., 2015. Orthoclads from Eocene amber from Sakhalin (Diptera: Chironomidae, Orthocladinae), *Insect Systematics & Evolution*, 46 (4), 359–378.
- Barba-Montoya, J., dos Reis, M., Schneider, H., Donoghue, P.C.J., & Yang, Z., 2018. Constraining uncertainty in the timescale of angiosperm evolution and the veracity of a Cretaceous Terrestrial revolution. *New Phytologist*, 38, 7.
- Barden, P., 2017. Fossil ants (Hymenoptera: Formicidae): ancient diversity and the rise of modern lineages. *Myrmecological News*, 24, 1–30.
- Barden, P., & Grimaldi, D., 2012. Rediscovery of the bizarre Cretaceous ant *Haidomyrmex* Dlussky (Hymenoptera: Formicidae), with two new species. *Am. Mus. Novit.*, 3755, 1–16.
- Barden, P., & Grimaldi, D., 2013. A new genus of highly specialized ants in Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 3681, 405–412.
- Barden, P., & Grimaldi, D., 2014. A diverse ant fauna from the mid-Cretaceous of Myanmar (Hymenoptera: Formicidae). *Public Library of Science One*, 9, art. e93627.

- Barden, P., & Grimaldi, D., 2016. Adaptive radiation in socially advanced stem-group ants from the Cretaceous. *Current Biology*, 26, 515-521.
- Barden, P., Perrichot, V., & Wang, B., 2020. Specialized predation drives aberrant morphological integration and diversity in the earliest ants. *Current Biology*, 30 (19), 3818-3824.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.106>
- Barden, P., Ware, J., & Grimaldi, D., 2016. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of early Eocene Indian amber. In: Penney, D., Ross, A.J. (Eds.), Abstract book of the 7th international conference on fossil insects, arthropods and amber, Edinburgh, UK. Siri Scientific Press, 1–10.
- Barido-Sottani, J., Aguirre-Fernández, G., Hopkins, M.J., Stadler, T., & Warnock, R., 2019. Ignoring stratigraphic age uncertainty leads to erroneous estimates of species divergence times under the fossilized birth–death process. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20190685.
- Barido-Sottani, J., Bošková, V., du Plessis, L., Kühnert, D., Magnus, C., Mitov, V., Müller, N.F., Pečerska, J., Rasmussen, D.A., Zhang, C., Drummond A.J., Heath, T.A., Pybus, O.G., Vaughan, T.G., & Stadler, T., 2018. Taming the BEAST — A community teaching material resource for BEAST 2. *Systematic Biology*, 67 (1), 170–174. [10.1093/sysbio/syx060](https://doi.org/10.1093/sysbio/syx060)
- Baroni Urbani, C., 1980. First description of fossil gardening ants. (Amber Collection Stuttgart and Natural History Museum Basel; Hymenoptera: Formicidae. I: Attini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 54, 1–13.
- Baroni Urbani, C., 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethology Ecology & Evolution*, 1, 137–168.
- Baroni Urbani, C., 1995. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna revised: the example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VIII: Myrmicinae, partim.). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 222, 1–29.
- Baroni Urbani, C., & De Andrade, M.L., 1994. First description of fossil Dacetini ants with a critical analysis of the current classification of the tribe (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VI: Dacetini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 198, 1–65.
- Baroni Urbani, C., & De Andrade, M.L., 2007. The ant tribe Dacetini: limits and constituent genera, with descriptions of new species (Hymenoptera, Formicidae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale “Giacomo Doria”*, 99, 1–191.
- Baroni-Urbani, C., & Saunders, J.B., 1982. The fauna of the Dominican Republic amber: the present status of knowledge. *Transactions of the 9th Caribbean Geology Conference, Santo Domingo, Dominican Republic*, 1, 213–223.
- Baroni Urbani, C., Bolton B., & Ward, P.S., 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera Formicidae). *Systematic Entomology*, 17, 301–329.
- Becquerel, A.C., 1819. Note sur une couche de lignite renfermant du succin et des cristaux d’une substance qui paroît analogue au Mellite, trouvée récemment à Auteuil. *Journal de Physique*, 89, 235–40.

- Belay, T., Tesfay, I., Ayalew, A., Yohannes, G., Zewdie, T., Bekele, H., *et al.*, 2009. Geology of the Were-Illu area. Geological Survey of Ethiopia, Memoir, 25, 1–56.
- Ben-Dov, Y., & Fisher, B.L., 2010. The mutualism of *Melissotarsus* ants and armoured scale insects in Africa and Madagascar: distribution, host plants and biology. *Entomologia Hellenica*, 19 (2), 45–53.
- Benton, M. J., & Donoghue, P.C., 2007. Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution*, 24 (1), 26–53.
- Bequaert, J.C., 1940. The Tabanidae of the Antilles (Dipt.). *Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)*, 11 (1-2), 253–369.
- Berendse, F., & Scheffer, M., 2009. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin’s ‘abominable mystery’. *Ecology Letters*, 12 (9), 865–872.
- Bermúdez, P.J., 1950. Contribución al estudio del Cenozoico cubano. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural “Felipe Poey”*, 19 (3), 204–375.
- Bijl, P.K., Houben, A.J.P., Schouten, S., Bohaty, S.M., Sluijs, A., Reichart, J.G., Sinninghe Damsté, J.S., & Brinkhuis, H., 2010. Transient middle Eocene atmospheric CO₂ and temperature variations. *Science*, 330, 819–821. <https://doi.org/10.1126/science.1193654>
- Billen, J., & Peeters, C., 2020. Glandular innovations for a tunnelling life: Silk and associated leg glands in *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* queen and worker ants. *Arthropod Structure & Development*, 59, 100979.
- Blaimer, B.B., 2012. Acrobat ants go global—Origin, evolution and systematics of the genus *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 65 (2), 421–436.
- Blaimer, B.B., Ward, P.S., Schultz, T.R., Fisher, B.L., & Brady, S.G., 2018. Paleotropical diversification dominates the evolution of the hyperdiverse ant tribe Crematogastrini (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Systematics and Diversity*, 2 (5), 3, 1–14.
- Blakey, R.C., 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup — A 500 my odyssey. *Geological Society of America Special Papers*, 441, 1–28.
- Blakey, R.C., 2011. Global paleogeography. *NAU Geology*.
- Blanchard, B.D., & Moreau, C.S., 2017. Defensive traits exhibit an evolutionary trade-off and drive diversification in ants. *Evolution*, 71 (2), 315–328.
- Blondeau, A., 1970. Carte géologique de la France à 1/50 000. Compiègne, XXIV-11 & sa notice explicative. Bureau de recherches géologiques et minières, Direction du service géologique national, Orléans, 1–16.
- Bohaty, S.M., Zachos, J.C., Florindo, F., & Delaney, M.L., 2009. Coupled greenhouse warming and deepsea acidification in the middle Eocene. *Paleoceanography*, 24, PA2207. <https://doi.org/10.1029/2008PA001676>
- Bolton, B., 1974. A revision of the Palaeotropical arboreal ant genus *Cataulacus* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B, Geologie und Paläontologie*, 30, 1–105.

- Bolton, B., 1976. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). Constituent genera, review of smaller genera and revision of *Triglyphothrix* Forel. Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology, 34, 281–379.
- Bolton, B., 1977. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Oriental and Indo-Australian regions, and in Australia. Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology, 36, 67–151.
- Bolton, B., 1979. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region and in the New World. Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology, 38, 129–181.
- Bolton, B., 1980. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Ethiopian zoogeographical region. Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology, 40, 193–384.
- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology), 45, 307–370.
- Bolton, B., 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology, 54 (3), 263–452.
- Bolton, B., 1994. Identification Guide to the Ant Genera of the World. Cambridge, Massachusetts, 1–222.
- Bolton, B., 1999. Ant genera of the tribe Dacetoniini (Hymenoptera: Formicidae). Journal of Natural History, 3 (33), 1639–1689.
- Bolton, B., 2000. The ant tribe Dacetini. Memoirs of the American Entomological Institute, 65, 1–1028.
- Bolton, B., 2003. Synopsis and classification of Formicidae. Memoirs of the American Entomological Institute, 71, 1–370.
- Bolton, B., 2020. An Online Catalog of the Ants of the World (accessed 30 April 2020) <http://antcat.org/>
- Bolton, B., & Fisher, B.L., 2014. The Madagascan endemic myrmicine ants related to *Eutetramorium* (Hymenoptera: Formicidae): taxonomy of the genera *Eutetramorium* Emery, *Malagidris* nom. n., *Myrmisaraka* gen. n., *Royidris* gen. n., and *Vitsika* gen. n.. Zootaxa, 3791, 1–99. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3791.1.1>
- Borowiec, M.L., 2016. Generic revision of the ant subfamily Dorylinae (Hymenoptera, Formicidae). ZooKeys. 608, 1–280. <https://doi.org/10.3897/zookeys.608.9427>
- Borowiec, M.L., Rabeling, C., Brady, S.G., Fisher, B.L., Schultz, T.R., & Ward, P.S., 2019. Compositional heterogeneity and outgroup choice influence the internal phylogeny of the ants. Molecular phylogenetics and evolution, 134, 111–121.
- Borysenko, L.H., 2017. Description of a new genus of primitive ants from Canadian amber, with the study of relationships between stem- and crown-group ants (Hymenoptera: Formicidae). Insecta Mundi, 570, 1–57.

- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C. H., Xie, D., ... & Drummond, A.J., 2014. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 10 (4).
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., *et al.*, 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 15 (4), e1006650.
- Boudinot, B.E., 2015. Contributions to the knowledge of Formicidae (Hymenoptera, Aculeata): a new diagnosis of the family, the first global male-based key to subfamilies, and a treatment of early branching lineages. *European Journal of Taxonomy*, 120, 1–62. [10.5852/ejt.2015.120](https://doi.org/10.5852/ejt.2015.120)
- Boudinot, B.E., & Fisher, B.L., 2013. A taxonomic revision of the *Meranoplus* F. Smith of Madagascar (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) with keys to species and diagnosis of the males. *Zootaxa*, 3635, 301–339.
- Bouju, V., & Perrichot, V., 2020. A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 191 (1), 17. <https://doi.org/10.1051/bsgf/2020018>
- Brady, S.G., Fisher, B.L., Schultz, T.R., & Ward, P.S., 2014. The rise of army ants and their relatives: diversification of the specialized predatory doryline ants. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 93.
- Brady, S.G., Schultz, T.R., Fisher, B.L., & Ward, P.S., 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 18172–18177.
- Braga, J.C., Díaz de Neira, A., Lasseur, E., Mediato, J., Aguirre, J., Abad, M., Hernaiz-Huerta, P.P., Monthel, J., Pérez-Valera, F., & Lopera, E., 2012. Pliocene–lower Pleistocene carbonates and associated deposits (Fms. Yanigua and Los Haitises) in eastern Hispaniola (Dominican Republic). *Sedimentary Geology*, 265–266, 182–194. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2012.04.007>
- Brandão, C.R.F., & Martins-Neto, R.G., 1990 ("1989"). [Untitled. *Cariridris* Brandão & Martins-Neto, new genus. *Cariridris bipetiolata* Brandão & Martins-Neto, new species.]. In: Brandão, C.R.F., Martins-Neto, R.G., & Vulcano, M.A., 1990. The earliest known fossil ant (first southern hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Psyche (Cambridge)*, 96, 195–208.
- Branstetter, M.G., 2012. Origin and diversification of the cryptic ant genus *Stenammina* Westwood (Hymenoptera: Formicidae), inferred from multilocus molecular data, biogeography and natural history. *Systematic Entomology*, 37, 478–496.
- Branstetter, M.G., Danforth, B.N., Pitts, J.P., Faircloth, B.C., Ward, P.S., Buffington, M.L., Gates, M.W., Kula, R.R., & Brady, S.G., 2017. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. *Current Biology*, 27 (7), 1019–1025.
- Brothers, D.J., 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *The University of Kansas science bulletin*, 50, 483–648.

- Brothers, D.J., 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta*, 28, 233–49.
- Brouwer, S.B., & Brouwer, P.A., 1982. Geología de la región ambarífera oriental de la República Dominicana. Transactions of the 9th Caribbean Geology Conference, Santo Domingo, Dominican Republic, 1, 305–322.
- Brown, W.L., Jr., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Sociaux*, 1, 21–31.
- Brown, W.L., Jr., 1958. A review of the ants of New Zealand. *Acta Hymenopterologica*, 1, 1–50.
- Brown, W.L. Jr., & Kempf, W.W., 1961 ("1960"). The type species of the ant genus *Eurhopalothrix*. *Psyche* (Cambridge), 67, 44.
- Brown, W.L., Jr., & Kempf, W.W., 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Entomologica* (n.s.) 3, 161–250.
- Brown, D.S., Kelley, J.F., Moore, K.S., & Seager, T.P., 2015. Automatic focus stacking of captured images. U.S. Patent No. 9, 196, 027.
- Brusatte, S.L., 2012. Macroevolution and extinction. *Dinosaur paleobiology*, 242–261. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- Butler, R.J., Benson, R.B.J., Carrano, M.T., Mannion, P.D., & Upchurch, P., 2011. Sea level, dinosaur diversity and sampling biases: investigating the ‘common cause’ hypothesis in the terrestrial realm. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1165–1170. [10.1098/rspb.2010.1754](https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1754)
- Cantone, S., 2017. Winged Ants-The Male. Dichotomous key to genera of winged DD ants in the World. *Behavioral Ecology of Mating Flight*, 1–318.
- Cao, H.J., Perrichot, V., Shih, C., Ren, D., & Gao, T.P., 2020a. A revision of *Haidomyrmex cerberus* Dlussky (Hymenoptera: Formicidae: Sphecomyrminae) from mid-Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 106, 104226.
- Cao, H.J., Boudinot, B.E., Wang, Z., Miao, X., Shih, C., Ren, D., & Gao, T.P., 2020b. Two new iron maiden ants from Burmese amber (Hymenoptera: Formicidae:† Zigrasimeciini). *Myrmecological News*, 30.
- Carpenter, F.M., 1930. The fossil ants of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 70, 1–66.
- Casadei-Ferreira, A., Chaul, J.C.M., & Feitosa, R.M., 2019. A new species of *Pheidole* (Formicidae, Myrmicinae) from Dominican amber with a review of the fossil records for the genus. *ZooKeys*, 866, 117–125. [https://10.3897/zookeys.866.35756](https://doi.org/10.3897/zookeys.866.35756)
- Cavagnetto, C., 2000. La palynoflore d'un gisement d'ambre de l'Eocène basal du Bassin Parisien (Le Quesnoy, France). *Palaeontographica Abteilung B*, 147–171.
- Chantraine, J., Autran, A., & Cavalier, C., 2003. Carte géologique de France au millionième. 6e éd. révisée.

- Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B., 2018. Myrmicine ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity in Miocene amber of Zhangpu, China. 5th International Palaeontological Congress, Paris, France. Abstract book p. 13. https://ipc5.scienceconf.org/data/IPC5_Abstract_Book.pdf
- Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B. [*Lordomyrma*]. First fossil record of the myrmicine ant *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) in the Miocene Zhangpu amber of China: phylogenetic and biogeographic implications. In preparation. **Annexe B7.**
- Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B. [*Proatta*]. First fossil record of the myrmicine ant *Proatta* (Hymenoptera: Formicidae) and description of a new morphospecies from Miocene Zhangpu amber, Fujian, China. In preparation. **Annexe B6.**
- Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B. [*Trichomyrmex*]. The myrmicine ant *Trichomyrmex* (Hymenoptera Formicinae) in Ethiopian amber: a new fossil record. In preparation. **Annexe B4.**
- Chény, C., Wang, B., & Perrichot, V., 2019. A new genus of myrmicine ant (Hymenoptera: Formicidae) from Eocene Baltic amber. *Comptes Rendus Palevol*, 18, 589–597. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.05.005>
- Chény, C., Guillaum, E., Nel, A., & Perrichot, V., 2020. A new species of *Ampulicomorpha* Ashmead from Eocene French amber, with a list of fossil and extant Embolemidae (Insecta: Hymenoptera) of the world. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 191, 20, 1–7. <https://doi.org/10.1051/bsgf/2020020>
- Chény C., Jouault, C., Wang, B., & Perrichot, V. [*Fallomyrma*]. The fossil record of the myrmicine ant *Fallomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) from Baltic amber (Gdańsk Bay and Samland Peninsula, Kaliningrad): description of a new morphospecies and its palaeobiogeographic implication. In preparation. **Annexe B1.**
- Chény, C., Wang, B., Gotzek, D., & Perrichot, V., [*Solenopsis*]. The myrmicine ant *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) in Dominican amber: description of new fossil species. In preparation. **Annexe B2.**
- Chény, C., Wang, B., Perrichot, V., & Nel, A., [*Tetramorium*]. The oldest record of the myrmicine ant *Tetramorium* (Hymenoptera: Formicidae): a new fossil species from the Eocene French amber. In preparation. **Annexe B3.**
- Chény, C., Khalife, A., Peeters, C., Bouju V., Wang, B., & Perrichot, V., [*Melisso-Rhopalo*]. When *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* met in Miocene Ethiopian amber: insights in the adaptive radiation of a highly derived lineage of tunneling ants. In preparation. **Annexe B5.**
- Cherrett, J.M., Pollard, G.V., & Turner, J.A., 1974. Preliminary observations on *Acromyrmex landolti* (For.) and *Atta laevigata* (Fr. Smith) as pasture pests in Guyana. *Tropical Agriculture*, 51, 69–74.
- Clauer, N., Huggett, J.M., & Hillier, S., 2005. How reliable is the K-Ar glauconite chronometer? A case study of Eocene sediments from the Isle of Wight. *Clay Miner*, 40, 167–176. <https://doi.org/10.1180/0009855054020163>

- Close, R.A., Evers, S.W., Alroy, J., & Butler, R.J., 2018. How should we estimate diversity in the fossil record? Testing richness estimators using sampling-standardised discovery curves. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1386–1400. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12987>
- Clouse, R.M., 2007. The Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Micronesia. *Micronesica*, 39 (2), 171–296.
- Collingwood, C.A., 1985. Hymenoptera: Fam. Formicidae of Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 7, 230–302.
- Collingwood, C.A., & Agosti, D., 1996. Formicidae (Insecta: Hymenoptera) of Saudi Arabia (Part 2). *Fauna of Saudi Arabia*, 15, 300–385.
- Combes, P., 1907. Contribution à l'étude de la flore éocène. Sur un bois fossile nouveau appartenant à l'étage sparnacien (*Aulacoxylon sparnacense*). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7, 28–29.
- Conroy, M.J., & Nichols, J.D., 1984. Testing for variation in taxonomic extinction probabilities: a suggested methodology and some results. *Paleobiology*, 10, 228–337.
- Coty, D., Lebon, M., & Nel, A., 2016. When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber. *Annales de la Société entomologique de France (NS)*, 52, 3, 161–166.
- Cover, S.P., & Deyrup, M., 2007. A new ant genus from the southwestern United States. In: Snelling, R. R.; Fisher, B. L.; Ward, P. S. (eds.) 2007. *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E.O. Wilson – 50 years of contributions*. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80, 1-690 [89-99].
- Cox, C.B., 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28, 511–523. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00566.x>
- Crozier, R.H., Jermini, L.S., & Chiotis, M., 1997. Molecular evidence for a Jurassic origin of ants. *Naturwissenschaften*, 84, 22–23.
- Csösz, S., & Schulz, A., 2010. A taxonomic review of the Palaearctic *Tetramorium ferox* species-complex (Hymenoptera, Formicidae). *Zootaxa*, 2401, 1–29.
- Csösz, S., Radchenko, A., & Schulz, A., 2007. Taxonomic revision of the Palaearctic *Tetramorium chefketi* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1405, 1–38.
- Culver, S.J., & Rawson, P.F., (Eds.) 2006. *Biotic response to global change: the last 145 million years*. Cambridge University Press.
- Dalman, J.W., 1826. Om insekter inneslutne i Copal; jemte beskrifning på några deribland förekommande nya släkten och arter. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 1825, 375–410.
- De Andrade, M.L., 1992. First fossil "true *Macromischa*" in amber from the Dominican Republic (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 65, 341–351.
- De Andrade, M.L., 1995. The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican amber (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. IX: Pheidolini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B, Geologie und Paläontologie*, 223, 1–11

- De Andrade, M.L., 2003. First descriptions of two new amber species of *Cyphomyrmex* from Mexico and the Dominican Republic (Hymenoptera: Formicidae). *Beiträge zur Entomologie*, 53, 131–139.
- De Andrade, M.L., & Baroni Urbani, C., 1999. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B, Geologie und Paläontologie*, 271, 1–889.
- De Andrade, M.L., & Baroni Urbani, C., 2004. First record of ants from Borneo amber (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 77 (3-4), 247–250.
- De Andrade, M.L., Baroni Urbani, C., Brandao, C.R.F., & Wagensberg, J., 1999. Two new species of *Leptothorax* "*Nesomyrmex*" fossils in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). *Beiträge zur Entomologie*, 49 (1), 133–140.
- Debevec, A.H., Cardinal, S., & Danforth, B.N., 2012. Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zoologica Scripta*, 41, 527–35.
- De Franceschi, D., & De Ploëg, G., 2003. Origine de l'ambre des faciès sparnaciens (Éocène inférieur) du Bassin de Paris : le bois de l'arbre producteur. *Geodiversitas*, 25, 633–647.
- Delage-Darchen, B., 1972. Une Fourmi de Côte-d'Ivoire : *Melissotarsus titubans* Del., n. sp. *Insectes sociaux*, 19 (3), 213–226.
- Del Rio, C., Haevermans, T., & De Franceschi, D., 2017. First record of an Icacinaceae Miers fossil flower from Le Quesnoy (Ypresian, France) amber. *Scientific reports*, 7 (1), 1–8.
- Demarco, B.B., & Cognato, A.I., 2015. Phylogenetic analysis of *Aphaenogaster* supports the resurrection of *Novomessor* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 108 (2), 201–210. <https://doi.org/10.1093/aesa/sau013>
- Denk, T., & Grimm, G.W., 2009. The biogeographic history of beech trees. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 158, 83–100. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.007>
- Dlussky, G.M., 1975. Superfamily Formicoidea Latreille, 1802. Family Formicidae Latreille, 1802. In Rasnitsyn, A.P., 1975. Hymenoptera Apocrita of Mesozoic. [In Russian.]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta. Akademiya Nauk SSSR*, 147, 1–134.
- Dlussky, G.M., 1981. Miocene ants (Hymenoptera, Formicidae) of the USSR. 64-83. In: Vishnyakova, V.N., Dlussky, G.M., Pritykina, L.N., 1981. New fossil insects from the territories of the USSR. [In Russian.] *Trudy Paleontologicheskogo Instituta. Akademiya Nauk SSSR*, 183, 1–87.
- Dlussky, G.M., 1983. A new family of Upper Cretaceous Hymenoptera: an “intermediate link” between the ants and the scolioids [In Russian]. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1983 (3), 65–78.
- Dlussky, G.M., 1987. New Formicoidea (Hymenoptera) of the Upper Cretaceous. [In Russian.]. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1987 (1), 131–135.
- Dlussky, G.M., 1996. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Burmese amber. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1996, 83–89 [in Russian].
- Dlussky, G.M., 1999. New ants (Hymenoptera, Formicidae) from Canadian amber [in English]. *Paleontological Journal*, 33, 409–412.

- Dlussky, G.M., 2005. Evidences of Afrotropical origin of Myrmicinae. In: Proceedings of the 3rd European Congress on Social Insects, St.-Petersburg, Russia. St.-Petersburg University, St.-Petersburg, 1–43.
- Dlussky, G.M., 2011. The ants of the genus *Lasius* (Hymenoptera, Formicidae) from Late Eocene European ambers. *Vestnik Zoologii*, 45 (3), 209–222.
- Dlussky, G.M., 2012. New fossil ants of the subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae) from Germany. *Paleontological Journal*, 46, 288–292.
- Dlussky, G.M., & Perkovsky, E.E., 2002. Ants (Hymenoptera, Formicidae) from the Rovno amber. *Vestnik Zoologii*, 36 (5), 3–20, 99.
- Dlussky G.M., & Radchenko, A., 2006a. *Fallomyrma* gen. nov., a new myrmicine ant genus (Hymenoptera: Formicidae) from the Late Eocene European amber. *Annales Zoologici*, 56 (1), 153–157.
- Dlussky, G.M., & Radchenko, A.G., 2006b. A new ant genus from the Late Eocene European amber. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51, 3, 561–567.
- Dlussky, G.M., & Radchenko, A.G., 2009. Two new primitive ant genera from the late Eocene European ambers. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54, 435–441.
- Dlussky G.M., & Radchenko A.G., 2011. *Pristomyrmex rasnitsyni* sp. n., the first known fossil species of the ant genus *Pristomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) from the Late Eocene Danish amber. *Russian Entomological Journal*, 20, 251–254.
- Dlussky, G.M., & Rasnitsyn, A.P., 2003 ("2002"). Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Formation Green River and some other Middle Eocene deposits of North America. *Russian Entomological Journal*, 11, 411–436.
- Dlussky, G.M., & Rasnitsyn, A.P., 2009. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 43 (9), 1024–1042. <https://doi.org/10.1134/S0031030109090056>
- Dlussky, G.M., & Wedmann, S., 2012. The poneromorph ants (Hymenoptera, Formicidae: Amblyoponinae, Ectatomminae, Ponerinae) of Grube Messel, Germany: high biodiversity in the Eocene. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10 (4), 725–753.
- Dlussky, G.M., Brothers, D.J., & Rasnitsyn, A.P., 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera, Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. *Insect Systematics & Evolution*, 35, 1–13.
- Dlussky, G.M., Rasnitsyn, A.P., & Perfilieva, K.S., 2015. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Bol'shaya Svetlovodnaya (Late Eocene of Sikhote-Alin, Russian Far East). *Caucasian Entomological Bulletin*, 11 (1), 131–152.
- Dong, J., Sun, B., Mao, T., Defei, Y., Liu, C., Wang, Z., & Jin, P., 2018a. *Liquidambar* (Altingiaceae) and associated insect herbivory from the Miocene of southeastern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 497, 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.001>

- Dong, J., Sun, B., Mao, T., Jin, P., & Wang, Z., 2018b. Two samaras of Rhamnaceae from the middle Miocene of southeast China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 259, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.09.004>
- dos Reis, M., Thawornwattana, Y., Angelis, K., Telford, M.J., Donoghue, P.C.J., & Yang, Z., 2015. Uncertainty in the timing of origin of animals and the limits of precision in molecular timescales. *Current Biology*, 25, 2939–2950.
- Drummond, A.J., & Rambaut, A., 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7 (1), 214.
- Drummond, A.J., Rambaut, A., & Bouckaert, R., 2012a. Divergence dating tutorial with BEAST 2.0.
- Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D., & Rambaut, A., 2012b. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29 (8), 1969–1973.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., & Rambaut, A., 2006., *PLoS Biology*, 4, e88.
- Drummond, A.J., Nicholls, G.K., Rodrigo, A.G., & Solomon, W., 2002. Estimating mutation parameters, population history and genealogy simultaneously from temporally spaced sequence data. *Genetics*, 161 (3), 1307–1320. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/pmc1462188/>
- Dubovikoff D. A. 2011. The first record of the genus *Pheidole* Westwood, 1839 (Hymenoptera, Formicidae) from the Baltic amber. *Russian Entomological Journal*, 20 (3), 255–257.
- Du Gardin, C., 1990. L'ambre et les résines fossiles dans le département de l'Oise. Rapport d'activité - Programme de surveillance et d'étude archéologique des sablières de la moyenne vallée de l'Oise, 41–44.
- Dunlop, J.A., Kotthoff, U., Hammel, J.U., Ahrens, J., & Harms, D., 2018. Arachnids in Bitterfeld amber: A unique fauna of fossils from the heart of Europe or simply old friends?. *Evolutionary Systematics*, 2, 31–44. <https://doi.org/10.3897/evolsyst.2.22581>
- Eguchi, K., Bui, T.V., & Yamane, S., 2011. Generic synopsis of the Formicidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera), part I—Myrmicinae and Pseudomyrmecinae. *Zootaxa*, 2878 (1), 1–61.
- Elmes, G.W., 1991. The social biology of *Myrmica* ants. *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, 7, 17–34.
- Emery, C., 1869. Enumerazione dei formicidi che rinvenngonsi nei contorni di Napoli con descrizioni di specie nuove o meno conosciute. *Annali dell'Accademia degli Aspiranti Naturalisti. Secunda Era*, 2, 1–26.
- Emery, C. 1877. Catalogo delle formiche esistenti nelle collezioni del Museo Civico di Genova. Parte prima. Formiche provenienti dal Viaggio dei signori Antinori, Beccari e Issel nel Mar Rosso e nel paese dei Bogos. [concl.]. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale*, 9, 369–381.
- Emery, C., 1889. Formiche di Birmania e del Tenasserim raccolte da Leonardo Fea (1885–87). Dummy reference. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale*, 27 [= (2) 7], 485–520.
- Emery, C., 1891. Le formiche dell'ambra Siciliana nel Museo Mineralogico della Università di Bologna. *Memorie della Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna*, 5 (1), 141–165.

- Emery, C., 1892. Sopra alcune formiche raccolte dall'Ingegnere L. Bricchetti Robecchi nel paese dei Somali. Dummy reference. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale*, 32, 12 (2), 110–122.
- Emery, C., 1897. Formicidarum species novae vel minus cognitae in collectione Musaei Nationalis Hungarici quas in Nova-Guinea, colonia germanica, collegit L. Biró. *Természetráji Füzetek*, 20, 571–599.
- Engel M.S., Grimaldi D.A., 2005. Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera, Formicidae). *American Museum Novitates*, 3485, 1–23.
- Ettershank, G., 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Zoology*, 14, 73–171. <http://dx.doi.org/10.1071/ZO9660073>
- Falières, E., & Nel, A., 2018. The oldest representative of the extant genus *Epyris* in the Lowermost Eocene amber of France (Hymenoptera: Bethyilidae: Epyrinae). *Palaeoentomology*, 1 (1), 32–36.
- Fernández, F., 2004. The American species of the myrmicine ant genus *Carebara* Westwood (Hymenoptera: Formicidae). *Caldasia*, 26, 191–238.
- Fernández, F., & Sendoya, S., 2004. Lista de las hormigas neotropicales. *Biota Colombiana*, 5 (1), 3–109.
- Feugueur, L., 1963. L'Yprésien du Bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique. Mémoires pour servir à l'Explication de la Carte géologique détaillée de la France, 1–568.
- Fisher, B.L., & Bolton, B., 2016. *Ants of the world. Ants of Africa and Madagascar. A guide to the genera.* Berkeley: University of California Press, ix + 1–503.
- Fisher, B.L., & Peeters, C., 2019. *Ants of Madagascar: a Guide to the 62 genera.* Association Vahatra, Antananarivo.
- Fisher, B.L., & Robertson, H.G., 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes sociaux*, 46 (1), 78–83.
- Foote, M., 1996. On the probability of ancestors in the fossil record. *Paleobiology*, 22, 141–151.
- Foote, M., 2003. Origination and extinction through the Phanerozoic: a new approach. *The Journal of Geology*, 111, 125–148. <https://doi.org/10.1086/345841>
- Forel, A., 1890. Fourmis de Tunisie et de l'Algérie orientale. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 34, lxi–lxxvi.
- Forel, A., 1891. Les Formicides. [part]. In: Grandidier, A., 1891. *Histoire physique, naturelle, et politique de Madagascar. Volume XX. Histoire naturelle des Hyménoptères. Deuxième partie (28e fascicule).* Paris, Hachette et Cie, v + 1–237.
- Forel, A., 1892. Liste der aus dem Somaliland von Hrn. Prof. Dr. Conr. Keller aus der Expedition des Prinzen Ruspoli im August und September 1891 zurückgebrachten Ameisen. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 8, 349–354.
- Forel, A., 1894. Abessinische und andere afrikanische Ameisen, gesammelt von Herrn Ingenieur Alfred Ilg, von Herrn Dr. Liengme, von Herrn Pfarrer Missionar P. Berthoud, Herrn Dr. Arth. Müller etc. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 9, 64–100.

- Forel, A., 1902. Myrmicinae nouveaux de l'Inde et de Ceylan. *Revue Suisse de Zoologie*, 10, 165–249.
- Forel, A., 1907a. Fourmis nouvelles de Kairouan et d'Orient. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 51, 201–208.
- Forel, A., 1907b. Fourmis d'Éthiopie récoltées par M. le baron Maurice de Rothschild en 1905. *Revue d'Entomologie (Caen)*, 26, 129–144.
- Forel, A., 1912. Descriptions provisoires de genres, sous-genres, et espèces de Formicides des Indes orientales. *Revue Suisse de Zoologie*, 20, 761–774.
- Forest, F., 2009. Calibrating the Tree of Life: fossils, molecules and evolutionary timescales. *Annals of Botany*, 104 (5), 789–794.
- Förster, B., 1891. Die Insekten des "Plattigen Steinmergels" von Brunstatt. *Abhandlungen zur Geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen*, 3, 333–594.
- Frank, J.H., & McCoy, E.D., 1990. Introduction to attack and defense: behavioral ecology of predators and their prey. Endemics and epidemics of shibboleths and other things causing chaos. *The Florida Entomologist*, 73 (1), 1–9. <http://www.jstor.org/stable/3495327>
- Fujiyama, I., 1970. Fossil insects from the Chojabaru Formation, Iki Island, Japan. *Memoirs of the National Science Museum*, 3, 65–74.
- Gauld, I., & Bolton, B., eds., 1988. *The Hymenoptera*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Gavryushkina, A., Welch, D., Stadler, T., & Drummond, A.J., 2014. Bayesian inference of sampled ancestor trees for epidemiology and fossil calibration. *PLoS Computational Biology*, 10 (12), e1003919.
- Ghazoul, J., 2011. The challenge of inferring palaeoclimates from extant plant distributions: an example from *Dipterocarpus*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 173, 80–81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.09.003>.
- Gorochov, A.V., 2007. New and little known orthopteroid insects (Polyneoptera) from fossil resins: communication 2. *Paleontological Journal*, 41, 156–166.
- Grimaldi, D.A., 1995. On the age of Dominican amber. Amber, resinite, and fossil resins (ed. by K.B. Anderson and J.C. Crelling). *American Chemical Society, Symposium Series*, 617, 203–217.
- Grimaldi, D.A., 1996. Amber: Window to the past. *Abrams and American Museum of Natural History*, New York, 1–216.
- Grimaldi, D., & Agosti, D., 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 13678–13683.
- Grimaldi, D.A., & Engel, M.S., 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Grimaldi, D.A., & Triplehorn, D.M., 2008. Insects from the Upper Miocene Grubstake Formation of Alaska. *American Museum Novitates*, 2008 (3612), 1–19. <https://doi.org/10.1206/602.1>
- Grimaldi, D.A., Agosti, D., & Carpenter, J.M., 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*, 3208, 1–43.

- Guénard, B., Perrichot, V., & Economo, E., 2015. Integration of global fossil and modern biodiversity data reveals dynamism and stasis in ant macroecological patterns. *Journal of Biogeography*, 42, 2302–2312. <https://doi.org/10.1111/jbi.12614>
- Guénard, B., Weiser, M.D., & Dunn, R.R., 2012. Global models of ant diversity suggest regions where new discoveries are most likely are under disproportionate deforestation threat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109, 7368–7373.
- Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N., & Economo, E.P., 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*, 24, 83–89.
- Guillocheau, F., Robin, C., Allemand, P., Bourquin, S., Brault, N., *et al.*, 2000. Meso-Cenozoic geodynamic evolution of the Paris Basin: 3D stratigraphic constraints. *Geodinamica Acta*, 13, 189–245.
- Gutrich, J.J., VanGelder, E., & Loope, L., 2007. Potential economic impact of introduction and spread of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in Hawaii. *Environmental Science & Policy*, 10 (7-8), 685–696.
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology, 28, 1–31.
- Harris, C.R., Millman, K.J., van der Walt, S.J., Gommers, R., Virtanen, P., Cournapeau, D., ... & Kern, R., 2020. Array programming with NumPy. *Nature*, 585, 357–362. [10.1038/s41586-020-2649-2](https://doi.org/10.1038/s41586-020-2649-2)
- Heads, M., 2012. Bayesian transmogrification of clade divergence dates: a critique. *Journal of Biogeography*, 39 (10), 1749–1756.
- Heath, T.A., 2015. Divergence time estimation using BEAST v2. 2.0. <http://treethinkers.org/tutorials/divergence-time-estimation-using-beast/>: Tutorial written for workshop on applied phylogenetics and molecular evolution, Bodega Bay California, 1–44.
- Heath, T.A., 2020. Divergence Time Estimation using BEAST v2.*. Dating Species Divergences with the Fossilized Birth-Death Process. February 26, 2020, 1–47.
- Heath, T.A., Huelsenbeck, J.P., & Stadler, T., 2014. The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111 (29), 2957–2966.
- Hedges, S.B., & Kumar, S., 2004. Precision of molecular time estimates. *TRENDS in Genetics*, 20 (5), 242–247.
- Heer, O., 1849. Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Zweiter Theil: Heuschrecken, Florfliegen, Aderflüger, Schmetterlinge und Fliegen. Leipzig: W. Engelmann, vi + 1–264.
- Heer, O., 1867. Fossile Hymenopteren aus Oeningen und Radoboj. *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesammten Naturwissenschaften*, 22 (4), 1–42.
- Heinze, J., Schmidt, C.V., Nugroho, H., & Seifert, B., 2010. Wingless fighter males in the Wallacean ant *Cardiocondyla nigrocerea* (Insecta: Formicidae). *The Raffles Bulletin of Zoology*, 58 (2), 323–328.

- Heled, J., & Drummond, A.J., 2012. Calibrated tree priors for relaxed phylogenetics and divergence time estimation. *Systematic Biology*, 61, 138–149.
- Heled, J., & Drummond, A.J., 2013. Calibrated birth-death phylogenetic time-tree priors for Bayesian inference. arXiv preprint arXiv:1311.4921
- Heraty, J., Ronquist, F., Carpenter, J.M., Hawks, D., Schulmeister, S., *et al.* 2011. Evolution of the hymenopteran megaradiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 73–88.
- Heterick, B.E., 2006. A revision of the Malagasy ants belonging to genus *Monomorium* Mayr, 1855 (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 57 (4), 69–202.
- Hita Garcia, F., & Fisher, B.L., 2012a. The ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in the Malagasy region—taxonomy of the *T. bessonii*, *T. bonibony*, *T. dysalum*, *T. marginatum*, *T. tsingy*, and *T. weitzckeri* species groups. *Zootaxa*, 3365, 1–123.
- Hita Garcia, F., & Fisher, B.L., 2012b. The ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in the Malagasy region — taxonomic revision of the *T. kelleri* and *T. tortuosum* species groups. *Zootaxa*, 3592, 1–85.
- Hita Garcia, F., & Fisher, B.L., 2013. The *Tetramorium tortuosum* species group (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) revisited - taxonomic revision of the Afrotropical *T. capillosum* species complex. *ZooKeys*, 299, 77–99. [10.3897/zookeys.299.5063](https://doi.org/10.3897/zookeys.299.5063)
- Hita Garcia, F., & Fisher, B.L., 2014a. The ant genus *Tetramorium* Mayr in the Afrotropical region (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae): synonymisation of *Decamorium* Forel under *Tetramorium*, and taxonomic revision of the *T. decem* species group. *ZooKeys*, 411, 67–103.
- Hita Garcia, F., & Fisher, B.L., 2014b. The hyper-diverse ant genus *Tetramorium* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) in the Malagasy region – taxonomic revision of the *T. naganum*, *T. plesiarum*, *T. schaufussii*, and *T. severini* species groups. *ZooKeys*, 413, 1–170.
- Hita Garcia, F., Fischer, G., & Peters, M.K., 2010. Taxonomy of the *Tetramorium weitzckeri* species group (Hymenoptera: Formicidae) in the Afrotropical zoogeographical region. *Zootaxa*, 2704, 1–90.
- Hita Garcia, F., Mbanjana, N., Audisio, T.L., & Alpert, G.D., 2017. Taxonomy of the ant genus *Nesomyrmex* Wheeler (Formicidae, Myrmicinae) in the Afrotropical region, with a review of current species groups and description of a new species of the *N. angulatus* group from Mozambique. *European Journal of Taxonomy*, 258, 1–31. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.258>
- Ho, S.Y., & Phillips, M.J., 2009. Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Systematic Biology*, 58 (3), 367–380.
- Ho, K., Chen, J., Lo, C., & Zhao, H., 2003. 40Ar-39Ar dating and geochemical characteristics of late Cenozoic basaltic rocks from the Zhejiang-Fujian region, SE China: eruption ages, magma evolution and petrogenesis. *Chemical Geology*, 197, 287–318. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(02\)00399-6](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(02)00399-6)
- Hoffeins, C., & Hoffeins, H.W., 2003. Untersuchungen über die Häufigkeit von Inkluden in Baltischem und Bitterfelder Bernstein (Tertiär, Eozän) aus unselektierten Aufsammlungen unter besonderer Berücksichtigung der Ordnung Diptera. *Studia dipterologica*, 10 (2), 381–392.

- Holl, F., 1829. Handbuch der Petrefactenkunde. Bd. 2 [part]. Dresden: P. O. Hilschersche Buchhandlung, 117–232.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O., 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8–15.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O., 1990. *The ants*. Harvard University Press.
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O., 2010. *The leafcutter ants: civilization by instinct*. WW Norton & Company.
- Hölldobler, B., Obermayer, M., Plowes, N.J., & Fisher, B.L., 2014. New exocrine glands in ants: the hypostomal gland and basitarsal gland in the genus *Melissotarsus* (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 101 (7), 527–532.
- Höhna, S., Stadler, T., Ronquist, F., & Britton, T., 2011. Inferring speciation and extinction rates under different sampling schemes. *Molecular Biology and Evolution*, 28 (9), 2577–2589.
- Hong, Y.-C., 1984. *Insecta. Palaeontological atlas of North China. II. Mesozoic volume*. Geological Publishing House, Beijing, 128–185 [in Chinese].
- Hong, Y.-C., 2002. *Amber insects of China*. Science and Technic Publishing House of Beijing, 1–653 [in Chinese, with English summary].
- Hueber, F.M., & Langenheim, J., 1986. Dominican amber tree had African ancestors. *Geotimes*, 31 (1), 8–10.
- Huelsenbeck, J.P., & Ronquist, F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17 (8), 754–755.
- Hughes, W.O.H., Oldroyd, B.P., Beekman, M., & Ratnieks, F.L.W., 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science*, 320, 1213–1216.
- International Commission on Zoological Nomenclature, & International Union of Biological Sciences, 1999. *International code of zoological nomenclature: International Commission on Zoological Nomenclature*. International Trust for Zoological Nomenclature.
- Iturralde-Vinent, M.A., 2001. Geology of the amber-bearing deposits of the Greater Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 37 (3–4), 141–167.
- Iturralde-Vinent, M.A., & MacPhee, R.D.E., 1996. Age and paleogeography of Dominican amber. *Science*, 273, 1850–1852.
- Iturralde-Vinent, M.A., & MacPhee, R.D.E., 2019. Remarks on the age of Dominican amber. *Palaeoentomology*, 2 (3), 236–240.
- Jacques, F.M.B., Shi, G., Su, T., & Zhou, Z., 2015. A tropical forest of the middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 216, 76–91.
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B., & Economo, E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics*, 32, 185–193.

- Jarvis, E.D., Mirarab, S., Aberer, A.J., Li, B., Houde, P., Li, C., *et al.*, 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346, 1320–1331.
- Jerdon, T.C., 1851. A catalogue of the species of ants found in Southern India. *Madras Journal of Literature and Science*, 17, 103–127.
- Jessen, K., 2020. New fossil ants of the subfamily Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae) from the Upper Oligocene of Enspel (Westerwald Mountains, Rhineland Palatinate, Germany). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. <https://doi.org/10.1007/s12549-019-00406-2>
- Johnson, R.A., & Moreau, C.S., 2016. A new ant genus from southern Argentina and southern Chile, *Patagonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 4139, 1–31.
- Johnson, B.R., Borowiec, M.L., Chiu, J.C., Lee, E.K., Atallah, J., & Ward, P.S., 2013. Phylogenomics resolves evolutionary relationships among ants, bees, and wasps. *Current Biology*, 23, 2058–62.
- Khalife, A., Keller, R.A., Billen, J., Garcia, F.H., Economo, E.P., & Peeters, C., 2018. Skeletomuscular adaptations of head and legs of *Melissotarsus* ants for tunnelling through living wood. *Frontiers in zoology*, 15 (1), 30. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0277-6>
- Kiefert, L., 2015. Natural green amber from Ethiopia. In: 34th International Gemmological Conference, Vilnius, Lithuania. Abstract book, 22–25.
- Kiefert, L., Schollenbruch, K., & Xu, W., 2015. Natural green amber from Ethiopia. In: 13th Swiss Geoscience Meeting, Basel, Switzerland. Abstract book, 130–131.
- Kirejtshuk, A.G., & Nel, A., 2013. Current knowledge of Coleoptera (Insecta) from the lowermost Eocene Oise amber. *Insect Systematics & Evolution*, 44 (2), 175–201.
- Kirejtshuk, A.G., Legalov, A.A., & Nel, A., 2015. A new genus of the subfamily Apioninae (Coleoptera: Brentidae) from the Lower Eocene Oise amber. *Paleontological Journal*, 49 (13), 1436–1441.
- Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Heraty, J.M., Sharkey, M., & Ronquist, F., 2013. The hymenopteran tree of life: evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data. *PLoS One*, 8, e69344.
- Kodrul, T.M., 1999. Phytostatigraphy of the Paleogene of southern Sakhalin. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie*, 519, 1–150.
- Kolbmann, C.L., 2020. Overcoming Fossil Sampling Bias in Divergence Time Estimation (Doctoral dissertation, Southeastern Louisiana University, 1–50.
- Kosmowska-Ceranowicz, B., 2001. The amber treasure trove. Part I. In: The Tadeusz Giecwicz's collection at the Museum of the Earth. Polish Academy of Science. Sadyba, Warsaw, 1–97.
- Kosmowska-Ceranowicz, B., Kohlman-Adamska, A., & Grabowska, I., 1997. Erste Ergebnisse zur Lithologie und Palynologie der bernsteinführenden Sedimente im Tagebau Primorskoje. *Metalla*, 66 (1), 5–17.
- Krutzsch, W., 1966. Zur Kenntnis der präquartären periporaten Pollenformen. *Geologie*, 15 (55), 16–71.
- Kucharska, M., & Kwiatkowski, A., 1978. Research methods for the chemical composition of amber and problems concerning the origin of amber. *Prace Muzeum Ziemi*, 29, 149–156.

- Kück, P., HitaGarcia, F., Misof, B., & Meusemann, K., 2011. Improved phylogenetic analyses corroborate a plausible position of *Martialis heureka* in the ant tree of life. *PLoS One*, 6, e21031.
- Lach, L., & Hooper-Bui, L.M., 2010. Consequences of ant invasions. *Ant ecology*, 261–286.
- Lach, L., Parr, C.L., & Abbott, K., eds. 2009. *Ant Ecology*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Lacroix, A., 1910. Résines fossiles. *Minéralogie de la France*, 4, 637–645.
- Lambert, J.B., Frye, J.S., & Poinar, G.O., 1985. Amber from the Dominican Republic: Analysis by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Archeometry*, 27, 43–51. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.1985.tb00345.x>
- Landis, G.P., & Snee, L.W., 1991. ⁴⁰Ar/³⁹Ar systematics and argon diffusion in amber: implications for ancient earth atmospheres. *Global and planetary change*, 5 (1–2), 63–67.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y., & Guindon, S., 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29 (6), 1695–1701.
- Lanfear, R., Frandsen, P.B., Wright, A.M., Senfeld, T., & Calcott, B., 2017. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34 (3), 772–773.
- Langenheim, J.H., 1969. Amber: a botanical inquiry. *Science*, 163 (3872), 1157–1169.
- Langenheim, J.H., 1995. Biology of amber-producing trees: focus on case studies of *Hymenaea* and *Agathis*. *ACS Symposium Series*, 617, 1–31. <https://doi.org/10.1021/bk-1995-0617.ch001>
- Langenheim, J.H., Lee, Y.T., & Martin, S.S., 1973. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian *Hylaea* species of Hymeneae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Amazonica*, 3, 5–38.
- LaPolla, J.S., & Barden, P., 2018. A new aneuretine ant from the Paleocene Paskapoo Formation of Canada. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63 (3), 435–440. 10.4202/app.00478.2018
- LaPolla, J.S., & Greenwalt, D.E., 2015. Fossil Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Middle Eocene Kishenehn Formation. *Sociobiology*, 62 (2), 163–174.
- LaPolla, J.S., Dlussky, G.M., & Perrichot, V., 2013. Ants and the fossil record. *Annual Review of Entomology*, 58, 609–630.
- Larsson, A., 2014. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets. *Bioinformatics*, 30 (22), 3276–3278. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531>
- Lartillot N., & Philippe, H., 2004. A Bayesian Mixture Model for Across-Site Heterogeneities in the Amino-Acid Replacement Process. *Molecular Biology and Evolution*, 21 (6), 1095–1109.
- Lartillot, N., Lepage, T., & Blanquart, S., 2009. PhyloBayes 3: a Bayesian software package for phylogenetic reconstruction and molecular dating. *Bioinformatics*, 25 (17), 2286–2288.
- Latreille, P.A., 1802. Histoire naturelle des fourmis, et recueil de mémoires et d'observations sur les abeilles, les araignées, les faucheurs, et autres insectes. Paris, Imprimerie Crapelet (chez T. Barrois), XVI + 1–445.

- Latreille, P.A., 1804. Tableau méthodique des insectes. 129–200. In: Société de Naturalistes et d'Agriculteurs 1804. Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle. Tome 24. Paris: Déterville, 84 + 85 + 238 + 18 + 34 pp.
- Lattke, J.E., & Melo, G.A.R., 2020. New haidomyrmecine ants (Hymenoptera : Formicidae) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. *Cretaceous Research*, 114, 104502. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104502>
- Legalov, A.A., Kirejtshuk, A.G., & Nel, A., 2019. New weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the earliest Eocene Oise amber. *Paleontological Journal*, 53 (7), 729–751.
- Lemey, P., Rambaut, A., Drummond, A.J., & Suchard, M.A., 2009. *PLoS Computational Biology*, 5, e1000520.
- Lemey, P., Rambaut, A., Welch, J.J., & Suchard, M.A., 2010. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 1877–1885.
- Lengweiler, W., 1939. Minerals in the Dominican Republic-Amber. *Rocks and Minerals*, 14 (7), 212–213.
- Lepage, T., Bryant, D., Philippe, H., & Lartillot, N., 2007. A general comparison of relaxed molecular clock models. *Molecular biology and evolution*, 24 (12), 2669–2680.
- Levieux, J., 1983. Types of exploitation of the African savannas food resources by the ant *Myrmicaria eumenoides* Gerstaecker. *Insectes Sociaux*, 30 (2), 165–176.
- Li, C., Jones, B., & Blanchon, P., 1997. Lagoon-shelf sediment exchange by storms--evidence from foraminiferal assemblages, east coast of Grand Cayman, British West Indies. *Journal of Sedimentary Research, Section A: Sedimentary Petrology and Processes*, 67 (1), 17–25. <https://doi.org/10.1306/D42684DC-2B26-11D7-8648000102C1865D>
- Li, H.M., 1988. Miocene fossil fruit wings of Dipterozarcidae from Southeastern Fujian, China. International Symposium on Pacific Neogene Continental and Marine Events (Abstract and Excursion), 69–70.
- Lin, Q.-B., 1982. Paleontological atlas of East China. Part 3 - Volume of Mesozoic and Cenozoic. Nanjing Institute of Geology and Mineral Resources, Geological Publishing House, Beijing.
- Liow, L.H., & Finarelli, J.A., 2014. A dynamic global equilibrium in carnivore diversification over 20 million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20132312. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2312>
- Lloyd, G.T., Davis, K.E., Pisani, D., Tarver, J.E., Ruta, M., Sakamoto, M., Hone, D.W.E., Jennings, R., & Benton, M.J., 2008. Dinosaurs and the Cretaceous terrestrial revolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2483–2490. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0715>
- Longino, J.T., 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151 (1), 1–150.
- Longino J.T., & Boudinot B.E., 2013. New species of Central American *Rhopalothrix* Mayr, 1870 (Hymenoptera, Formicidae). *Zootaxa*, 3616, 301–324. 10.11646/zootaxa.3616.4.1

- Longino J.T., & Cox, D.J., 2009. *Pheidole bilimeki* reconsidered (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1985, 34–42.
- Lucena, D.A., & Melo, G.A., 2018. Chrysidid wasps (Hymenoptera: Chrysididae) from Cretaceous Burmese amber: Phylogenetic affinities and classification. *Cretaceous Research*, 89, 279–291.
- Lucky, A., & Sarnat, E.M., 2008. New species of *Lordomyrma* from Southeast Asia and Fiji. *Zootaxa*, 1681, 37–46.
- Lucky, A., Trautwein, M.D., Guénard, B.S., Weiser, M.D., & Dunn, R.R., 2013. Tracing the rise of ants-out of the ground. *PLoS One*, 8 (12), e84012.
- Lukoschek, V., Scott Keogh, J., & Avise, J.C., 2012. Evaluating fossil calibrations for dating phylogenies in light of rates of molecular evolution: a comparison of three approaches. *Systematic Biology*, 61 (1), 22–43.
- Lund, P.W., 1831. Lettre sur les habitudes de quelques fourmis du Brésil, adressée à M. Audouin. *Annales des Sciences Naturelles*, 23, 113–138.
- Luo, A., Duchêne, D.A., Zhang, C., Zhu, C.D., & Ho, S.Y., 2020. A Simulation-Based Evaluation of Tip-Dating Under the Fossilized Birth–Death Process. *Systematic Biology*, 69 (2), 325–344. [doi:10.1093/sysbio/syz038](https://doi.org/10.1093/sysbio/syz038)
- Lydekker, R., 1896. *A Geographical History of Mammals*. Cambridge, University Press.
- Mänd, K., Muehlenbachs, K., McKellar, R.C., Wolfe, A.P., & Konhauser, K., 2018. Distinct origins for Rovno and Baltic ambers: Evidence from carbon and hydrogen stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 505, 265–273. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.06.004>
- Mao, Y.Y., Liang, K., Su, Y.T., Li, J.G., Rao, X., Zhang, H., Xia, F.Y., Fu, Y.Z., Cai, C.Y., & Huang, D.Y., 2018. Various amberground marine animals on Burmese amber with discussions on its age. *Palaeoentomology*, 1 (1), 91–103. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.1.1.11>
- Marshall, C.R., 2008. A simple method for bracketing absolute divergence times on molecular phylogenies using multiple fossil calibration points. *The American Naturalist*, 171 (6), 726–742.
- Massoni, R., 1992. *Christophe Colomb : Calvais, Corse, Génois*. Nouvelles Éditions Latines.
- Matschiner, M., 2019. Selective Sampling of Species and Fossils Influences Age Estimates Under the Fossilized Birth-Death Model. *Frontiers in Genetics*, 10, 1064.
- Matschiner, M., & Bouckaert, R., 2016. [A rough guide to CladeAge](#), 1–19.
- Matschiner, M., Musilová, Z., Barth, J.M., Starostová, Z., Salzburger, W., Steel, M., & Bouckaert, R., 2017. Bayesian phylogenetic estimation of clade ages supports trans-Atlantic dispersal of cichlid fishes. *Systematic Biology*, 66 (1), 3–22.
- Mayr, E., 1944. Wallace's Line in the light of recent 7. Oogeographical studies. *Quart. Rev. Bioi.*, 19, 1–14.
- Mayr, G., 1853. Beiträge zur Kenntniss der Ameisen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, 3, 101–114.

- Mayr, G., 1855. *Formicina austriaca*. Beschreibung der bisher im österreichischen Kaiserstaate aufgefundenen Ameisen, nebst Hinzufügung jener in Deutschland, in der Schweiz und in Italien vorkommenden Arten. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien, 5, 273–478.
- Mayr, G., 1861. Die europäischen Formiciden. Nach der analytischen Methode bearbeitet. Wien: C. Gerolds Sohn, 1–80.
- Mayr, G., 1865. Formicidae. In: Novara Expedition 1865. Reise der Österreichischen Fregatte "Novara" um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859. Zoologischer Theil. Bd. II. Abt. 1. Wien: K. Gerold's Sohn, 1–119.
- Mayr, G., 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins. Beiträge zur Naturkunde Preussens, 1, 1–102.
- Mayr, G., 1879. Beiträge zur Ameisen-Fauna Asiens. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 28, 645–686.
- McCoy, V.E., Boom, A., Kraemer, M.M.S., & Gabbott, S.E., 2017. The chemistry of American and African amber, copal, and resin from the genus *Hymenaea*. *Organic Geochemistry*, 113, 43–54.
- McKellar, R.C., & Wolfe, A.P., 2010. Canadian amber. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*, 96–113.
- McKellar, R.C., Glasier, J.R.N., Engel, M.S., 2013. A new trap-jawed ant (Hymenoptera: Formicidae: Haidomyrmecini) from Canadian Late Cretaceous amber. *The Canadian Entomologist*, 145, 454–465. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.23>
- Menozi, C., 1933. Description préliminaire d'une espèce nouvelle de fourmi constituant un genre nouveau. *Natuurhistorisch Maandblad*, 22, 146–147.
- Meredith, R.W., Janecka, J.E., Gatesy, J., Ryder, O.A., Fisher, C.A., Teeling, E.C., *et al.*, 2011. Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science*, 334, 521–524.
- Mertz, D.F., Renne, P.R., Wuttke, M., & Mödden, C., 2007. A numerically calibrated reference level (MP28) for the terrestrial mammal-based biozonation of the European Upper Oligocene. *International Journal of Earth Sciences*, 96 (2), 353–361. [10.1007/s00531-006-0094-6](https://doi.org/10.1007/s00531-006-0094-6)
- Meunier, F., 1915. Über einige fossile Insekten aus den Braunkohlenschichten (Aquitanien) von Rott (Siebengebirge). *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 67, 205–217.
- Meyer, K.J., 1988. The description of the interregional zonation of the Palaeogene (SP Zones 1–8) Subgroup palynology (Pollen and Spores). *Geologisches Jahrbuch*, 100, 288–294.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T., 2010. "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees". *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov. 2010, New Orleans, LA, 1–8.
- Mirarab, S., & Warnow, T., 2015. ASTRAL-II: coalescent-based species tree estimation with many hundreds of taxa and thousands of genes. *Bioinformatics*, 31 (12), i44–i52. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv234>

- Moffett, M.W., 1986a. Observations on *Lophomyrmex* Ants from Kalimantan, Java and Malaysia. *Malayan Nature Journal*, 39, 207–211.
- Moffett, M.W., 1986b. Behavior of the group-predatory ant *Proatta butteli* (Hymenoptera: Formicidae): An old world relative of the attine ants. *Insectes Sociaux*, 33 (4), 444–457.
- Mony, R., Kenne, M., Orivel, J., & Dejean A., 2002. Biology and ecology of pest ants of the genus *Melissotarsus* (Formicidae: Myrmicinae), with special reference to tropical fruit tree attacks. *Sociobiology*, 40 (3), 645–654.
- Mony, R., Fisher, B.L., Kenne, M., Tindo, M., & Dejean, A., 2007. Behavioral ecology of bark digging ants of the genus *Melissotarsus*. *Functional Ecosystems and Communities*, 1, 121–128.
- Moreau, C.S., 2009. Inferring ant evolution in the age of molecular data (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 12, 201–10
- Moreau, C.S., & Bell, C.D., 2013. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. *Evolution*, 67, 2240–2257.
- Moreau C.S., Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B., & Pierce, N.E., 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312, 101–104.
- Morlon, H., Lewitus, E., Condamine, F.L., *et al.*, 2015. RPANDA: an R package for macroevolutionary analyses on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 589–597.
- Müller, J., & Reisz, R.R., 2005. Four well-constrained calibration points from the vertebrate fossil record for molecular clock estimates. *BioEssays*, 27 (10), 1069–1075.
- Müller, N.F., & Bouckaert, R., 2019. "Coupled MCMC in BEAST 2." *bioRxiv*, 603514.
- Musilova, Z., Cortesi, F., Matschiner, M., Davies, W.I.L., Stieb, S.M., de Busserolles, F., *et al.*, 2019. Vision using multiple distinct rod opsins in deep-sea fishes. *Science*, 364, 588–592.
- Near, T.J., Dornburg, A., & Friedman, M., 2014. Phylogenetic relationships and timing of diversification in gonorynchiform fishes inferred using nuclear gene DNA sequences (Teleostei: Ostariophysi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80, 297–307.
- Nel, A., & Brasero, N., 2010. Oise amber - Chapitre 8. In: Penney, D., 2010. Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits. Siri Scientific Press.
- Nel, A., Perrault, G., Perrichot, V., Néraudeau, D., 2004a. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta*, 2 (1), 23–29.
- Nel, A., De Ploëg, G., Dejax, J., Dutheil, D., De Franceschi, *et al.*, 1999. Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7) : Le Quesnoy (Oise, France). Paris, *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 329, 65–72.
- Nel, A., De Ploëg, G., Milliet, J., Menier, J.-J., & Waller, A., 2004b. The French ambers: a general conspectus and the Lowermost Eocene amber deposit of Le Quesnoy in the Paris Basin. *Geologica Acta*, 2, 3–8.

- Nichols, J.D., Morris, R.W., Brownie, C., & Pollock, K.H., 1986. Sources of variation in extinction rates, turnover, and diversity of marine invertebrate families during the Paleozoic. *Paleobiology*, 12, 421–432.
- Nohra, Y.A., Perrichot, V., Jeanneau, L., Le Pollès, L., & Azar, D., 2015. Chemical characterization and botanical origin of French ambers. *Journal of Natural Products*, 78, 1284–1293.
- Novák, O., 1877. Fauna der Cyprisschiefer des Egerer Tertiärbeckens. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Abteilung I*, 76, 71–96.
- Oliphant, T.E., 2006. A guide to NumPy. USA: Trelgol Publishing, 1, 1–85.
- Ortega-Ariza, D., Franseen, E.K., Santos-Mercado, H., Ramírez-Martínez, W.R., & Core-Suárez, E.E., 2015. Strontium isotope stratigraphy for Oligocene-Miocene carbonate systems in Puerto Rico and the Dominican Republic: Implications for Caribbean processes affecting depositional history. *The Journal of Geology*, 123 (6), 539–560.
- Oster, G.F., & Wilson, E.O., 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Pacheco, J.A., & Mackay, W.P., 2013. The systematics and biology of the New World thief ants of the genus *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellen Press, Lewiston, New York. 1–501.
- Parham, J.F., Donoghue, P.C., Bell, C.J., Calway, T.D., Head, J.J., Holroyd, P.A., ... & Patané, J.S., 2012. Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology*, 61 (2), 346–359.
- Passera, L., & Aron, S., 2005. *Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution*. NRC Research Press.
- Passy, A., 1824. Note sur le succin de Noyers, Canton de Gisors, arrondissement des Andelys, Département de l'Eure. Note autographe, 1–2.
- Pavan, M., 1959. Attiva italiana per la lotta biologica con Formiche del Gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste. *Collona Verde*, 4, 1–79.
- Pearson, P.N., Ditchfield, P.W., Singano, J., Harcourt-Brown, K.G., Nicholas, C.J., *et al.*, 2001. Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs. *Nature*, 413, 481–487.
- Peeters, C., Foldi, I., Matile-Ferrero, D., & Fisher, B.L., 2017. A mutualism without honeydew: what benefits for *Melissotarsus emeryi* ants and armored scale insects (Diaspididae)? *PeerJ*, 5, e3599.
- Penney, D., 2008. *Dominican Amber Spiders: a comparative palaeontological-neontological approach to identification, faunistics, ecology and biogeography*. Siri Scientific Press.
- Penney, D., 2010. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press.
- Perkovsky, E.E., 2016. Tropical and holarctic ants in Late Eocene ambers. *Vestnik Zoologii*, 50, 111–122. [10.1515/vzoo-2016-0014](https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0014)
- Perkovsky, E.E., 2018. Only half of Rovno amber hymenopteran fauna is common with Baltic amber. *Vestnik Zoology*, 52, 353–360. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0037>

- Perkovsky, E.E., Zosimovich, V.Y., & Vlaskin, A.P., 2010. Rovno amber. In: Penney, D. (Ed.), Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits. Siri Scientific Press, Manchester, UK, 116–136.
- Perrichot, V., 2014. A new species of the Cretaceous ant *Zigrasimecia* based on the worker caste reveals placement of the genus in the Sphecomyrminae (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 19, 165–169.
- Perrichot, V., Wang, B., & Barden, P., 2020. New remarkable hell ants (Formicidae: Haidomyrmecinae stat. nov.) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. *Cretaceous Research*, 109 (104381), 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104381>
- Perrichot, V., Wang, B., & Engel, M.S., 2016. Extreme morphogenesis and ecological specialization among Cretaceous basal ants. *Current Biology*, 26 (11), 1468–1472. <https://10.1016/j.cub.2016.03.075>
- Perrichot, V., Lacau, S., Néraudeau, D., & Nel, A., 2008a. Fossil evidence for the early ant evolution. *Naturwissenschaften*, 95, 85–90.
- Perrichot, V., Nel, A., Néraudeau, D., Lacau, S., Guyot, T., 2008b. New fossil ants in French Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 95, 91–97.
- Perrichot, V., Boudinot, B., Chény, C., Cole, J., Jeanneau, L., & Schmidt, A.R., 2018. The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. In: 5th International Paleontological Congress, Paris, France. Abstract book, 23.
- Perrichot, V., Boudinot, B.E., Cole, J., Delhaye-Prat, V., Esnault, J., Goldman, Y., Nohra, Y.A., & Schmidt, A.R., 2016. African fossiliferous amber: a review. 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber, Edinburgh, 26 April – 1 May, 2016, Abstracts, 41.
- Peters, R.S., Krogmann, L., Mayer, C., Donath, A., Gunkel, S., Meusemann, K., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Petersen, M., Lanfear, R., Diez, P.A., Heraty, J., Kjer, K.M., Klopstein, S., Meier, R., Polidori, C., Schmitt, T., Liu, S., Zhou, X., Wappler, T., Rust, J., Misof, B., & Niehuis, O., 2017. Evolutionary history of the hymenoptera. *Current Biology*, 27 (7), 1013–1018.
- Pilgrim, E.M., von Dohlen, C.D., & Pitts, J.P., 2008. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. *Zoologica Scripta*, 37, 539–60.
- Poinar, G.O., 1991. *Hymenaea protera* sp. n. (Leguminosae, Caesalpinioideae) from Dominican amber has African affinities. *Experientia*, 47 (10), 1075–1082.
- Poinar, G.O., & Poinar, R., 1999. The amber forest: a reconstruction of a vanished world. Princeton University Press.
- Poinar, G., Archibald, B., & Brown, A., 1999. New amber deposit provides evidence of Early Paleogene extinctions, paleoclimates, and past distributions. *The Canadian Entomologist*, 131 (2), 171–177.
- Popov, S.V., Shcherba, I.G., Stolyarov, A.S., Gürs, K., Kovac, M., Krashennikov, V.A., Nagymarosy, A., Pinkhasov, B.I., Rögl, F., Rusu, A., 2004. Map 1 Late Eocene, Map 2 Early Oligocene, Map 3, Late Oligocene. In: Popov, S., Rögl, F., Rozanov, A.Y., Steininger, F.F., Shcherba, I.G., Kovac, M. (Eds)

- Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys 10 maps Late Eocene to Pliocene. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 250, 1–42.
- Price, S.L., Powell, S., Kronauer, D.J.C., Tran, L.A.P., Pierce, N.E., & Wayne, R.K., 2014. Renewed diversification is associated with new ecological opportunity in the Neotropical turtle ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 242–258.
- Pyron, R.A., 2011. Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology*, 60 (4), 466–481.
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rabeling, C., Brown, J.M., & Verhaagh, M., 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 14913–17.
- Rabosky, D.L., 2014. Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. *PLoS One*, 9, e89543.
- Rabosky, D.L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S.A., Sidlauskas, B., Chang, J., & Alfaro, M.E., 2013. Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications*, 4, 1958.
- Rabosky, D.L., Grudler, M., Anderson, C., Shi, J.J., Brown, J.W., Huang, H., & Larson, J.G., 2014. BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 701–707.
- Radchenko, A.G., 1997. Review of the ants of *scabriceps* group of the genus *Monomorium* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici (Warsaw)*, 46, 211–224.
- Radchenko, A.G., 2020. New Species of Extinct Ant Genus *Eocenomyrma* Dlussky et Radchenko (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) from the Baltic Amber. *Annales Zoologici*, 70, 1, 109–111.
- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2013a. *Bilobomyrma* new genus, a new extinct ant genus (Hymenoptera: Formicidae) from the late Eocene European ambers. *Journal of Paleontology*, 87 (6), 1060–1066.
- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2013b. *Vollenhovia kipyatkovi* sp. n., a new fossil ant species (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) from the Rovno amber (late Eocene). *Proceedings of the Russian Entomological Society, St. Petersburg*, 84 (2), 92–97.
- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2015. First record of fossil species of the genus *Tetramorium* (Hymenoptera, Formicidae). *Vestnik Zoologii*, 49 (4), 311–316.
- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2018a. Ants of the Genus *Fallomyrma* Dlussky et Radchenko (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) from Late Eocene European Ambers. *Paleontological Journal*, 52, 2, 155–163.

- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2018. Two new fossil species of the ant genus *Pristomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) from the Rovno and Bitterfeld ambers. *Annales Zoologici*, 68, 251–258. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2018.68.2.004>
- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2019. First record of the ant genus *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae) from the Late Eocene European ambers. *Annales Zoologici (Warsaw)*, 69, 417–421. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2019.69.2.008>
- Radchenko, A. G., & Elmes, G.W., 2003. A taxonomic revision of the socially parasitic *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Palaearctic region. *Annales Zoologici (Warsaw)*, 53, 217–243.
- Radchenko, A.G., & Elmes, G.W., 2010. *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Old World. *Fauna Mundi*, 3. Warsaw, Natura Optima Dux Foundation, 1–790.
- Radchenko, A.G., & Perkovsky, E.E., 2009. *Monomorium kugleri* n. sp., a new fossil ant species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) from the late Eocene Rovno amber (Ukraine). *Israel Journal of Entomology*, 39, 99–103.
- Radchenko, A.G., & Perkovsky, E.E., 2016. The ant *Aphaenogaster dluskyana* sp. nov. (Hymenoptera, Formicidae) from the Sakhalin amber — the earliest described species of an extant genus of Myrmicinae. *Paleontological Journal*, 50 (9), 936–946. <https://10.1134/S0031030116090136>
- Radchenko, A., Dlussky, G., & Elmes, G.W., 2007. The ants of the genus *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) from Baltic and Saxonian amber (Late Eocene). *Journal of Paleontology*, 81 (6), 1494–1501.
- Radchenko, A.G., Dlussky, G.M., & Gröhn, C., 2019. New extinct species of the ant genus *Carebara* (Hymenoptera: Formicidae) from the late Eocene European ambers. *Annales Zoologici (Warsaw)*, 69, 609–616. <https://10.3161/00034541ANZ2019.69.3.010>
- Ragazzi, E., & Roghi, G., 2014. Simeitite, the Sicilian amber, In: Kustatscher E., Roghi G., Bertini A., Miola A. (Eds.), *Palaeobotany of Italy*. Publication of the Museum of Nature South Tyrol, 9, 232–237.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M.A., 2018. Tracer v1.7, Available from <http://beast.community/tracer>
- Ree, R.H., & Smith, S.A., 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57, 4–14.
- Ree, R.H., Moore, B.R., Webb, C.O., & Donoghue, M.J., 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*, 59, 2299–2311.
- Rigato, F., 1994. Revision of the myrmicine ant genus *Lophomyrmex*, with a review of its taxonomic position (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 19, 47–60.
- Ritzkowski, S., 1997. K-Ar Altersbestimmungen der bernsteinführenden Sedimente des Samlandes (Palaeogen), Bezirk Kaliningrad. *Metalla*, 66 (1), 19–23.
- Ritzkowski, S., 1999. Das geologische Alter der bernsteinführenden Sedimente in Sambia (Bezirk Kaliningrad), bei Bitterfeld (Sachsen-Anhalt) und bei Helmstedt (SE-Niedersachsen). In: *Investigations into amber*. Proceedings of the International Interdisciplinary Symposium, 1997, 33–40.

- Ronquist, F., Klopstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D.L., & Rasnitsyn, A.P., 2012. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology*, 61 (6), 973–999.
- Rust, J., & Andersen, N.M., 1999. Giant ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125, 331–348.
- Rust, J., Singh, H., Rana, R.S., McCann, T., Singh, L., Anderson, K., Sarkar N., Nascimbene, P.C., Stebner, F., Thomas, J.C., Solórzano Kraemer, M.M., Williams, C.J., Engel, M.S., Sahni, A., & Grimaldi, D., 2010. Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 18360–18365. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007407107>
- Sadowski, E.M., Schmidt, A.R., Seyfullah L.J., & Kunzmann, L., 2017. Conifers of the « Baltic amber forest » and their palaeoecological significance. *Stapfia*, 106, 1–73.
- Sanderson, M.W., & Farr, T.H., 1960. Amber with insect and plant inclusions from the Dominican Republic. *Science*, 131 (3409), 1313–1313.
- Sanmartín, I., Enghoff, H., & Ronquist, F., 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73, 345–390. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01368.x>
- Santschi, F., 1910 (1909). Formicides nouveaux ou peu connus du Congo français. *Annales de la Société Entomologique de France*, 78, 349–400.
- Santschi, F., 1911. Nouvelles fourmis de Madagascar. *Revue Suisse de Zoologie*, 19, 117–134.
- Santschi, F., 1915. Nouvelles fourmis d'Afrique. *Annales de la Société Entomologique de France*, 84, 244–282.
- Santschi, F., 1923. Descriptions de nouveaux Formicides éthiopiens et notes diverses. I. *Revue Zoologique Africaine* (Brussels), 11, 259–295.
- Santschi, F., 1925. Révision des *Myrmicaria* d'Afrique. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 64 (1924), 133–176.
- Sarnat, E.M., 2006. *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) of the Fiji Islands. *Bishop Museum Occasional Papers*, 90, 9–42.
- Saunders, W.W., 1842 ("1841"). Descriptions of two hymenopterous insects from northern India. *Transactions of the Entomological Society of London*, 3, 57–58.
- Schmidt, C., 2013. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa*, 3647, 201–250.
- Schmidt, A.R., & Dörfelt, H., 2007. Evidence of Cenozoic Matoniaceae from Baltic and Bitterfeld amber. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 144, 145–156. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.07.009>

- Schmidt, A.R., Perrichot, V., Svojtka, M., Anderson, K.B., Belete, K.H., Bussert, R., Dorfelt, H., Jancke, S., Mohr, B., Mohrmann, E., *et al.*, 2010. Cretaceous African life captured in amber. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 107, 7329–7334.
- Schneider, S.A., Giliomee, J.H., Dooley, J.W., & Normark, B.B., 2013. Mutualism between armoured scale insects and ants: new species and observations on a unique trophobiosis (Hemiptera: Diaspididae; Hymenoptera: Formicidae: *Melissotarsus emeryi*). *Systematic Entomology*, 38, 805–817. <https://10.1111/syen.12033>
- Schödl, S., 1998. Taxonomic revision of Oriental *Meranoplus* F. Smith, 1853 (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. B, Botanik, Zoologie*, 100, 361–394.
- Schubnel, T., & Nel, A., 2019. New Paleogene mantises from the Oise amber and their evolutionary importance. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64 (4).
- Schultz, T.R., 2007. The fungus-growing ant genus *Apterostigma* in Dominican amber. In: Snelling R.R., Fisher B.L., & Ward P.S. (Eds), *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E.O. Wilson - 50 years of contributions*. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80, 425–436.
- Schultz, T.R., & Brady, S.G., 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 5435–5440.
- Scotese, C.R., 2001. Atlas of earth history. PALEOMAP project.
- Scotese, C.R., 2010. PALEOMAP Project. [online] <http://www.scotese.com/>
- Scudder, S.H., 1877. Appendix to Mr. George M. Dawson's report. The insects of the Tertiary beds at Quesnel. *Rep. Prog. of the Geological Survey of Canada, 1875-1876*, 266–280.
- Seifert, B., 1988. A taxonomic revision of the *Myrmica* species of Europe, Asia Minor, and Caucasia (Hymenoptera, Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 62, 1–75.
- Seifert, B., 2003. The ant genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) - a taxonomic revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi*, and *C. minutior* species groups. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. B, Botanik, Zoologie*, 104, 203–338.
- Sharaf, M.R., & Aldawood, A.S., 2019. Review of the ant genus *Meranoplus* Smith, 1853 (Hymenoptera: Formicidae) in the Arabian Peninsula with description of a new species *M. mosalahi* sp. n. from Oman. *PeerJ*, 7, e6287.
- Sharaf, M.R., Al Dhafer, H.M., & Aldawood, A.S., 2014. First record of the myrmicine ant genus *Meranoplus* Smith, 1853 (Hymenoptera: Formicidae) from the Arabian Peninsula with description of a new species and notes on the zoogeography of southwestern Kingdom Saudi Arabia. *PLoS One*, 9 (11), e111298.

- Sharaf, M.R., Al Dhafer, H.M., Aldawood, A.S., & Garcia, F.H., 2018. Ants of the *Monomorium* monomorium species-group (Hymenoptera: Formicidae) in the Arabian Peninsula with description of a new species from southwestern Saudi Arabia. *PeerJ*, 6, e4277.
- Sharaf, M.R., Fisher, B.L., Collingwood, C.A., & Aldawood, S.A., 2017a. Ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of the Socotra Archipelago (Yemen): zoogeography, distribution and description of a new species. *Journal of Natural History*, 51 (5-6), 317–378. <https://10.1080/00222933.2016.1271157>
- Sharaf, M.R., Akbar, S.A., Al Dhafer, H.M., El-Gharbawy, A., & Aldawood, A.S., 2017b. Taxonomy of the myrmicine ant genus *Temnothorax* Mayr, 1861 (Formicidae: Myrmicinae) in the Arabian Peninsula. *European Journal of Taxonomy*, 280.
- Sharaf, M.R., Salman, S., Al Dhafer, H.M., Akbar, S.A., & Abdel-Dayem, M.S., 2016. Taxonomy and distribution of the genus *Trichomyrmex* Mayr, 1865 (Hymenoptera: Formicidae) in the Arabian Peninsula, with the description of two new species. *European Journal of Taxonomy* 246, 1–36. <https://10.5852/ejt.2016.246>
- Shi, G., & Li, H., 2010. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 599–606. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.08.001>
- Shi, G., Jacques, F.M.B., & Li, H., 2014a. Winged fruits of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Miocene of Southeast China: Evidence for the northward extension of dipterocarps during the Mid-Miocene Climatic Optimum. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 200, 97–107.
- Shi, G., Dutta, S., Paul, S., Wang, B., & Jacques, F.M.B., 2014b. Terpenoid compositions and botanical origins of Late Cretaceous and Miocene amber from China. *PLoS One*, 9 (10), 1–8.
- Silvestro, D., Salamin, N., & Schnitzler, J., 2014. PyRate: a new program to estimate speciation and extinction rates from incomplete fossil data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1126–1131.
- Simpson, G.G., 1977. Too Many Lines; The Limits of the Oriental and Australian Zoogeographic Regions. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 121, 2, 107–120.
- Slater, G.J., 2013. Phylogenetic evidence for a shift in the mode of mammalian body size evolution at the Cretaceous-Palaeogene boundary. *Methods in Ecology and Evolution*, 4 (8), 734–744.
- Smith, F., 1853 ("1854"). Monograph of the genus *Cryptocerus*, belonging to the group Cryptoceridae - family Myrmicidae - division Hymenoptera Heterogyna. *Transactions of the Entomological Society of London*, 2 (2), 213–228.
- Smith, F., 1857. Catalogue of the hymenopterous insects collected at Sarawak, Borneo; Mount Ophir, Malacca; and at Singapore, by A. R. Wallace. [part]. *Journal and Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, 2, 42–88.
- Smith, F., 1860. Descriptions of new genera and species of exotic Hymenoptera. *Journal of Entomology*, 1, 65–84.
- Solomon, S.E., Rabeling, C., Sosa-Calvo, J., Lopes, C.T., Rodrigues, A., Vasconcelos, H.L., Bacci, M., Jr, Mueller, U.G., & Schultz, T.R., 2019. The molecular phylogenetics of *Trachymyrmex* Forel ants and

- their fungal cultivars provide insights into the origin and coevolutionary history of ‘higher-attine’ ant agriculture. *Systematic Entomology*, 44, 939–956. [10.1111/syen.12370](https://doi.org/10.1111/syen.12370)
- Solórzano Kraemer, M.M., 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung A*, 1–133.
- Sontag, E., 2003. Animal inclusions in a sample of unselected Baltic amber. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46, 431–440.
- Sparks, K.S., Andersen, A.N., & Austin, A.D., 2019. A multi-gene phylogeny of Australian *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) results in reinterpretation of the genus and resurrection of *Chelaner* Emery. *Invertebrate Systematics*, 33, 225–236. <https://doi.org/10.1071/IS16080>
- Spicer, R.A., Valdes, P.J., Spicer, T.E.V., Craggs, H.J., Srivastava, G., Mehrotra, R.C., & Yang, J., 2009. New developments in CLAMP: calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283 (1-2), 91–98.
- Stadler, T., 2010. Sampling-through-time in birth-death trees. *Journal of Theoretical Biology*, 267, 396–404.
- Stadler, T., Gavryushkina, A., Warnock, R.C., Drummond, A.J., & Heath, T.A., 2018. The fossilized birth-death model for the analysis of stratigraphic range data under different speciation modes. *Journal of Theoretical Biology*, 447, 41–55.
- Standke, G., 2008. Bitterfelder Bernstein gleich Baltischer Bernstein? – Eine geologische Raum- Zeit-Betrachtung und genetische Schlußfolgerungen. *Exkursionsführer und Veröffentlichungen der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*, 236, 11–33.
- Starrfelt, J., & Liow, L.H., 2016. How many dinosaur species were there? Fossil bias and true richness estimated using a Poisson sampling model. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371 (1691), 20150219. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0219>
- Suchard, M.A., & Rambaut, A., 2009. Many-core algorithms for statistical phylogenetics. *Bioinformatics*, 25 (11), 1370–1376.
- Szwedo, J., 2011. *Ordralfabetix sirophatanis* gen. et sp. n.—the first Lophopidae from the Lowermost Eocene Oise amber, Paris Basin, France (Hemiptera: Fulgoromorpha). *Zootaxa*, 2822 (1), 52–60.
- Szwedo, J., & Sontag, E., 2013. The flies (Diptera) say that amber from the Gulf of Gdańsk, Bitterfeld and Rovno is the same Baltic amber. *Polish Journal of Entomology*, 82, 379–388. <https://doi.org/10.2478/pjen-2013-0001>
- Théobald, N., 1937a. Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. *Mémoires de la Société des Sciences de Nancy*, 2, 1–473.
- Théobald, N., 1937b. Notes complémentaires sur les insectes fossiles oligocènes des gypses d'Aix-en-Provence. *Bulletin Mensuel de la Société des Sciences de Nancy*, 5 (6), 157–178.
- Tolkanitz, V.I., & Perkovsky, E.E., 2018. First record of the Late Eocene ichneumon fly *Rasnitsynites tarsalis* Kasparyan (Ichneumonidae, Townesitinae) in Ukraine confirms correlation of the Upper Eocene lagerstätten. *Paleontological Journal*, 52, 31–34. <https://doi.org/10.1134/S0031030118010136>

- Tsujimoto, T., 2015. Focus stacking image processing apparatus, imaging system, and image processing system. U.S. Patent No 9, 224, 193, 29.
- Van Rossum, G., & Drake, F.L., 2009. Python 3 Reference Manual. Scotts Valley, CA: CreateSpace.
- Van Rossum, G., & Drake, F.L., 1995. Python tutorial. Centrum voor Wiskunde en Informatica Amsterdam, The Netherlands.
- Viehmeyer, H., 1912. Ameisen aus Deutsch Neuguinea gesammelt von Dr. O. Schlaginhaufen. Nebst einem Verzeichnisse der papuanischen Arten. Abhandlungen und Berichte des Königlichen Zoologischen und Anthropologische-Ethnographischen Museums zu Dresden, 14,1–26.
- Vierbergen, G., & Scheven, J., 1995. Nine new species and a new genus of Dominican amber ants of the tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae). Creation Research Society Quarterly, 32 (3), 158–170.
- Virtanen, P., Gommers, R., Oliphant, T.E., Haberland, M., Reddy, T., Cournapeau, D., ... & van der Walt, S.J., 2020. SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. Nature methods, 17 (3), 261–272.
- Wallace, A.R., 1860. On the zoological geography of the Malay Archipelago. Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London, 4, 172–184.
- Wang, B., Shi, G., Xu, C., Spicer, R., Perrichot, V., Schmidt, A.R., Feldberg, K., Heinrichs, J., Chény, C., Pang, H., Liu, X., Zhang, F., Wang, X., Solórzano Kraemer, M.M., Heads, S., Sadowski, E.-M., Szwed, J., Azar, D., Liu, Y., Nel, A., Zhang, Q., Luo, C., Yu, T., Zheng, D., Zhang, H., & Engel, M.S. A middle Miocene tropical rainforest biome in Southeast China. In preparation.
- Wang, W.Y., Yong, G.W.J., & Jaitrong, W., 2018b. The ant genus *Rhopalomastix* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) in Southeast Asia, with descriptions of four new species from Singapore based on morphology and DNA barcoding. Zootaxa, 4532, 301–340.
- Wang, Z., Sun, B., Jin, P., Deng, P., Chen, J., & Sun, F., 2017. A new species of *Macaranga* from the middle Miocene of Fujian, China and its significance. Historical Biology, 29 (6), 743–754. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1236374>
- Wang, Z., Sun, F., Xie, S., Wang, J., Li, Y., Dong, J., Sun, M., & Sun, B., 2018a. A new species of *Garcinia* (Clusiaceae) from the middle Miocene of Fujian, China, and a phytogeographic analysis. Geological Journal, 1–14.
- Ward, P.S., 2014. The phylogeny and evolution of ants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45, 23–43.
- Ward, P.S., & Brady, S.G., 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). Invertebrate Systematics, 17, 361–386.
- Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L., & Schultz, T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). Systematic Entomology, 40, 61–81. <https://doi.org/10.1111/syen.12090>
- Wardlaw, J.C. & Elmes, G.W., 1998. Variability in oviposition by workers of six species of *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux, 45, 369–384.

- Weber, M., 1902. Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Jena: Gustav Fischer, 1–46.
- Weber, N.A., 1941. Four new genera of Ethiopian and Neotropical Formicidae. *Annals of the Entomological Society of America*, 34, 183–194.
- Weitschat, W., & Wichard, W., 2010. Baltic amber. In: Penney, D. (Ed.), *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, 80–115.
- Wellenstein, G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Pflanzenkr.*, 59, 430–451.
- Wen, J., Nie, Z.L., & Ickert-Bond, S.M., 2016. Intercontinental disjunctions between eastern Asia and western North America in vascular plants highlight the biogeographic importance of the Bering land bridge from late Cretaceous to Neogene. *Journal of Systematics and Evolution*, 54 (5), 469–490.
- Westwood, J.O., 1839. An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. Volume 2. Part XI. London, Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, 193–224.
- Westwood, J.O., 1840. Observations on the genus *Typhlopone*, with descriptions of several exotic species of ants. *Annals and Magazine of Natural History*, 6, 81–89.
- Wetterer, J.K., 2009. Worldwide spread of the destroyer ant, *Monomorium destructor* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 12, 97–108.
- Wetterer, J.K., 2010. Worldwide spread of the flower ant, *Monomorium floricola* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 13, 19–27.
- Wetterer, J.K., & Sharaf, M.R., 2017. Worldwide Distribution of *Syllophopsis sechellensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, 100 (2), 281–285. <https://doi.org/10.1653/024.100.0224>
- Wheeler, W.M., 1905. The ants of the Bahamas, with a list of the known West Indian species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 21, 79–135.
- Wheeler, W.M., 1915 ("1914"). The ants of the Baltic Amber. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 55, 1–142.
- Wheeler, W.M., 1928. *The Social Insects: Their Origin and Evolution*. New York: Harcourt, Brace.
- Wheeler, W.M., 1929. The ant genus *Rhopalomastix*. *Psyche* (Cambridge), 36, 95–101.
- Wichard, W., & Weitschat, W., 2005. *Im Bernsteinwald*. Gerstenberg Verlag, 1–168.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113, 1–201.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press.
- Wilson E.O., 1985a. Ants from the Cretaceous and Eocene amber of North America. *Psyche*, 92 (2-3), 205–216.
- Wilson, E.O., 1985b. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna: evidence from the Dominican amber. *Science*, 229 (4710), 265–267.

- Wilson, E.O., 1985c. Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 1. Two new myrmicine genera and an aberrant *Pheidole*. *Psyche* (Cambridge) 92, 1–9.
- Wilson, E.O., 1988. The biogeography of the West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae) *Zoogeography of Caribbean Insects* (ed. by J.K. Liebherr), 214–230. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Wilson, E.O., Brown, W.L. Jr., 1967. [Untitled. Descriptions of new taxa: Sphecomyrminae Wilson and Brown, new subfamily; Sphecomyrma Wilson and Brown, new genus; Sphecomyrma freyi Wilson and Brown, new species.]. In: Wilson, E. O.; Carpenter, F. M.; Brown, W. L., Jr. 1967. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily. *Psyche* (Cambridge), 74, 1–19 (6–10).
- Wilson, E.O., & Hölldobler, B., 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 7411–14.
- Wilson, E.O., & Taylor, R.W., 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Insects Monograph*, 14, 1–109.
- Wilson, E.O., Carpenter, F.M., Brown, W.L. Jr., 1967. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily. *Psyche*, 74 (1), 1–19.
- Wilson, J.S., von Dohlen, C.D., Forister, M.L., & Pitts, J.P., 2013. Family-level divergences in the stinging wasps (Hymenoptera: Aculeata), with correlations to angiosperm diversification. *Journal of Evolutionary Biology*, 40, 101–7.
- Wimmer, R., Pester, L., & Eissmann, L., 2008. Geologie der Bitterfelder Bernsteinlagerstätte unter Berücksichtigung neuer Erkenntnisse. *Exkursionsführer und Veröffentlichungen der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*, 236, 34–45.
- Wolfe, A.P., McKellar, R.C., Tappert, R., Sodhi, R.N.S., & Muehlenbachs, K., 2016. Bitterfeld amber is not Baltic amber: three geochemical tests and further constraints on the botanical affinities and succinitee. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 225, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.11.002>
- Wood, H.M., Matzke, N.J., Gillespie, R.G., & Griswold, C.E., 2013. Treating fossils as terminal taxa in divergence time estimation reveals ancient vicariance patterns in the palpimanoid spiders. *Systematic Biology*, 62 (2), 264–284.
- Wu, J., & Xiao, G., 1989. A new species of the genus *Vollenhovia* from China (Hymenoptera: Formicidae). *Entomotaxonomia*, 11, 239–241.
- Yahya, B.E., & Yamane, S., 2006. Nesting biology of a tropical myrmicine ant, *Myrmicaria arachnoides* (Formicidae), in West Java, Indonesia. *Journal of Hymenopteran Research*, 15 (2), 307–316.
- Yang, Y.K., Wu, J.K., & Gong, Z.N., 2002. A taxonomic research of the DipteroCarpaceae in China (III). *Chinese Wild Plant Resources*, 21 (3), 1–7 (in Chinese).
- Yang, Z., & Rannala, B., 2006. Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. *Molecular Biology and Evolution*, 23, 212–226.
- Yong, G., Matile-Ferrero, D., & Peeters, C., 2019. *Rhopalomastix* is only the second ant genus known to live with armoured scale insects (Diaspididae). *Insectes Sociaux*, 66 (2), 273–282.

- Yu, T.T., Kelly, R., Mu, L., Ross, A., Kennedy, J., Broly, P., Xia, F.Y., Zhang, H.C., Wang, B., & Dilcher, D., 2019. An ammonite trapped in Burmese amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 116 (23), 11345–11350. <https://doi.org/10.1073/pnas.1821292116>
- Zettel, H., Laciny, A., Balàka, P., & General, D.E.M., 2018. On the taxonomy of *Myrmicaria* Saunders, 1842 (Hymenoptera: Formicidae) in the Philippines. *Raffles Bulletin of Zoology*, 66, 610–623.
- Zhang, C., Stadler, T., Klopstein, S., Heath, T.A., & Ronquist, F., 2016. Total-evidence dating under the fossilized birth–death process. *Systematic Biology*, 65 (2), 228–249. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv080>
- Zhang, J., 1989. Fossil insects from Shanwang, Shandong, China. Shandong Science and Technology Publishing House, Jinan, China, 1–459. [in Chinese, with English summary].
- Zheng, Y., 1984. *Marginipollis* (Lecythidaceae) from the upper Tertiary Fotan group in southern Fujian. *Acta Palaeontologica Sinica*, 23, 764–767 (in Chinese with English abstract).
- Zheng, Y., & Wang, W., 1994. Sequence of Miocene Fotan group in SE Fujian and its palynoassemblages. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33, 200–216. (in Chinese with English abstract).
- Zheng, D., Shi, G., Hemming, S.R., Zhang, H., Wang, W., Wang, B., & Chang, S.C., 2019. Age constraints on a Neogene tropical rainforest in China and its relation to the Middle Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 518, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.019>
- Zheng, D., Chang, S.C., Perrichot, V., Dutta, S., Rudra, A., Mu, L., ... & Wong, J., 2018. A Late Cretaceous amber biota from central Myanmar. *Nature communications*, 9 (1), 1–6.
- Zwickl, D.J., 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. PhD dissertation, The University of Texas, Austin, Texas.

Taxonomie, phylogénie et biogéographie des fourmis Myrmicinae Apports des fossiles cénozoïques

Mots clés : Formicidae / Myrmicinae / Taxonomie / Phylogénie / Biogéographie / Cénozoïque

Résumé : Avec plus de 7000 espèces, les fourmis Myrmicinae constituent l'un des plus grands succès écologiques de l'histoire. Pourtant, leur histoire évolutive reste mal comprise. Le présent travail tente de retracer l'évolution du groupe, par l'étude taxonomique des récentes découvertes de myrmicinae fossiles (ambre éocène de l'Oise,ambre miocène de Zhangpu et d'Éthiopie), pour les utiliser comme nouveaux points de calibration. L'approche combine les plus récents outils permettant de mieux considérer les données paléontologiques (taux de diversification, d'échantillonnage, etc.), et leur intégration dans l'analyse phylogénétique (modèle FBD, CladeAge). L'effet des diverses modalités de calibration (calibration à la racine, du groupe-couronne ou à l'origine, modèles de distribution, node-dating vs. tip-dating) sur les estimations des temps de divergence est également testé et discuté.

Enfin, l'histoire biogéographique est revue à l'aune des nouvelles occurrences et des résultats phylogénétiques. Le groupe serait apparu dans le Nouveau Monde au Crétacé Supérieur (85-95 Ma), sans toutefois montrer une appartenance plus marquée au Néarctique ou au Néotropique. Les grandes lignées se seraient ensuite rapidement dispersées, en particulier à l'Éocène à travers l'Antarctique, la Bérिंगie et le Greenland. L'extension des latitudes tropicales à la suite d'événements hyperthermiques (ETM, MECO) auraient permis des dispersions successives entre Nouveau et Ancien Monde, et expliquent la disparité des distributions actuelles, où les lignées basales sont respectivement restreintes au Néarctique-Paléarctique et au Nouveau Monde, tandis que les lignées plus dérivées montrent des distributions plus larges mais plus hétérogènes.

Taxonomy, phylogeny and biogeography of myrmicine ants Insight from Cenozoic fossils

Keywords: Formicidae / Myrmicinae / Taxonomy / Phylogeny / Biogeography / Cenozoic

Abstract: With more than 7000 species, the myrmicine ants constitute one of the greatest ecological success stories. Yet, their evolutionary history remains poorly understood. The present work attempts to trace their evolution through the taxonomic study of recent discoveries of fossil myrmicinae (Eocene Oise amber, Miocene Zhangpu and Ethiopian amber), in order to use them as new calibration points. The approach combines the most recent data-processing tools that allow a better consideration of palaeontological data (diversification, sampling rate, etc.), and their integration into phylogenetic analysis (FBD model, CladeAge). The effect of various calibration modes (root node calibration, crown- or stem- calibration, distribution models, node-dating vs. tip-dating) on divergence dating estimates is also tested and discussed.

Finally, the biogeographical history is reviewed in the light of new occurrences and phylogenetic results. The group would have appeared in the New World during Upper Cretaceous (85-95 Ma), but without clearly indicating a stronger affiliation to Nearctic or Neotropic. The major lineages would have quickly spread out across the globe, particularly during Eocene through Antarctica, Beringia and Greenland. The extension of tropical latitudes following hyperthermal events (ETM, MECO) would have led to successive dispersions between New World and Old World, and would explain the apparent disparity of actual distributions. The basal lineages are respectively restricted to the Nearctic-Paleartic and the New World, while the more derived lineages show wider but also more heterogeneous distributions.

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Par

Cédric CHÉNY

ÉCOLE DOCTORALE N° 600

École doctorale Écologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation

Spécialité : Paléontologie

Taxonomie, phylogénie et biogéographie des fourmis Myrmicines

Apports des fossiles cénozoïques

Tome 2

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 17.12.2020

Unité de recherche : UMR 6118 Géosciences, Université Rennes 1, France

Équipe : Biodiversité : Interactions, Préservation, Evolution (BIPE)

Rapporteurs :

Dany AZAR Professeur d'Université (HDR) – Université du Liban, Fanar-El Matn, Liban
Frédéric LEGENDRE Maître de conférences (HDR) – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

Composition du Jury :

Président :

Didier NÉRAUDEAU Professeur d'Université – Université Rennes 1, Rennes, France

Examineurs :

Bonnie BLAIMER Chercheur – Museum für Naturkunde, Berlin, Allemagne
André NEL Professeur d'Université – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France
Mónica SOLÓRZANO-KRAEMER Chercheur – Senckenberg Research Institute, Francfort, Allemagne

Direction de thèse :

Vincent PERRICHOT Maître de conférences (HDR) – Université Rennes 1, Rennes, France
Bo WANG (codirecteur) Professeur d'Université – Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Nankin, Chine

Tome 2

Annexe

Liste des annexes

Annexe A

Annexe B — Manuscrits en cours de finalisation avant soumission

Annexe B1. Chény C., Jouault, C., Wang, B., & Perrichot, V. [*Fallomyrma*]. The fossil record of the myrmicine ant *Fallomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) from Baltic amber (Gdańsk Bay and Samland Peninsula, Kaliningrad): description of a new morphospecies and its palaeobiogeographic implication. In preparation.

Annexe B2. Chény, C., Wang, B., Gotzek, D., & Perrichot, V., [*Solenopsis*]. The myrmicine ant *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) in Dominican amber: description of new fossil species. In preparation.

Annexe B3. Chény, C., Wang, B., Perrichot, V., & Nel, A., [*Tetramorium*]. The oldest record of the myrmicine ant *Tetramorium* (Hymenoptera: Formicidae): a new fossil species from the Eocene French amber. In preparation.

Annexe B4. Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B. [*Trichomyrmex*]. The myrmicine ant *Trichomyrmex* (Hymenoptera Formicinae) in Ethiopian amber: a new fossil record. In preparation.

Annexe B5. Chény, C., Khalife, A., Peeters, C., Bouju V., Wang, B., & Perrichot, V., [*Melisso-Rhopalo*]. When *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* met in Miocene Ethiopian amber: insights in the adaptive radiation of a highly derived lineage of tunneling ants. In preparation.

Annexe B6. Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B. [*Proatta*]. First fossil record of the myrmicine ant *Proatta* (Hymenoptera: Formicidae) and description of a new morphospecies from Miocene Zhangpu amber, Fujian, China. In preparation.

Annexe B7. Chény, C., Perrichot, V., & Wang, B. [*Lordomyrma*]. First fossil record of the myrmicine ant *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) in the Miocene Zhangpu amber of China: phylogenetic and biogeographic implications. In preparation.

Annexe C — Paramètres d'importation (BEAST2)

N.B. 1 : La numérotation pour chacune des sections (A-C), et chacun des manuscrits (Annexe B) est indépendante.

N.B. 2 : La rédaction des manuscrits (Annexe B) est en cours. Des passages peuvent donc demeurer manquants.

Annexe A

Tableau A1. Registre fossile du « Big Four » au cours du Cénozoïque, par sous-famille et pour chaque Série (et sous-division) stratigraphique, au début du travail de thèse (2017). A) richesse spécifique ; B) abondance relative ; C) abondance relative rapportée à l'intégralité du Cénozoïque.

A. Absolute Richness	Paleocene (66-56 Ma)	Early Eocene [56-48 Ma]	Middle Eocene [48-38 Ma]	Late Eocene [38-34 Ma]	Global Eocene (56-34 Ma)	Oligocene (34-23 Ma)	Lower Miocene (23-14 Ma)	Upper Miocene (14-5 Ma)	Global Miocene (23-5 Ma)	Pliocene - Present (5-0 Ma)	Total (/Subfamily)
Myrmicinae	0	11	6	59	76	14	63	13	76	1	167
Formicinae	0	19	13	64	96	22	45	30	75	5	198
Ponerinae	0	6	25	18	49	7	30	3	33	2	91
Dolichoderinae	0	0	11	60	71	10	47	7	54	0	135
Others	1	17	20	36	73	4	40	0	40	0	118
Total (/Epoch)	1	53	75	237	365	57	225	53	278	8	709
B. Relative proportions	Paleocene	Early Eocene	Middle Eocene	Late Eocene	Global Eocene	Oligocene	Lower Miocene	Upper Miocene	Global Miocene	Pliocene - Present	Total (/Subfamily)
Myrmicinae	0.0	20.8	8.0	24.9	20.8	24.6	28.0	24.5	27.3	12.5	23.6
Formicinae	0.0	35.8	17.3	27.0	26.3	38.6	20.0	56.6	27.0	62.5	27.9
Ponerinae	0.0	11.3	33.3	7.6	13.4	12.3	13.3	5.7	11.9	25.0	12.8
Dolichoderinae	0.0	0.0	14.7	25.3	19.5	17.5	20.9	13.2	19.4	0.0	19.0
Others	0.0	32.1	26.7	15.2	20.0	7.0	17.8	0.0	14.4	0.0	16.6
Total (/Epoch)	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
C. Absolute richness/total ants	Paleocene	Early Eocene	Middle Eocene	Late Eocene	Global Eocene	Oligocene	Lower Miocene	Upper Miocene	Global Miocene	Pliocene - Present	Total (/Subfamily)
Myrmicinae	0.0	1.6	0.8	8.3	10.7	2.0	8.9	1.8	10.7	0.1	23.6
Formicinae	0.0	2.7	1.8	9.0	13.5	3.1	6.3	4.2	10.6	0.7	27.9
Ponerinae	0.0	0.8	3.5	2.5	6.9	1.0	4.2	0.4	4.7	0.3	12.8
Dolichoderinae	0.0	0.0	1.6	8.5	10.0	1.4	6.6	1.0	7.6	0.0	19.0
Others	0.1	2.4	2.8	5.1	10.3	0.6	5.6	0.0	5.6	0.0	16.6
Total (/Epoch)	0.1	7.5	10.6	33.4	51.5	8.0	31.7	7.5	39.2	1.1	100.0

Tableau A2. Base de données des occurrences fossiles myrmicines par Étage Chronostratigraphique pour l'analyse TRiPS. Les données ont été compilées à partir de Bolton (2020) (données accessibles via la plateforme Antweb) et du registre de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>).

Taxa	TRiPS Database. Chény. C. 2020. Species by interval Analysed 967 observations belonging to 234 species In red: uncertain age, could be different from the personal data (Antweb vs. PBDB)															
	Gelasian 2,58-1,80	Zanclean-Piacenzian 5,333-2,58	Messinian 7,246-5,333	Tortonian 11,63-7,246	Serravallian 13,82-11,63	Langhian 15,97-13,82	Burdigalian 20,44-15,97	Aquitanian 23,03-20,44	Chattian 27,82-23,03	Rupelian 33,9-27,82	Priabonian 37,8-33,9	Bartonian 41,2-37,8	Lutetian 47,8-41,2	Ypresian 56-47,8	Danian-Thanetian 66-56	Total 66-1,80
Acanthognathus poinari	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Agastomyrma laticeps	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Aphaenogaster amphioceanica	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster antiqua	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster archaica	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster dluskyana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Aphaenogaster donisthorpei	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Aphaenogaster mayri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	9
Aphaenogaster mersa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Aphaenogaster oligocenica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Aphaenogaster praerelicta	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster sommerfeldti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
Apterostigma electropilosum	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Apterostigma eowilsoni	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Biamomyrma lata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Biamomyrma rugosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Biamomyrma zherikhini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Bilobomyrma baltica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Bilobomyrma ukrainica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Boltonidris mirabilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Carebara antiqua	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	5
Carebara bohémica	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Carebara groehni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Carebara kutschéri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1

Carebara nitida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Carebara rugiceps	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Carebara schosnicensis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Carebara sophiae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Carebara thoralis	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Carebara ucrainica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Cataulacus planiceps	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cataulacus plebeius	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cataulacus silvestrii	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalomyrmex rotundatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Cephalotes alveolatus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes bloosi	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes brevispinus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes caribicus	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Cephalotes dieteri	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes hispaniolicus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes integerrimus	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Cephalotes jansei	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Cephalotes maya	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes obscurus	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Cephalotes olmecus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes poinari	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes serratus	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Cephalotes squamosus	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Cephalotes sucinus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes ventriosus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
(is it a myrmicine?) Cephites fragilis	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
(is it a myrmicine?) Cephites oeningensis	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Crematogaster aurora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Crematogaster praecursor	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Crematogaster primitiva	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Cyphomyrmex maya	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cyphomyrmex taino	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Electromyrmex klebsi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Electromyrmex wheeleri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2

Enneamerus costatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Enneamerus reticulatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	6
Eocnidris crassa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Eocenomyrma breviscapa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eocenomyrma electrina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eocenomyrma elegantula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eocenomyrma groehni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eocenomyrma orthospina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Eocenomyrma rugosostriata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	7
Eocenomyrma ukrainica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eomyrmex guchengziensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Fallomyrma anodonta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Fallomyrma marginata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Fallomyrma robusta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Fallomyrma transversa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
Hypopomyrmex bombiccii	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Ilemomyrmex caecus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lonchomyrmex freyeri	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lonchomyrmex nigritus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Melissotarsus ethiopiensis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Messor sculpturatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	6
Miosolenopsis fossilis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Monomorium kugleri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Monomorium mayrianum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
Monomorium pilipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Myrmecites dubius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myrmecites latus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Myrmecites major	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myrmecites pusillus	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Myrmecites rotundiceps	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Myrmecites sibiricus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myrmica eocena	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myrmica intermedia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myrmica longispinosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myrmica paradoxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1

Myrmica rudis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
Nesomyrmex caritatis	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Nesomyrmex dominicanus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Oxydris antillana	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Parameranoplus primaevus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster avita	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster dumetorum	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster hooleyana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster jurinei	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Paraphaenogaster lapidescens	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster maculata	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Paraphaenogaster maculipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Paraphaenogaster microphthalmus	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Paraphaenogaster paludosa	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster pannonica	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster shanwangensis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster tertiaria	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Pheidole anticua	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
(extant!) Pheidole pallidula	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Pheidole primigenia	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Pheidole tertiaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Pheidole tethepa	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Plesiomyrmex tubulatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Podomyrma mayri	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Pogonomyrmex fossilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Pristomyrmex archaios	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Pristomyrmex elmesi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Pristomyrmex rasnitsyni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Proleptothorax primitivus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Protomyrmica atavia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Solenopsis alena	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Solenopsis atavinus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Solenopsis blanda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4
Solenopsis foersteri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Solenopsis maxima	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2

Solenopsis moesta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Solenopsis privata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Solenopsis superba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	7
Solenopsis valida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3
Solenopsites abdita	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Solenopsites minutus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Solenopsites rossi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Stenamma berendti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Stigmomyrmex rugulosus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Stigmomyrmex venustus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
Stiphromyrmex robustus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
Strumigenys electrina	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Strumigenys pilosula	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Strumigenys poinari	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Strumigenys schleeorum	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Temnothorax glaesarius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Temnothorax gracilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Temnothorax hystriculus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Temnothorax longaevus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Temnothorax petiolata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Temnothorax placivus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Temnothorax praecreolus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tetramorium kulickae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Tetramorium paraarmatum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Thanacomyrmex hoffeinsorum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Trachymyrmex primaevus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Vollenhovia beyrichi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
Vollenhovia prisca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Zhangidris atopogaster	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster avita	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster dumetora	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster enspelensis	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster lapidescens	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster longaeva	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster maculata	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2

Aphaenogaster maculipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Aphaenogaster paludosa	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster pannonica	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster shanwangensis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Brachytarsites dongzhouheensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Cardiocondyla Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Carebara Ethiopian sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0		1	0	0	0	0	0	0	0	1
Carebara Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	150	0	0	0	0	0	0	0	0	150
Carebara Zhangpu sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	50
Cataulacus Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Cephalotes Mexican sp.1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Cephalotes Dominican sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Clavipetiola asiatica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Crematogaster Mexican sp.1	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	7
Crematogaster Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Crematogaster Zhangpu sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	16
Crematogaster Zhangpu sp.3 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Crematogaster Zhangpu sp.4 [unpublished]	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Crematogaster Zhangpu sp.5 [unpublished]	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Crematogaster Zhangpu sp.6 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Crematogaster Dominican sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Fallomyrma Baltic sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
Fushunomyrmex liaoningensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Gauromyrmex Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Goniomma poschmanni	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2

Lophomyrmex Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29
Lophomyrmex Zhangpu sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Lophomyrmex Zhangpu sp.3 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lordomyrma Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Melissotarsus Ethiopian sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Meranoplus Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Messor (Veromessor) species 3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Monomorium Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Monomorium Zhangpu sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Monomorium Ethiopian sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Myrmica nungesseri	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Myrmica schaeferi	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Myrmecaria Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Orbigastrula guchengziensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Paraphaenogaster bizeri	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster freihaubi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster loosi	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3
Paraphaenogaster schindleri	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3
Paraphaenogaster wettlauferi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Paraphaenogaster wuttkei	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Pheidole Mexican sp.1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Pheidole Mexican sp.2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Pheidole Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	180	0	0	0	0	0	0	0	0	0	180
Pheidole Zhangpu sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30
Proatta Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Quadrulicapito longa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Quineangulicapito fushunensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Rhopalomastix Ethiopian sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Sinomyrmex brunneus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Sinomyrmex furvis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Solenopsis sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	13
Solenopsis sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Solenopsis Mexican mx01	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Sphaerogasterites longipetiolatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Strumigenys Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9	
Strumigenys Zhangpu sp.2 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Strumigenys Zhangpu sp.3 [unpublished]	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Strumigenys Zhangpu sp.4 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Tetramorium Oise sp. 1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	10	
Tetramorium Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	34	0	0	0	0	0	0	0	0	34	
Trichomyrmex Ethiopian sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0	0	0	0	0	39	
Vollenhovia kipyatkovi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
Vollenhovia Zhangpu sp.1 [unpublished]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Wumyrmex furvis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
# of occurrences by Stage	1	0	3	9	20	569	154	1	23	24	136	1	3	23	0	967
# of species by Stage	1	0	3	9	10	31	63	1	14	10	75	1	3	14	0	234

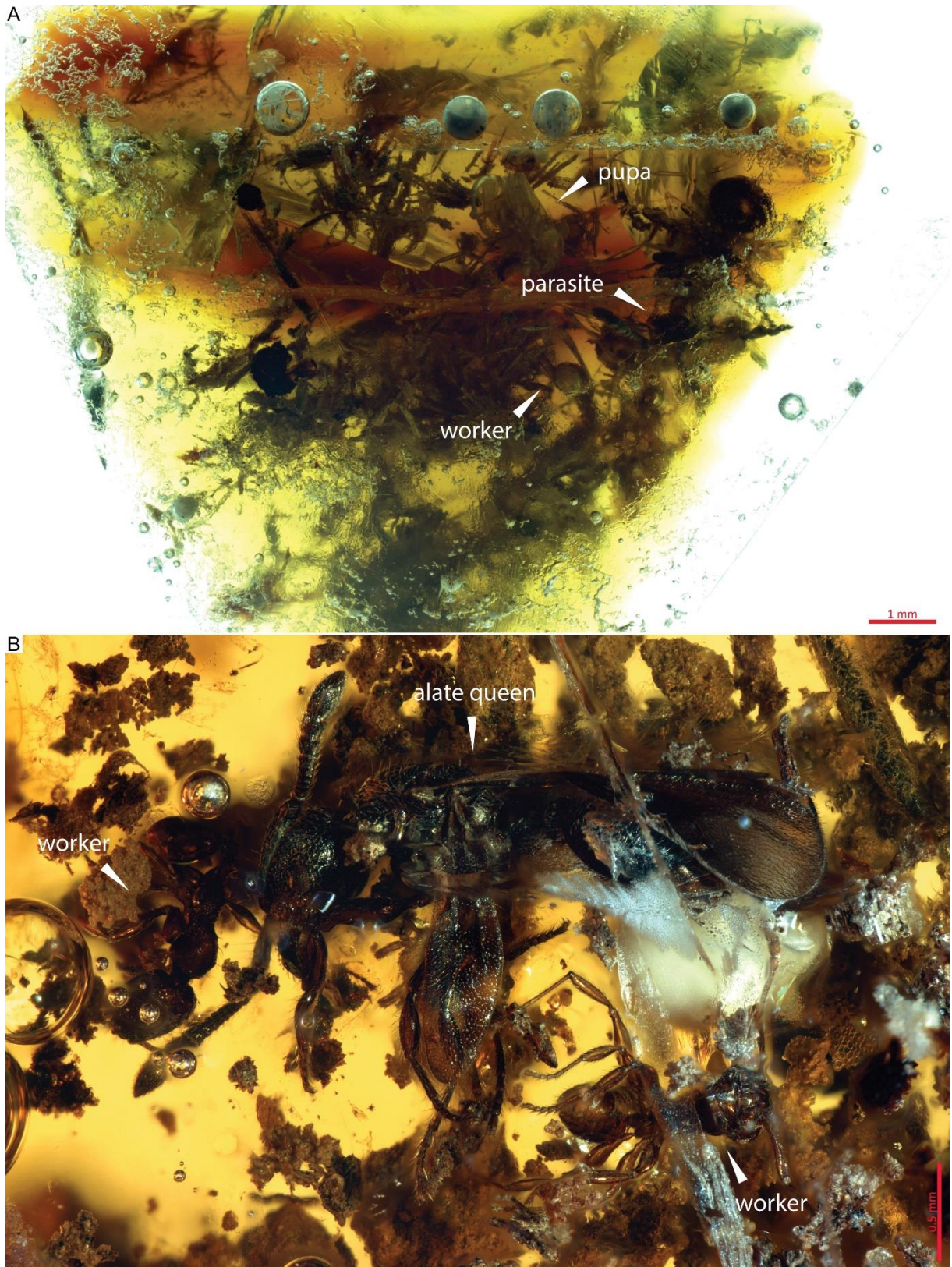


Figure A3. Fragments de colonies du genre *Pheidole* dans l'ambre de Zhangpu. A, fragment 30274 dans lequel 7 ouvrières et 2 pupes du genre *Pheidole* ont été identifiées. Des ouvrières Dorylinae appartenant au genre *Yunodorylus* (ou *Cerapachys*) ont également été observées, dont un spécimen dans ce même fragment. B, fragment 30172 dans lequel ont été identifiées deux ouvrières *Pheidole* ainsi que deux têtes isolées d'ouvrières. La présence d'une gyne ailée, appartenant vraisemblablement au genre *Yunodorylus*, a également été observée.

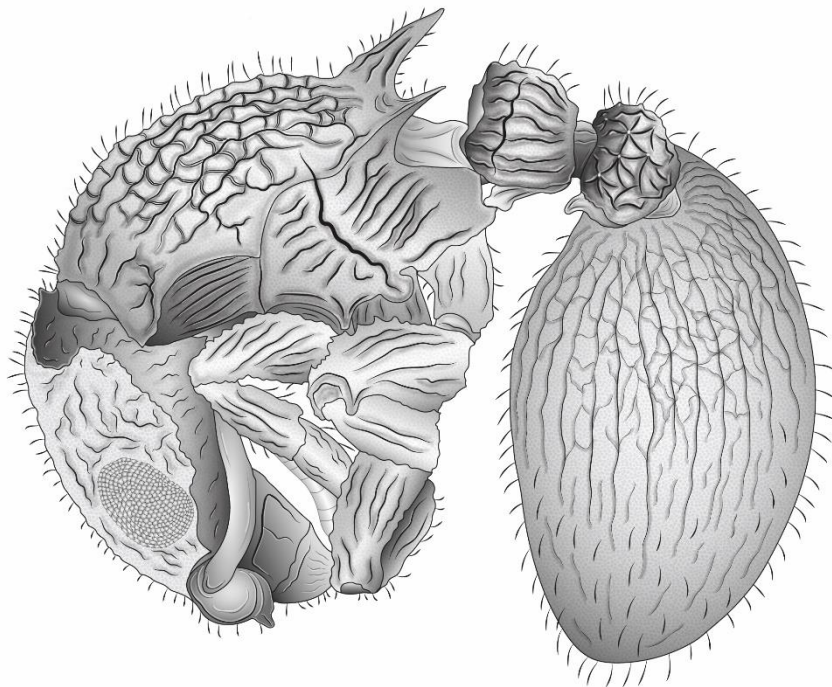


Figure A4. Ouvrière *Cataulacus* (30129) recroquevillée dans l'ambre de Zhangpu (Chine, Langhien, ca. 15 Ma). Le spécimen est en position de repli, qui est un comportement typique des représentants actuels du genre *Cataulacus*.

Tableau A5. Comparatif des états de caractères de genres myrmicines à la morphologie proche : *Solenopsis*, *Carebara* « *Oligomyrmex* », *Carebara* « *Pheidologeton* », *Carebara* « *Parvomyrma* », *Monomorium*, et *Temnothorax*.

	Antennal segment	Antennal club	Lateral clypeal carina	Median clypeal seta	Masticatory margin	Propodeum	Petiole peduncle	Petiole node	Subpetiole process	Sting	Palpal formulae
<i>Solenopsis</i>	9- or 10-segmented	2-segmented club	present	present	2-5 teeth	unarmed	present	well developed	absent?	simple	1,2 ; 2,1 ; 2,2
<i>Carebara</i> "Oligomyrmex"	8- or 11-segmented	2-segmented club	present	absent	5-6 teeth	unarmed or armed	present	well developed	present	simple	1,2 ; 2,2
<i>Carebara</i> "Pheidologeton"	only 11-segmented?	2-segmented club	absent	absent	4-6 teeth	always armed	present	well developed	absent?	simple	2,2 ; 1,2
<i>Carebara</i> "Parvomyrma"	11- segmented	2-segmented club	absent?	present	5 teeth (no tooth on basal margin)	unarmed	present	developed	present but small	poorly developed	2,2
<i>Monomorium</i>	11- or 12-segmented (sometimes 10?)	3-segmented club	usually present	present	2-5 teeth	unarmed	present	well developed	absent?	?	5,3; 3,3; 2,3; 2,2; 1,2; 1,1
<i>Temnothorax</i>	12-segmented	3-segmented club	weak but present	absent	5 teeth	armed	present	well developed	present	simple	5,3

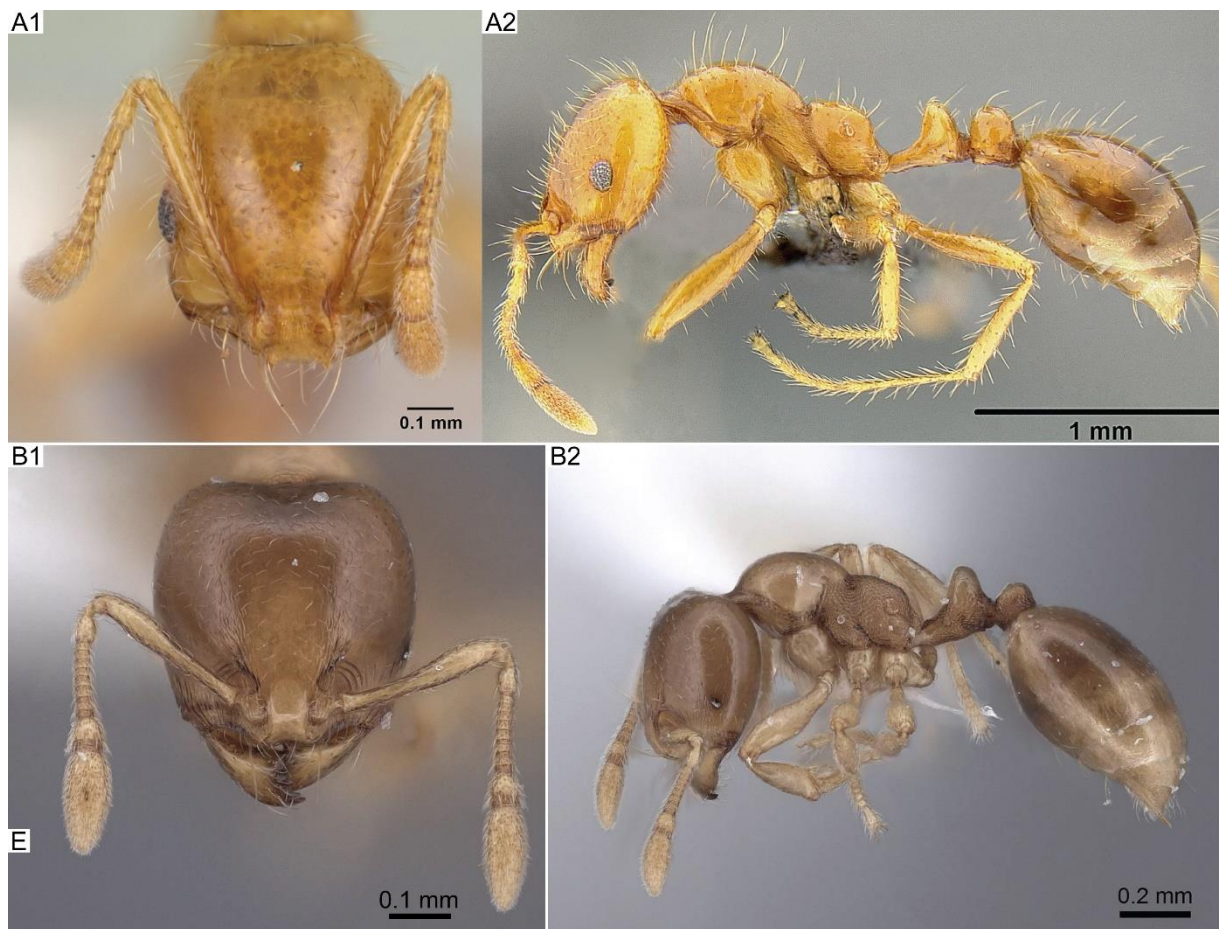


Figure A6. Comparaison des ouvrières minor des genres actuels *Solenopsis* et *Carebara*. A1-A2, *Solenopsis geminata* (espèce-type) (ouvrière CASENT 0178425 (A1) ; ouvrière CASENT 0171029 (A2)) ; B1-B2, *Carebara concinna* (ouvrière FMNHINS 105157), spécimen anciennement attribué à *Oligomyrmex*, désormais tombé en synonymie. Photographies : A1, E. Prado ; A2, E.M. Sarnat; B1-B2, M. Boot / © AntWeb.org / CC-BY-SA-3.0.

Tableau A7. Registre fossile du « Big Four » au cours du Cénozoïque, par sous-famille et pour chaque Série (et sous-division) stratigraphique à l'issue du travail de thèse (2020). A) richesse spécifique ; B) abondance relative ; C) abondance relative rapportée à l'intégralité du Cénozoïque.

Absolute Richness	Paleocene [66-56 Ma[Early Eocene [56-48 Ma[Middle Eocene [48-38 Ma[Late Eocene [38-34 Ma]	Global Eocene [56-34 Ma]	Oligocene]34-23 Ma[Lower Miocene [23-14 Ma[Upper Miocene [14-5 Ma]	Global Miocene [23-5 Ma]	Pliocene - Present]5-0 Ma]	Total (/Subfamily)
Myrmicinae	0	11	6	71	88	23	90	20	110	1	222
Formicinae	0	19	13	64	96	19	45	33	78	5	198
Ponerinae	0	6	25	18	49	7	31	4	35	2	93
Dolichoderinae	0	0	11	60	71	9	45	12	57	0	137
Others	1	14	22	37	73	4	37	3	40	0	118
Total (/Epoch)	1	50	77	250	377	62	248	72	320	8	768
Relative proportions	Paleocene	Early Eocene	Middle Eocene	Late Eocene	Global Eocene	Oligocene	Lower Miocene	Upper Miocene	Global Miocene	Pliocene - Present	Total (/Subfamily)
Myrmicinae	0.0	22.0	7.8	28.4	23.3	37.1	36.3	27.8	34.4	12.5	28.9
Formicinae	0.0	38.0	16.9	25.6	25.5	30.6	18.1	45.8	24.4	62.5	25.8
Ponerinae	0.0	12.0	32.5	7.2	13.0	11.3	12.5	5.6	10.9	25.0	12.1
Dolichoderinae	0.0	0.0	14.3	24.0	18.8	14.5	18.1	16.7	17.8	0.0	17.8
Others	100.0	28.0	28.6	14.8	19.4	6.5	14.9	4.2	12.5	0.0	15.4
Total (/Epoch)	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Absolute richness/total ants	Paleocene	Early Eocene	Middle Eocene	Late Eocene	Global Eocene	Oligocene	Lower Miocene	Upper Miocene	Global Miocene	Pliocene - Present	Total (/Subfamily)
Myrmicinae	0.0	1.4	0.8	9.2	11.5	3.0	11.7	2.6	14.3	0.1	28.9
Formicinae	0.0	2.5	1.7	8.3	12.5	2.5	5.9	4.3	10.2	0.7	25.8
Ponerinae	0.0	0.8	3.3	2.3	6.4	0.9	4.0	0.5	4.6	0.3	12.1
Dolichoderinae	0.0	0.0	1.4	7.8	9.2	1.2	5.9	1.6	7.4	0.0	17.8
Others	0.1	1.8	2.9	4.8	9.5	0.5	4.8	0.4	5.2	0.0	15.4
Total (/Epoch)	0.1	6.5	10.0	32.6	49.1	8.1	32.3	9.4	41.7	1.0	100.0

Tableau A8. Liste des gisements paléontologiques et leur âge respectif (Ma) utilisés pour le calcul de la richesse relative (Chapitre 1 : Taxonomie, section 5.2. *Mesure de la diversité*).

Early Eocene [56-48 Ma]

Oise amber, Le Quesnoy, Chevière (near Creil), Oise, France 53

Fushun amber, Fushun Mine, Wanghua District, Fushun, Liaoning, China 50

Middle Eocene [48-38 Ma]

Sakhalin amber 47-43

Green River Formation 48-41

Arkansas amber 48-41

Kishenehn Formation 48-41

Late Eocene [38-34 Ma]

Baltic amber-Danish amber 48-34

Rovno amber 38-34

Florissant 34

Biamo 34

Gurnard Bay 34

Oligocene [34-23 Ma]

Kleinkems 34-30

Brunstatt 34-30

Célas-Céreste-Auxillac 34-28

Aix-en-Provence 26

Saxonian amber 38-23

Enspel 24,6

Lower Miocene [23-14 Ma]

Quesnel 23-20

Děčín-Bílina-Mokřina (Krottensee) 23-16

Ethiopian amber 23-16

Radoboj 20-16

Dominican amber 16

Mexican amber 20-13

Vishnevaya Balka 16-11

Shanwang 17

Chôjaburu Formation (Iki Group) 15

Zhangpu amber 15

Upper Miocene [14-5 Ma]

Chon-Tyz mine 14

Borneo amber 23-5

Sicilian amber 34-14

Brünn-Vösendorf 9-7,5

Grubstake Formation 7

Oeningen 7,2-5,3

Schossnitz (= Sosnica?) 11-5

Parschlug 23-5

Pliocene - Present [5-0 Ma]

Mizunami amber 1

Tableau A9. Analyse TRiPS des fourmis Myrmicinae, en fonction des Âges (Cénozoïque). Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). La valeur des limites inférieure (« lower ») et supérieure (« upper ») de l'intervalle de confiance sont indiqués pour chacun des taux. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020) et Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>). L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme *Paleobiology Database WebApp* (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

PBDB - 08.2020 Myrmicinae	Observed occurrences	Observed richness	Estimated richness - MLE	Estimated richness - lower	Estimated richness - upper	Sampling rate - MLE	Sampling Rate - lower	Sampling Rate - upper	Sampling Probability - MLE	Sampling Probability - lower	Sampling probability - upper	Interval length (Ma)	Time - midpoint
Gelasian	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.78	2.20
Zanclean-Piacenzian	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.75	4.47
Messinian	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.91	6.29
Tortonian	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.38	9.43
Serravallian	20	10	12.55	10.00	26.00	0.72	0.38	1.20	0.80	0.57	0.93	2.19	12.72
Langhian	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.15	14.89
Burdigalian	69	45	74.53	53.00	120.00	0.21	0.14	0.29	0.60	0.46	0.73	4.47	18.21
Aquitanian	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.59	21.73
Chattian	4	3	6.60	3.00	202.00	0.12	0.01	0.47	0.45	0.04	0.91	4.79	25.57
Rupelian	23	9	10.00	9.00	17.00	0.40	0.23	0.61	0.90	0.74	0.97	6.08	31.00
Priabonian	132	73	99.25	82.00	129.00	0.32	0.25	0.41	0.74	0.65	0.81	3.9	35.95
Bartonian	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4	39.65
Lutetian	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.6	44.55
Ypresian	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.2	51.90
Danian-Selandian-Thanetian	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	61
	267	159											

Tableau A10. Analyse TRiPS des fourmis Myrmicinae, en fonction des Âges (Cénozoïque). Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). La valeur des limites inférieure (« lower ») et supérieure (« upper ») de l'intervalle de confiance est indiquée pour chacun des taux. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020), de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>), et après intégration des données issues du présent travail de thèse. L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme *Paleobiology Database WebApp* (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

All_data - 08.20 Myrmicinae	Observed occurrences	Observed richness	Estimated richness - MLE	Estimated richness - lower	Estimated richness - upper	Sampling rate - MLE	Sampling Rate - lower	Sampling Rate - upper	Sampling Probability - MLE	Sampling Probability - lower	Sampling probability - upper	Interval length (Ma)	Time - midpoint
Gelasian	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.78	2.20
Zanclean-Piacenzian	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.75	4.47
Messinian	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.91	6.29
Tortonian	9	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.38	9.43
Serravallian	20	10	12.55	10.00	26.00	0.72	0.38	1.20	0.80	0.57	0.93	2.19	12.72
Langhian	569	31	31.00	31.00	31.00	8.54	7.85	9.26	1.00	1.00	1.00	2.15	14.89
Burdigalian	154	63	71.00	64.00	83.00	0.48	0.40	0.58	0.88	0.83	0.92	4.47	18.21
Aquitanian	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.59	21.73
Chattian	23	14	21.00	14.00	48.00	0.23	0.11	0.39	0.66	0.42	0.85	4.79	25.57
Rupelian	24	10	11	10	19	0.35	0.20	0.53	0.88	0.71	0.96	6.08	31.00
Priabonian	136	75	101	84	131	0.34	0.27	0.43	0.74	0.65	0.81	3.9	35.95
Bartonian	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4	39.65
Lutetian	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.6	44.55
Ypresian	23	14	21	14	48	0.13	0.07	0.23	0.66	0.42	0.85	8.2	51.90
Danian-Selandian-Thanetian	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	61
	967	235											

Tableau A11. Analyse TRiPS des fourmis Myrmicinae pour le Burdigalien (21-16 Ma) et le Langhien (16-14 Ma), en fonction du seuil choisi (= nombre d'individus comptabilisés par espèce). Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). La valeur des limites inférieure (« lower ») et supérieure (« upper ») de l'intervalle de confiance est indiquée pour chacun des taux. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020), de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>), et après intégration des données issues du présent travail de thèse. L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme *Paleobiology Database WebApp* (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

All_data - 08.20 Restricted # to 10 obs.	Observed occurrences	Observed richness	Estimated richness - MLE	Estimated richness - lower	Estimated richness - upper	Sampling rate - MLE	Sampling Rate - lower	Sampling Rate - upper	Sampling Probability - MLE	Sampling Probability - lower	Sampling probability - upper	Interval length (Ma)	Time - midpoint
Burdigalian	4.47	125	63	79	67	101	0.35	0.28	0.44	0.79	0.71	0.86	18.21
Langhian	2.15	150	31	31	31	33	2.23	1.89	2.62	0.99	0.98	1	14.89

All_data - 08.20 Restricted # to 5 obs.													
Burdigalian	4.47	106	63	92	73	128	0.26	0.19	0.33	0.68	0.58	0.78	18.21
Langhian	2.15	96	31	32	31	38	1.36	1.08	1.68	0.95	0.9	0.97	14.89

All_data - 08.20 Restricted # to 3 obs.													
Burdigalian	4.47	88	63	123	86	201	0.16	0.11	0.22	0.51	0.38	0.63	18.21
Langhian	2.15	67	31	36	31	49	0.86	0.63	1.13	0.84	0.74	0.91	14.89

Tableau A12. Analyse TRiPS des fourmis Formicinae, en fonction des Âges (Cénozoïque). Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). La valeur des limites inférieure (« lower ») et supérieure (« upper ») de l'intervalle de confiance est indiquée pour chacun des taux. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020), de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>). L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme *Paleobiology Database WebApp* (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

All_data - 08.20 Formicinae	Observed occurrences	Observed richness	Estimated richness - MLE	Estimated richness - lower	Estimated richness - upper	Sampling rate - MLE	Sampling Rate - lower	Sampling Rate - upper	Sampling Probability - MLE	Sampling Probability - lower	Sampling probability - upper	Interval length (Ma)	Time - midpoint
Gelasian	7	3.00	3.46	3.00	12.00	2.59	0.87	5.48	0.87	0.49	0.99	0.78	2.20
Zanclean-Piacenzian	2.00	2.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.75	4.47
Messinian	10	8.00	21.54	8.00	186.00	0.24	0.04	0.70	0.37	0.08	0.74	1.91	6.29
Tortonian	7.00	7.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.38	9.43
Serravallian	106	39.00	42.51	39.00	51.00	1.13	0.90	1.39	0.92	0.86	0.95	2.19	12.72
Langhian	1.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.15	14.89
Burdigalian	41	30.00	62.02	37.00	134.00	0.15	0.08	0.25	0.48	0.30	0.67	4.47	18.21
Aquitanian	1.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.59	21.73
Chattian	13	11.00	37.80	12.00	320.00	0.07	0.01	0.20	0.29	0.06	0.64	4.79	25.57
Rupelian	17	15.00	66.46	20.00	551.00	0.04	0.01	0.13	0.23	0.04	0.53	6.08	31.00
Priabonian	277	64.00	64.91	64.00	68.00	1.04	0.92	1.17	0.99	0.98	0.99	3.9	35.95
Bartonian	1.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4	39.65
Lutetian	17	13.00	30.20	14.00	123.00	0.09	0.03	0.19	0.43	0.16	0.71	6.6	44.55
Ypresian	2.00	2.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.2	51.90
Danian-Selandian-Thanetian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	61
Turonian	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	91.85
	503.00	197.00											

Tableau A13. Analyse TRiPS des fourmis Dolichoderinae, en fonction des Âges (Cénozoïque). Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). La valeur des limites inférieure (« lower ») et supérieure (« upper ») de l'intervalle de confiance est indiquée pour chacun des taux. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020), de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>). L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme Paleobiology Database WebApp (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

All_data - 08.20 Dolichoderinae	Observed occurrences	Observed richness	Estimated richness - MLE	Estimated richness - lower	Estimated richness - upper	Sampling rate - MLE	Sampling Rate - lower	Sampling Rate - upper	Sampling Probability - MLE	Sampling Probability - lower	Sampling probability - upper	Interval length (Ma)	Time - midpoint
Gelasian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.78	2.20
Zanclean-Piacenzian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.75	4.47
Messinian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.91	6.29
Tortonian	3.00	3.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.38	9.43
Serravallian	27.00	15.00	20.48	15.00	40.00	0.60	0.33	0.96	0.73	0.52	0.88	2.19	12.72
Langhian	1.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.15	14.89
Burdigalian	54.00	27.00	33.89	27.00	50.00	0.36	0.25	0.49	0.80	0.67	0.89	4.47	18.21
Aquitanian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.59	21.73
Chattian	3.00	3.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.79	25.57
Rupelian	9.00	8.00	37.44	8.00	1037.00	0.04	0.00	0.17	0.21	0.01	0.63	6.08	31.00
Priabonian	251.00	65.00	66.53	65.00	71.00	0.92	0.81	1.04	0.98	0.96	0.99	3.9	35.95
Bartonian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4	39.65
Lutetian	9.00	9.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.6	44.55
Ypresian	7.00	2.00	2.07	2.00	5.00	0.41	0.16	0.82	0.97	0.73	1.00	8.2	51.90
Danian-Selandian-Thanetian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	61
Campanian	2.00	2.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-		77.85
	366.00	133.00											

Tableau A14. Analyse TRiPS des fourmis Ponerinae, en fonction des Âges (Cénozoïque). Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). La valeur des limites inférieure (« lower ») et supérieure (« upper ») de l'intervalle de confiance est indiquée pour chacun des taux. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020), de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>). L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme Paleobiology Database WebApp (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

All_data - 08.20 Ponerinae	Observed occurrences	Observed richness	Estimated richness - MLE	Estimated richness - lower	Estimated richness - upper	Sampling rate - MLE	Sampling Rate - lower	Sampling Rate - upper	Sampling Probability - MLE	Sampling Probability - lower	Sampling probability - upper	Interval length (Ma)	Time - midpoint
Gelasian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.78	2.20
Zanclean-Piacenzian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.75	4.47
Messinian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.91	6.29
Tortonian	1.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.38	9.43
Serravallian	10.00	9.00	46.61	10.00	1272.00	0.10	0.01	0.41	0.19	0.01	0.59	2.19	12.72
Langhian	2.00	1.00	1.26	1.00	37.00	0.74	0.05	2.75	0.80	0.09	1.00	2.15	14.89
Burdigalian	20.00	19.00	193.28	36.00	4791.00	0.02	0.00	0.10	0.10	0.01	0.36	4.47	18.21
Aquitanian	-	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.59	21.73
Chattian	-	2.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.79	25.57
Rupelian	-	4.00	6.86	4.00	59.00	0.15	0.03	0.42	0.58	0.14	0.91	6.08	31.00
Priabonian	-	20.00	23.19	20.00	34.00	0.48	0.33	0.67	0.86	0.74	0.94	3.9	35.95
Bartonian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.4	39.65
Lutetian	-	22.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.6	44.55
Ypresian	-	4.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.2	51.90
Danian-Selandian-Thanetian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	61
Turonian	-	2.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	91.85
	33.00	85.00											

Tableau A15. Analyse TRiPS des fourmis Myrmicinae pour l'intégralité du Cénozoïque. Détail des valeurs du taux d'échantillonnage (sampling rate), de la probabilité d'échantillonnage (sampling probability) et de la richesse estimée (estimated richness) au maximum de vraisemblance (MLE). Lower CI : limite inférieure de l'intervalle de confiance. Upper CI : limite supérieure de l'intervalle de confiance. Valeurs compilées à partir de Antweb (Bolton, 2020), de Paleobiology Database (PaleoDB, <https://paleobiodb.org/#/>), et après intégration des données issues du présent travail de thèse. L'application TRiPS est également disponible sur la plateforme *Paleobiology Database WebApp* (accessible via <https://starrfelt.shinyapps.io/TRiPS/>).

TRiPS Myrmicinae	MLE	lower CI	upper CI
dt = 65 Ma			
Sampling rate	0.0209275	0.01831382	0.02374495
Sampling probability	0.743413	0.69589992	0.78635127
Estimated richness	316	282	362
dt = 55 Ma			
Sampling rate	0.0247325	0.02164361	0.02806222
Sampling probability	0.7434131	0.69589991	0.78635127
Estimated richness	316	282	362
dt = 45 Ma			
Sampling rate	0.03022862	0.0264533	0.03429827
Sampling probability	0.74341308	0.6958999	0.78635127
Estimated richness	316	282	362

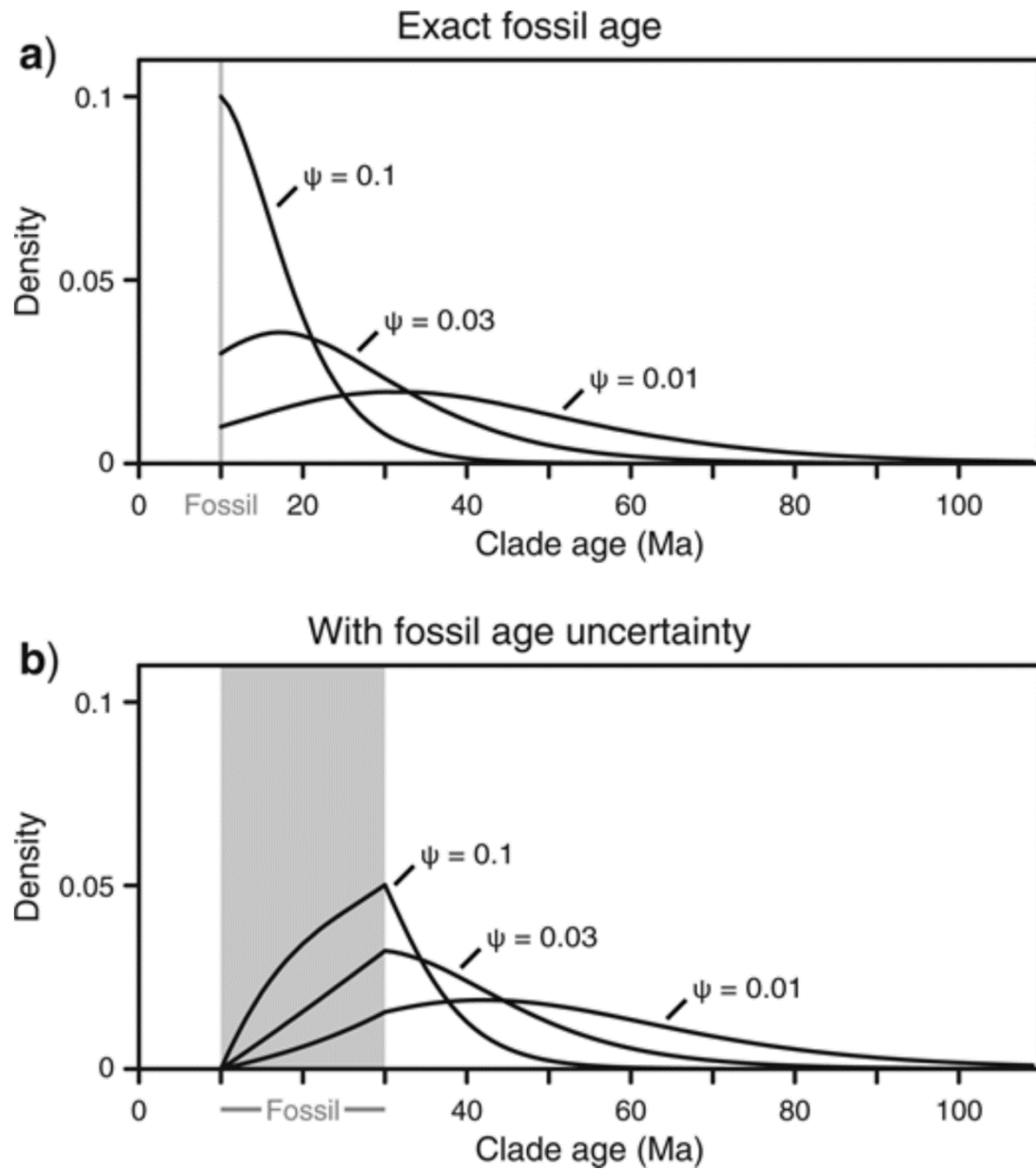


Figure A16. Exemple de densité de probabilité pour l'âge d'un clade, générée à partir différents taux d'échantillonnage ψ et avec l'utilisation d'un âge ponctuel pour l'occurrence fossile (A) ou d'un intervalle d'incertitude (B). Plus le taux d'échantillonnage ψ est faible et plus les valeurs de densité sont faibles car elles se répartissent sur un intervalle potentiel d'apparition beaucoup plus grand. La zone grise indique l'intervalle d'incertitude de l'âge du fossile. D'après [Matschiner et al. \(2017\)](#).

Tableau A17. Taux de diversification r et taux de renouvellement ϵ de genres de fourmis myrmicines. Ces valeurs sont utilisées pour l'analyse phylogénétique BEAST à partir du module CladeAge. Données issues de [Blanchard & Moreau \(2016\)](#).

Taxa	Tribe	$r = \text{net diversification rate}$	$\epsilon = \text{relative extinction rate } (\epsilon = \mu/\lambda)$
<i>Phalacromyrmex</i>	Attini	0	
<i>Pilotrochus</i>	Attini	0	
<i>Basiceros</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Cephalotes</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Eurhopalothrix</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Protalaridris</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Talaridris</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Octostruma</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Procryptocerus</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Pheidole</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Rhopalothrix</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Strumigenys</i>	Attini	0.1031564	0.88741
<i>Trachymyrmex</i>	Attini	0.2129122	
<i>Acromyrmex</i>	Attini	0.2129122	
<i>Atta</i>	Attini	0.2129122	
<i>Ochetomyrmex</i>	Attini	0.0169692	
<i>Tranopelta</i>	Attini	0.0169692	
<i>Diaphoromyrma</i>	Attini	0.0169692	
<i>Crematogaster</i>	Crematogastrini	0.1675758	
<i>Meranoplus</i>	Crematogastrini	0.1675758	
<i>Temnothorax</i>	Crematogastrini	0.0018187	
<i>Tetramorium</i>	Crematogastrini	0.1466766	
<i>Strongylognathus</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Calyptomymex</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Vollenhovia</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Dicroaspis</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Cyphoidris</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Kartidris</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Terataner</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Melissotarsus</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Rhopalomastix</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Gauromyrmex</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Vombisidris</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Poecilomyrma</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Romblonella</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Rotastruma</i>	Crematogastrini	0.068061	
<i>Temnothorax</i>	Crematogastrini	0.0018187	0.9996
<i>Leptothorax</i>	Crematogastrini	0.0018187	0.9996
<i>Formicoxenus</i>	Crematogastrini	0.0018187	0.9996
<i>Harpagoxenus</i>	Crematogastrini	0.0018187	0.9996
<i>Proatta</i>	Crematogastrini	0.0069088	
<i>Dacatria</i>	Crematogastrini	0.0069088	
<i>Tetheamyrma</i>	Crematogastrini	0.0069088	
<i>Monomorium</i>	Solenopsidini	0.165836	

Tableau A18. Matrice de richesse spécifique générée pour l'analyse de diversification sous BAMM. Pour chaque genre, nous répertorions les données suivantes : nombre d'espèces actuelles incluses dans l'analyse (# of extant sampled species) ; nombre d'espèces fossiles incluses dans l'analyse (# of extinct sampled species) ; nombre total d'espèces échantillonnées (# of total sampled species) ; nombre d'espèces actuelles (# of extant species) ; abondance relative (Relative abundance %) ; probabilité d'échantillonnage spécifique (specific sampling probability) ; Fraction d'échantillonnage global (Global Sampling Fraction) ; Taux de représentativité (Backbone Sampling Probability (%)).

Taxon	# of extant sampled species	# of extinct sampled species	# of total sampled species	# of extant species	Relative abundance %	specific sampling probability
<i>Acanthognathus</i>	1	1	2	7	0.10	0.142857143
<i>Acanthomyrmex</i>	1	0	1	19	0.27	0.052631579
<i>Acromyrmex</i>	1	0	1	34	0.49	0.029411765
<i>Adelomyrmex</i>	2	0	2	31	0.45	0.064516129
<i>Adlerzia</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Allomerus</i>	1	0	1	8	0.12	0.125
<i>Ancyridris</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Anillomyrma</i>	2	0	2	2	0.03	1
<i>Aphaenogaster + Goniomma</i>	6	2	8	215	3.11	0.027906977
<i>Apterostigma</i>	1	1	2	44	0.64	0.022727273
<i>Atopomyrmex</i>	1	0	1	3	0.04	0.333333333
<i>Atta</i>	1	0	1	17	0.25	0.058823529
<i>Austromorium</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Baracidris</i>	1	0	1	3	0.04	0.333333333
<i>Bariamyрма</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Basiceros</i>	1	0	1	8	0.12	0.125
<i>Blepharidatta</i>	1	0	1	4	0.06	0.25
<i>Calyptomyrmex</i>	1	0	1	38	0.55	0.026315789
<i>Cardiocondyla</i>	3	1	4	73	1.05	0.04109589
<i>Carebara</i>	6	3	9	222	3.21	0.027027027
<i>Cataulacus</i>	2	3	5	65	0.94	0.030769231
<i>Cephalotes</i>	2	1	3	118	1.70	0.016949153
<i>Chelaner</i>	1	0	1	52	0.75	0.019230769
<i>Colobostruma</i>	1	0	1	16	0.23	0.0625
<i>Crematogaster</i>	5	3	8	502	7.25	0.009960159
<i>Cryptomyrmex</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Cyphoidris</i>	1	0	1	4	0.06	0.25
<i>Cyphomyrmex</i>	2	1	3	23	0.33	0.086956522
<i>Dacatria</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Dacatinops</i>	1	0	1	7	0.10	0.142857143
<i>Daceton</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Diaphoromyrma</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Dicroaspis</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Dilobocondyla</i>	1	0	1	21	0.30	0.047619048
<i>Diplomorium</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Dolopomyrmex</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Epelysidris</i>	1	0	1	1	0.01	1

<i>Epopostruma</i>	1	0	1	19	0.27	0.052631579
<i>Erromyrma</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Eurhopalothrix</i>	2	0	2	53	0.77	0.037735849
<i>Eutetramorium</i>	1	0	1	3	0.04	0.333333333
<i>Formicoxenus</i>	1	0	1	7	0.10	0.142857143
<i>Gauromyrmex</i>	1	1	2	2	0.03	0.5
<i>Harpagoxenus</i>	1	0	1	3	0.04	0.333333333
<i>Huberia</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Hylomyrma</i>	1	0	1	16	0.23	0.0625
<i>Kalathomyrmex</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Kartidris</i>	1	0	1	6	0.09	0.166666667
<i>Kempfidris</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Lachnomyrmex</i>	1	0	1	16	0.23	0.0625
<i>Lenomyrmex</i>	1	0	1	7	0.10	0.142857143
<i>Leptothorax</i>	1	0	1	20	0.29	0.05
<i>Liomyrmex</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Lophomyrmex</i>	1	1	2	13	0.19	0.076923077
<i>Lordomyrma</i>	2	1	3	34	0.49	0.058823529
<i>Malagidris</i>	2	1	3	6	0.09	0.333333333
<i>Manica</i>	2	0	2	6	0.09	0.333333333
<i>Mayriella</i>	1	0	1	9	0.13	0.111111111
<i>Megalomyrmex</i>	1	0	1	44	0.64	0.022727273
<i>Melissotarsus</i>	1	1	2	4	0.06	0.25
<i>Meranoplus</i>	2	1	3	91	1.31	0.021978022
<i>Mesostruma</i>	1	0	1	9	0.13	0.111111111
<i>Messor</i>	2	0	2	126	1.82	0.015873016
<i>Metapone</i>	2	0	2	31	0.45	0.064516129
<i>Microdacetone</i>	1	0	1	4	0.06	0.25
<i>Monomorium</i>	9	3	12	302	4.36	0.029801325
<i>Mycetarotes</i>	1	0	1	4	0.06	0.25
<i>Mycetosoritis</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Mycocepurus</i>	1	0	1	6	0.09	0.166666667
<i>Myrmecina</i>	3	0	3	98	1.42	0.030612245
<i>Myrmica</i>	4	1	5	188	2.72	0.021276596
<i>Myrmicaria</i>	2	1	3	37	0.53	0.054054054
<i>Myrmicocrypta</i>	1	0	1	27	0.39	0.037037037
<i>Nesomyrmex</i>	5	1	6	81	1.17	0.061728395
<i>Ochetomyrmex</i>	2	0	2	2	0.03	1
<i>Octostruma</i>	1	1	2	34	0.49	0.029411765
<i>Ocymyrmex</i>	1	0	1	34	0.49	0.029411765
<i>Orectognathus</i>	1	0	1	29	0.42	0.034482759
<i>Oxyepoecus</i>	1	0	1	21	0.30	0.047619048
<i>Oxyopomyrmex</i>	1	0	1	12	0.17	0.083333333
<i>Paratopula</i>	1	0	1	12	0.17	0.083333333
<i>Patagonomyrmex</i>	1	0	1	3	0.04	0.333
<i>Perissomyrmex</i>	1	0	1	6	0.09	0.166666667
<i>Phalacromyrmex</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Pheidole</i>	9	2	11	1137	16.43	0.007915567

<i>Pilotrochus</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Podomyrma</i>	1	1	2	52	0.75	0.019230769
<i>Poecilomyrma</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Pogonomyrmex</i>	4	1	5	68	0.98	0.0588235294
<i>Pristomyrmex</i>	2	1	3	61	0.88	0.032786885
<i>Proatta</i>	1	1	2	1	0.01	1
<i>Procryptocerus</i>	1	0	1	44	0.64	0.022727273
<i>Propodilobus</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Protalaridris</i>	1	0	1	7	0.10	0.142857143
<i>Recurvidris</i>	1	0	1	12	0.17	0.083333333
<i>Rhopalomastix</i>	1	1	2	11	0.16	0.090909091
<i>Rhopalothrix</i>	1	0	1	16	0.23	0.0625
<i>Rogeria</i>	2	0	2	40	0.58	0.05
<i>Romblonella</i>	1	0	1	10	0.14	0.1
<i>Rotastruma</i>	2	0	2	2	0.03	1
<i>Royidris</i>	2	0	2	15	0.22	0.133333333
<i>Secostruma</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Solenopsis</i>	7	1	8	195	2.82	0.035897436
<i>Stegomyrmex</i>	1	0	1	5	0.07	0.2
<i>Stenamma</i>	3	1	4	84	1.21	0.035714286
<i>Strumigenys</i>	18	2	20	850	12.28	0.021176471
<i>Sylophopsis</i>	3	0	3	21	0.30	0.142857143
<i>Talaridris</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Temnothorax</i>	4	2	6	412	5.95	0.009708738
<i>Terataner</i>	3	0	3	14	0.20	0.214285714
<i>Tetheamyрма</i>	1	0	1	2	0.03	0.5
<i>Tetramorium + Strongylognathus</i>	12	2	14	608	8.78	0.019736842
<i>Trachomyrmex</i>	1	1	2	9	0.13	0.111111111
<i>Tranopelta</i>	2	0	2	2	0.03	1
<i>Trichomyrmex</i>	3	1	4	26	0.38	0.115384615
<i>Tropidomyrmex</i>	1	0	1	1	0.01	1
<i>Tyrannomyrmex</i>	1	0	1	4	0.06	0.25
<i>Veromessor</i>	1	1	2	9	0.13	0.111111111
<i>Vitsika</i>	1	0	1	16	0.23	0.0625
<i>Vollenhovia</i>	1	1	2	59	0.85	0.016949153
<i>Vombisidris</i>	1	0	1	17	0.25	0.058823529
<i>Wasmannia</i>	1	0	1	11	0.16	0.090909091
<i>Xenomyrmex</i>	1	0	1	4	0.06	0.25
Total	231			6819		
Global Sampling Fraction	0.033371858		Total extant myrmicines	6922	Backbone Sampling Probability (%)	98.51

Tableau A19. Matrice de probabilité d'échantillonnage (clade-specific sampling probabilities) pour l'analyse BAMM. La valeur de probabilité d'échantillonnage pour chacun des taxons a été calculée à partir du nombre d'espèces échantillonnées et du nombre d'espèces actuelles pour chacun des genres.

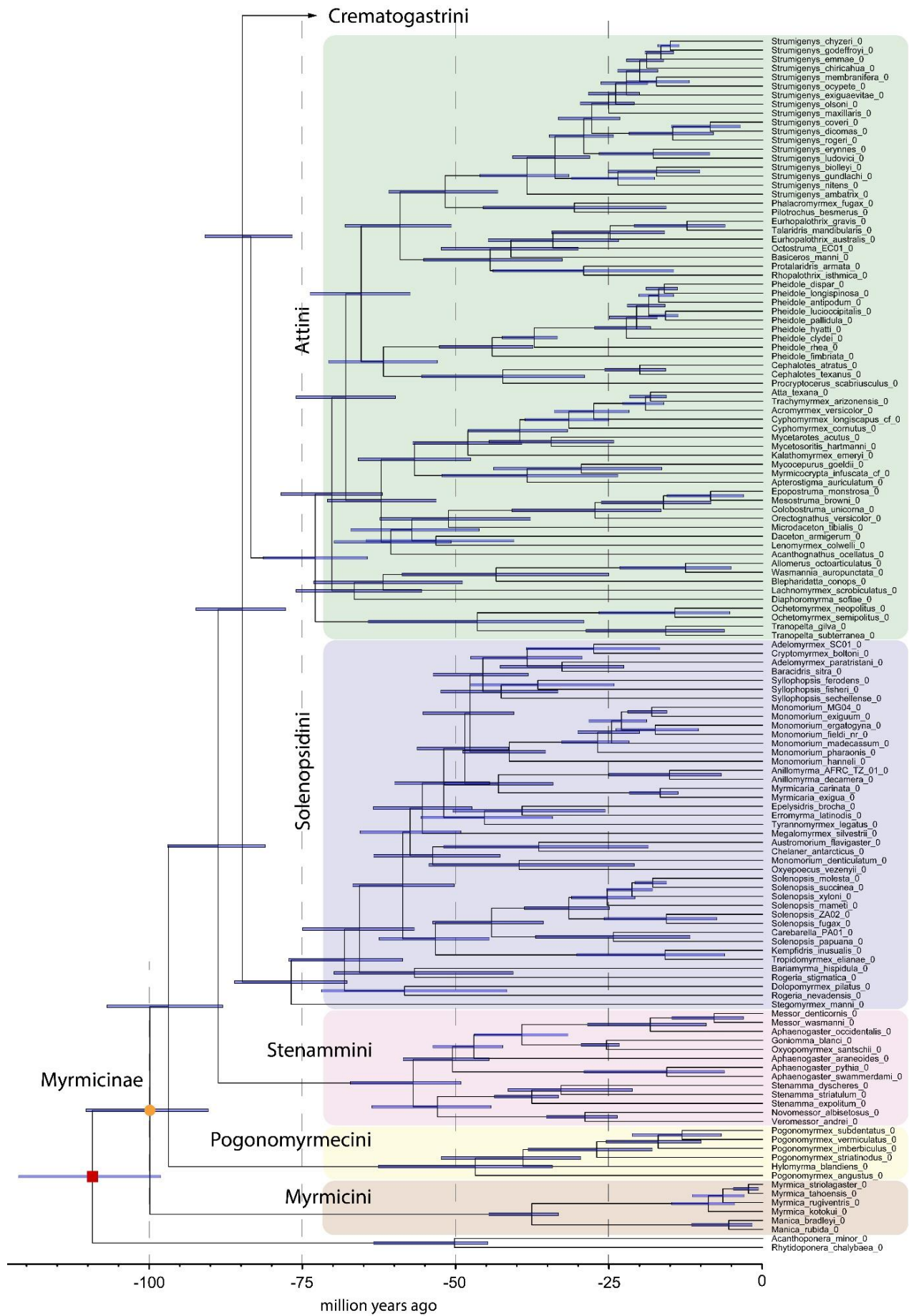
Taxa	CladeName	Specific Sampling Probabilities
<i>Acanthognathus_ocellatus_0</i>	Acanthognathus	0.142857143
<i>Acanthomyrmex_ferox_0</i>	Acanthomyrmex	0.052631579
<i>Acromyrmex_versicolor_0</i>	Acromyrmex	0.029411765
<i>Adelomyrmex_SC01_0</i>	Adelomyrmex	0.064516129
<i>Adelomyrmex_paratristani_0</i>	Adelomyrmex	0.064516129
<i>Adlerzia_froggatti_0</i>	Adlerzia	1
<i>Allomerus_octoarticulatus_0</i>	Allomerus	0.125
<i>Ancyridris_polyrhachioides_nr_0</i>	Ancyridris	0.5
<i>Anillomyrma_AFRC_TZ_01_0</i>	Anillomyrma	1
<i>Anillomyrma_decamera_0</i>	Anillomyrma	1
<i>Aphaenogaster_albisetosa_0</i>	Aphaenogaster	0.027906977
<i>Aphaenogaster_araneoides_0</i>	Aphaenogaster	0.027906977
<i>Aphaenogaster_occidentalis_0</i>	Aphaenogaster	0.027906977
<i>Aphaenogaster_pythia_0</i>	Aphaenogaster	0.027906977
<i>Aphaenogaster_swammerdami_0</i>	Aphaenogaster	0.027906977
<i>Apterostigma_auriculatum_0</i>	Apterostigma	0.022727273
<i>Atopomyrmex_mocquerysi_0</i>	Atopomyrmex	0.333333333
<i>Atta_texana_0</i>	Atta	0.058823529
<i>Austromorium_flavigaster_0</i>	Austromorium	0.5
<i>Baracidris_sitra_0</i>	Baracidris	0.333333333
<i>Bariamyрма_hispidula_0</i>	Bariamyрма	1
<i>Basiceros_manni_0</i>	Basiceros	0.125
<i>Blepharidatta_conops_0</i>	Blepharidatta	0.25
<i>Calyptomyrmex_kaurus_0</i>	Calyptomyrmex	0.026315789
<i>Cardiocondyla_MY01_0</i>	Cardiocondyla	0.04109589
<i>Cardiocondyla_mauritanica_0</i>	Cardiocondyla	0.04109589
<i>Cardiocondyla_thoracica_0</i>	Cardiocondyla	0.04109589
<i>Carebara_AU01_0</i>	Carebara	0.027027027
<i>Carebara_affinis_0</i>	Carebara	0.027027027
<i>Carebara_alperti_0</i>	Carebara	0.027027027
<i>Carebara_nosindambo_0</i>	Carebara	0.027027027
<i>Carebara_urichi_0</i>	Carebara	0.027027027
<i>Carebara_vidua_0</i>	Carebara	0.027027027
<i>Carebarella_PA01_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Cataulacus_ebrardi_0</i>	Cataulacus	0.030769231
<i>Cataulacus_hispidulus_0</i>	Cataulacus	0.030769231
<i>Cephalotes_atratus_0</i>	Cephalotes	0.016949153
<i>Cephalotes_texanus_0</i>	Cephalotes	0.016949153
<i>Colobostruma_unicorna_0</i>	Colobostruma	0.0625
<i>Crematogaster_acuta_0</i>	Crematogaster	0.009960159
<i>Crematogaster_emeryana_0</i>	Crematogaster	0.009960159
<i>Crematogaster_kelleri_0</i>	Crematogaster	0.009960159
<i>Crematogaster_modiglianii_0</i>	Crematogaster	0.009960159

<i>Crematogaster_sordidula_0</i>	Crematogaster	0.009960159
<i>Cryptomyrmex_boltoni_0</i>	Cryptomyrmex	0.5
<i>Cyphoidris_exalta_0</i>	Cyphoidris	0.25
<i>Cyphomyrmex_cornutus_0</i>	Cyphomyrmex	0.086956522
<i>Cyphomyrmex_longiscapus_cf_0</i>	Cyphomyrmex	0.086956522
<i>Dacatria_templaris_0</i>	Dacatria	1
<i>Dacatinops_ignotus_cf_0</i>	Dacatinops	0.142857143
<i>Daceton_armigerum_0</i>	Daceton	0.5
<i>Diaphoromyrma_sofiae_0</i>	Diaphoromyrma	1
<i>Dicroaspis_KM01_0</i>	Dicroaspis	0.5
<i>Dilobocondyla_borneensis_cf_0</i>	Dilobocondyla	0.047619048
<i>Diplomorium_longipenne_0</i>	Diplomorium	1
<i>Dolopomyrmex_pilatus_0</i>	Dolopomyrmex	1
<i>Epelysidris_brocha_0</i>	Epelysidris	1
<i>Epopostruma_monstrosa_0</i>	Epopostruma	0.052631579
<i>Eurhopalothrix_australis_0</i>	Eurhopalothrix	0.037735849
<i>Eurhopalothrix_gravis_0</i>	Eurhopalothrix	0.037735849
<i>Eutetramorium_mocquerysi_0</i>	Eutetramorium	0.333333333
<i>Formicoxenus_diversipilosus_0</i>	Formicoxenus	0.142857143
<i>Gauromyrmex_acanthinus_0</i>	Gauromyrmex	0.5
<i>Goniomma_blanci_0</i>	Goniomma	0.027906977
<i>Harpagoxenus_sublaevis_0</i>	Harpagoxenus	0.333333333
<i>Huberia_brounii_0</i>	Huberia	0.5
<i>Hylomyrma_blandiens_0</i>	Hylomyrma	0.0625
<i>Kalathomyrmex_emeryi_0</i>	Kalathomyrmex	1
<i>Kartidris_sparsipila_0</i>	Kartidris	0.166666667
<i>Kempfidris_inusualis_0</i>	Kempfidris	1
<i>Lachnomyrmex_scrobiculatus_0</i>	Lachnomyrmex	0.0625
<i>Lenomyrmex_colwelli_0</i>	Lenomyrmex	0.142857143
<i>Leptothorax_muscorum_complex_0</i>	Leptothorax	0.05
<i>Liomyrmex_gestroj_0</i>	Liomyrmex	1
<i>Lophomyrmex_ambiguus_0</i>	Lophomyrmex	0.076923077
<i>Lordomyrma_bhutanensis_cf_0</i>	Lordomyrma	0.058823529
<i>Lordomyrma_desupra_0</i>	Lordomyrma	0.058823529
<i>Malagidris_belti_0</i>	Malagidris	0.333333333
<i>Malagidris_jugum_0</i>	Malagidris	0.333333333
<i>Manica_bradleyi_0</i>	Manica	0.333333333
<i>Manica_rubida_0</i>	Manica	0.333333333
<i>Mayriella_ebbej_0</i>	Mayriella	0.111111111
<i>Megalomyrmex_silvestrii_0</i>	Megalomyrmex	0.022727273
<i>Melissotarsus_insularis_0</i>	Melissotarsus	0.25
<i>Meranoplus_castaneus_0</i>	Meranoplus	0.021978022
<i>Meranoplus_radamae_0</i>	Meranoplus	0.021978022
<i>Mesostruma_browni_0</i>	Mesostruma	0.111111111
<i>Messor_denticornis_0</i>	Messor	0.015873016
<i>Messor_wasmanni_0</i>	Messor	0.015873016
<i>Metapone_PG01_0</i>	Metapone	0.064516129
<i>Metapone_madagascarica_0</i>	Metapone	0.064516129

<i>Microdacetone tibialis_0</i>	Microdacetone	0.25
<i>Monomorium MG04_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Chelaner antarcticus_0</i>	Chelaner	0.019230769
<i>Monomorium denticulatum_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Monomorium ergatogyna_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Monomorium exiguum_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Monomorium fieldi_nr_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Monomorium hanneli_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Monomorium madecassum_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Monomorium pharaonis_0</i>	Monomorium	0.029801325
<i>Mycetarotes acutus_0</i>	Mycetarotes	0.25
<i>Mycetosoritis hartmanni_0</i>	Mycetosoritis	0.5
<i>Mycocephalus goeldii_0</i>	Mycocephalus	0.166666667
<i>Myrmecina PG01_0</i>	Myrmecina	0.030612245
<i>Myrmecina americana_0</i>	Myrmecina	0.030612245
<i>Myrmecina graminicola_0</i>	Myrmecina	0.030612245
<i>Myrmica kotokui_0</i>	Myrmica	0.021276596
<i>Myrmica rugiventris_0</i>	Myrmica	0.021276596
<i>Myrmica striolagaster_0</i>	Myrmica	0.021276596
<i>Myrmica tahoensis_0</i>	Myrmica	0.021276596
<i>Myrmecaria carinata_0</i>	Myrmecaria	0.054054054
<i>Myrmecaria exigua_0</i>	Myrmecaria	0.054054054
<i>Myrmicocrypta infuscata_cf_0</i>	Myrmicocrypta	0.037037037
<i>Nesomyrmex MG01_0</i>	Nesomyrmex	0.061728395
<i>Nesomyrmex MG08_0</i>	Nesomyrmex	0.061728395
<i>Nesomyrmex echinatinodis_0</i>	Nesomyrmex	0.061728395
<i>Nesomyrmex madecassus_0</i>	Nesomyrmex	0.061728395
<i>Nesomyrmex wilda_0</i>	Nesomyrmex	0.061728395
<i>Erromyrmex latinodis_0</i>	Erromyrmex	0.5
<i>Ochetomyrmex neopolitus_0</i>	Ochetomyrmex	1
<i>Ochetomyrmex semipolitus_0</i>	Ochetomyrmex	1
<i>Octostruma EC01_0</i>	Octostruma	0.029411765
<i>Ocymyrmex fortior_cf_0</i>	Ocymyrmex	0.029411765
<i>Orectognathus versicolor_0</i>	Orectognathus	0.034482759
<i>Oxyepoecus vezenyii_0</i>	Oxyepoecus	0.047619048
<i>Oxyopomyrmex santschii_0</i>	Oxyopomyrmex	0.083333333
<i>Paratopula TH01_0</i>	Paratopula	0.083333333
<i>Perissomyrmex snyderi_0</i>	Perissomyrmex	0.166666667
<i>Phalacromyrmex fugax_0</i>	Phalacromyrmex	1
<i>Pheidole antipodum_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole clydei_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole dispar_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole fimbriata_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole hyatti_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole longispinosa_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole lucioccipitalis_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole pallidula_0</i>	Pheidole	0.007915567
<i>Pheidole rhea_0</i>	Pheidole	0.007915567

<i>Pilotrochus_besmerus_0</i>	Pilotrochus	1
<i>Podomyrma_silvicola_0</i>	Podomyrma	0.019230769
<i>Poecilomyrma_myrmecodiae_0</i>	Poecilomyrma	0.5
<i>Patagonomyrmex_angustus_0</i>	Patagonomyrmex	0.333333333
<i>Pogonomyrmex_imberbicus_0</i>	Pogonomyrmex	0.073529412
<i>Pogonomyrmex_striatinodus_0</i>	Pogonomyrmex	0.073529412
<i>Pogonomyrmex_subdentatus_0</i>	Pogonomyrmex	0.073529412
<i>Pogonomyrmex_vermiculatus_0</i>	Pogonomyrmex	0.073529412
<i>Pristomyrmex_orbiceps_0</i>	Pristomyrmex	0.032786885
<i>Pristomyrmex_punctatus_0</i>	Pristomyrmex	0.032786885
<i>Proatta_butтели_0</i>	Proatta	1
<i>Procryptocerus_scabriusculus_0</i>	Procryptocerus	0.022727273
<i>Propodilobus_pingorum_0</i>	Propodilobus	1
<i>Protalaridris_armata_0</i>	Protalaridris	0.142857143
<i>Recurvidris_TH01_0</i>	Recurvidris	0.083333333
<i>Rhopalomastix_rothneyi_0</i>	Rhopalomastix	0.090909091
<i>Rhopalothrix_isthmica_0</i>	Rhopalothrix	0.0625
<i>Rogeria_nevadensis_0</i>	Rogeria	0.05
<i>Rogeria_stigmatica_0</i>	Rogeria	0.05
<i>Romblonella_scrobifera_0</i>	Romblonella	0.1
<i>Rotastruma_recava_0</i>	Rotastruma	1
<i>Rotastruma_stenoceps_0</i>	Rotastruma	1
<i>Royidris_longiseta_0</i>	Royidris	0.133333333
<i>Royidris_notorthotenes_0</i>	Royidris	0.133333333
<i>Secostruma_MY01_0</i>	Secostruma	1
<i>Solenopsis_ZA02_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Solenopsis_fugax_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Solenopsis_mameti_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Solenopsis_molesta_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Solenopsis_papuana_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Solenopsis_succinea_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Solenopsis_xyloni_0</i>	Solenopsis	0.035897436
<i>Stegomyrmex_manni_0</i>	Stegomyrmex	0.2
<i>Stenamma_dyscheres_0</i>	Stenamma	0.035714286
<i>Stenamma_expolitum_0</i>	Stenamma	0.035714286
<i>Stenamma_striatum_0</i>	Stenamma	0.035714286
<i>Strongylognathus_testaceus_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Strumigenys_ambatrix_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_biolleyi_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_chiricahua_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_chyzeri_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_coveri_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_dicomas_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_emmae_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_erynnes_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_exiguaevitae_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_godeffroyi_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_gundlachi_0</i>	Strumigenys	0.021176471

<i>Strumigenys_ludovici_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_maxillaris_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_membranifera_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_nitens_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_ocypete_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_olsoni_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Strumigenys_rogeri_0</i>	Strumigenys	0.021176471
<i>Sylophopsis_ferodens_0</i>	Sylophopsis	0.142857143
<i>Sylophopsis_fisheri_0</i>	Sylophopsis	0.142857143
<i>Sylophopsis_sechellense_0</i>	Sylophopsis	0.142857143
<i>Talaridris_mandibularis_0</i>	Talaridris	1
<i>Temnothorax_bernardi_0</i>	Temnothorax	0.009708738
<i>Temnothorax_kutteri_0</i>	Temnothorax	0.009708738
<i>Temnothorax_poeyi_0</i>	Temnothorax	0.009708738
<i>Temnothorax_rugatulus_0</i>	Temnothorax	0.009708738
<i>Terataner_MG02_0</i>	Terataner	0.214285714
<i>Terataner_MG27_0</i>	Terataner	0.214285714
<i>Terataner_bottegoi_0</i>	Terataner	0.214285714
<i>Tetheamyрма_subsporgia_0</i>	Tetheamyрма	0.5
<i>Tetramorium_atratulus_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_CF01_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_MG125_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_caespitum_cf_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_kutteri_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_severini_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_spinosum_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_taylori_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_transversinodis_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_validiusculum_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Tetramorium_venator_0</i>	Tetramorium	0.019736842
<i>Trachymyrmex_arizonensis_0</i>	Trachymyrmex	0.111111111
<i>Tranopelta_gilva_0</i>	Tranopelta	1
<i>Tranopelta_subterranea_0</i>	Tranopelta	1
<i>Trichomyrmex_criniceps_0</i>	Trichomyrmex	0.115384615
<i>Trichomyrmex_destructor_0</i>	Trichomyrmex	0.115384615
<i>Trichomyrmex_robustior_0</i>	Trichomyrmex	0.115384615
<i>Tropidomyrmex_elianae_0</i>	Tropidomyrmex	1
<i>Tyrannomyrmex_legatus_0</i>	Tyrannomyrmex	0.25
<i>Veromessor_andrei_0</i>	Veromessor	0.111111111
<i>Vitsika_brevis_0</i>	Vitsika	0.0625
<i>Vitsika_suspica_0</i>	Vitsika	0.0625
<i>Vollenhovia_emeryi_0</i>	Vollenhovia	0.016949153
<i>Vombisidris_bilongrudi_0</i>	Vombisidris	0.058823529
<i>Wasmannia_auropunctata_0</i>	Wasmannia	0.090909091
<i>Xenomyrmex_floridanus_0</i>	Xenomyrmex	0.25



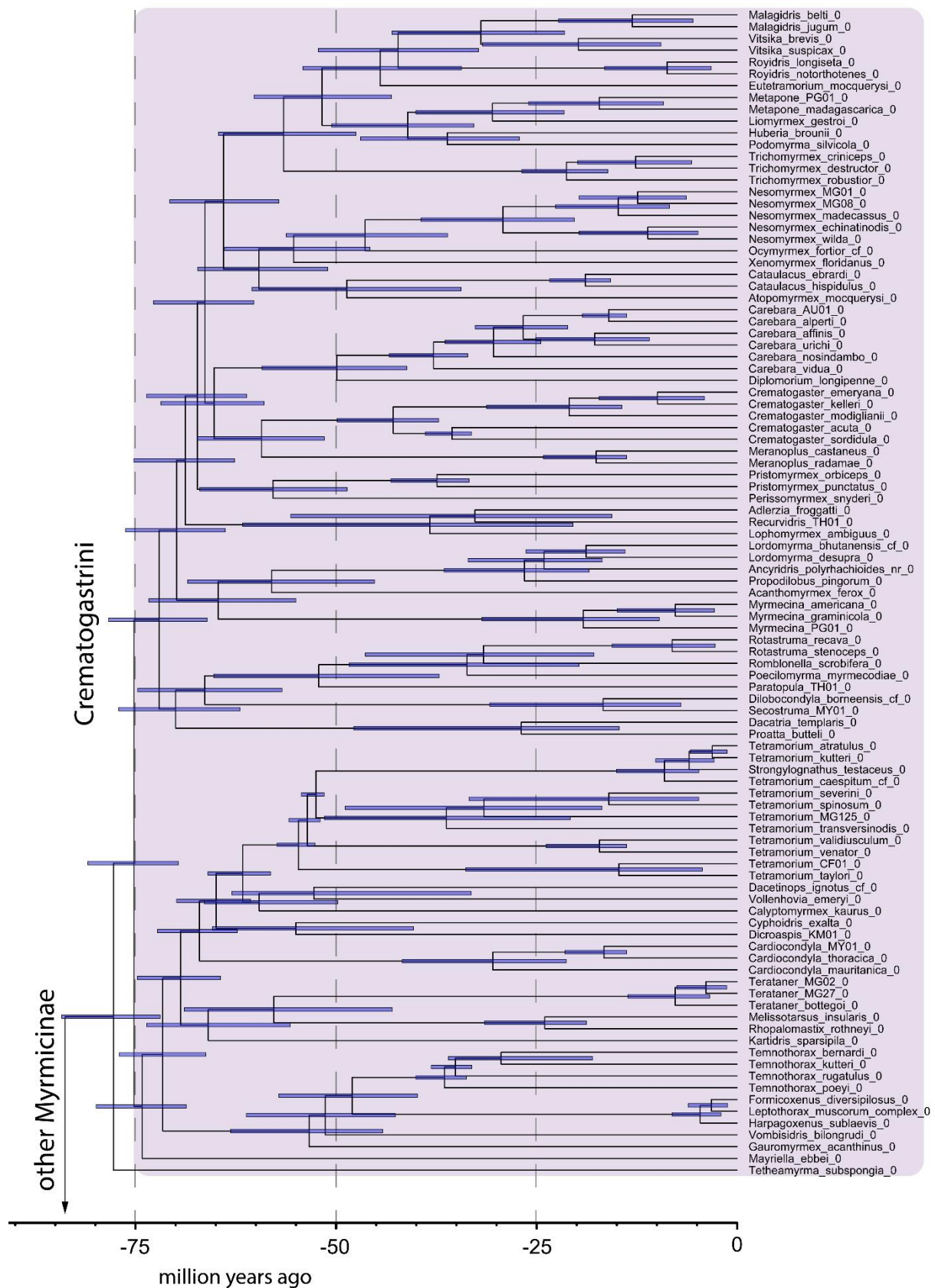
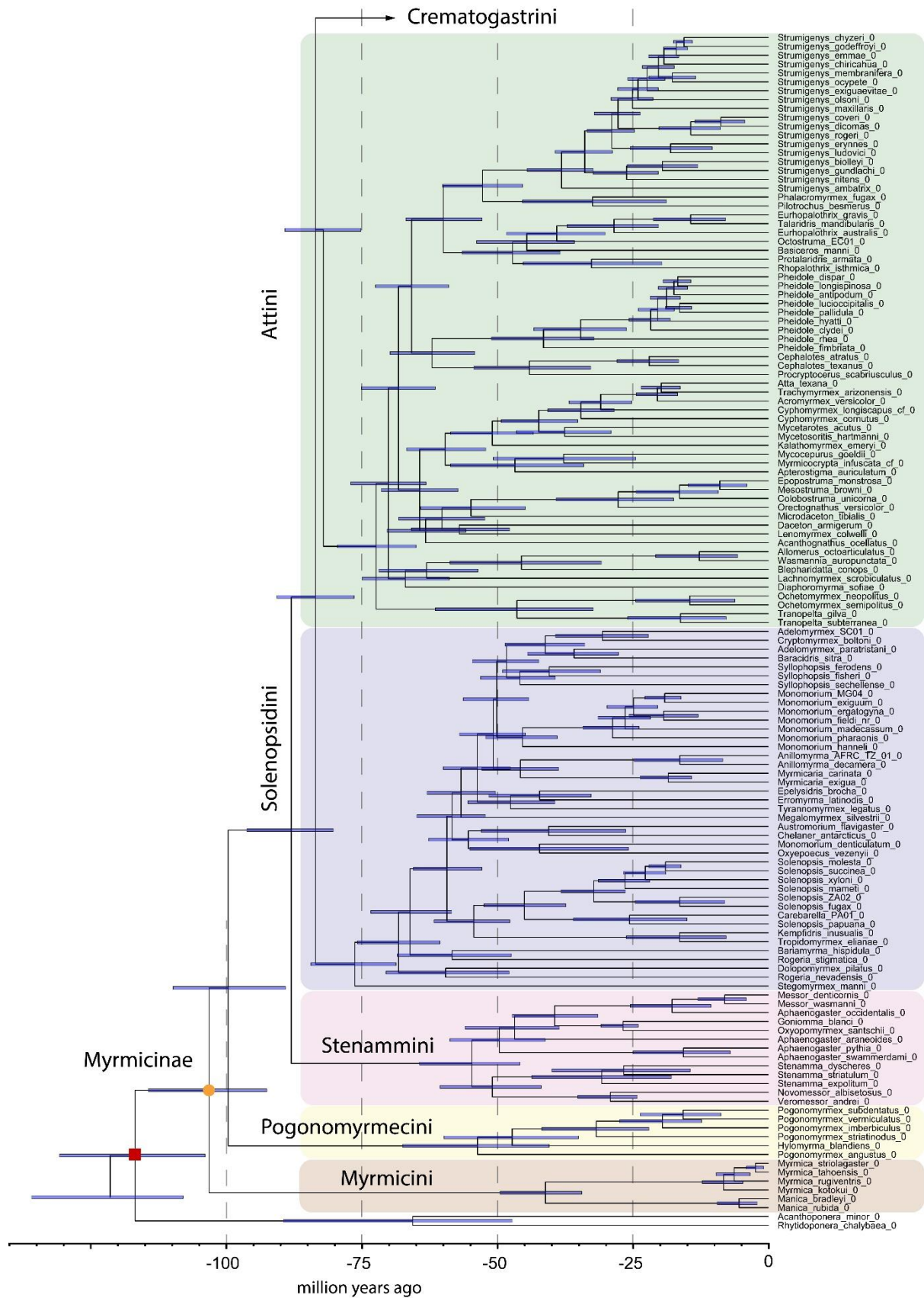


Figure A20. Chronogram of Myrmicinae from a BEAST2 analysis (BD-CA2) under “random sampling” strategy, Birth Death Model and CladeAge package, with outgroups not shown, except first divergent taxa. Blue bars depict the 95% HPD (highest probability density). Net diversification rate: 0.01-0.2. Turnover rate: 0.5-0.9. Sampling rate: 0.04-0.2. Number of ingroup-outgroup fossil calibrations: 47-8.



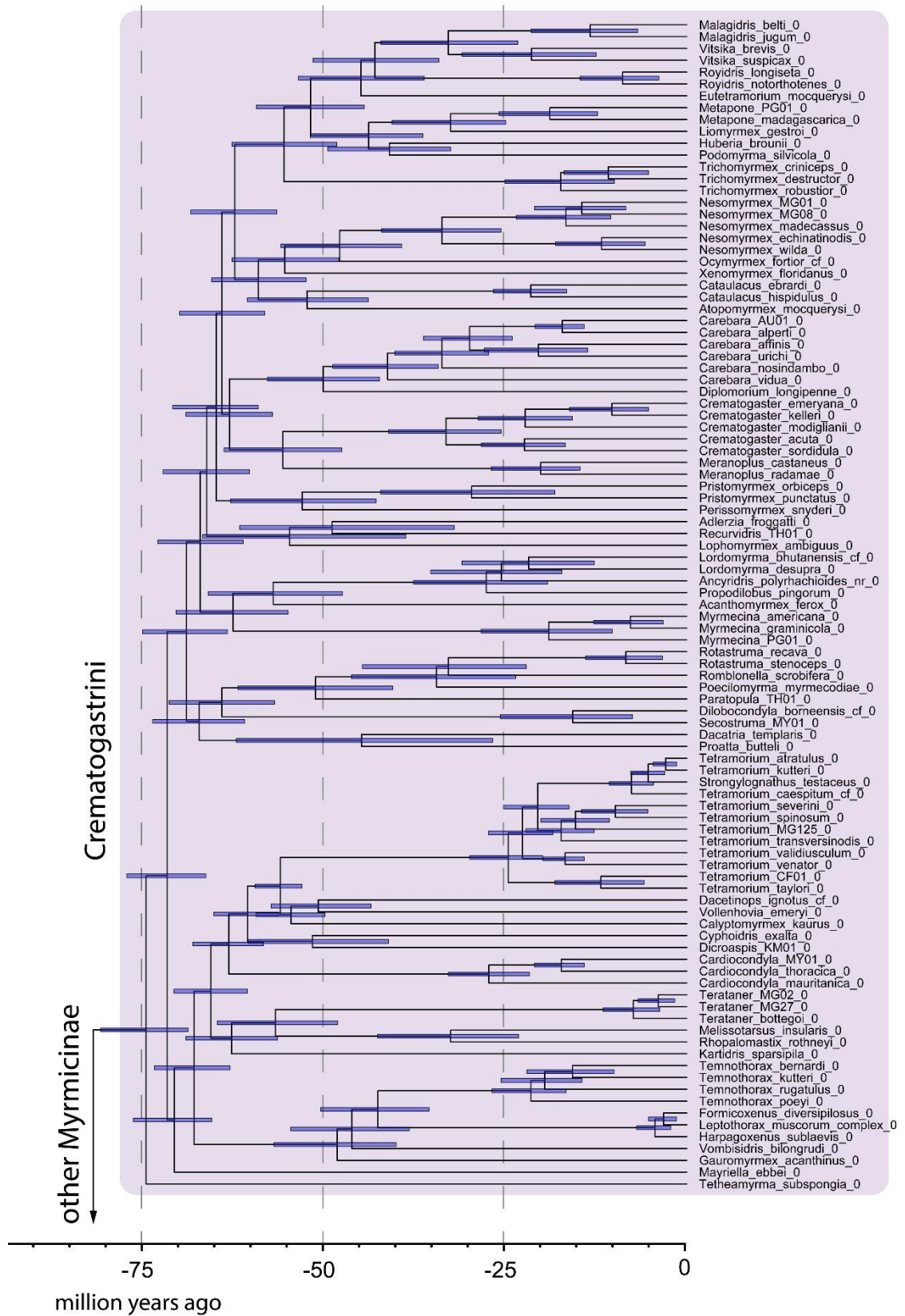
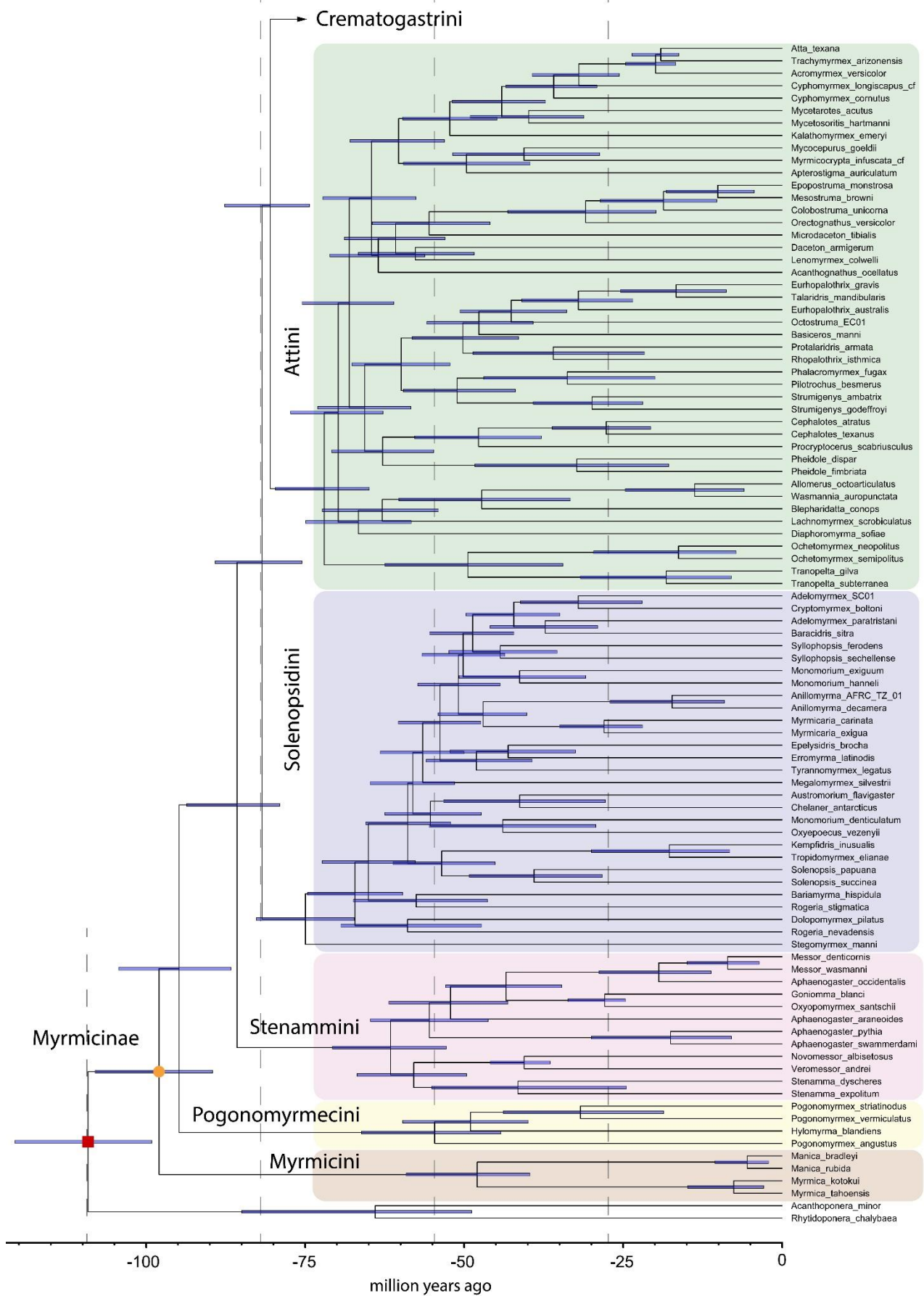


Figure A21. Chronogram of Myrmicinae from a BEAST2 analysis (BD-CA3.1) under “random sampling” strategy, Birth Death Model and CladeAge package, with outgroups not shown, except first divergent taxa. Blue bars depict the 95% HPD (highest probability density). Net diversification rate: 0.01-0.2. Turnover rate: 0.5-0.9. Sampling rate: 0.02-0.03. Number of ingroup-outgroup fossil calibrations: 47-8.



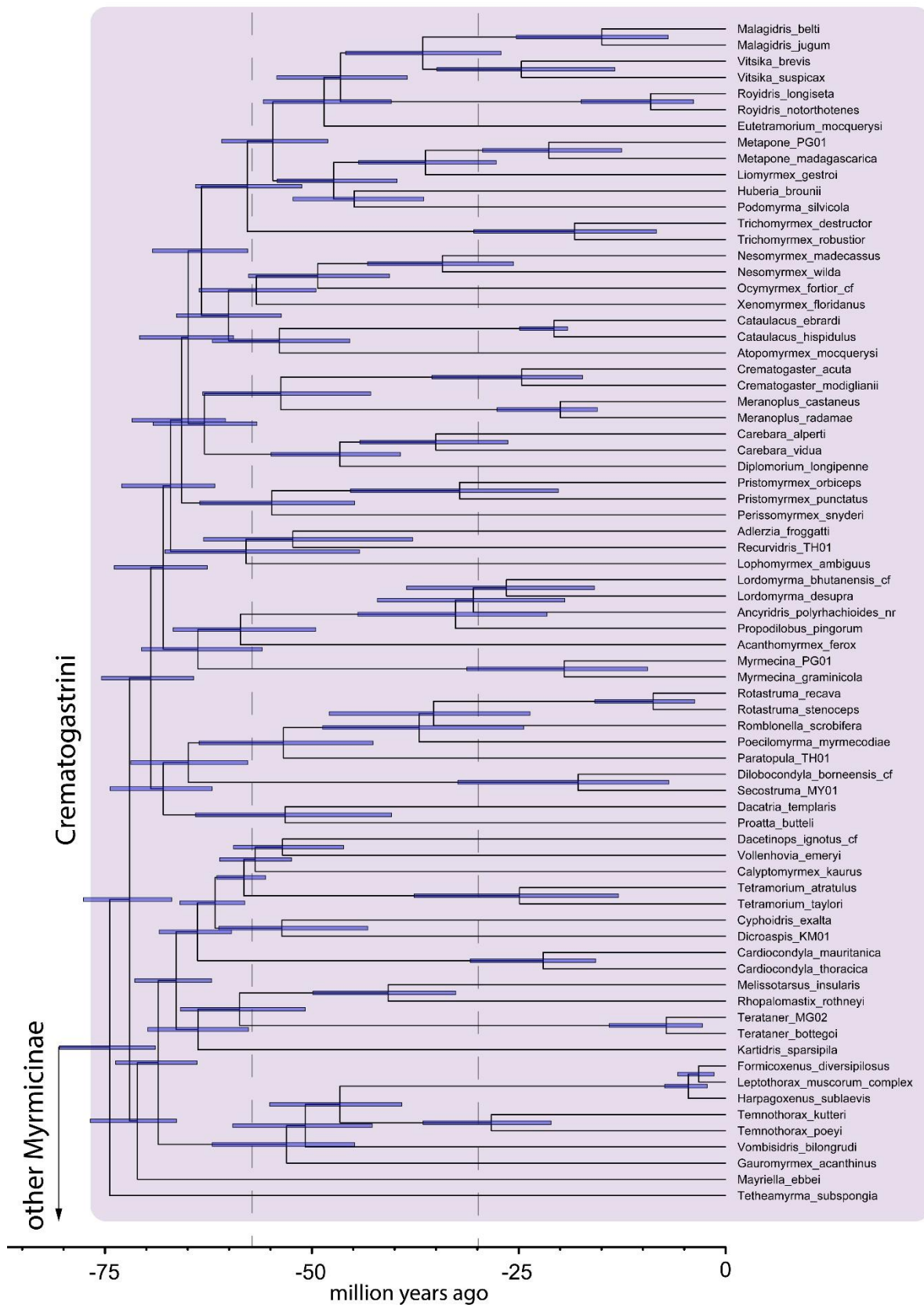
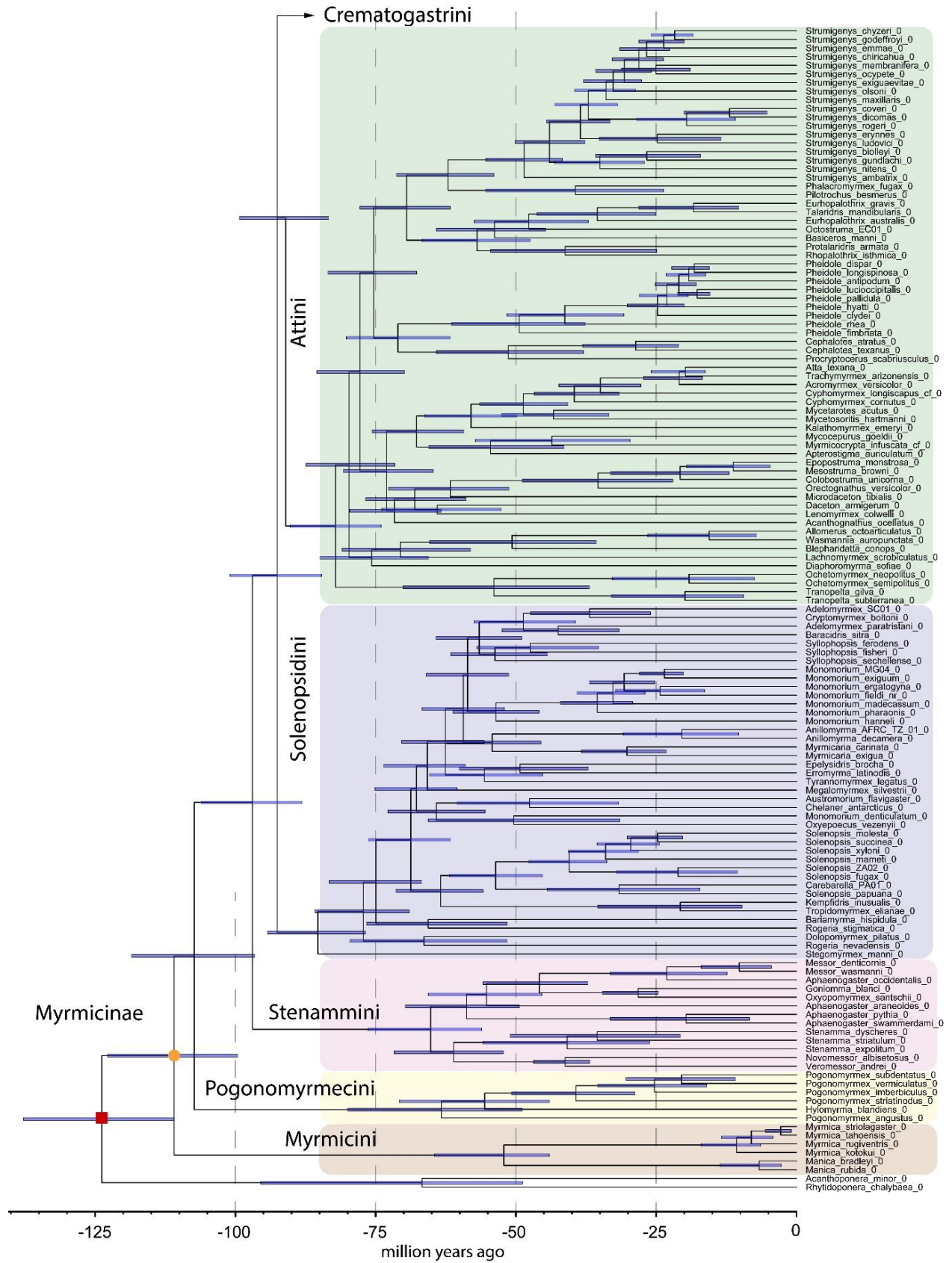


Figure A22. Chronogram of Myrmicinae from a BEAST2 analysis (FBD-SD-DS1) under “diversified sampling 1” strategy, Fossilized Birth Death Model and standard BEAST2 (log-normal) calibrations, with outgroups not shown, except first divergent taxa. Blue bars depict the 95% HPD (highest probability density). Net diversification rate (initial: 0.05), turnover rate (initial: 0.5) and sampling proportion (initial: 0.5) are estimated. Rho parameter: 0.034 (not estimated).



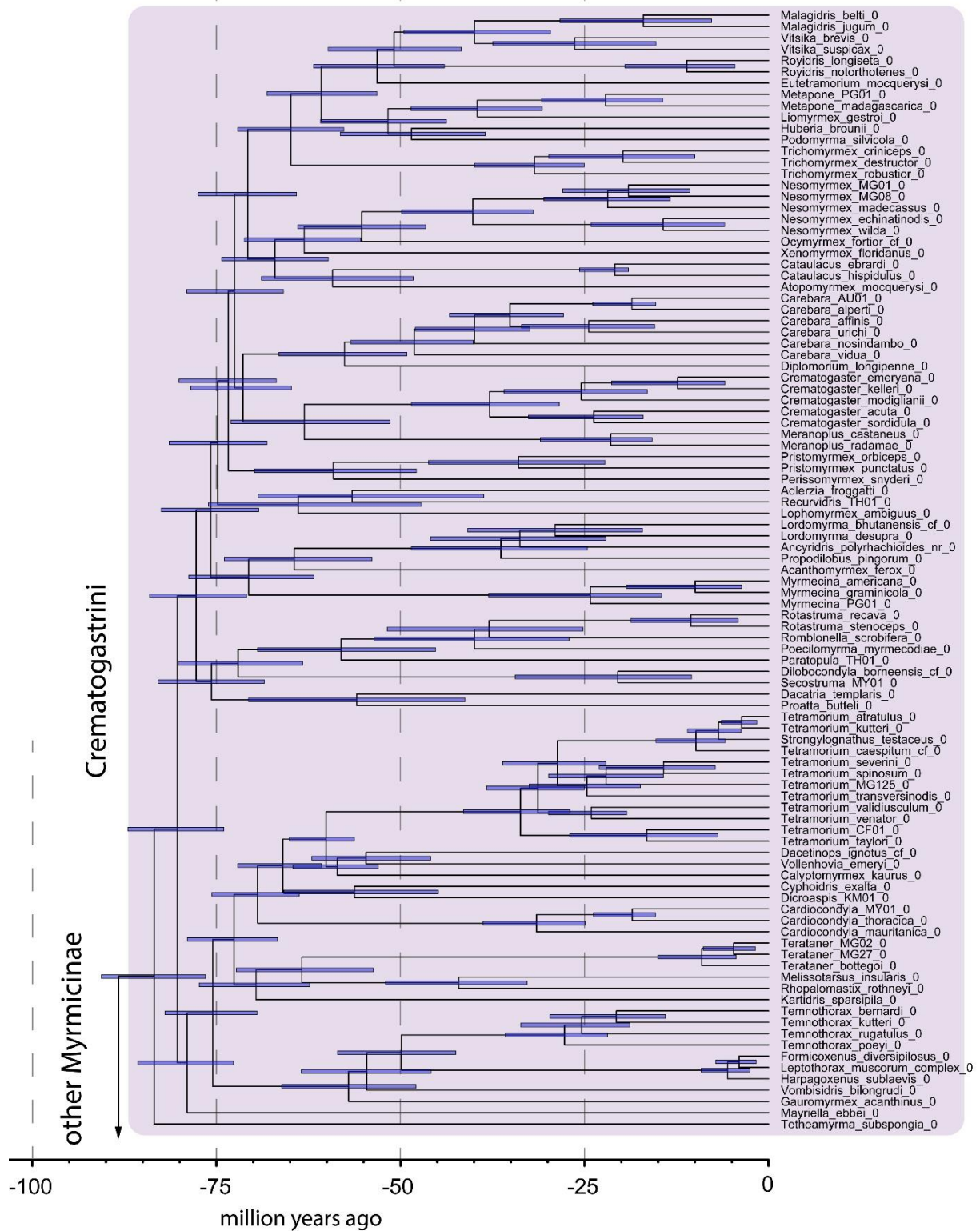


Figure A23. Chronogram of Myrmicinae from a BEAST2 analysis (FBD-SD-RS) under “random sampling” strategy, Fossilized Birth Death Model and standard BEAST2 (log-normal) calibrations, with outgroups not shown, except first divergent taxa. Blue bars depict the 95% HPD (highest probability density). Net diversification rate (initial: 0.05), turnover rate (initial: 0.5) and sampling proportion (initial: 0.5) are estimated. Rho parameter: 0.034 (not estimated). Number of ingroup-outgroup fossil calibrations: 47-8.

Tableau A24. Comparaison des temps de divergence du groupe Formicidae, Myrmicinae et des tribus myrmicines pour l'analyse FBD-SD (random sampling) sous divers modes de calibration du « root node ». Voir section 2.4.7. *Calibration du « root node »* (Chapitre 4 : Phylogénie) pour la description des paramètres.

Taxa	FBD-SD1		FBD-SD2		FBD-SD3	
	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD
Formicidae	148.0	130.3-168.2	149.9	129.4-170.7	149.1	133.2-165.2
Myrmicinae	110.1	99.6-121.0	110.9	99.8-123.5	110.4	99.9-122.4
Core Myrmicinae'	106.8	96.7-117.0	107.5	96.9-119.4	107.0	96.9-118.3
Crematogastrini	82.9	74.0-87.0	83.8	76.5-91.1	83.3	76.6-90.7
Attini	82.2	74.0-90.3	82.4	74.5-90.6	82.1	74.6-89.7
Solenopsidini	85.1	76.9-94.3	85.7	77.2-94.6	85.1	76.3-94.1
Stenammini	65.1	56.1-76.4	65.7	56.7-76.1	64.0	55.3-74.1
Pogonomyrmecini	61.7	48.0-76.2	62.9	50.4-77.0	62.9	49.8-76.7
Myrmicini	48.9	39.8-60.8	48.8	39.7-62.1	48.8	39.4-61.1

Taxa	FBD-SD4.1		FBD-SD4.2		FBD-SD5		FBD-SD6
	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	
Formicidae	142.6	128.2-160.2	141.7	127.6-157.0	142.6	126.3-161.1	151.9
Myrmicinae	105.4	98.3-111.5	105.4	98.5-111.5	107.6	97.3-119.0	111.3
Core Myrmicinae'	102.3	95.0-108.5	102.4	95.4-108.8	104.4	94.8-115.5	107.8
Crematogastrini	80.9	75.2-86.9	81.1	75.3-87.2	82.3	75.4-89.5	83.8
Attini	79.4	72.5-86.0	80.1	73.5-86.5	80.7	73.0-88.9	82.7
Solenopsidini	82.6	75.8-89.4	82.5	75.2-89.5	83.9	75.9-92.8	85.9
Stenammini	65.1	56.1-76.4	65.7	56.7-76.1	64.0	55.3-74.1	
Pogonomyrmecini	61.7	48.0-76.2	62.9	50.4-77.0	62.9	49.8-76.7	
Myrmicini	48.9	39.8-60.8	48.8	39.7-62.1	48.8	39.4-61.1	

Tableau A25. Comparaison des temps de divergence des principaux genres Myrmicinae en stratégie « random sampling » et « diversified sampling », et résultats comparatifs (dernières colonnes) avec [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#). Les valeurs correspondent à la valeur médiane du nœud (95% HPD) en millions d'années. L'estimation de l'apparition des genres n'est pas disponible sous l'analyse FBD-SD-DS2 puisqu'un seul taxon n'était présent pour chacun des genres.

Taxa	This study								Ward et al. (2015)		Blaimer et al. (2018)
	BD-CA1		BD-CA1-DS1		FBD-SD		FBD-SD-DS1		Standard		Standard
	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)	95% HPD	Age (Ma)
Myrmica	7.2	4.2-11.5	5.7	2.1-11.4	10.5	6.4-17.0	7.6	3.0-14.6	7.5	-	-
Pogonomyrmex	25.9	18.5-34.1	21.5	12.7-31.5	37.8	26.4-50.2	31.7	18.6-43.8	32	22-42	-
Stenamma	26.1	15.6-37.7	28.6	14.6-40.8	39.6	24.4-53.9	41.6	24.5-55.1	30	18-42.5	-
Monomorium	38.8	33.4-44.8	28.8	21.6-36.1	53.1	45.9-61.2	41.3	30.9-50.8	42	34-48	-
Solenopsis	39.6	33.4-46.5	25.0	17.9-34.1	53.6	45.3-61.9	39.0	28.7-49.3	39	31-47	-
Pheidole	36.5	28.0-44.8	20.5	14.6-29.9	49.1	37.7-61.6	32.3	17.8-48.3	35	25-47	-
Strumigenys	33.8	28.8-39.5	18.2	14.3-24.4	48.6	41.8-55.4	29.9	22.1-38.5	33	27-39	-
Carebara	33.4	28.0-39.4	23.6	18.0-30.1	48.2	28.1-39.4	35.1	26.6-44.5	45	35-51	46.8
Crematogaster	28.2	22.8-35.0	20.1	16.4-24.4	37.2	22.8-35.0	24.6	17.3-35.5	35	27-43	39.3
Tetramorium	22.8	18.5-27.3	18.2	8.9-30.8	33.7	27-41.5	24.9	12.9-37.6	20	-	24.9

Tableau A26. Distribution biogéographique des genres myrmicines actuels. La présence et l'absence d'une occurrence est indiquée respectivement par un « 1 » et un « 0 ». Les genres *Aphaenogaster* et *Mycetosoritis* sont présents en bordure de région néotropicale mais sont en revanche totalement absents de cette dernière. Nous ne considérons pas leur présence effective comme assez significative pour cette biorégion, nous choisissons donc de ne pas indiquer leur présence en région néotropicale. C'est également le cas du genre *Procryptocerus* pour la région néarctique. La matrice a été générée à partir de AntMaps (Guénard et al., 2017 ; Janicki et al., 2016). Pour les genres constitués d'espèces définies comme exotiques (= non natives) d'une biorégion, les occurrences ont été exclues en suivant diverses sources incluant celles précédemment mentionnées, mais également Bolton (1987, 2000), Seifert (2003), et Wilson & Taylor (1967).

Extant generic distribution matrix of myrmicine ants										
Genus / Bioregion	Neotropic	Nearctic	West Palaearctic	East Palaearctic	Afrotropic	Indomalaya	Australasia	Caribbean	Malagasy	Total
<i>Acanthognathus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Acanthomyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Acromyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Adelomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Adlerzia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Allomerus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ancyridris</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Anillomyrma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Aphaenogaster</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	7
<i>Apterostigma</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Aretidris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Atopomyrmex</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Atta</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Austromorium</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Baracidris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Bariamyrma</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Basiceros</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Blepharidatta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Bondroitia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Calyptomyrmex</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	3
<i>Cardiocondyla</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	6
<i>Carebara</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	5
<i>Cataulacus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	4
<i>Cephalotes</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Chelaner</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Chimaeridris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Colobostruma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Crematogaster</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9
<i>Cryptomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cyatta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cyphoidris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Cyphomyrmex</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Dacatria</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
<i>Dacatinops</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Daceton</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diaphoromyrma</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dicroaspis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1

<i>Dilobocondyla</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Diplomorium</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Dolopomyrmex</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Epelysidris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Epopostruma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Erromyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Eurhopalothrix</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	3
<i>Eutetramorium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Formicoxenus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	3
<i>Formosimyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Gaoligongidris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Gauromyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Goniomma</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Harpagoxenus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	3
<i>Huberia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Hylomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Indomyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ishakidris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Kalathomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Kartidris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Kempfidris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lachnomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lasiomyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Lenomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Leptothorax</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	3
<i>Liomyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Lophomyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Lordomyrma</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Malagidris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Manica</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	3
<i>Mayriella</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Megalomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Melissotarsus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Meranoplus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	4
<i>Mesostruma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Messor</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	3
<i>Metapone</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	3
<i>Microdacton</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Monomorium</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	8
<i>Mycetagroicus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mycetarotes</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mycetomoellerius</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Mycetophylax</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mycetosoritis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mycocepurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Myrmecina</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	5
<i>Myrmica</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0	4
<i>Myrmicaria</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	3
<i>Myrmicocrypta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nesomyrmex</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	1	4
<i>Novomessor</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ochetomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Octostruma</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ocymyrmex</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Orectognathus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1

<i>Oxyepoecus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oxyopomyrmex</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paramyrcetophylax</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paratopula</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Paratrachymyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Patagonomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Perissomyrmex</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2
<i>Peronomyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phalacromyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pheidole</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	8
<i>Pilotrochus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Podomyrma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Poecilomyrma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pogonomyrmex</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Pristomyrmex</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	3
<i>Proatta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Procryptocerus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Propodilobus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Protalaridris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudoatta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Recurvidris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Rhopalomastix</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Rhopalothrix</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Rogeria</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	3
<i>Romblonella</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Rostromyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rotastruma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Royidris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Secostruma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Sericomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Solenopsis</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	8
<i>Stegomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Stenamma</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	4
<i>Stereomyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Strongylognathus</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>Strumigenys</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	8
<i>Syllophopsis</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	4
<i>Talaridris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Temnothorax</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	5
<i>Terataner</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Tetheamyrma</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Tetramorium</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	6
<i>Trachymyrmex</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Tranopelta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichomyrmex</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	3
<i>Tropidomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tyrannomyrmex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Veromessor</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Vitsika</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Vollenhovia</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	3
<i>Vombisidris</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
<i>Wasmannia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Xenomyrmex</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Xerolitor</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	60	23	21	17	29	50	45	15	20	

Tableau A27. Distribution paléobiogéographique des fossiles de genres myrmicines actuels. La présence et l'absence d'une occurrence fossile d'un genre est indiquée respectivement par un « 1 » et un « 0 ». La matrice intègre les données issues de ce présent travail. Les genres éteints ne sont ici pas considérés.

Fossil generic distribution matrix of myrmicine ants (extant genera only)											
Genus / Bioregion	Nearctic Eocene	West Palaearctic Eocene	West Palaearctic Oligocene	West Palaearctic Miocene	East Palaearctic Eocene	East Palaearctic Miocene	Afrotropic Miocene	Indomalaya Miocene	Australasia Miocene	Caribbean Miocene	Total / genus
<i>Acanthognathus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Aphaenogaster</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	7
<i>Apterostigma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cardiocondyla</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Carebara</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	5
<i>Cataulacus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	5
<i>Cephalotes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Crematogaster</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	6
<i>Cyphomyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Gauromyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Goniomma</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lophomyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lordomyrma</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Melissotarsus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Meranoplus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Messor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monomorium</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	3
<i>Mycetomoellerius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Myrmica</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Myrmicaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Nesomyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Octostruma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pheidole</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	4
<i>Podomyrma</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pogonomyrmex</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pristomyrmex</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Proatta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Rhopalomastix</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Solenopsis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	3
<i>Stenamma</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Strumigenys</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Temnothorax</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Tetramorium</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Trichomyrmex</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Veromessor</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Vollenhovia</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
Total	5	11	8	6	1	1	6	16	1	13	

Tableau A28. Matrice de distribution spécifique des Myrmicinae selon six régions biogéographiques : Néotropique (NEO), Néarctique (NEA), Paléarctique (PALEA), Afrotropique (AFRO), Indomalais (INDO), et Australasie (AUS). Les taxons et valeurs annotés en rouge décrivent les ajustements opérés. Les ajustements opérés par rapport à la matrice originelle de [Ward et al. \(2015\)](#) ont été notés en rouge. Les espèces exotiques ont été assignées à leur aire d'origine supposée d'après diverses sources incluant [Bolton \(1987, 2000\)](#), [Seifert \(2003\)](#), [Wilson & Taylor \(1967\)](#), [Guénard et al. \(2017\)](#) et [Janicki et al., \(2016\)](#)¹.

Table A28. Myrmicinae species distribution matrix, based on the following six biogeographic areas: Neotropical (NEO), Nearctic (NEA), Palearctic (PALEA), Afrotropical (AFRO), Indomalayan (INDO), and Australasian regions (AUS). Taxa and values in red are those that have been reviewed. Adjustments compared to the original matrix of [Ward et al \(2015\)](#) have been marked in red. Tramp species were assigned to the area in which they are inferred to have originated, based on various sources including [Bolton \(1987, 2000\)](#), [Seifert \(2003\)](#), [Wilson & Taylor \(1967\)](#), [Guénard et al. \(2017\)](#) and [Janicki et al., \(2016\)](#)¹.

Taxon	NEO	NEA	PALEA	AFRO	INDO	AUS
Acanthognathus	1	0	0	0	0	0
Acanthomyrmex	0	0	0	0	1	0
Acromyrmex	1	0	0	0	0	0
Adelomyrmex_paratristani	1	0	0	0	0	0
Adelomyrmex_SC01	0	0	0	1	0	0
Adlerzia	0	0	0	0	0	1
Allomerus	1	0	0	0	0	0
Ancyridris	0	0	0	0	0	1
Anillomyrma_african	0	0	0	1	0	0
Anillomyrma_decamera	0	0	0	0	1	0
Aphaenogaster_araneoides	1	0	0	0	0	0
Aphaenogaster_occidentalis	0	1	0	0	0	0
Aphaenogaster_pythia	0	0	0	0	0	1
Aphaenogaster_palaeartic	0	0	1	0	0	0
Apterostigma_auriculatum	1	0	0	0	0	0
Atopomyrmex	0	0	0	1	0	0
Atta	1	0	0	0	0	0
Austromorium	0	0	0	0	0	1
Baracidris	0	0	0	1	0	0
Bariamyрма	1	0	0	0	0	0
Basiceros	1	0	0	0	0	0
Blepharidatta	1	0	0	0	0	0
Calyptomymex	0	0	0	1	1	1
Cardiocondyla_mauritanica	0	0	1	1	0	0
Cardiocondyla_MY01	0	0	0	0	1	0
Cardiocondyla_thoracica	0	0	0	0	0	1
Carebara_affinis	0	0	0	0	1	1
Carebara_alperti	0	0	0	0	1	0
Carebara_AU01	0	0	0	0	0	1
Carebara_nosindambo	0	0	0	1	0	0
Carebara_urichi	1	0	0	0	0	0
Carebara_vidua	0	0	0	1	0	0
Cataulacus_ebrardi	0	0	0	1	0	0
Cataulacus_hispidulus	0	0	0	0	1	0
Cephalotes_atratus	1	0	0	0	0	0
Cephalotes_texanus	0	1	0	0	0	0

Chelaner	0	0	0	0	0	1
Colobostruma_unicorna	0	0	0	0	0	1
Crematogaster_acuta	1	0	0	0	0	0
Crematogaster_emeryana	0	1	0	0	0	0
Crematogaster_kelleri	0	0	0	1	0	0
Crematogaster_modiglianii	0	0	0	0	1	0
Crematogaster_sordidula	0	0	1	0	0	0
Cryptomyrmex_boltoni	1	0	0	0	0	0
Cyphoidris_exalta	0	0	0	1	0	0
Cyphomyrmex_cornutus	1	0	0	0	0	0
Cyphomyrmex_longiscapus	1	0	0	0	0	0
Dacatria	0	0	1	0	1	0
Dacatinops	0	0	0	0	1	1
Daceton	1	0	0	0	0	0
Diaphoromyrma	1	0	0	0	0	0
Dicroaspis	0	0	0	1	0	0
Dilobocondyla	0	0	0	0	1	1
Diplomorium	0	0	0	1	0	0
Dolopomyrmex	0	1	0	0	0	0
Epelysidris	0	0	0	0	1	0
Epopostruma	0	0	0	0	0	1
Erromyrma	0	0	0	0	1	0
Eurhopalothrix_australis	0	0	0	0	0	1
Eurhopalothrix_gravis	1	0	0	0	0	0
Eutetramorium	0	0	0	1	0	0
Formicoxenus	0	1	1	0	0	0
Gauromyrmex	0	0	0	0	1	0
Goniomma	0	0	1	0	0	0
Harpagoxenus	0	1	1	0	0	0
Huberia	0	0	0	0	0	1
Hylomyrma	1	0	0	0	0	0
Kalathomyrmex	1	0	0	0	0	0
Kartidris	0	0	0	0	1	0
Kempfidris	1	0	0	0	0	0
Lachnomyrmex	1	0	0	0	0	0
Lenomyrmex	1	0	0	0	0	0
Leptothorax	0	1	1	0	0	0
Liomyrmex	0	0	0	0	1	0
Lophomyrmex	0	0	0	0	1	0
Lordomyrma_bhutanensis	0	0	0	0	1	0
Lordomyrma_desupra	0	0	0	0	0	1
Malagidris_belti	0	0	0	1	0	0
Malagidris_jugum	0	0	0	1	0	0
Manica_bradleyi	0	1	0	0	0	0
Manica_rubida	0	0	1	0	0	0
Mayriella	0	0	0	0	1	1
Megalomyrmex	1	0	0	0	0	0
Melissotarsus	0	0	0	1	0	0
Meranoplus_indo-austral	0	0	0	0	1	1

Meranoplus_radamae	0	0	0	1	0	0
Mesostruma	0	0	0	0	0	1
Messor_denticornis	0	0	0	1	0	0
Messor_wasmani	0	0	1	0	0	0
Metapone_madagascarica	0	0	0	1	0	0
Metapone_PG01	0	0	0	0	0	1
Microdacton	0	0	0	1	0	0
Monomorium_denticulatum	1	0	0	0	0	0
Monomorium_ergatogyna	0	1	0	0	0	0
Monomorium_exiguum	0	0	0	1	0	0
Monomorium_fieldi	0	0	0	0	0	1
Monomorium_hanneli	0	0	0	1	0	0
Monomorium_madecassum	0	0	0	1	0	0
Monomorium_paleartic	0	0	1	0	0	0
Monomorium_pharaonis	0	0	0	0	1	0
Mycetarotes	1	0	0	0	0	0
Mycetosoritis	1	1	0	0	0	0
Mycocephalus	1	0	0	0	0	0
Myrmecina_americana	0	1	0	0	0	0
Myrmecina_graminicola	0	0	1	0	0	0
Myrmecina_indo-austral	0	0	0	0	1	1
Myrmica_kotokui	0	0	1	0	0	0
Myrmica_rugiventris	0	1	0	0	0	0
Myrmica_striolagaster	0	1	0	0	0	0
Myrmica_tahoensis	0	1	0	0	0	0
Myrmicaria_carinata	0	0	0	0	1	0
Myrmicaria_exigua	0	0	0	1	0	0
Myrmicocrypta	1	0	0	0	0	0
Nesomyrmex_echinatinodis	1	0	0	0	0	0
Nesomyrmex_madecassus	0	0	0	1	0	0
Nesomyrmex_MG01	0	0	0	1	0	0
Nesomyrmex_MG08	0	0	0	1	0	0
Nesomyrmex_wilda	1	1	0	0	0	0
Novomessor	0	1	0	0	0	0
Ochetomyrmex_neopolitus	1	0	0	0	0	0
Ochetomyrmex_semipolitus	1	0	0	0	0	0
Octostruma	1	0	0	0	0	0
Ocymyrmex	0	0	0	1	0	0
Orectognathus	0	0	0	0	0	1
Oxyepoecus	1	0	0	0	0	0
Oxyopomyrmex	0	0	1	0	0	0
Paratopula	0	0	0	0	1	0
Perissomyrmex	0	0	0	0	1	0
Phalacromyrmex	1	0	0	0	0	0
Pheidole_antipodum	0	0	0	0	0	1
Pheidole_clydei	0	1	0	0	0	0
Pheidole_dispar	0	0	0	0	0	1
Pheidole_fimbriata	1	0	0	0	0	0
Pheidole_hyatti	0	1	0	0	0	0

Pheidole_longispinosa	0	0	0	1	0	0
Pheidole_luciooccipitalis	0	0	0	0	1	0
Pheidole_pallidula	0	0	1	0	0	0
Pheidole_rhea	0	1	0	0	0	0
Pilotrochus	0	0	0	1	0	0
Podomyrma	0	0	0	0	0	1
Poecilomyrma	0	0	0	0	0	1
Patagonomyrmex_angustus	1	0	0	0	0	0
Pogonomyrmex_imberbicus	0	1	0	0	0	0
Pogonomyrmex_striatinodus	1	0	0	0	0	0
Pogonomyrmex_subdentatus	0	1	0	0	0	0
Pogonomyrmex_vermiculatus	1	0	0	0	0	0
Pristomyrmex_orbiceps	0	0	0	1	0	0
Pristomyrmex_punctatus	0	0	0	0	1	0
Proatta	0	0	0	0	1	0
Procryptocerus	1	0	0	0	0	0
Propodilobus	0	0	0	0	1	0
Protalaridris	1	0	0	0	0	0
Recurvidris	0	0	0	0	1	0
Rhopalomastix	0	0	0	0	1	1
Rhopalothrix	1	0	0	0	0	0
Rogeria_nevadensis	1	0	0	0	0	0
Rogeria_stigmatica	0	0	0	0	0	1
Romblonella	0	0	0	0	0	1
Rotastruma_recava	0	0	0	0	1	0
Rotastruma_stenoceps	0	0	0	0	1	0
Royidris_longiseta	0	0	0	1	0	0
Royidris_notorthotenes	0	0	0	1	0	0
Secostruma	0	0	0	0	1	0
Solenopsis_PA01	1	0	0	0	0	0
Solenopsis_fugax	0	0	1	0	0	0
Solenopsis_mameti	0	0	0	1	0	0
Solenopsis_molesta	0	1	0	0	0	0
Solenopsis_papuana	0	0	0	0	0	1
Solenopsis_succinea	1	0	0	0	0	0
Solenopsis_xyloni	0	1	0	0	0	0
Solenopsis_ZA02	0	0	0	1	0	0
Stegomyrmex	1	0	0	0	0	0
Stenamma_dyscheres	0	1	0	0	0	0
Stenamma_expolitum	1	0	0	0	0	0
Stenamma_striatulum	0	0	1	0	0	0
Strongylognathus	0	0	1	0	0	0
Strumigenys_ambatrix	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_biolleyi	1	0	0	0	0	0
Strumigenys_chiricahua	0	1	1	0	0	0
Strumigenys_chyzeri	0	0	0	0	0	1
Strumigenys_coveri	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_dicomas	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_emmae	0	0	0	0	0	1

Strumigenys_erynnes	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_exiguaevitae	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_godeffroyi	0	0	0	0	1	0
Strumigenys_gundlachi	1	0	0	0	0	0
Strumigenys_ludovici	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_maxillaris	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_membranifera	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_nitens	1	0	0	0	0	0
Strumigenys_ocypete	0	0	0	0	1	0
Strumigenys_olsoni	0	0	0	1	0	0
Strumigenys_rogeri	0	0	0	1	0	0
Sylophopsis_ferodens	0	0	0	1	0	0
Sylophopsis_fisheri	0	0	0	1	0	0
Sylophopsis_sechellense	0	0	0	1	1	0
Talaridris	1	0	0	0	0	0
Temnothorax_bernardi	0	0	1	0	0	0
Temnothorax_kutteri	0	0	1	0	0	0
Temnothorax_poeyi	0	1	0	0	0	0
Temnothorax_rugatulus	0	1	0	0	0	0
Terataner_bottegoi	0	0	0	1	0	0
Terataner_MG02	0	0	0	1	0	0
Terataner_MG27	0	0	0	1	0	0
Tetheamyрма	0	0	0	0	1	0
Tetramorium_atratulus	0	0	1	0	0	0
Tetramorium_caespitum	0	0	1	0	0	0
Tetramorium_CF01	0	0	0	1	0	0
Tetramorium_kutteri	0	0	1	0	0	0
Tetramorium_MG125	0	0	0	1	0	0
Tetramorium_severini	0	0	0	1	0	0
Tetramorium_spinosum	0	1	0	0	0	0
Tetramorium_taylori	0	0	0	0	0	1
Tetramorium_transversinodis	0	0	0	1	0	0
Tetramorium_validiusculum	0	0	0	0	0	1
Tetramorium_venator	0	0	0	1	0	0
Trachymyrmex	1	1	0	0	0	0
Tranopelta_gilva	1	0	0	0	0	0
Tranopelta_subterranea	1	0	0	0	0	0
Trichomyrmex_criniceps	0	0	0	0	1	0
Trichomyrmex_destructor	0	0	1	1	1	0
Trichomyrmex_robustior	0	0	0	1	0	0
Tropidomyrmex	1	0	0	0	0	0
Tyrannomyrmex	0	0	0	0	1	0
Veromessor	0	1	0	0	0	0
Vitsika_brevis	0	0	0	1	0	0
Vitsika_susplicax	0	0	0	1	0	0
Vollenhovia	0	0	1	0	1	1
Vombisidris_bilongrudi	0	0	0	0	1	1
Wasmannia_auropunctata	1	0	0	0	0	0
Xenomyrmex_floridanus	1	1	0	0	0	0

Tableau A29. Éventail des probabilités d'apparition pour les principales lignées Myrmicinae d'après les résultats de Ward et al. (2015), inférées sous analyse Lagrange. L'éventail des scénarios est exprimé comme suit : [gauche|droite] ou la valeur « gauche » et « droite » correspondent aux éventuelles biorégions d'apparition du nœud dont la branche descendante inférieure et supérieure sont issues. Seuls les scénarios avec probabilité relative > 0.1 sont indiqués. Les biorégions sont les suivantes : N, Néarctique ; O, Néotropique ; P, Paléarctique ; F, Afrotropique ; I, Indomalais ; A, Australasie.

Ward et al. (2015)			
Clade	Range	Relative probability	InL
Myrmicinae	O N	0.204	-558.5
	O NP	0.196	-558.6
	O ONP	0.088	-559.4
	ON N	0.063	-559.7
	OF N	0.061	-559.7
	ONF N	0.052	-559.9
	O ON	0.052	-559.9
Myrmicini	N N	0.338	-558.0
	NP N	0.099	-559.3
	N NP	0.094	-559.3
	NP P	0.089	-559.4
	P P	0.087	-559.4
	P NP	0.084	-559.4
Core Myrmicinae	O O	0.619	-557.4
	OF O	0.098	-559.3
	ON O	0.074	-559.5
	ONF O	0.050	-559.9
Pogonomyrmecini	O O	0.934	-557.0
Stenammini	ONF N	0.171	-558.7
	ONA N	0.164	-558.7
	OF N	0.157	-558.8
	ON N	0.100	-559.2
	F ON	0.056	-559.8
Solenopsidini	O O	0.973	-557.0
Attini	O O	0.982	-557.0
Crematogastrini	OF I	0.427	-557.8
	FI I	0.368	-557.9

Références — Annexe A

Blaimer, B.B., Ward, P.S., Schultz, T.R., Fisher, B.L., & Brady, S.G., 2018. Paleotropical diversification dominates the evolution of the hyperdiverse ant tribe Crematogastrini (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Systematics and Diversity*, 2 (5), 3, 1–14.

Blanchard, B.D., & Moreau, C.S., 2017. Defensive traits exhibit an evolutionary trade-off and drive diversification in ants. *Evolution*, 71 (2), 315–328.

Bolton, B., 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology*, 54, 263–452.

Bolton, B., 2000. The ant tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 65, 1–1028.

Bolton, B., 2020. An Online Catalog of the Ants of the World (accessed 30 April 2020) <http://antcat.org/>

Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N., & Economo, E.P., 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*, 24, 83–89.

Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B., & Economo, E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics*, 32, 185–193.

Matschiner, M., Musilová, Z., Barth, J.M., Starostová, Z., Salzburger, W., Steel, M., & Bouckaert, R., 2017. Bayesian phylogenetic estimation of clade ages supports trans-Atlantic dispersal of cichlid fishes. *Systematic biology*, 66 (1), 3–22.

Seifert, B., 2003. The ant genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) - a taxonomic revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi*, and *C. minutior* species groups. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. B, Botanik, Zoologie*, 104, 203–338.

Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L., & Schultz, T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40, 61–81. <https://doi.org/10.1111/syen.12090>

Wilson, E.O., & Taylor, R.W., 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Insects Monograph*, 14, 1–109.

Annexe B

Section B1 - *Fallomyrma*

The fossil record of the myrmicine ant *Fallomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) from Baltic amber (Gdańsk Bay and Samland Peninsula, Kaliningrad): description of a new morphospecies and its palaeobiogeographic implication.

L'occurrence fossile d'une fourmi myrmicine Fallomyrma (Hymenoptera: Formicidae) dans l'ambre de la Baltique (Baie de Gdańsk et Sambie, Kaliningrad) : description d'une nouvelle morpho-espèce et son implication paléobiogéographique.

Cédric Chény ^{a,b}, Corentin Jouault ^b, Bo Wang ^a, Vincent Perrichot ^{b,*}

^a *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Paleoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.*

^b *Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.*

* Corresponding author at: Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail address: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr (V. Perrichot).

ABSTRACT

The extinct myrmicine ant genus *Fallomyrma* (Formicidae, Myrmicinae), formerly described by Dlussky & Radchenko (2006), was known from the Eocene Rovno (Ukraine) and Scandinavian (Denmark) amber, but also from the Oligocene Bitterfeld (Germany) amber. As Dlussky & Radchenko (2006) and Radchenko & Dlussky (2018) mentioned it, the genus had, curiously, never been described in the typical Baltic ambers, namely that from the Samland Peninsula (Russia) and Gdańsk Bay (Poland). Here we propose to describe a new morphospecies of *Fallomyrma* found from this precise area, and to compare it with its close

relatives known from the three other amber-bearing deposits cited above. Its presence in the vicinity of Gdańsk and Kaliningrad offers a new look at the distributional pattern, supposedly more restricted around the Baltic forest and absent from the presumed primary area of production of Baltic amber. This new record also reduces the difference of generic diversity with other deposits (Rovno, Bitterfeld etc.). The genus cannot however be used as an indicator of an autochthonous origin of European ambers.

Keywords: Insecta, Myrmicinae, Fallomyrma, Baltic, Taxonomy

RÉSUMÉ

Le genre éteint *Fallomyrma* (Formicidae, Myrmicinae), historiquement décrit par Dlussky & Radchenko (2006), était connu dans l'ambre éocène de Rovno (Ukraine), l'ambre scandinave (Danemark), mais aussi dans l'ambre oligocène de Bitterfeld (Allemagne). Comme Dlussky & Radchenko (2006) puis Radchenko & Dlussky (2018) le mentionnaient, le genre n'avait curieusement jamais été décrit dans l'ambre balte typique, c'est-à-dire celui provenant de la Péninsule de Sambie (Russie) et de la baie de Gdańsk (Pologne). Nous nous proposons donc de décrire une nouvelle morphospèce de *Fallomyrma* trouvée précisément dans l'ambre de cette localité, et nous la comparons avec les spécimens déjà connus des trois autres gisements cités plus haut. Sa présence aux alentours de Gdańsk et Kaliningrad offre un nouveau regard sur la distribution géographique du genre, supposée plus restreinte et absente de la zone de production primaire présumée d'ambre balte. Cette nouvelle occurrence réduit également la différence de diversité générique avec les autres gisements (Rovno, Bitterfeld etc.). Le genre ne peut en revanche plus être utilisé comme indicateur d'une origine autochtone des ambres européens.

Mots clés : Insectes, Myrmicinae, Fallomyrma, Baltique, Taxonomie

1. Introduction

Fallomyrma is an extinct ant genus (Formicidae, Myrmicinae) who was originally described by Dlussky & Radchenko in 2006, from three European amber deposits: Rovno (Ukraine, Eocene), Scandinavia (Denmark, Eocene), and Bitterfeld (Germany, Oligocene) (Fig.1). Based on numerous workers (19, to be precise) from the three amber-bearing deposits cited above, the species *F. transversa* is the first one who has been described. Yet, as Dlussky & Radchenko (2006) mentioned it, despite more than thirteen thousand amber pieces investigated which including ants, the genus, previously found in the Rovno, Scandinavian [=Danish] and Bitterfeld [=Saxonian] amber, had never been discovered in the typical Baltic ambers, namely

that from the Samland Peninsula or along the Polish coasts as Gdańsk Bay. Wheeler (1915) examined almost 10 000 inclusions from a large collection of Baltic amber, and never mentioned the genus. Taking into account the fact that the number of studied ant inclusions from these Baltic ambers is at least five times greater than that of the three above amber-bearing deposits taken together, several authors (Dlussky & Rasnitsyn, 2009; Radchenko & Dlussky, 2018) have suggested the presumed absence associated with the substantial investigations already conducted was the evidence of a complete absence in this geographic area. Twelve years later and thousands of additional pieces investigated, Radchenko & Dlussky (2018) described three new *Fallomyrma* species from the Rovno amber (also based on workers): *F. anodonta*, *F. marginata*, and *F. robusta*. But the genus remained absent from the Baltic amber, until now. In this paper, we report the first occurrence of *Fallomyrma* from this area, and we compare the specimens with their close relatives known from Rovno (Ukraine), Scandinavia (Denmark), and Bitterfeld (Germany). Based on morphological and morphometric comparisons, we describe a new species: *Fallomyrma inopinata* sp. nov.. We propose to provide an updated key to *Fallomyrma* species, modified from Radchenko & Dlussky (2018), and including the new fossil morphotype. We also provide a general overview (Table 2) outlining the significant character for identifying quickly each morphospecies. This surprising finding reduce the taxonomic generic difference in terms of diversity between Baltic, Rovno, Scandinavian and Bitterfeld amber. It also offers a new look at the distributional pattern, supposedly more restricted around the Baltic forest.

2. Material and methods

2.1. Origin and age of the amber

The new taxon is based on three worker specimens found in two pieces that originate from the Samland Peninsula (Russia) or Gdańsk Bay (Poland) (Fig.1A-B). The holotype was acquired by the University of Rennes (France) from a public seller (Marius Veta) which has certified the geographic provenance, and the paratypes are historical donations from private collections to the University of Gdańsk (Poland). The holotype is housed in the Geological Department and Museum (IGR) of the University of Rennes, France, and the paratypes are deposited in the Museum of Amber Inclusions (MAI), of the University of Gdańsk (UG), Poland.

Baltic amber deposits derive from a wide geographical area along the shores of the Baltic Sea, and even encompass the shores of eastern England and Scotland in their widest acceptance (Weitschat and Wichard, 2010) (Fig.1A). The main deposits, however, are found on or near the

shores of the eastern Baltic Sea, particularly on the Samland Peninsula, precisely where the piece would have been found out. Unfortunately, the exact provenance of pieces of Baltic amber is rarely documented in private collections, so is the case of the piece containing the specimen described herein. Baltic amber predominantly occurs in the Blue Earth Formation (or Blue Earth member of the Prussian Formation), which was dated as late Bartonian to Priabonian (Upper Eocene, ca. 34–38 Ma) based on palynological data (Aleksandrova & Zaporozhets, 2008; Kosmoswska-Ceranowicz et al., 1997). An older Lutetian age (ca. 41–48 Ma) of the Blue Earth Formation was suggested by Ritzkowski (1997) based on the dating of its glauconite content, but this method can give overestimated ages (Clauer et al., 2005). Smaller amounts of amber also occur in the older Lower Blue Earth Formation (Lutetian) as well as in younger Oligocene sediments. However, Oligocene amber may correspond to redeposited Eocene material (Standke, 2008). In the recent years, several studies have emphasized the similarities and differences between Baltic, Rovno, and Bitterfeld ambers based on shared arthropod and plant species as well as similar $\delta^{13}\text{C}$ signatures, suggesting a close age for these three ambers (Dlussky & Rasnitsyn, 2009; Dunlop et al., 2018; Mänd et al., 2018; Perkovsky, 2018; Perkovsky et al., 2010; Tolkantiz & Perkovsky, 2018). However, Bitterfeld amber is found in a late Oligocene stratum (23.8–25.3 Ma) and there is a continuing debate on whether it is truly Oligocene or late Eocene in age, but an older Eocene age seems excluded (Dunlop et al., 2018; Schmidt & Dörfelt, 2007; Standke, 2008; Wimmer et al., 2008). Altogether, this converges toward a rather late Eocene age for most of the fossiliferous Baltic amber (i.e. that from the Blue Earth layers), leading to an estimated age range of 34 to 38Ma (Priabonian), which is adopted here, although an older Lutetian age cannot be excluded for at least some amber pieces. Further discussions on the age, geological setting, and paleobiota of Baltic amber can be found in Weitschat and Wichard (2010) and Sadowski et al. (2017).

2.2. *Spectroscopic analysis*

2.3. *Preparation and study of the material*

The present study focuses on the myrmicine ants belonging to the genus *Fallomyrma*, based on three workers excellently preserved in two pieces of amber. No other significant inclusions have been reported.

The amber pieces were polished with a grinder polisher (Buehler EcoMet 30) by using a very thin silicon carbide sanding paper (grit size = 7000). Then, the fragments were embedded

with cedar oil between microscopic slides to minimize the light scattering during the focus stacking.

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope and Axiocam 512 digital camera with Zen software allowing for measurements and digital photography. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2017. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2019. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

2.4. Terminology & Measurements

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994), and we follow Wilson (1955) and Harris (1979) for the description of degrees of inclination of pilosity and surface sculpturing respectively. All measurements are expressed in mm. The measurements and indices used in this study (whose acronyms are listed below), follow Dlussky & Radchenko (2006), Radchenko & Dlussky (2018) and our additions. The measurements and indices are used as followed:

EL = Eye length: maximum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view.

HL = Head length: maximum distance from the midpoint of the anterior clypeal margin to the midpoint of the posterior margin of the head, measured in full-face view.

HW = Head width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view.

HTL = Hind tibial length: maximum length measured from the basal most point between the condyles to the distal most point in a parallel plan to the tibial axis.

WL = diagonal length of the mesosoma in lateral view from the articulation with the head to the posterior margin of the propodeal lobes.

ML-1 = mesosoma length in dorsal view from the anterior end of the pronotum to the point of articulation with the petiole (if the mesosoma length in lateral view is impossible to measure).

PDL = Peduncular length: length of petiolar peduncle visible from the propodeal lobes to the anterior limit of the node, in dorsal view.

PH = Pronotal height: maximum height of the pronotum measured in lateral view.

PL = Petiolar length: maximum median length of the petiole measured in dorsal view, from the propodeum to the postpetiole. In details: $PL = PDL + PTL +$ the remaining distance from the posterodorsal angle of the petiolar node to the anterior edge of the postpetiole.

PPH = Postpetiole height: maximum height of the postpetiole measured in lateral view.

PPL = Postpetiole length: maximum length of the postpetiole measured in dorsal view.

PPW = Postpetiole width: maximum width of the postpetiole measured in dorsal view.

PTH = Petiolar node height: maximum height of the petiolar node measured in lateral view from the highest median point of the node to the ventral outline. The measuring line is positioned at an orthogonal angle to the ventral outline of the node.

PTL = Petiolar node length: maximum length of the dorsal face of the petiolar node from the anterodorsal to the posterodorsal angle, measured in dorsal view and excluding the peduncle.

PTW = Petiolar node width: maximum width of the dorsal face of the petiolar node measured in dorsal view.

PW = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view.

SL = Scape length: maximum straight-line length of the scape, excluding the antennal condyle [= antennal bulb + neck].

TL = Total body length: maximum length of the body (excluding the mandibles and the sting) measured in lateral view. TL = HL + neck length + WL + PL + PPL + gaster length.

CI = cephalic index: $HW/HL \times 100$

SI = scape index: $SL/HW \times 100$

OI = ocular index: $EL/HW \times 100$

DMI = dorsal mesosoma index: $PW / WL \times 100$

LMI = lateral mesosoma index: $PH / WL \times 100$

LPeI = lateral petiole index: $PTL / PTH \times 100$

DPeI = dorsal petiole index: $PTW / PTL \times 100$

LPpI = lateral postpetiole index: $PPL / PPH \times 100$

DPpI = dorsal postpetiole index: $PPW / PPL \times 100$

PPI = postpetiole index: $PPW / PTW \times 100$

PTI = petiolar index: $PTH / PTL \times 100$

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1836 [1835]

Genus *Fallomyrma* Dlussky & Radchenko, 2006

Type species. *Fallomyrma transversa* Dlussky & Radchenko, 2006, by monotypy and based on workers. Queens and males remain unknown.

Type locality. Rovno, Bitterfeld, and Scandinavian ambers.

Diagnosis (worker). Emended after Radchenko & Dlussky, 2018 — Workers monomorphic, body 2.5–4 mm long. Antennae 12-segmented, with distinct large three-segmented club longer than remaining funicular segments taken together; antennal scape relatively short, slightly curved at base, not reaching occipital margin. Eyes well developed, located somewhat lower (anteriorly) than midlength of lateral head margins. Ocelli absent. Frontal lobes widely spaced, so that central part of clypeus wedging in between these lobes wider than each lobe. Median portion of clypeus longitudinally concave, delineated laterally by longitudinal carinae; anterior clypeal margin widely and weakly medially concave, with two long setae. Masticatory margin of mandibles with six or seven teeth. Promesonotum distinctly narrowing posteriorly, subtrapezoidal, delineated markedly anteriorly and laterally by sharp ridge; its anterior margin convex (in dorsal view); dorsal and lateral surfaces of promesonotum positioned at right or even acute angle. Petiole with distinct cylindrical anterior part; its node high, with rounded dorsum. Middle and hind tibiae with one simple spur. Whole body smooth, without punctation or granulated sculpture; rugosity sometimes developed on various parts of head and mesosoma.

Diagnosis remark

The pair of long setae on the anterior margin of the clypeus is noticed as a diagnostic feature for the genus by Dlussky & Radchenko (2006), and Radchenko & Dlussky (2018). But the same authors described *F. transversa* without any clypeal setae in Dlussky & Radchenko (2006). The feature is present in two out of three type specimens of the new fossil morphotype, but it seems to be absent (or maybe indiscernible) in one paratype specimen, in the same way as *F. anodonta*. Thus, with the new fossil morphotype (if we exempt this outlandish paratype), only *F. marginata* and *F. robusta* are described with a pair of clypeal setae, according to the drawings in Radchenko & Dlussky (2018) (although curiously not always illustrated on each drawing). This feature is not discussed and this point could question the pertinence of this criteria for a generic diagnosis, and may should not be considered as a valuable diagnostic character. On the other hand, the row of 8 to 10 carinae, encompassing the antennal sockets on the anterolateral side of the head (in dorsal view), seems to be always present and conspicuous

in *Fallomyrma* - except may be in *F. anodonta* but the state of the fossil material did not allow a clear description. Therefore, this feature has been added to the diagnosis of the genus in the present paper.

***Fallomyrma inopinata* sp. nov.**

(Figs. 2–4)

Type material. Holotype IGR.BA-019 (worker), deposited in the collection of the Geological Department and Museum (IGR) of the University of Rennes, France. Paratypes: MIB-4370-1; MIB-4370-2 (2 workers) deposited in the Museum of Amber Inclusions (MAI) from the Department of Invertebrate Zoology and Parasitology, University of Gdańsk (UG), Poland.

Type locality and horizon. In Baltic amber, Kaliningrad Oblast, Russia, Late Eocene (likely Priabonian, ca. 34–38 Ma).

Etymology. From the Latin word *inopinatus*, meaning “unexpected”. The epithet refers to the rather unexpected nature of the discovery of *Fallomyrma* in Baltic amber, after so many years of prospecting.

Diagnosis. Worker. With characters of the *Fallomyrma* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other *Fallomyrma* species: head dorsolaterally sculptured in the anterior part by a row of 8 to 10 carinae, encompassing the antennal sockets on the anterolateral side of the head (in dorsal view) clypeus laterally marginate by three longitudinal carinae, each joining the anterior margin of the antennal sockets; anterior clypeal margin marginate medially by a conspicuous rounded and deep notch (=concave incision) delimited on each side by the setae; median posterior clypeal margin with a pair of two short carinae, contiguous to the two latter pseudo-frontal carinae, on each side of the top of the clypeus; masticatory margin of the mandibles with 7 teeth, including the basal angle; propodeum with conspicuous teeth; dorsal surface of propodeum margined laterally by a strong longitudinal carina joining the propodeal tooth; dorsum and lateral sides of propodeum covered transversally by numerous irregular rugae.

Description. Worker.

Head. In full-face view, head subrectangular, slightly longer than wide (CI~90); straight occipital margin and narrowly rounded occipital corners; eyes well developed (100+ ommatidia); antennal scape short and strongly curved at base; frontal lobes developed,

relatively spaced and mostly covering the antennal sockets; frontal carinae rather short, divided at the base of the frontal lobes in two pseudo-frontal carinae rather straight and subparallel, ending at midlength of the head; clypeus trapezoidal-shaped and rather smooth, largely inserted anteriorly between the frontal lobes; clypeus marked in the anterolateral side by three longitudinal carinae, each joining the anterior margin of the antennal sockets; the most median carina is bent, the two others rather straight; a pair of conspicuous median clypeal setae in the anterior margin, of medium-size, rising above the mandibles; anterior clypeal margin marginate medially by a conspicuous rounded and deep notch (=concave incision) delimited on each side by the setae; median posterior clypeal margin with a pair of two short carinae, contiguous to the two latter pseudo-frontal carinae, on each side of the top of the clypeus; anterolateral side of the head sculptured by 8 to 10 concavo-convex carinae encompassing the antennal sockets, beginning at the anterolateral side of the clypeus (above the mandibles) and reaching the anterior margin of the eyes for the most outer ones; stout mandibles, quite elongate and trapezoidal-shaped, with a right basal angle; masticatory margin of the mandibles with 7 teeth, including the basal angle; masticatory margin constituted by a thick and sharp apical tooth, followed by 6 sharp teeth decreasing in size posteriorly; the apical and preapical tooth are separated from the other teeth by a tiny concave diastema; palpal formula unknown.

Mesosoma. Promesonotum shield-shaped, margined anteriorly and laterally by sharp ridges joining in pronotal humeri in a right angle; anterodorsal margin slightly convex in dorsal view; metanotal groove shallow but conspicuous and rather wide; propodeum margined laterodorsally by a strong longitudinal carina, each one joining a short propodeal tooth; the median part of the dorsal surface of propodeum sculpted by numerous transversal and irregular rugae, joining at each side the propodeal carinae and continuing their way on the lateral side; longitudinal and sinuous rugae only present on the mesopleura and the dorsal and lateral sides of the propodeum (mainly on the lower part); propodeal spiracle conspicuous and subcircular, with a thick bulging; small propodeal lamella, rounded; profemur and protibia rather stout; tibial formula: 1.1.1; foreleg tibial spurs pectinate.

Waist segments and gaster. Petiole with elongate anterior peduncle; high and rounded node, height mostly longer than the petiole length; postpetiole “globular”, somewhat higher than long; sting present and tapered.

Pilosity and Pubescence. Body rather smooth and shiny; head (mandibles included), mesosoma, waist, and gaster have few but long suberect setae, which seem to be especially more abundant on the gaster; frontal lobes and frontal carinae respectively with two pairs of long setae; mandibles, antennae and legs covered by numerous short suberect setae; scape covered by thick short and standing hairs.

Measurements (in mm) and indices.

See Table 1 hereafter.

Table 1. Measurements and morphometric indices of the newly described *Fallomyrma inopinata* sp. nov. (in mm). H: Holotype; P: Paratype. A sign (?) is used to figure uncertain measures. For other abbreviations, see Material & Methods.

Measurements	IGR-BA019 (H)	MIB 4370-1 (P)	MIB 4370-2 (P)	Indices	IGR-BA019 (H)	MIB 4370-1 (P)	MIB 4370-2 (P)
HL	0.85	0.84	~0.85	CI	92	90	88
HW	0.79	0.76	0.75	SI	63	60	61
HTL	0.52	0.47	0.44	OI	26	23	24
WL	1	1	1	DMI	47	49	-
ML-1	1.1	1.1	-	LMI	43	46	-
SL	0.50	0.46	0.46	LPel	67	63	-
EL	0.21	0.18	0.18	DPel	109	126	-
PH	0.43	0.46	0.44	LPpl	106	110	-
PW	0.47	0.49	-	DPpl	76	87	-
PL	0.40	0.38	-	PPI	113	116	-
PDL	0.17	0.16	-	PTI	147	157	-
PTL	0.21	0.19	-	TL	3.4	3.6	-
PTH	0.31	0.30	-				
PTW	0.23	0.24	-				
PPL	0.34	0.32	-				
PPH	0.32	0.29	-				
PPW	0.26	0.28	-				

Key to *Fallomyrma* species.

Here we propose to provide an updated key to *Fallomyrma* species, modified from Radchenko & Dlussky (2018), and including the new fossil morphotype *F. inopinata* sp. nov.. We also provide a general overview (Table 2) outlining the significant character for identifying easily each species.

1. Propodeum without teeth, or only slightly angular.....*F. anodonta*
- Propodeum with conspicuous teeth.....2

2. Dorsal surface of propodeum with longitudinal carinae but without transversal rugae..... *F. marginata*
— Dorsal surface of propodeum with or without longitudinal carinae but with transversal rugae.....3
3. Dorsal surface of propodeum not delineated laterally by distinct longitudinal carinae.....4
— Dorsal surface of propodeum delineated laterally by distinct longitudinal carinae..... *F. inopinata* sp. nov.
4. Head elongate, with slightly convex sides (CI > 1.15).....*F. transversa*
— Head somewhat transversal, with strongly convex sides (CI = 0.96).....*F. robusta*

Table 2. Overview of all the *Fallomyrma* species known and their differences and similarities following the most significant characters of the genus used in the key. Abbreviations: NMT: number of mandibular teeth; CLP: clypeus; ACM: anterior clypeal margin; MPACM: median part of the anterior clypeal margin; MCS: median clypeal setae (anterior margin); PLC: propodeal longitudinal carinae; PTR: propodeal transversal rugae; PT: propodeal teeth; SPT: size of propodeal teeth

<i>Fallomyrma</i> species	NMT	CLP	ACM	MPACM	MCS	PLC	PTR	PT	SPT
<i>F. anodonta</i>	unknown	carinate	projected tips	slightly concave	unknown	absent	absent	absent or angled	-
<i>F. marginata</i>	6	carinate	projected tips	slightly concave	present	present	absent	present	short
<i>F. robusta</i>	6	carinate	projected tips	slightly concave	present	absent	present	present	short and rectangular
<i>F. transversa</i>	7	carinate	projected tips	slightly concave	present	absent	present	present	medium-size
<i>F. inopinata</i> sp. nov.	7	tri-carinate	no projection	strongly concave = with a deep notch	present	present	present	present	medium-size

4. Discussion

Fallomyrma inopinata sp. nov. is ascribed to Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. The combination of 12 antennal segments (with a distinct large three-segmented club longer than remaining funicular segments), the short and curved antennal scape, the well-developed eyes and the shield-shaped promesonotum with conspicuous lateral ridges, clearly justify the assignation to the genus *Fallomyrma* Dlussky & Radchenko, 2006. To date, it included four species: *F. transversa* Dlussky & Radchenko, 2006, from Rovno, Saxonian, and Danish

ambers; *F. anodonta*, *F. marginata*, and *F. robusta* Radchenko & Dlussky, 2018, from Rovno amber.

First, the new fossil morphotype differs from *F. anodonta*, *F. transversa* and *F. robusta* in the presence of distinct longitudinal carinae delineating laterally the dorsal surface of the propodeum. It differs from *F. anodonta* in the presence of longitudinal carinae, transversal rugae and pointed teeth on the propodeum, which are completely absent in this latter (except maybe for the slightly angled propodeum). It also differs by a shorter head (CI=90 vs. CI>157 in *F. anodonta*) and a longer body size (ca. 3.4 mm vs. ca. 2.5 mm in *F. anodonta*).

Furthermore, *F. inopinata* sp. nov. differs from *F. marginata* with the presence of transversal rugae between the longitudinal carinae of the propodeum, a masticatory margin with 7 teeth (vs. 6 teeth in *F. marginata*), propodeal teeth of medium-size (vs. shorter in *F. marginata*) and finally a clypeus tricarinate with a deep median notch in the anterior clypeal margin (vs. simple carinate with a slight concave anterior margin in *F. marginata*).

The new fossil morphotype also differs from *F. robusta* by the same characters than *F. marginata* (i.e. mandibles, clypeus and size of the propodeal teeth), except for the transversal rugae which are present together in *F. robusta* and *F. inopinata* sp. nov., but the longitudinal carinae are however absent on the propodeum in *F. robusta* while they are conspicuous in the new fossil morphotype.

Finally, *F. inopinata* sp. nov. appears rather close to *F. transversa*, according to the illustrated description in Dlussky & Radchenko (2006). They share the same number of teeth on the masticatory margin of the mandibles, and a similar shape of propodeal teeth, however the new fossil morphotype seems clearly differ from *F. transversa* by numerous characters: firstly, the longitudinal carinae on the propodeum is described as absent in *F. transversa*, while they are conspicuous in *F. inopinata* sp. nov. The clypeus appears to be significantly different, with the presence of a pair of three longitudinal carinae (vs. one pair in *F. transversa*), and a deep notch incising the median part of the anterior clypeal margin not delimited by a projected tip of the lateral carinae (vs. a median part slightly concave and delimited laterally by a projected tip in *F. transversa*). The mesosoma seems also rather less sculptured, the metanotal groove area smoother whereas it appears more rugose in *F. transversa*. These morphological divergences appear enough significant to justify the assignation of the new fossil morphotype to *F. inopinata* sp. nov.

Radchenko & Dlussky (2018): Plate 1, Fig.1-2, *F. anodonta* with propodeal teeth?, what it would be in disagreement with the diagnosis.

***Fallomyrma* and the age of the European amber deposits**

In the recent years, several studies have highlighted the discrepancy between Baltic, Rovno, and Bitterfeld ambers based on arthropod and plant diversity as well as similar $\delta^{13}\text{C}$ signatures, suggesting major ecological differences but a rather close age for these three ambers (Dlussky & Rasnitsyn, 2009; Dunlop et al., 2018; Mänd et al., 2018; Perkovsky, 2018; Perkovsky et al., 2010; Tolkanitz & Perkovsky, 2018). All the data gathered converge toward a late Eocene age for most of the fossiliferous Baltic amber leading to an estimated age range of 34 to 38Ma (Priabonian), which has been adopted here (see Material & Methods for further details). Bitterfeld amber is however found in a late Oligocene stratum (23.8–25.3 Ma) and its effective age (whether Oligocene or late Eocene) is still debated although an older Eocene age seems excluded (Dunlop et al., 2018; Schmidt & Dörfelt, 2007; Standke, 2008; Wimmer et al., 2008). Several authors (Radchenko & Dlussky, 2018; Radchenko et al., 2019) give a Late Eocene age to Bitterfeld amber, and consider it as coeval to Baltic, Scandinavian and Rovno amber. Regarding *Fallomyrma*, the species *F. transversa* was described from Rovno, Scandinavian as well as from Bitterfeld amber. If we consider the average longevity of a species not surpassing the million year, and if the occurrences of *F. transversa* from Bitterfeld really belong to the same morphospecies than Rovno and Scandinavian as they are actually described, we have to consider a similar age between Bitterfeld, Rovno, and Scandinavian amber. Dlussky & Radchenko (2006) described 4 workers from Saxonian amber: 2 workers from the personal collection of Mr. Manfred Kutscher, Sassnitz, Rugen, Germany (MKC) and 2 workers from the Paläontologisches Museum (Humboldt Museum), Berlin Germany, (HM). The morphometric measures don't reveal any major differences (except may be in the length of tibia of the hind legs (HTL)) with others specimens. Further examinations and comparisons are needed between the Saxonian specimens and the rest of the material, as well as with the new morphotype *F. inopinata* sp. nov. from Baltic amber. Even if we put forward several significant morphological differences (i.e. the clypeal carinae, the deep notch in the anterior clypeal margin, etc.) and morphometric divergences between this latter and *F. transversa*, we cannot exclude these two morphotypes are actually a single, and this result would likely be the result of a missing observation of crucial parts of the body. A hypothetical synonymy between the Baltic *F. inopinata* sp. nov. and *F. transversa* would involve major overturning about the still very debated age of Bitterfeld amber.

5. Biogeography and palaeontological implication

Despite the substantial investigations already conducted on the Baltic amber from the Samland Peninsula, far more important than that of the Rovno, Saxonian and Scandinavian ambers taken together, the genus appeared absent, until now. This formerly presumed absence associated with the presence of the genus in these three deposits, suggested to previous authors that *Fallomyrma* would have never lived in this geographic area, what it was a consistent hypothesis based on a statistical point of view. However, its presence in this region could have been logically supposed, and it would have been quite consistent to presume it. Indeed, despite any counterintuitive statistics, the genus was reported from the west and southwest Baltic border (i.e. in the Danish and Saxonian amber) to the southeast Baltic border (i.e. in the Rovno amber). Based precisely on these geographic records, its presence in the midway between these points does not seem so unexpected.

Moreover, numerous specimens of *F. transversa* have been described from Scandinavian amber by Dlussky & Radchenko (2006), based on a collection housed in the Zoological Museum of University of Copenhagen, Denmark. The Scandinavian amber had long been collected mostly from the Danish shore (Larsson, 1978), and was historically considered as redeposited material of typical Baltic amber which have derived from the Polish coasts, the Samland Peninsula of Kaliningrad, or even from more northern lands (Weitschat and Wichard, 2010). Even if the taxonomic composition of inclusions has revealed differences with that of the Baltic amber, the non-Baltic origin of this amber remains uncertain. Based on ant diversity, Dlussky & Rasnitsyn (2009) stated that the Scandinavian assemblage tended to be most dissimilar to other European amber-bearing deposits (Baltic, Bitterfeld and Rovno). An important factor of the divergence is based on the presence / absence of genera, several sometimes absent in one of the four deposits tending to demonstrate ecological and/or temporal differences. In their considerable effort, they have never found *Fallomyrma* specimens among more than 3200 Baltic inclusions (Dlussky & Rasnitsyn, 2009). Wheeler (1915) examined almost 10 000 inclusions from a large collection of Baltic amber, and also never mentioned the genus. This really surprising finding reduce the taxonomic generic difference in terms of diversity between Baltic, Rovno, Scandinavian and Bitterfeld amber. It also offers a new look at the distributional pattern, and whereas Radchenko & Dlussky (2018) reasonably suggested (given their results) a distribution restricted around the Baltic forests, the species of *Fallomyrma* actually inhabited the habitats where the Baltic amber was produced.

These authors also stated that “the distributional pattern, abundance of representatives of *Fallomyrma* in Rovno, Scandinavian, and Bitterfeld ambers, and complete absence of this

genus in the Baltic amber are evidence of independent origin of Rovno and Baltic ambers.” The new record of *Fallomyrma* in Baltic amber might seem to contradict this opinion, but specimens of Baltic and Rovno seem to not correspond to a same morphotype, which may presume to a different habitat in space and time. Anyway, the autochthony of the Rovno amber is corroborated by numerous other taxa in the myrmecofauna and some other insect groups (Perkovsky et al., 2003, 2010; Dlussky & Rasnitsyn, 2009; Perkovsky, 2013; Ivanov et al., 2016).

6. Conclusion

This new discovery proves us that Baltic amber can still conceal some undiscovered treasures, over 150 years of study from Mayr’s landmark monograph (1868) and tens of thousands of specimens examined since (Wheeler, 1915; Dlussky & Rasnitsyn, 2009). Although more than 200 extinct myrmicine species have been described from Baltic amber to date, the latest being the new genus *Thanacomymex* with *T. hoffeinsorum* described in Chény et al. (2019). Besides, Penney & Preziosi (2014) estimated that about 30% of ant species are yet to be found from this highly fossiliferous amber. *T. hoffeinsorum* and the new morphotype *F. inopinata* sp. nov. are definitely two of them.

Acknowledgements

We thank anonymous reviewers for helpful comments on the earlier version of the manuscript. This work is part of the Ph.D. project of Cédric Chény on the “Taxonomy, phylogeny, and biogeography of myrmicine ants: insight from Cenozoic fossils,” which is partly supported by the Strategic Priority Research Program (B) of the Chinese Academy of Sciences (XDB26000000) and the National Natural Science Foundation of China (41572010, 41622201, 41688103) to Bo Wang.

References

- Aleksandrova, G.N., Zaporozhets, N.I., 2008. Palynological characteristics of Upper Cretaceous and Paleogene deposits on the west of the Sambian Peninsula (Kaliningrad region), Part 2. *Stratigr. Geol. Correl.* 16 (3), 528–539. <https://doi.org/10.1134/S0869593808050067>
- Blakey, R., 2011. Global paleogeography. NAU Geology.

- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 45, 307–370.
- Bolton, B., 1994. Identification Guide to the Ant Genera of the World. Cambridge, Massachusetts, 1–222.
- Chény, C., Wang, B., Perrichot, V., 2019. A new genus of myrmicine ant (Hymenoptera: Formicidae) from Eocene Baltic amber. *Comptes Rendus Palevol.* <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.05.005>
- Clauer, N., Huggett, J.M., Hillier, S., 2005. How reliable is the K-Ar glauconite chronometer? A case study of Eocene sediments from the Isle of Wight. *Clay Miner.* 40, 167–176. <https://doi.org/10.1180/0009855054020163>
- Denk, T., & Grimm, G.W., 2009. The biogeographic history of beech trees. Review of Palaeobotany and Palynology, 158, 83–100. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.007>
- Dlussky, G.M., & Radchenko, A.G., 2006. A new ant genus from the Late Eocene European amber. *Acta Palaeontol. Polon.*, 51, 3, 561–567.
- Dlussky, G.M, Rasnitsyn, A.P., 2009. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe. *Paleontological Journal*, 43, 1024–1042. <https://doi.org/10.1134/S0031030109090056>
- Dunlop, J.A., Kotthoff, U., Hammel, J.U., Ahrens, J., Harms, D., 2018. Arachnids in Bitterfeld amber: A unique fauna of fossils from the heart of Europe or simply old friends?. *Evol. Syst.*, 2, 31–44. <https://doi.org/10.3897/evolsyst.2.22581>
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. *California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology*, 28, 1–31.
- Ivanov, V.D., Melnitsky, S.I., & Perkovsky, E.E., 2016. Caddisflies from Cenozoic pitches of Europe. *Paleontol. Zh.*, 5, 53–61.
- Kosmoswska-Ceranowicz, B., Kohlman-Adamska, A., Grabowska, I., 1997. Erste Ergebnisse zur Lithologie und Palynologie der bernsteinführenden Sedimente im Tagebau Primorskoje. *Metalla* 66 (1), 5–17.
- Larsson, S.G., 1978. Baltic Amber — A Paleobiological Study. *Entomonograph*, 1, 1–192.

- Latreille, P.A., 1809. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata [Tomus Quartus et Ultimas]*. Koenig, Paris, 1–399.
- Lepeletier de Saint-Fargeau, A.L.M., 1835. Histoire Naturelle des Insectes – Hyménoptères – Tome premier (1836). Paris, 1–547.
- Mayr, G.L., 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins. *Beitr. Naturk. Preussens*, 1, 1–102.
- Mänd, K., Muehlenbachs, K., McKellar, R.C., Wolfe, A.P., Konhauser, K., 2018. Distinct origins for Rovno and Baltic ambers: Evidence from carbon and hydrogen stable isotopes. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 505, 265–273. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.06.004>
- Penney, D., Preziosi, R.F., 2014. Estimating fossil ant species richness in Eocene Baltic amber. *Acta Palaeontol. Polon.*, 59, 927–929. <https://doi.org/10.4202/app.00097.2014>
- Perkovsky, E.E., 2013. *Eohelea sinuosa* (Meunier, 1904) (Diptera, Ceratopogonidae) in Late Eocene ambers of Europe, *Paleontol. Zh.*, 5, 44–52.
- Perkovsky, E.E., 2018. Only half of Rovno amber hymenopteran fauna is common with Baltic amber. *Vestn. Zool.*, 52, 353–360. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0037>
- Perkovsky, E.E., Zosimovich, V.Y., Vlaskin, A.Y., 2003. Rovno amber insects: First results of analysis. *Russian Entomological Journal*, 12, 2, 119–126.
- Perkovsky, E.E., Zosimovich, V.Y., Vlaskin, A.P., 2010. Rovno amber. In: Penney, D. (Ed.), *Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, UK, 116–136.
- Popov, S.V., Shcherba, I.G., Stolyarov, A.S., Gürs, K., Kovac, M., Krasheninnikov, V.A., Nagymarosy, A., Pinkhasov, B.I., Rögl, F., Rusu, A., 2004. Map 1 Late Eocene, Map 2 Early Oligocene, Map 3, Late Oligocene. In: Popov, S., Rögl, F., Rozanov, A.Y., Steininger, F.F., Shcherba, I.G., Kovac, M. (Eds) *Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys 10 maps Late Eocene to Pliocene*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 250, 1–42.
- Radchenko, A.G., & Dlussky, G.M., 2018. Ants of the Genus *Fallomyrma* Dlussky et Radchenko (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) from Late Eocene European Ambers. *Paleontological Journal*, 52, 2, 155–163.

- Radchenko, A.G, Dlussky, G.M., & Gröhn, C., 2019. New extinct species of the ant genus *Carebara* (Hymenoptera: Formicidae) from the late Eocene European ambers. In: *Annales Zoologici*, 69 (3), 609–616. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.
- Ritzkowski, S., 1997. K-Ar Altersbestimmungen der bernsteinführenden Sedimente des Samlandes (Palaeogen), Bezirk Kaliningrad. *Metalla*, 66 (1), 19–23.
- Sadowski, E.M., Schmidt, A.R., Seyfullah L.J., Kunzmann, L., 2017. Conifers of the « Baltic amber forest » and their palaeoecological significance. *Stapfia*, 106, 1–73.
- Schmidt, A.R., Dörfelt, H., 2007. Evidence of Cenozoic Matoniaceae from Baltic and Bitterfeld amber. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 144, 145–156.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.07.009>
- Standke, G., 2008. Bitterfelder Bernstein gleich Baltischer Bernstein? – Eine geologische Raum- Zeit- Betrachtung und genetische Schlußfolgerungen. *Exkurs.f. Veröfftl. Deut. Ges. Geowiss.*, 236, 11–33.
- Szwedo, J., Sontag, E., 2013. The flies (Diptera) say that amber from the Gulf of Gdańsk, Bitterfeld and Rovno is the same Baltic amber. *Polish Journal of Entomology*, 82, 379–388.
<https://doi.org/10.2478/pjen-2013-0001>
- Tolkanitz, V.I., Perkovsky, E.E., 2018. First record of the Late Eocene ichneumon fly *Rasnitsynites tarsalis* Kasparyan (Ichneumonidae, Townesitinae) in Ukraine confirms correlation of the Upper Eocene lagerstätten. *Paleontol. J.*, 52, 31–34.
<https://doi.org/10.1134/S0031030118010136>
- Weitschat, W., Wichard, W., 2010. Baltic amber. In: Penney, D. (Ed.), *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, 80–115.
- Wheeler, W.M., 1915. The ants of the Baltic amber. *Schrift. Physik.-Ökonom. Gesell. Königsberg* 55, 1–142.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113, 1–201.
- Wimmer, R., Pester, L., Eissmann, L., 2008. Geologie der Bitterfelder Bernsteinlagerstätte unter Berücksichtigung neuer Erkenntnisse. *Exkurs.f. Veröfftl. Deut. Ges. Geowiss.*, 236, 34–45.

Wolfe, A.P., McKellar, R.C., Tappert, R., Sodhi, R.N.S., Muehlenbachs, K., 2016. Bitterfeld amber is not Baltic amber: three geochemical tests and further constraints on the botanical affinities and succinite. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 225, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.11.002>

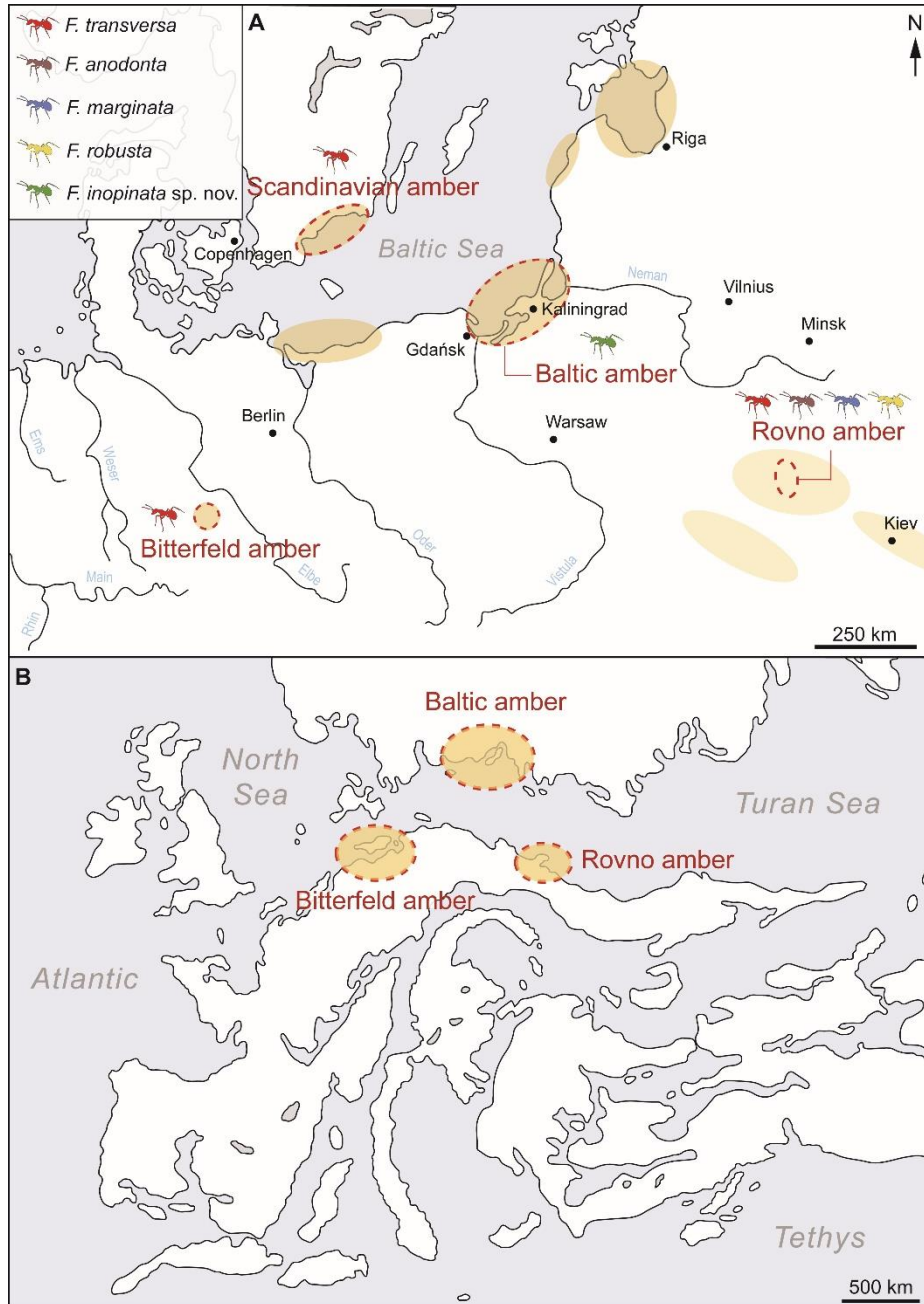
Figure captions

Fig. 1. A. Fossil occurrences of *Fallomyrma* in four of the main European amber deposits: Baltic amber (from Kaliningrad Region and Poland, Eocene, *ca.* 38-34 Ma), Scandinavian amber (also known as Danish amber, Eocene, *ca.* 38-34 Ma), Rovno amber (Eocene, *ca.* 38-34 Ma), and Bitterfeld amber (Late Oligocene, *ca.* 25-23 Ma). Orange spots indicate the main areas of amber deposits. B. Paleogeographic map of Europe during the Middle Eocene. Orange areas indicate the position of the present-day amber deposits of Baltic, Rovno and Bitterfeld. Modified after Popov et al. (2004), Denk & Grimm (2009), Blakey (2011), Szwedlo & Sontag (2013), Wolfe et al. (2016), and Dunlop et al. (2018). Illustration: C. Chény & C. Jouault

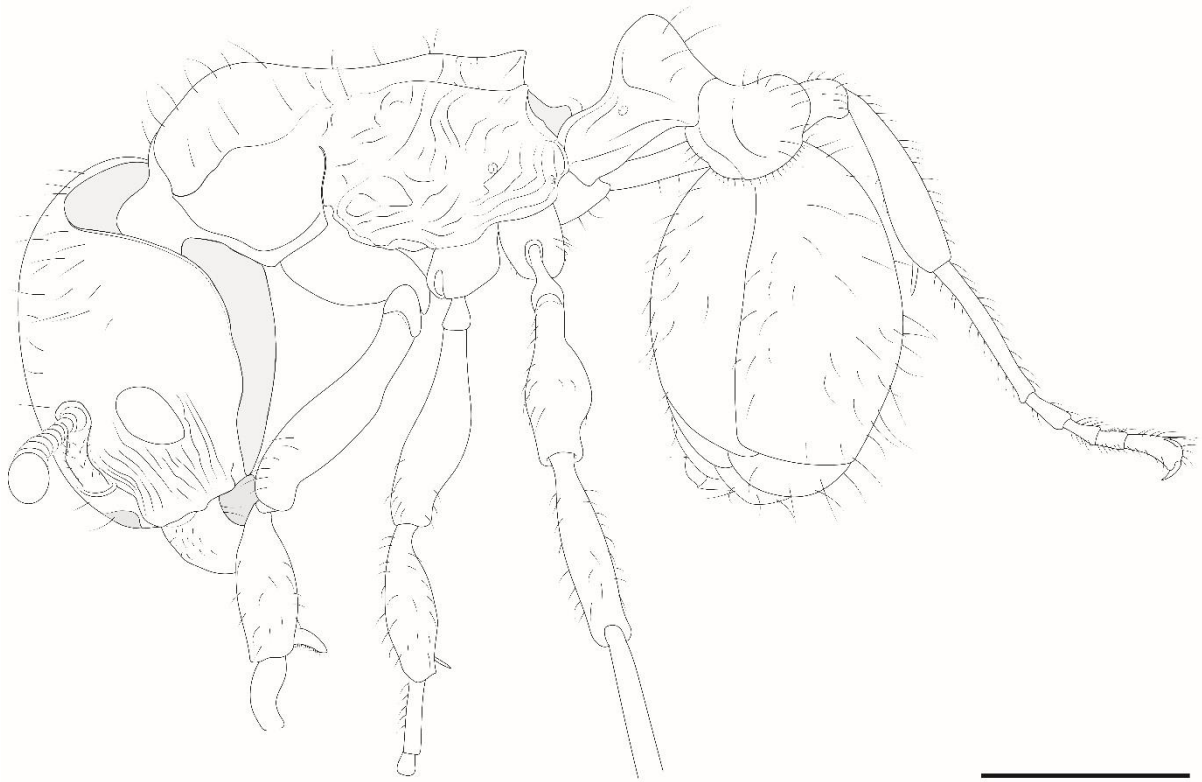
Fig. 2. Photographs of holotype worker IGR.BA-019 of *Fallomyrma inopinata* sp. nov. from Baltic amber (University of Rennes, France). A. Left dorsolateral view. B. Ventro-frontal view. C. Detailed ventro-frontal view. Scale bar: (A-B): 0.5 mm, C: 0.2mm. Illustration: C. Chény

Fig. 3. Drawings of holotype worker IGR.BA-019 of *Fallomyrma inopinata* sp. nov. from Baltic amber (University of Rennes, France) in left dorsolateral view. Scale bar. 0.5 mm. Illustration: C. Jouault

Fig. 4. Photographs of paratype worker MIB 4370-1 of *Fallomyrma inopinata* sp. nov. from Baltic amber (University of Gdańsk, Poland). A. Left lateral view. B. Dorso-lateral view. C. Detailed frontal (= mandibular) view. Scale bar: 0.5 mm. Illustration: C. Jouault







Annexe B

Section B2 - *Solenopsis*

The myrmicine ant *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) in Dominican amber: description of new fossil species.

Cédric Chény^{a,b}, Bo Wang^a, Dietrich Gotzek^c, Vincent Perrichot^{b,*}

^a *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.*

^b *Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.*

^c *Department of Entomology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution PO Box 37012, Washington, DC 20013-7012, USA.*

* Corresponding author at: Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail address: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr (V. Perrichot).

ABSTRACT

Solenopsis is a hyper diversified genus of myrmicine ants that originating from the Neotropical region but now spread all over the world by the way of the commercial trades. Several fossil species have already been described but these occurrences were constrained to the Palaearctic as imprint. Yet, Wilson (1985, 1988) mentioned few specimens of *Solenopsis* trapped in Dominican amber (Middle Miocene, *ca.* 16 Ma), but they had never been the matter of a valid taxonomic description. In the present paper, we propose to describe these historical occurrences by examining the original material previously viewed by Wilson. We found out two different fossil morphotypes of minor workers but also their putative winged associated specimens (gynes and males). The first fossil worker morphotype *S. sp. nov. 1*, is reported from several deposits of La Toca Formation in the Cordillera Septentrional (Northern Mining District) of Hispaniola X but also in Cotui Mine, do we mention it? X. The fossil exhibits a unique combination of features which do not allow us to ascribe to a speciose complex, but it might be assigned to *pygmaea*, *brevicornis*, or *molesta* species. However, we definitely exclude a possible assignment to the *geminata*, *wasmannii* or *fugax* complex species. The second fossil worker morphotype *S. sp. nov. 2*, is reported from Cotui Mine of the Yanigua Formation in the Cordillera Oriental (Eastern District). The combination of large eyes and a broad, globose

postpetiole is typical of the globularia complex species. X Biogeographic implications X In this paper, we consider a Miocene age for both Toca and Yanigua Formations, until further investigations are done.

Keywords: Insecta, Myrmicinae, *Solenopsis*, Dominican amber, Miocene

1. Introduction

The *Solenopsis* species (Solenopsidini Forel, 1893) are among the most common ants in many terrestrial habitats, and yet one of the most misunderstood biologically. This is probably due to its small size and cryptic habits. On the other side, some of them called “fire ants”, are relatively well known by everyone living in its distribution area, probably because they could already have been bitten by a pretty aggressive worker. Indeed, minor or major workers of this genus are known to be armed with a powerful sting (Taber, 2000). Since their multiple inadvertent introduction induced by the international trade on all the continents, several *Solenopsis* species have now been defined as a threatening pest who have already greatly impacted the habitats and ecosystems of numerous ecoregions (see Lach & Hooper-Bui, 2010 for a synthesis about the consequences of ant invasions). The majority of the species are hypogaeic, the nest being mostly found in the soil or under stones (Fisher & Bolton, 2016; Pacheco & Mackay, 2013). Its particular morphology (eyes reduced or absent, pale body colour) tends to corroborate a subterranean nesting and foraging, or even a lestopibiotic behaviour in the nest of other ants or termites (Eguchi et al., 2011).

The genus *Solenopsis* is one of most taxonomically difficult of the ant taxa. The taxonomy of *Solenopsis* was largely carried out over 50-120 years ago. A complete history of the genus is proposed by Pacheco & Mackay (2013). The genus can be divided into three groups of ants: the “fire ants”, the “thief ants” and the “parasitic” ants, but none of those groups can be considered as true clades. Nevertheless, after the synonymisation of *Carebarella* Emery, 1906, under *Solenopsis*, Ward et al. (2015) restored *Solenopsis* monophyly, and it can now be considered as a true clade. However, there is a lack of fixed diagnostic characters that are variable between species and invariable within species. Future molecular analyses will be necessary to eventually reveal the internal phylogeny of this tricky group. In the past 80 years, three notable works have attempted a synthesis of parts of the genus: Creighton (1930) and Trager (1991) of the New World species of the "fire ants". and Moreno-Gonzalez (2001) in her master's thesis "A Revision of the North American Thief Ants" (unpublished). Recently,

Pacheco & Mackay (2013) has completely reviewed the taxonomy of the thief ant group of *Solenopsis* in the New World (86 species).

In the modern fauna, 196 extant species of *Solenopsis* have already been described (Bolton 2020). Although globally distributed, *Solenopsis* has become best known for the large number of highly damaging and invasive pest ants, caused by anthropic introductions. For instance, the Red Imported Fire Ant, *S. invicta*, and the Tropical Fire Ant, *S. geminata*, both natives of South America and introduced into the southern United States almost a century ago, were inadvertently introduced in North America (Deyrup et al., 2000), Asia (Eguchi et al., 2011), Africa, and finally Oceania and Australia (for a global history of the fire ant *S. invicta* invasion, see Ascunce et al., 2011). However, most of its species remain mainly restrained in their native areas in the Neotropical region.

In the fossil record, the genus was first known only from the Palearctic (Table 1): Förster (1891) historically described 6 fossil species of the extinct genus *Attopsis* (*A. blanda*, *A. maxima*, *A. moesta*, *A. privata*, *A. superba*, and *A. valida*) preserved in compression either in the Oligocene (34-30 Ma) of France (Brunstatt, Haut-Rhin) or/and Germany (Kleinkems, Bade-Württemberg). Half a century later, the French Théobald (1937) assigned them to *Solenopsis* and described two additional species, *S. foersteri* and *S. major*, from the same deposits. Regarding this material, it should be viewed with caution because the descriptions are based upon imprints in various states of preservation and has never been the subject of revision ever since. Besides, the species *S. major* described by Theobald was a junior primary homonym of *Solenopsis basalis major* Forel (1913), according to the article 60 of the International Code of Zoological Nomenclature (1999). Therefore Özdikmen (2010) proposed to rename the species described by Theobald (1937) in *S. alena*. Recently, Perfilieva et al. (2017) described the fossil species *S. atavinus* based on an imprint of a gyne, and preserved in the Miocene shales of Yurkino in the Crimean Peninsula.

From amber, the genus was completely unknown until the 1980s. The Museum of Comparative Zoology of Harvard University (Cambridge, USA) housed in their stores an historical and tremendous collection of Dominican amber (Fig.1), that Wilson studied to discuss about the biogeographic evolution of the West Indian Ants. In his study, Wilson (1985) mentioned for the first time the presence of *Solenopsis* in Dominican amber, and then reported 3 morphotypes: *Solenopsis* [*stricto sensu*], *S. (Diplorhoptrum)* and *S. (Euophthalma)* (Wilson, 1988). But none of these morphotypes has yet been described. In a similar way,

Solórzano Kraemer (2007) recently reported workers of a fossil species from the Miocene Mexican amber of Simojovel, a coeval amber deposit of the Dominican amber, but the morphotype has not been described yet.

In the present paper, we propose to describe the original specimens of *Solenopsis* previously viewed and reported by Wilson (1985,1988). We also try to assign them to a current complex species, and we discuss about these putative assignments.

2. Material and methods

2.1. Origin and age of the amber

The new taxa are based on specimens found in the Dominican amber of two institutions: the holotype of *S. sp. nov. 1* housed in the Geological Department and Museum (IGR) of the University of Rennes, France; paratypes of *S. sp. nov. 1* and the single specimen (holotype) of *S. sp. nov. 2*, housed in the Entomology Collection of the Museum of Comparative Zoology of Harvard University, Cambridge, USA.

The Dominican amber is renowned for its rich diversity of inclusion and for its exceptional preservation of entombed animals, usually arthropod inclusions (Grimaldi, 1996; Poinar & Poinar, 1999; Grimaldi & Engel, 2005). In addition to its non-biological content, Dominican amber includes protozoa, bacteria, fungi, plants, invertebrates and vertebrates living in an ancient insular tropical forest (Penney, 2008).

The amber is found in two main geologic units: the main amber-bearing deposits are comprised in La Toca Formation, located in the Cordillera Septentrional in the north of the country; the second unit is Yanigua Formation for which the amber quantity is much reduced, is located in the Cordillera Oriental in the northeast of Hispaniola (Penney, 2008). The geological age of Dominican amber has long been a controversial issue. Over the past few decades, a wide variety of age estimates have been proposed, ranging from Cretaceous (Brouwer & Brouwer, 1982), Late Eocene (Lambert et al., 1985, by nuclear magnetic resonance spectroscopy), Middle Eocene (Landis & Snee, 1991, by Argon geochronology), Oligocene (Grimaldi, 1995, by foraminifers and nannofossils study) to Lower Miocene (Baroni-Urbani & Saunders, 1982). Based on biostratigraphic and palaeogeographic data, Iturralde-Vinent & MacPhee (1996) attempted to resolve discrepancies in age assignments, and proposed that all the inclusions-bearing amberiferous deposits of the Dominican Republic were formed in a

single sedimentary basin during the late Lower Miocene to the early Middle Miocene (20–15 Ma). More recently, the age of the amber has been further constrained to approximately 16 Ma (Iturralde-Vinent 2001), by a geological dating of the sediments in which the amber deposits were encased. This estimate has been widely accepted and an additional study (Ortega-Ariza et al., 2015) have thereafter corroborated this statement. It remains however some uncertainty about the contemporaneity between the amber-bearing deposits from La Toca Formation and Yanigua Formation. Indeed, regarding this latter, Braga *et al.* (2012) assumed, on the basis of planktonic foraminifera, that the Yanigua Formation is Pliocene–late Early Pleistocene (ca. 5–1.7 Ma). The dating assumed by Braga et al. (2012) is inconsistent with previous analyses and contradicts former established dating estimates. However, the presence of planktonic foraminifera from terrestrial or nearshore environments of deposition is considered as definitely rare and rather unusual (Bermúdez, 1950; Li et al., 1997; Mao et al., 2018; Yu et al., 2019), yet Braga et al. (2012) would have found them in every sample they recovered from Yanigua and Los Haitises Formations. In addition, as Iturralde-Vinent & MacPhee (2019) noticed it, the authors did not sample the amberiferous beds at the mines or from the type locality of the Yanigua Formation. Thus, in agreement with Iturralde-Vinent & MacPhee (2019), we continue to consider a Miocene age estimate for Yanigua Formation, until further investigations are done.

2.2. Preparation and study of the material

The present study focuses on the myrmicine ant species belonging to the genus *Solenopsis*, based on 13 pieces of amber from Dominican Republic (Fig.1). It includes 14 workers, 1 male and 2 gynes, most of them are exquisitely preserved. As requested by the owner institution, the amber pieces have not been polished. Significant syninclusions were reported: several other hymenopterans including ponerines ants (*Odontomachus*) and scelionids, but also diptera (sciaridae, chironomidae), coleoptera, trichoptera, psocoptera, and spiders.

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2017. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2015. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

2.3. Terminology & Measurements

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994), and we follow Wilson (1955) and Harris (1979) for the description of degrees of inclination of pilosity and surface sculpturing respectively. All measurements are expressed in mm. The measurements and indices used in this study follow Hita Garcia et al. (2017):

EL = Eye length: maximum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view.

HL = Head length: maximum distance from the midpoint of the anterior clypeal margin to the midpoint of the posterior margin of the head, measured in full-face view.

HW = Head width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view.

PDL = Peduncular length: length of petiolar peduncle visible from the propodeal lobes to the anterior limit of the node, in dorsal view.

PH = Pronotal height: maximum height of the pronotum measured in lateral view.

PL = Petiolar length: maximum median length of the petiole measured in dorsal view, from the propodeum to the postpetiole. In details: $PL = PDL + PTL$ + the remaining distance from the posterodorsal angle of the petiolar node to the anterior edge of the postpetiole.

PPH = Postpetiole height: maximum height of the postpetiole measured in lateral view.

PPL = Postpetiole length: maximum length of the postpetiole measured in dorsal view.

PPW = Postpetiole width: maximum width of the postpetiole measured in dorsal view.

PTH = Petiolar node height: maximum height of the petiolar node measured in lateral view from the highest median point of the node to the ventral outline. The measuring line is positioned at an orthogonal angle to the ventral outline of the node.

PTL = Petiolar node length: maximum length of the dorsal face of the petiolar node from the anterodorsal to the posterodorsal angle, measured in dorsal view and excluding the peduncle.

PTW = Petiolar node width: maximum width of the dorsal face of the petiolar node measured in dorsal view.

PW = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view.

SL = Scape length: maximum straight-line length of the scape, excluding the antennal condyle [= antennal bulb + neck].

WL = Weber's length: diagonal length of the mesosoma in lateral view from the anterior-most point of pronotal slope (excluding the collar) to the posteriormost extension of propodeal lobes.

TL = Total body length (excluding the sting) = HL + neck length (in lateral view) + WL + PL + PPL + gaster length.

CI = cephalic index: $HW/HL \times 100$

SI = scape index: $SL/HW \times 100$

OI = ocular index: $EL/HW \times 100$

DMI = dorsal mesosoma index: $PW / WL \times 100$

LMI = lateral mesosoma index: $PH / WL \times 100$

LPeI = lateral petiole index: $PTL / PTH \times 100$

DPeI = dorsal petiole index: $PTW / PTL \times 100$

LPpI = lateral postpetiole index: $PPL / PPH \times 100$

DPpI = dorsal postpetiole index: $PPW / PPL \times 100$

PPI = postpetiole index: $PPW / PTW \times 100$

PTI = petiolar index: $PTH / PTL \times 100$

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1836 [1835]

Genus *Solenopsis* Westwood, 1840

Type species. *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), Roger, 1862, by subsequent designation.

Type locality. Central America.

Diagnosis (worker). Emended from Fisher & Bolton, 2016 — Head subtrapezoidal, with rounded occipital angles; mandible narrowly triangular; masticatory margin with 3-4 teeth; palp formula 2,2, or 1,2; maxillary palp often geniculate; stipes of the maxilla without a transverse crest; median portion of clypeus usually raised and narrowly inserted between the frontal lobes and longitudinally bicarinate dorsally; each carina usually terminates in a denticle or tooth at the anterior margin; clypeus with an unpaired long seta at the midpoint of the anterior margin; frontal carinae restricted to the small frontal lobes; antennal scrobes absent; antenna with 10-segmented (exceptionally 11-segmented in majors of currently undescribed species), with a strong apical club of 2 segments; torulus with upper lobe visible in full-face view; maximum width of the torulus lobe is posterior to the point of maximum width of the frontal lobes; eyes present but may be very small, located at, or in front of, the midlength of the side of the head capsule; promesonotal suture absent from the dorsum of the mesosoma, or a slightly impressed remnant discernible; metanotal groove impressed; propodeum rounded and unarmed; propodeal

spiracle approximately at the midlength of the sclerite; metasternal process absent; tibial spurs: mesotibia 0 or 1; metatibia 0 or 1; petiole not compressed dorso-ventrally and quite similar to postpetiole; petiole usually nodular; petiolar segments wide; abdominal segment 4 (first gastral) tergite overlaps the sternite on the ventral gaster; gastral shoulders present; sting strongly developed; main pilosity of dorsal head and body: simple, sometimes sparse.

Solenopsis sp. nov. 1

(Figs. 2–4, Table 1-2)

Type material. Holotype IGR-DR01 (1 worker); housed in the amber collection of the Geological Department and Museum of the University of Rennes, France (IGR). Paratypes: MCZ-PALE-33942; 33944 (1 worker); MCZ-PALE-33947 (1 worker); MCZ-PALE-33948 (4 workers); MCZ-PALE-33949 (1 worker); MCZ-PALE-33952-1 (1 worker); MCZ-PALE-33953 (1 worker); housed in the Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Entomology Department), United States of America.

Additional material. MCZ-PALE-33943; MCZ-PALE-33946 (2 gynes); MCZ-PALE-33952-2 (1 male); MCZ-PALE-33953.

Type locality and horizon. Several localities reported: Palo Alto, Palo Quemado, Cotui Mine and Los Cacao Mine, Dominican Republic, Hispaniola. Middle Miocene (*ca.* 16 Ma). For corresponding specimens by location, see hereafter: Dominican Republic (no detailed location), IGR-DR01, MCZ-PALE 33942-33946 – Palo Alto, Dominican Republic, MCZ-PALE 33947 – Cotui Mine, Dominican Republic, MCZ-PALE 33948, 33950 – Los Cacao Mine, Dominican Republic, MCZ-PALE 33949 – Palo Quemado, Dominican Republic, MCZ-PALE 33951, 33952, 33953.

Etymology. XXX

Diagnosis. Worker. With characters of the *Solenopsis* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other *Solenopsis* species: XXX

Description. Worker. Entire body (excluding antennae and legs) sparsely covered with simple long setae; antennae (excluding scape) and legs covered by simple short setae.

Head. In full-face view, with sides subparallel, posterior corners broadly rounded, posterior margin shallowly concave; head subrectangular, slightly longer than wide; antennal scrobes

absent; compound eye circular and weakly bulging, composed by 6 ommatidia including one in the center, and inserted in the laterodorsal margin, located in front of the midlength of the head; frontal carinae restricted to the small frontal lobes; frontal lobes present and rather developed, concealing mostly the antennal sockets; antennal scape bent in its basal part, not surpassing the occipital margin, about 4x as long as pedicel; pedicel 3.5x as long as first funiculus; following funiculi with similar width, except the last two segments defining a conspicuous 2-segmented club; apical funiculus with acute tip; clypeus longitudinally bicarinate, consisting of two symmetrical and subrectiligne carinae, each one terminating in a prominent denticle or tip in the anterior clypeal margin, projected forward; median portion of clypeus raised and rather narrowly inserted between the frontal lobe; anterior margin of clypeus in W-shaped (its extremity defined by the tips), concave margin between the two median tips; clypeus with an unpaired long seta at the midpoint of the anterior margin; mandibles with 3 conspicuous teeth and a denticle defining the basal angle; the apical tooth being the longest, the size of the teeth decreasing anteroposteriorly; palp formula unknown X.

Mesosoma. Thorax rather swollen; strong metanotal constriction; metanotal groove conspicuous laterally and dorsally; propodeum rounded, lower than thorax; large circular propodeal spiracle located on the first upper half; propodeum unarmed but defined laterodorsally by a regular carina on each side of the dorsum, from the metanotal groove to the posterior margin; tibial formula 1,1,1.

Waist segments and gaster. Petiole nodulous; petiolar peduncle quite elongate, with a ventral spongiform tissue in rounded lamella; thin but conspicuous peduncle joining petiole and postpetiole; postpetiole globular, with an anteroventral tip projected forward; gaster lanceolate; gastral segments 1 not concealing other segments and segments 2 to 4 clearly visible; sting out, very elongate, its extremity ended by a bevelled or at least a tapered edge;

Pilosity and Pubescence. Body rather smooth, brown-colored; head (mandibles and antennae included), mesosoma (legs included), waist, and gaster with suberect setae of medium-size, which seem to be especially more abundant on the head and the gaster; anterior margin of pronotum, dorsum of petiole and postpetiole with a pair of long setae; mandibles, antennae and legs covered by numerous short suberect setae.

Taxonomic comment. While some of specimens show a smooth and shiny cuticle, several specimens (including type material) show a particular cuticular sculpture defined by longitudinal irregular rugae that may be mostly everywhere on the body but in particular in the dorsum of the head or thorax. This latter is clearly visible in the anterolateral margin of the head of the holotype IGR-DR01, as the paratype MCZ-PALE 33952. This feature can be observed in one side of the body and completely absent in the other one. The absence of an evident structure suggests that it is very probably a taphonomic artefact. This is discussed in details in the Discussion hereafter.

Holotype measurements (in mm) and indices.

TL 1.99; EL 0.044; HL 0.39-0.42; HW 0.33; PH 0.15; PL 0.23; PW ~0.16; PPH 0.13; PPL 0.13; PPW 0.10; PTH 0.16; PTL 0.13; PTW 0.10; SL 0.36; WL 0.49; CI 78-84; SI 108; OI 13; DMI ~33; LMI 31; LPeI 81; DPeI 78; LPpI 100; DPpI 77; PPI 100; PTI 123.

See Table 2 for all specimens measurements.

Description. Gyne.

Head.

11-segmented antennae; 2-segmented club; petiole nodulous; masticatory margin with at least 4 teeth, whose one in the basal angle; bigger than 33943! (not the same species?); brown colored

XXX

Solenopsis sp. nov. 2

(Fig. 3 F-G)

Type material. Holotype: MCZ-PALE-33950 (1 worker) housed in the Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Entomology Department), United States of America.

Type locality and horizon. Cotui Mine, Dominican Republic, Hispaniola. Middle Miocene (ca. 16 Ma).

Etymology. XXX

Diagnosis. Worker. With characters of the *Solenopsis* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other *Solenopsis* species: XXX

Description. Worker. Entire body (excluding antennae and legs) sparsely covered with simple long setae; antennae (excluding scape) and legs covered by simple short setae. Cuticle foveolate-punctate, without any other sculpture.

Head. In full-face view, head subrectangular, slightly longer than wide, with sides subparallel, posterior corners broadly rounded, posterior margin shallowly concave; antennal scrobes absent; compound eye oblong (=obround) and bulging, composed of at least ~50 ommatidia, and inserted in the laterodorsal margin, located in front of the midlength of the head; frontal carinae mostly absent, restricted to the small frontal lobes; frontal lobes rather developed, the antennal sockets and toruli mostly concealed in full-face view; antennal scape bent in its first half, quite elongate, mostly reaching the occipital margin, about 6x as long as pedicel; pedicel (= first funiculus) elongate, 2x longer than second funiculus; second, third and fourth funiculi longer than wide; following funiculi (5, 6, 7) increasing in wide and becoming wider than long; preapical and apical segments defining a conspicuous 2-segmented club; apical segment with acute tip; clypeus longitudinally bicarinate, consisting of two symmetrical and subrectiligne carinae, each one terminating in a (very?!) prominent denticle or tip in the anterior clypeal margin, projected forward; median portion of clypeus raised and rather narrowly inserted between the frontal lobe; anterior margin of clypeus in W-shaped (its extremity defined by the tips), concave margin between the two median tips; palp formula unknown;

Mesosoma. Promesonotum slightly swollen, with anterior margin defined with a transversal carina joining small humeri; pronotal dorsum laterally marginate by a carina, joining in the middle of the metanotal constriction; metanotal suture conspicuous dorsally; strong constriction between thorax and propodeum, resulting in a depression; propodeum unarmed but composed of parallel longitudinal carinae.

Waist segments and gaster. Spoon-shaped petiole with a very elongate anterior peduncle; high and rounded node, height longer than the petiole length; postpetiole “globular”, somewhat as long as high; sting not visible.

Pilosity and Pubescence. Body rather smooth and shiny; head (mandibles included), mesosoma, waist, and gaster with suberect setae of medium-size; anterior margin of pronotum

(humeri), dorsum of petiole and postpetiole with longer setae; mandibles, antennae and legs covered by numerous short suberect setae.

Holotype measurements (in mm) and indices.

TL 2.5-3.1; EL 0.10; HL 0.5-0.7; HW <0.40; PL 0.33-0.38; PW ~0.21; PPL 0.24; PPW 0.23; PTH 0.40; PTL 0.23; SL 0.53; WL 0.75; CI 57-80; SI 132; OI 25; DMI 28; LPeI 57.5; DPpI 96; PTI 174.

Table 2: Measurements of *Solenopsis* workers in Dominican amber - *Solenopsis* sp. nov. 1: Holotype IGR-DR-01 from the Geological Department and Museum of the University of Rennes; MCZ-PALE 33942; 33944; 33945; 33947; 33949; 33952-1; 33953 from the Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Entomology Department), Cambridge, U.S.A. - *Solenopsis* sp. nov. 2: Holotype MCZ-PALE 33950 from the Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Entomology Department), Cambridge, U.S.A.

#	TL	EL	HL	HW	PH	PL	PPH	PPL	PPW	PTH	PTL	PTW	PW	SL	WL
DR-01	1.99	0.044	0.39-0.42	0.33	0.15	0.23	0.13	0.13	0.10	0.16	0.13	0.10	~0.16	0.36	0.49
33942	1.55-1.65	0.041	0.38-0.42	0.30-0.35	0.12-0.17	0.19	0.12	0.11	-	0.15	0.12	-	-	<0.27	0.48
33944	1.5-2	0.05	0.43	0.38	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	0.29	-
33945	1.80-1.90	0.032	0.36-0.42	0.35	0.12	0.20	<0.08	0.14	-	0.12	0.1	-	-	~0.27	0.50
33947	1.8-2	-	-	0.36	-	0.18-0.21	-	-	0.10	-	0.12	0.10	~0.2	0.28-0.29	0.47-0.50
33949	2.03	0.05	0.48	0.37	0.15	0.22	0.125	0.135	0.10	0.15	0.13	0.10	0.15-0.18	0.36	0.49
33952-1	1.63	0.034	0.42	-	0.135	0.15	0.10	0.10	-	0.12	0.1	-	-	-	0.51
33953	1.5-2	-	-	<0.30	-	<0.19	-	0.11	0.10	<0.14	0.1	~0.10	~0.16	<0.28	0.46?
33950	2.5-3.1	0.10	0.5-0.70	<0.40	-	0.33-0.38	-	0.24	0.23	0.40	0.23	-	~0.21	0.53	0.7-0.75
33951	1.75-1.85	-	~0.41	-	0.13-0.15	0.16-0.19	0.11	0.13	-	0.16	0.1	-	-	0.29	0.53

4. Discussion

The fossil morphotype is ascribed to the subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of

the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. The combination of 10 antennal segments with a distinct large two-segmented club, the small-sized eyes and the propodeum unarmed considerably reduce the possibility of a generic assignment: the fittest genera verifying these ones are *Solenopsis* Westwood, 1840, and *Carebara* (= *Oligomyrmex* morph) Westwood, 1840. The fossil morphotypes show a conspicuous median seta in the anterior margin of the clypeus, which one is always absent in *Carebara* species. They also bear a developed sting, and all these features clearly justify their assignation to *Solenopsis*.

Regarding *Solenopsis* sp. nov 1, the comparison with the latest species complex key provided by Pacheco & Mackay (2013) suggest a hypothetic assignment to different species complexes. First, the second and at least third segment of funiculus is slightly broader than long, which excludes the *geminata* species complex. The eyes are composed of 6 ommatidia, the clypeus is bicarinate and the anterior clypeal margin is defined by two conspicuous teeth, excluding the *wasmannii* species complex (former subgenus *Diagyne* and includes *Carebarella bicolor*). The eyes are quite small but not difficult to see, which seem to exclude the *pygmaea* species complex, though the features of this complex seem to well fit with our fossil morphotype.

We cannot use the key in the best way for our morphotype because the other proposed dichotomy requires “without all of the above characteristics” but *Solenopsis* sp. nov 1 show the same features as the *pygmaea* species, except for the eye structure. If we keep following the key, the scape is longer than 0.24 mm (ranging from 0.28 to 0.36 mm, see Table 2 for all the measurements), that seem exclude the *brevicornis* species complex in a first time but the minor segments of funiculus are very short (ca. 0.020 mm long and 0.022-0.025 mm wide for the second, third and fourth, the first one being the pedicel) and the petiole is quite thickened. However, the petiole is approximately as wide as postpetiole (PTW and PPW = ca. 0.10 mm), the apex of the node is acute and that clearly exclude the *stricta* species complex. Two complexes are still possible: *fugax* and *molesta* species. Punctures on dorsum of the head are rather sparse (as in *molesta*), but the clypeal teeth are rather developed (as in *fugax*), yet the head is elongate (CI 78-84, vs. 83-85 in *molesta* species, vs. 85-92 in *fugax* species) suggesting a possible assignment to the *molesta* species complex. To conclude, *Solenopsis* sp. nov 1 could possibly be assigned to 3 complex: the *pygmaea* species (even if the eyes are not difficult to see), the *brevicornis* species (even if the scape is longer than 0.24 mm), the *molesta* species

(even if the clypeal teeth are usually poorly developed in this complex). However, we exclude the assignment to the *geminata*, *wasmannii* or *fugax* complex.

Regarding *Solenopsis* sp. nov 2, the fossil morphotype shows a particular combination of characters: firstly, the second and third funiculus are at least 1.5x longer than wide, which might suggests a clear assignment to the *geminata* species complex (former subgenus *Solenopsis*, fire ants and *Labauchena*) according to Pacheco & Mackay (2013). Indeed, the ratio length/width of these funiculi would excludes any other complex species among the genus for which the 2nd funiculus would be, in the words of these authors “only slightly longer than broad, usually broader than long”. Trager (1991) historically revised the *Solenopsis* *geminata* group but he provided a key only to major workers, but the single fossil specimen is a minor. In any case, the 2nd funicular segment is difficult to interpret: it is a minor and the 1.5x length to width ratio is not as pronounced in minors. But species close to the *geminata* group often also have elongated or square 2nd segment, but not approaching the clearly rectangular shape of *geminata* group major workers. So, we assume that it is not a definitive character. In contrast, the developed eyes with a great number of ommatidia (> 50) exclude numerous species complex, and seem to restrict the assignment to *globularia* or *nigella* species complex. The globular postpetiole, clearly wider than petiole is much more indicative of *globularia* since species of *nigella* complex have a scale-like petiole not greatly dilated. Actually, the postpetiole and finally the whole body appears very similar to species of the *globularia* complex.

5. Biogeography

XXX

6. Conclusion

XXX

Acknowledgements

We are greatly indebted to Stefan Cover (MCZ Curator of the Entomological Collection) and Ted Schultz (Smithsonian Institution) for facilitating access to the MCZ specimens. We also thank anonymous reviewers for helpful comments on the earlier version of the manuscript. This work is part of the PhD project of Cédric Chény on the "Taxonomy, phylogeny, and biogeography of myrmicine ants: insight from Cenozoic fossils", which is partly supported by the Strategic Priority Research Program (B) of the Chinese Academy of Sciences

(XDB26000000) and the National Natural Science Foundation of China (41572010, 41622201, 41688103) to Bo Wang.

References

- Ascunce, M.S., Yang, C.C., Oakey, J., Calcaterra, L., Wu, W.J., Shih, C.J., ... & Shoemaker, D., 2011. Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science*, 331 (6020), 1066–1068.
- Baroni-Urbani, C., & Saunders, J.B., 1982. The fauna of the Dominican Republic amber: the present status of knowledge. *Transactions of the 9th Caribbean Geology Conference, Santo Domingo, Dominican Republic*, 1, 213–223.
- Bermúdez, P.J., 1950. Contribución al estudio del Cenozoico cubano. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural “Felipe Poey”*, 19 (3), 204–375.
- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 45, 307–370.
- Bolton, B., 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Cambridge, Massachusetts, 1–222.
- Braga, J.C., Díaz de Neira, A., Lasseur, E., Mediato, J., Aguirre, J., Abad, M., Hernaiz-Huerta, P.P., Monthel, J., Pérez-Valera, F., & Lopera, E., 2012. Pliocene–lower Pleistocene carbonates and associated deposits (Fms. Yanigua and Los Haitises) in eastern Hispaniola (Dominican Republic). *Sedimentary Geology*, 265–266, 182–194.
- Brouwer, S.B., & Brouwer, P.A., 1982. Geología de la región ambarífera oriental de la República Dominicana. *Transactions of the 9th Caribbean Geology Conference, Santo Domingo, Dominican Republic*, 1, 305–322.
- Carlton, C.E., 1987. Identification of Arkansas fire ant (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis* spp.) workers. *Arkansas Agr. Expert. Station Report Series* 301.
- Creighton, W.S., 1930. The New World species of the genus *Solenopsis* (Hymenop. Formicidae). *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 66, 39–151.
- Deyrup, M., Davis, L., & Cover, S., 2000. Exotic ants in Florida. *Transactions of the American Entomological Society*, 293–326.
- Eguchi, K., Bui, T.V., & Yamane, S., 2011. Generic synopsis of the Formicidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera), Part I — Myrmicinae and Pseudomyrmecinae. *Zootaxa*, 2878, 1–61.

- Emery, C., 1906 [1905]. Studi sulle formiche della fauna neotropica. XXVI. *Bullettino della Società Entomologica Italiana*, 37, 107-194.
- Fabricius, J.C., 1804. *Systema Piezatorum secundum ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. Brunswick: Carolum Reichard, XIV, 15-439 + 1-30.
- Fisher, B.L., & Bolton, B., 2016. *Ants of Africa and Madagascar: a guide to the genera*. University of California Press.
- Forel, A., 1893. Sur la classification de la famille des formicides, avec remarques synonymiques. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 37, 161-167.
- Förster, B., 1891. Die Insekten des "Plattigen Steinmergels" von Brunstatt. *Abhandlungen zur Geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen* 3, 333-594.
- Grimaldi, D., 1995. On the age of Dominican amber. *Amber, resinite, and fossil resins* (ed. by K.B. Anderson and J.C. Crelling), 203-217. American Chemical Society, Washington, DC.
- Grimaldi, D.A., 1996. *Amber: Window to the past*. Abrams and American Museum of Natural History, New York, 1-216.
- Grimaldi, D.A., & Engel, M.S., 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. *California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology*, 28, 1-31.
- Hita Garcia, F., Mbanyana, N., Audisio, T.L., Alpert, G.D., 2017. Taxonomy of the ant genus *Nesomyrmex* Wheeler (Formicidae, Myrmicinae) in the Afrotropical region, with a review of current species groups and description of a new species of the *N. angulatus* group from Mozambique. *Eur. J. Taxon.* 258, 1-31. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.258>
- ICZN, 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London. 1-306.
- Iturralde-Vinent, M.A., 2001. Geology of the amber-bearing deposits of the Greater Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 37 (3-4), 141-167.
- Iturralde-Vinent, M.A., & MacPhee, R.D.E, 1996. Age and paleogeography of Dominican amber. *Science*, 273, 1850-1852.
- Iturralde-Vinent, M.A., & MacPhee, R.D.E, 2019. Remarks on the age of Dominican amber. *Palaeoentomology*, 2 (3), 236-240.
- Lach, L., & Hooper-Bui, L.M., 2010. Consequences of ant invasions. *Ant ecology*, 261-286.
- Lambert, J.B., Frye, J.S., & Poinar, G.O., 1985. Amber from the Dominican Republic: Analysis by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Archeometry*, 27, 43-51. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.1985.tb00345.x>

- Landis, G.P., & Snee, L.W., 1991. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ systematics and argon diffusion in amber: implications for ancient earth atmospheres. *Global and planetary change*, 5 (1–2), 63–67.
- Latreille, P.A., 1809. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata* [Tomus Quartus et Ultimas]. Koenig, Paris, 1–399.
- Lepeletier de Saint-Fargeau, A.L.M., 1835. *Histoire Naturelle des Insectes – Hyménoptères – Tome premier* (1836). Paris, 1–547.
- Li, C., Jones, B., & Blanchon, P., 1997. Lagoon-shelf sediment exchange by storms--evidence from foraminiferal assemblages, east coast of Grand Cayman, British West Indies. *Journal of Sedimentary Research, Section A: Sedimentary Petrology and Processes*, 67 (1), 17–25. <https://doi.org/10.1306/D42684DC-2B26-11D7-8648000102C1865D>
- Mao, Y.Y., Liang, K., Su, Y.T., Li, J.G., Rao, X., Zhang, H., Xia, F.Y., Fu, Y.Z., Cai, C.Y., & Huang, D.Y., 2018. Various amberground marine animals on Burmese amber with discussions on its age. *Palaeoentomology*, 1 (1), 91–103. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.1.1.11>
- Moreno Gonzalez, I., 2001. *Systematics of the thief ants of North America (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis)*. ProQuest Dissertations and Theses, 99.
- Ortega-Ariza, D., Franseen, E.K., Santos-Mercado, H., Ramírez-Martínez, W.R., & Core-Suárez, E.E., 2015. Strontium isotope stratigraphy for Oligocene-Miocene carbonate systems in Puerto Rico and the Dominican Republic: Implications for Caribbean processes affecting depositional history. *The Journal of Geology*, 123 (6), 539–560.
- Özdikmen, H., 2010. New names for some preoccupied specific and subspecific epithets in the family Formicidae (Hymenoptera). *Munis Entomology and Zoology*, 5, 986–1000.
- Pacheco, J.A., & Mackay, W.P., 2013. *The systematics and biology of the New World thief ants of the genus Solenopsis (Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellen Press, Lewiston, New York. 1–501.
- Penney, D., 2008. *Dominican Amber Spiders: a comparative palaeontological-neontological approach to identification, faunistics, ecology and biogeography*. Siri Scientific Press.
- Perfilieva, K.S., Dubovikoff, D.A., & Dlussky, G.M., 2017. Miocene ants (Hymenoptera, Formicidae) from Crimea. *Paleontological Journal*, 51 (4), 391–401.
- Poinar, G.O., & Poinar, R., 1999. *The amber forest: a reconstruction of a vanished world*. Princeton University Press.
- Roger, J., 1862. *Synonymische Bemerkungen. 1. Ueber Formiciden*. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 6, 283–297.

- Solórzano Kraemer, M.M., 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung A*, 1–133.
- Taber, S.W., 2000. *Fire ants*. Texas A&M University Press, College Station, TX.
- Théobald, N., 1937. Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. Nancy: G. Thomas, 1–473.
- Trager, J.C., 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 99, 141–198.
- Westwood, J.O., 1840. An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. Volume 2. Part XV. London: Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, 353–400.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113, 1–201.
- Wilson, E.O., 1985. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna: evidence from the Dominican amber. *Science*, 229 (4710), 265–267.
- Wilson, E.O., 1988. The biogeography of the West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae) *Zoogeography of Caribbean Insects* (ed. by J.K. Liebherr), 214–230. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Yu, T.T., Kelly, R., Mu, L., Ross, A., Kennedy, J., Broly, P., Xia, F.Y., Zhang, H.C., Wang, B., & Dilcher, D., 2019. An ammonite trapped in Burmese amber. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.*, 116 (23), 11345–11350. <https://doi.org/10.1073/pnas.1821292116>

Figure captions

Fig. 1. Samples of the Dominican amber material in which workers of *Solenopsis* have been reported by Wilson (1985, 1988) and now described in the present paper. Several of them are true pendants of crafted jewels (B), with a floral pattern for the top one. The material is housed in the Entomology Collection of the Museum of Comparative Zoology (Entomology Department) of Harvard University, Cambridge, U.S.A.. Illustration: C. Chény.

Fig. 2. Photographs (A-F) of *Solenopsis* sp. nov. 1 from Dominican amber: Holotype IGR-DR01 (Geological Department and Museum, University of Rennes) in full-face view (A) and

lateral view (B); Paratype MCZ-PALE 33952-1 in lateral view (C); Paratype MCZ-PALE 33949 in lateral view (D) and ventral view (E); Paratype MCZ-PALE 33942 in lateral view (F) (Harvard University). Scale bar: 0.1mm (A), 0.2mm (B-F). Illustrations: C. Chény.

Fig. 3. Line drawings of holotype IGR-DR01 (Geological Department and Museum, University of Rennes) in lateral view (A), full-face view (B), and frontal (= mandibular) view (C). Scale bar: 0.2mm (A), 0.1mm (B-C). Illustrations: C. Chény.

Fig. 4. Photographs (A-E) of *Solenopsis* sp. nov. 1 from Dominican amber: Paratype MCZ-PALE 33947 in dorsal view (A), ventral view (B), and frontal (= mandibular) view (C); Paratype MCZ-PALE 33944 in full-face view (D) and detailed full-face view (E) (Harvard University). Photographs (F-G) of *Solenopsis* sp. nov. 2 from Dominican amber: Holotype MCZ-PALE 33950 in general dorsolateral view (F) and detailed dorsolateral view of the head (G) (Harvard University). Scale bar: 0.1mm (C,E), 0.2mm (A,B,D,G), 0.5mm (F). Illustrations: C. Chény.

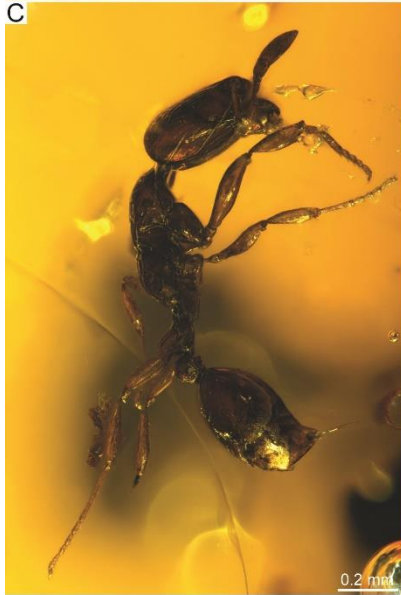
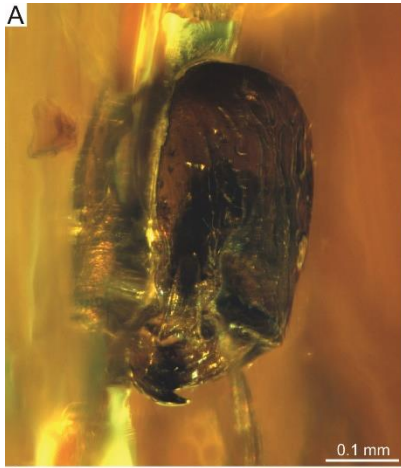
Fig.5. Photographs (A-E) of *Solenopsis* sp. nov. 3?

A

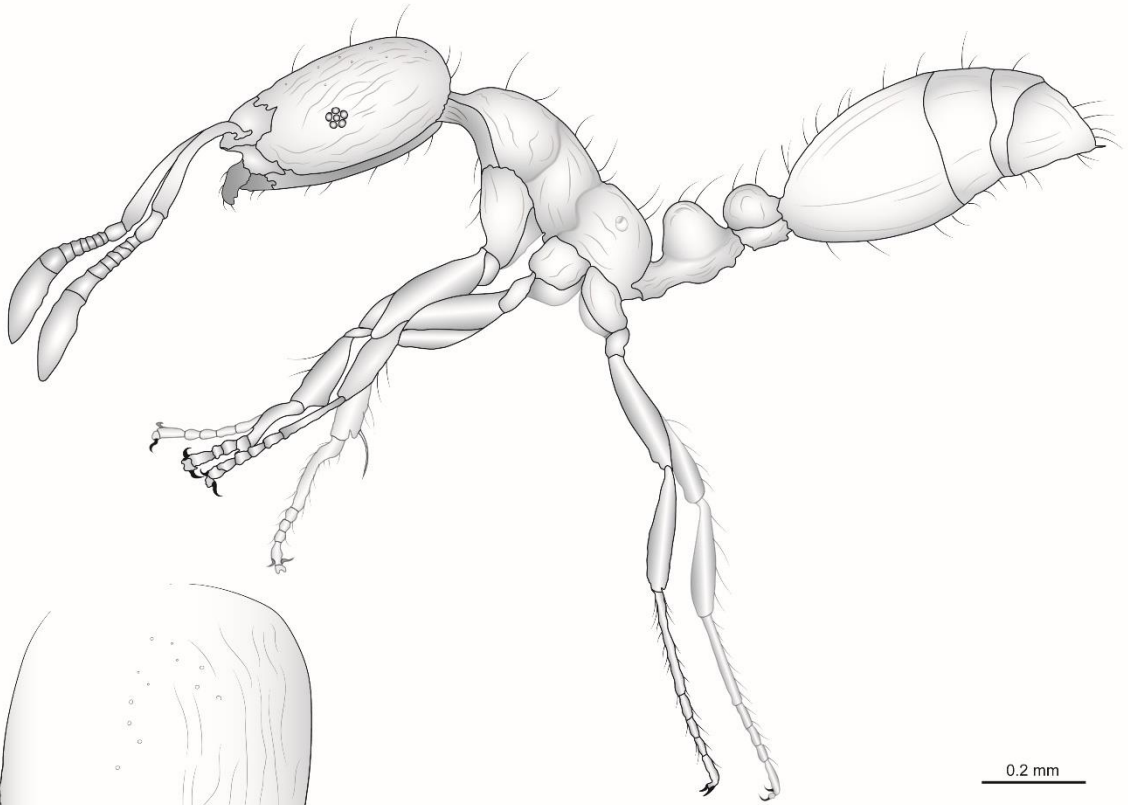


B

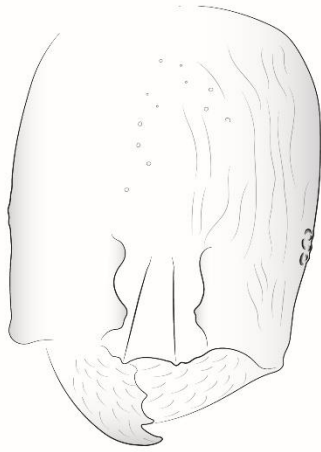




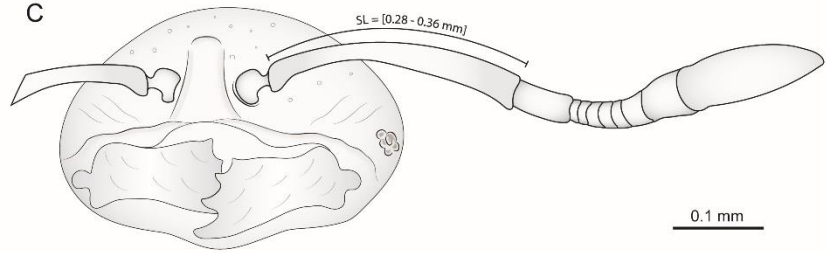
A



B



C



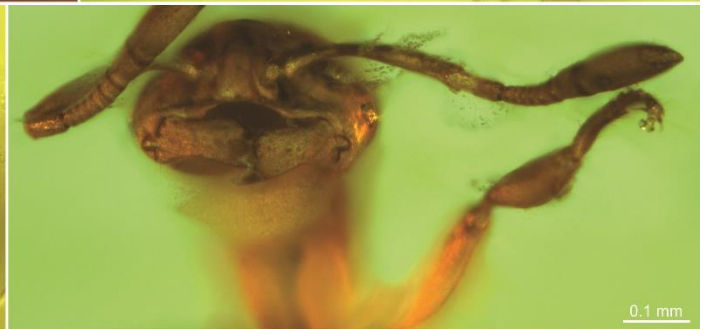
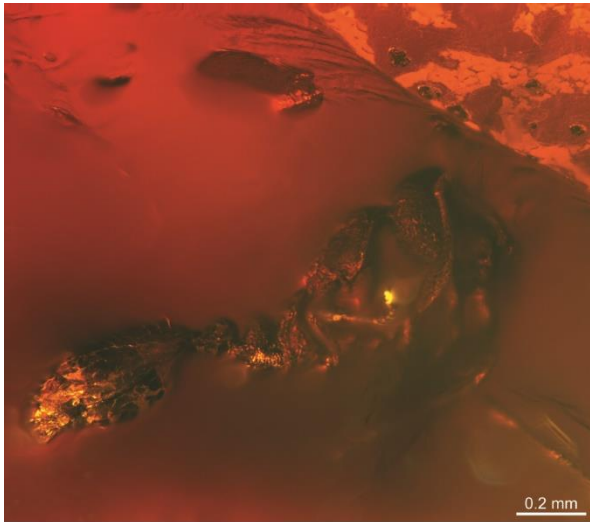


Table 1: A synthesis of the *Solenopsis* fossil record.

Species – Authors - Date	Deposit	Age	Type of preservation	Precise location	Caste	Type material and depository institution	Taxonomy history
<i>S. sp. nov.</i> 1 Chény, Wang, Perrichot, 2021	Dominican amber	Miocene (19-16 Ma)	Amber	Cotui Mine - Los Cacao - Palo Alto, Palo Quemado, Dominican Republic	w. q. m.	Entomology Collection - Museum of Comparative Zoology - Entomology Department - Harvard University, Cambridge, USA Holotype MCZ-PALE xxx	Material historically mentioned in Wilson (1985, 1988)
<i>S. sp. nov.</i> 2 Chény, Wang, Perrichot, 2021				Cotui Mine, Dominican Republic	w.	Entomology Collection - Museum of Comparative Zoology - Entomology Department - Harvard University, Cambridge, USA Holotype MCZ-PALE xxx	
<i>S. mx01</i> Solórzano Kraemer, 2007	Mexican amber	Miocene (20-13 Ma)		Simojovel, Chiapas, Mexico	w.	Worker Mx 335 in Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany.	Not a Valid Taxon Name. Need a valid taxonomic description and nomenclatural act
<i>S. alena</i> (Théobald, 1937) Özdikmen, 2010	Kleinkems	Eocene-Oligocene (~34 Ma)	Imprint	Kleinkems, Germany	Mw.	Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland.	Replacement name of † <i>Solenopsis major</i> Théobald, 1937 by Özdikmen, 2010 = Junior primary homonym of <i>Solenopsis basalis major</i> Forel, 1913
<i>S. atavinus</i> Perfilieva et al., 2017	Yurkino shales	Miocene (12.7 - 11.6 Ma)		Yurkino Village, Khronya Cape, Crimean Peninsula, Russia	q.	Holotype PIN 4703/23a, paratype PIN 4703/23b; Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia	
<i>S. blanda</i> (Förster, 1891)	Marnes à Cyrènes	Eocene-Oligocene (~34 Ma)		Brunstatt, Haut-Rhin, France Kleinkems, Bade-Württemberg, Germany	q.	Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland.	Combination in <i>Solenopsis</i> by Théobald (1937) Senior synonym of † <i>Solenopsis acuta</i>
<i>S. foersteri</i> Théobald, 1937					m.		
<i>S. maxima</i> (Förster, 1891)					q.		Combination in <i>Solenopsis</i> by Théobald (1937)
<i>S. moesta</i> (Förster, 1891)	Brunstatt	Oligocene (34 - 30 Ma)		Brunstatt, Haut-Rhin, France	m.	Depository unknown.	Combination in <i>Solenopsis</i> by Théobald (1937)
<i>S. privata</i> (Förster, 1891)					q.		Combination in <i>Solenopsis</i> by Théobald (1937)
<i>S. superba</i> (Förster, 1891)					m.		Combination in <i>Solenopsis</i> by Théobald (1937) Senior synonym of † <i>Solenopsis extensa</i>
<i>S. valida</i> (Förster, 1891)	Kleinkems			Kleinkems, Germany	w.	Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland.	Combination in <i>Solenopsis</i> by Théobald (1937)

Annexe B

Section B3 - *Tetramorium*

The oldest record of the myrmicine ant *Tetramorium* (Hymenoptera: Formicidae): a new fossil species from the Eocene French amber.

La plus ancienne occurrence d'une fourmi myrmicine Tetramorium (Hymenoptera: Formicidae): une nouvelle espèce dans l'ambre éocène français.

Cédric Chény^{a,b}, Bo Wang^a, Vincent Perrichot^{b,*}, & André Nel^c

^a State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.

^b Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.

^c Institut de systématique, évolution, biodiversité, ISYEB – UMR 7205–CNRS, MNHN, UPMC, EPHE, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités, Université des Antilles, 57 rue Cuvier, CP 50, Entomologie, 75005 Paris, France.

* Corresponding author at: Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail address: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr (V. Perrichot).

ABSTRACT

xxx

Keywords: Insecta, Myrmicinae, Tetramorium, Eocene, Oise, Taxonomy

RÉSUMÉ

xxx

Mots clés : Insectes, Myrmicinae, Tetramorium, Éocène, Oise, Taxonomie

1. Introduction

With nearly 600 described species, the ant genus *Tetramorium* Mayr constitutes one of the most diverse groups among the huge world of the ants. Most of its diversity is distributed in the Old-World tropics and subtropics, while few non-natives species occur in the New World and would have been introduced in the near past (Bolton, 1976, 1977, 1979, 1980; Brown, 1958). Actually, the group is thought to have originated in the Afrotropics, where the diversity is still high.

Thanks to the initial taxonomic treatments by Bolton (1976, 1977, 1979, 1980), the taxonomic foundation for the genus is in a relatively good condition. Recent revisionary works have followed, mainly focusing on the Afrotropical (Hita Garcia & Fischer, 2014; Hita Garcia, Fischer & Peters, 2010; Hita Garcia & Fisher, 2013, 2014a), Malagasy (Hita Garcia & Fisher, 2011, 2012a, 2012b, 2014b, 2015), and Palearctic regions (Csösz, Radchenko & Schulz, 2007; Csösz & Schulz, 2010).

To date, *Tetramorium* includes 583 described current species (Bolton, 2020). Regarding fossils, Kosmowska-Ceranowicz (2001) recorded two species from the Baltic Amber collected near Gdansk (Stogi, Poland, ca. 37 Ma) and firstly determined by her as *Tetramorium* sp. n. and *Leptothorax* sp.. Radchenko & Dlussky (2015) examined the material and described them as *T. paraarmatum* (based on a dealate queen) and *T. kulickae* (based on a worker), respectively. These two latter are the first fossil record of the genus *Tetramorium*. According to the authors, they resemble recent Palaeartic species and were preliminarily assigned to the inerme and caespitum species groups, respectively. Moreover, Radchenko & Dlussky (2015) noticed they found out several and undescribed *Tetramorium* species from imprints of Messel (Germany, Middle Eocene, two gynes, probably two species) and from Miocene deposits of Radoboj (Croatia, one gyne) and Rott (Germany, one gyne). XXX

2. Material and methods

2.1. Origin and age of the Oise amber

The new taxon is based on specimens found in the Eocene Oise amber from the sandpits of Le Quesnoy locality, near Houdancourt in the Oise Department of the Paris Basin, France. The outcrop, dated to Sparnacian, has yielded fossiliferous amber associated with abundant plant

remains and a diverse vertebrate fauna in sediments. For more details about the geological settings, we refer to Nel et al. (1999), and regarding the biodiversity, see Nel et al. (2004) and Nel & Brasero (2010). The type material is housed at the Entomological Department of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

2.2. *Preparation and study of the material*

The amber piece was polished to remove the opaque weathered surface with a grinder polisher (Buehler EcoMet 30) by using a very thin silicon carbide sanding paper (grit size = 7000). Then, the piece was either embedded with cedar oil between microscopic slides, either immersed in 60–70% glucose solutions to minimize light scattering during the image capture.

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2017. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2015. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

The present study focuses on the myrmicine ant belonging to the genus *Tetramorium*, based on x workers, x males and x queens, with plenty of excellently preserved specimens. Other inclusions XXX

2.3. *Terminology & Measurements*

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994). The measurements and indices (whose acronyms are listed below) used in this study, follow Wagner et al. (2017) and Chény et al. (2019). As noted by Hita Garcia et al. (2014), pubescence and pilosity are often of high diagnostic value within the genus *Tetramorium* (e.g. Bolton 1976, 1980, 1985; Hita Garcia et al. 2010; Hita Garcia and Fisher 2012a, 2012b). The variable degree of inclination of pilosity is particularly significative for the diagnosis of groups or species. In this context we follow Wilson (1955) and use the terms “appressed”, “decumbent”, “subdecumbent”, “suberect”, “erect”. The terminology used for the description of surface sculpturing follows Harris (1979) and Bolton (1980).

Measurements and indices are presented as minimum and maximum values with arithmetic means in parentheses, and all measurements are expressed in mm to two decimal places.

The measurements and indices are used as followed:

BL (or TL) = Body length measured from the anteriormost point of the clypeal margin to apex gaster (but excluding the sting) in lateral view: $BL = CL + WL + WAL (=PL + PPL) + GL$.

CL (or HL) = Maximum cephalic length in median line: maximum distance from the midpoint of the anterior clypeal margin to the midpoint of the posterior margin of the head, measured in full-face view (Fig. x). Excavations of occiput and/or clypeus reduce CL. Peaks due to sculpture are ignored and only valleys are considered.

CW (or HW) = Cephalic width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view (Fig. x).

DAN = Minimum distance between antennal fossae measured in dorsofrontal view (Fig. x).

EL = Eye length: maximum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view (Fig. x). All structurally defined ommatidia, pigmented or not, are included.

EW = Eye width: minimum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view (Fig. x). All structurally defined ommatidia, pigmented or not, are included.

FL = Maximum distance between external margins of frontal lobes (Fig. x). If this distance is not defined because frontal carinae constantly converge frontad, FL is measured at FRS level (definition of FRS see Seifert, 2003) as distance between the outer margins of frontal carinae.

GL = Gaster length: length of the gaster measured from the anteriormost point of the first gastral segment to the apex gaster (excluding the sting), in dorsal view (Fig. x).

HFL = Length of hind femur in dorsal view (Fig. x). Second trochanter, which could appear to be portion of femur, must not be mistakenly included.

MC1TG = Quantification of stickman-like or reticulate microsculpture units on base of 1st gastral tergite (use $> 150 \times$ magnification): Number of connected lines building units and being separated by line intersections and by flections angled $> 10^\circ$ is counted. Also, very short lines are full counts. Arithmetic means of at least three units per worker are taken.

ML = Mesosoma length measured in dorsal view from caudalmost portion of propodeum to dorsofrontal corner of pronotal slope (i.e., where coarsely structured dorsal shield meets finely structured pronotal neck; Fig. x); equivalent measuring also possible in lateral view.

MPPL = Distance between most anteroventral point of metapleuron and most dorsocaudal point of propodeal lobe in lateral view (Fig. x). If there are two points coming into question to be dorsocaudalmost point on propodeal lobe, the one which is provided with a carina is taken.

MPSP = Distance between most anteroventral point of lateral metapleuron and distalmost point of propodeal spine (it does not need to be uppermost point of spine; Fig. x).

MPST = Distance between most anteroventral point of metapleuron and center of propodeal stigma (Fig. x).

MTPW = Maximum metapleuron width measured in dorsal view (Fig. x). In most cases, maximum is at caudal and in few cases at central or frontal region of metapleuron.

PDL = Peduncular length: length of the petiolar peduncle visible from the propodeal lobes to the anterior limit of the node, in dorsal view (Fig. x).

PEH (or PTH) = Petiolar node height: maximum height of the petiolar node measured in lateral view from the highest median point of the node to the ventral outline. The measuring line is positioned at an orthogonal angle to the ventral outline of the node (Fig. x).

PEL Petiole length measured in lateral view from center of petiolar stigma to caudal margin of petiole (both measuring points on same focal level; Fig. x).

PEW (or PTW) = Petiolar node width: maximum width of the petiolar node measured in dorsal view (Fig. x).

PH = Pronotal height: maximum height of the pronotum measured in lateral view (Fig. x).

PL = Petiolar length: maximum median length of the petiole measured in dorsal view, from the propodeum to the postpetiole (Fig. x). In details: $PL = PDL + PTL +$ the remaining distance from the posterodorsal angle of the petiolar node to the anterior edge of the postpetiole.

PLSP Distance between most dorsocaudal point of propodeal lobe (if there are two points coming into question to be dorsocaudalmost point of propodeal lobe, the one which is provided with a carina is taken) and distalmost point of propodeal spine (it does not need to be uppermost point of spine; Fig. x).

PLST Distance between most dorsocaudal point of propodeal lobe and center of propodeal stigma (Fig. x).

PNHL = Length of hair at frontolateral corner of pronotum (Fig. x). Take longest hair of both sides.

POOC = Postocular distance. Using cross-scaled ocular micrometer, head is adjusted to measuring position of CL; caudal measuring point: median posterior margin of head, microsculpture peaks are ignored and valleys are considered; frontal measuring point: median head crossing line between posterior eye margins (Fig. x).

POTCOS = Number of postoculo-temporal costae and costulae (Fig. x). With head in lateral view and longitudinal axis of head adjusted horizontally, counted by focussing along perpendicular line from caudalmost point of eye down to underside of head. Costae / costulae just touching measuring line are counted as 0.5, those positioned just at ventral margin of head silhouette are not counted. Arithmetic mean of both sides.

PPH = Postpetiole height: maximum height of the postpetiole measured in lateral view (Fig. x).

PPL = Postpetiole length: maximum length of the postpetiole measured in dorsal view (Fig. x).

PPL* = Distance from center of postpetiolar stigma to caudalmost intersection point of tergite and sternite (both measuring points at same focal level; Fig. x).

PPSS = Maximum height of smooth and shiny area on lateral side of propodeum (Fig. x). This area is brought into visual plane; a line is positioned perpendicular to main costae on propodeum and maximum height of smooth and shiny area without any costulae and costae is measured. Take arithmetic means of both sides.

PPW = Postpetiole width: maximum width of the postpetiole measured in dorsal view (Fig. x).

PREOC = Preocular distance measured as minimum distance between anterior eye margin and sharp frontal margin of gena, in lateral view. (Fig. x).

PTL = Petiolar node length: maximum length of the dorsal face of the petiolar node from the anterodorsal to the posterodorsal angle, measured in dorsal view and excluding the peduncle (Fig. x).

PW (or MW) = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view (Fig. x).

RTI = Distance between tops of ridges between antennal fossae and clypeus, measured in dorsoanterior view (Fig. x). Tops are defined as dorsofrontalmost points of ridges, provided with a costa on clypeus.

SL = Scape length: maximum straight-line length of the scape, including scape lobe but excluding the articular condyle [= antennal bulb + neck] (Fig. x).

SPST = Distance between distalmost point of propodeal spine (it does not need to be uppermost point of spine) and center of propodeal stigma (Fig. x).

SPWI = Maximum distance between outer margins of propodeal spines, measured in dorsoanterior view (Fig. x).

WAL = Waist length: length of the waist measured in dorsal view from the anteriormost point visible of the petiolar peduncle to the posterior edge of the postpetiole. $WaL = PL + PPL$.

WL = Weber's length: diagonal length of the mesosoma in lateral view from the anterior-most point of pronotal slope (excluding the collar) to the posteriormost extension of propodeal lobes (Fig. x).

CI = cephalic index: $HW/HL \times 100$.

CS = Arithmetic mean of CL and CW.

SI = scape index: $SL/HW \times 100$.

OI = ocular index: $EL/HW \times 100$.

EYE = Arithmetic mean of EL and EW.

DMI = dorsal mesosoma index: $PW / WL \times 100$.

LMI = lateral mesosoma index: $PH / WL \times 100$.

LPeI = lateral petiole index: $PTL / PTH \times 100$.

DPeI = dorsal petiole index: $PTW / PTL \times 100$.

LPpI = lateral postpetiole index: $PPL / PPH \times 100$.

DPpI = dorsal postpetiole index: $PPW / PPL \times 100$.

PPI = postpetiole index: $PPW / PTW \times 100$.

PTI = petiolar index: $PTH / PTL \times 100$.

+ EYE / CS & PEW / SPST ...

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1836 [1835]

Genus *Tetramorium* Mayr, 1855

Nomenclatural comment. As noted by Ward et al. (2015) *Strongylognathus* Mayr is a senior synonym of *Tetramorium* Mayr, thus it has priority over *Tetramorium* according to the International Commission on Zoological Nomenclature. However, the transfer of hundreds of valid *Tetramorium* species names to *Strongylognathus* would involve consequent changes in spelling to many of them, and would create considerable confusion. In that event, a ruling by the ICZN would be needed to validate a reversal of precedence (Article 23.9.3, ICZN).

Type species. *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758), by subsequent designation and based on workers.

Tetramorium xxx sp. nov. 1

(Figs. x–x)

Type material. Holotype MNHN.F.xxx (xxx), collection xxx housed in the Entomological Department of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Type locality. Sandpits of Le Quesnoy (49°19'31" N, 2°40'22" E), Chevrières near Houdancourt, region of Creil, Oise, France.

Type horizon. Biozone MP7, corresponding to the mammal fauna of Dormaal). Lowermost Eocene, Sparnacian (ca. -53 Ma) (Feugueur, 1963; Nel et al. 1999; Cavagnetto 2000)

Etymology. The specific epithet is xxx

Diagnosis (worker). Emended after xxx — With characters of the *Tetramorium* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other species: xxx

Description. Worker.

Head. In full-face view, head subtrapezoidal, with sides subparallel, posterior corners broadly rounded, and posterior margin shallowly concave. Compound eye subcircular, bulging and of medium size (100+ ommatidia), inserted at midlength on the laterodorsal edge of the head. Frontal carinae almost absent, or very short, terminating just behind the antennal fossae. Antennal sockets and torular lobes rather exposed, the antennal fossae clearly visible. 12-segmented antennae, and club with 3 segments. Antennal scape bent in its basal part, rather elongate but not reaching the occipital margin, about X as long as pedicel. First flagellomere X as pedicel, and following flagellomeres gradually incrassate toward apex; apical flagellomere with acute tip. Antennal scrobes absent. Clypeus rather convex and carinate, with 4 pairs of longitudinal and subrectiligne carinae. Mandibles triangular-shaped, with right-angled basal angle, and basal margin smooth; masticatory margin with 5 to 6 teeth (including the basal angle), decreasing in size from the apex to base; apical and preapical tooth very elongate; maxillary palps with 4 segments; labial palps with 2 or 3 segments; sculpture and setae on the mandibles?

Mesosoma. Neck very elongate. In latera view, promesonotum slightly rounded anteriorly but rather flattened as a whole; promesonotal suture absent but suture is conspicuous from lateral view; laterodorsal margin of promesonotum slightly angulate, with a small tubercle in the posterior part, just in front of the metanotal area; thorax and propodeum at the same level. Metanotal area rather large and constricted; metanotal groove conspicuous laterally. Propodeum with a pair of sharp spines of medium size, directed back-ward and outward, and curved toward acute tip? Propodeal spiracle developed, subcircular and located at the center of the lateral propodeal side; propodeal lobes well developed as a subcircular lamella with rounded ventro-dorsal corners. Femur and tibiae swollen; mid- and hind femur with strong and sharp

condyle; basitarsus elongate? Tibial formulae 1,1,1 but tibial spurs on mid- and hind legs simple (=Tetramorium feature); cuticle ornamented laterally by longitudinal irregular ridges forming a network with pits more or less elongate.

Waist segments and gaster. Petiole and postpetiole nodulous; petiolar node very high; petiolar slope margined anterolaterally by an angulate tubercle; anteroventral subpetiolar process (very variable? see PAR-194). Postpetiole developed, larger than petiole. Base of first gastral tergite not concave in dorsal view, without tubercles or teeth on each side.

Pilosity and Pubescence. Pilosity scattered; pilosity on dorsal surfaces of body erect to suberect with short and stout hairs; anterior clypeal margin with a pair of long median setae; head costate; body areolate.

Measurements (in mm) and indices.

BL (=TL) 2.5-3; CL (=HL) 0.6; CW (=HW): 0.550; DAN 0.16? EL 0.18; EW 0.1; FL 0.19; GL 0.9; HFL 0.42-0.45; MC1TG; ML 0.64-0.77; MPPL 0.272; MPSP 0.342; MPST 0.133; MTPW 0.227; PDL 0.1; PEH (= PTH) 0.272 (excluding ventral process; 3 if included); PEL 0.163; PEW (= PTW, maximum petiole width) 0.15-0.16; PH 0.35; PL 0.27; PLSP 0.142; PLST 0.145; PNHL 0.75 (sometimes lacking?); POOC 0.25-0.28; POTCOS ? PPH 0.26; PPL 0.25; PPL* 0.142? where is the petiolar stigma? PPSS 0.11? PPW 0.185-0.195; PREOC 0.16; PTL 0.16; PW (= MW) 0.306-0.365; RTI ? SL (=SLD) 0.45-0.52; SPST 0.19-0.21; SPWI 0.212; WAL 0.52; WL 0.85; CI 91.6; CS 1.15; SI 88.2; OI 32.7; EYE 0.14; DMI 39.4; LMI 41.2; LPeI 58.8; DPeI 96.9; LPpI 96.1; DPpI 76; PPI 122.6; PTI 170; EYE / CS 0.122; PEW / SPST 0.76-0.79

Description. Queen.

Head. 12-segmented antennae, 3-segmented club; big eyes; carinate clypeus; mandibles triangular-shaped and stout; head reticulate; frontal lobes poorly developed but concealing partially the antennal sockets; no frontal carinae.

Mesosoma. Promesonotum greatly swollen; short but stout propodeal spines; femur developed;

Waist segments and gaster.

Description. Male.

Head. 13-segmented antennae, no club; big eyes; maxillary palps with at least 7 segments.

Mesosoma. No propodeal spines but small rounded-top; petiolar peduncle.

Waist segments and gaster. Petiole with an angular node; anteroventral subpetiolar process.

4. Discussion

The fossil morphotype is ascribed to the subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. The combination of 12 antennal segments (with a distinct large three-segmented club longer than remaining funicular segments), the medium-sized eyes, the propodeal spines well developed and lobes roundly expanded, the nodular petiole and postpetiole, a strong reticulation and finally the tiny but conspicuous ventral petiolar denticle, considerably reduces the possibility of a generic assignment: the fittest genera verifying these ones are *Myrmica* Latreille, 1804, *Temnothorax* Mayr, 1861 or *Tetramorium* Mayr, 1855.

The fossil morphotype looks quite similar to *Temnothorax*, however it differs by a metanotal groove strongly impressed (vs. shallowly impressed or almost absent dorsally in *Temnothorax*), the middle and hind tibiae with distinct spurs apically (vs. without middle and hind tibial spurs), a very short petiolar peduncle and a nodular petiole (vs. petiole pedunculate with low node), which seem to justify its not-belonging.

The new fossil looks actually very similar to *Myrmica*, especially about the mesosoma and waist. The deep metanotal groove and the general habitus of the propodeum seem to fit well. According to the latest diagnosis of the genus (e.g. Eguchi et al., 2011), the middle and hind tibiae usually bear a single pectinate spur, which it does not fit with the fossil morphotype who shows simple spurs. However, some characters described as diagnostic, do not seem to be so valuable, notably: the antennae described without a club while most of fossil and lot of current species show antennae with a conspicuous 3-segmented club (even if gradual); the tibial formulae seem to suffer of the same treatment, as it is mentioned in Radchenko et al. (2007), and Radchenko & Elmes (2010). In Radchenko et al. (2007), the authors claim that the feature

is considered much less diagnostic nowadays, and described *Myrmica* fossil species with and without spurs on the mid- and hind tibiae. Besides, Radchenko & Elmes (2003) had already described several parasitic current species with reduced tibial spurs (or even completely lack them). In Radchenko & Elmes, (2010), the authors detailed, I quote: “The structure of the legs is not much used in the taxonomy of *Myrmica* with the exception of the tibial spur. The middle and hind tibiae usually have well-developed pectinate spurs that are usually longer than maximum width of the tibia, but in some species (especially socially-parasitic ones) the development of the spurs is reduced, spurs might be simple with no pectination or even absent altogether”.

If the antennae structure and the tibial formulae are not valuable to discriminate them, the two last diagnostic characters would be the sting appendage and the palpal formulae. Regarding the sting, this feature is very often concealed and not reachable, which is the case about our fossil material. Thus, the palpal formulae seem to be a very significant character, and fortunately, they are visible and conspicuous in at least two specimens: PA-1688; PA-8410. In these two, the palpal formulae is constituted by 4 and 3 segments for the maxillary and labial palps respectively. In *Myrmica* current species, the palpal formulae is described as 6- and 4-segmented, in the latest diagnosis of the genus, which is not congruent with our observations. Some authors consider the 6,4 palp formulae as a plesiomorphic state among Myrmicinae (Radchenko & Elmes, 2010). The state 4,3 would be an apomorphic state and seem to not correspond at all to *Myrmica* or even to a basal lineage among the Myrmicini.

Regarding the fossil record, Radchenko & Elmes, (2010) describe the same state of character, and, in contrast with the other characters mentioned above, they never discuss about the palpal formulae. All *Myrmica* fossil species have been described without having access to palps, and some have not been figured -especially in the old literature- and when it has been, the illustrations are so “stylized” that they lost their taxonomic value. Furthermore, a lot of them described in compression, and also stated as *incertae sedis* (i.e. *M. aemula*, *M. macrocephala*, *M. molassica*, *M. nebulosa*, *M. obsoleta*, *M. venusta*), are not valuable to observe such characters. According to this state of character combined with the state of knowledge about current and fossil *Myrmica*, and despite their astonishing similarities, the fossil morphotype cannot be assigned to the genus *Myrmica*, in consideration of the absence of diagnostic characters.

As the assignment to *Temnothorax* or *Myrmica* is ruled out, the left matching genus is *Tetramorium*. The morphotype seems to well fit with the genus, by the way, what did not fit with *Myrmica*, seems here to dovetail. The 4,3 palpal formulae (vs. 6,4 in all described

Myrmica), is very common in many *Tetramorium* species. Furthermore, the deep metanotal groove, the short petiolar peduncle, the nodular petiole, and the simple spur on mid- and hind tibiae (vs. usually pectinate in most of *Myrmica*) are also typical of the group. These similarities clearly justify the assignation to the genus *Tetramorium*.

To date, it included 583 described current species, and two fossil species from the Baltic amber (Radchenko & Dlussky, 2015): *T. paraarmatum* (based on a dealate queen) and *T. kulickae* (based on a worker). These two latter resemble recent Palearctic species and were preliminarily assigned to the *inermis* and *caespitum* species groups, respectively.

Regarding the new fossil morphotype, the comparison with the latest species level key provided by Agavekar et al. (2017) suggest an affiliation to the *Tetramorium caespitum* group. The diagnosis for this group is as follows: 12-segmented antennae; anterior clypeal margin complete and unspecialized; eyes of moderate size; antennal scapes of moderate length, not surpassing posterior head margin; antennal scrobes absent; frontal carinae very short to almost completely reduced; base of first gastral tergite not concave in dorsal view, without tubercles or teeth on each side; pilosity on dorsal surfaces of body erect to suberect with long and stout hairs; sting appendage dentiform. The new fossil morphotype shows all features cited above (excepted may be for the sting who is not visible), suggesting a belonging to this group.

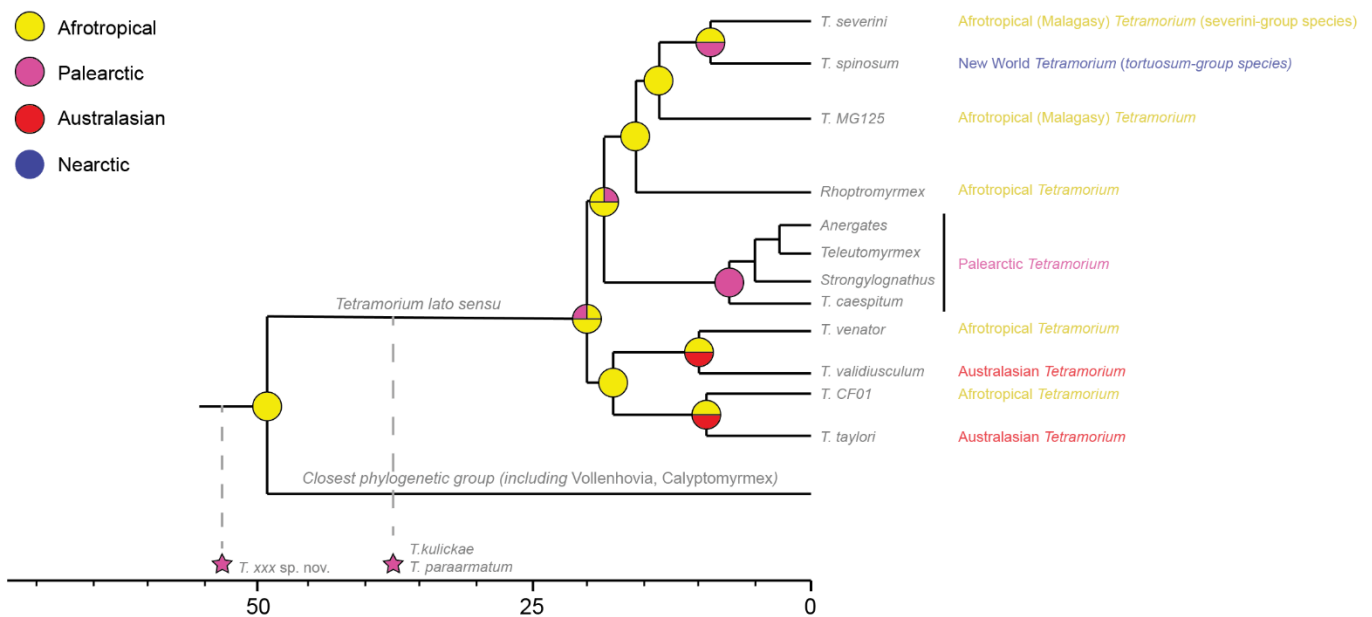
The petiole and postpetiole is relatively broad (CS/PEW= 7.42 and CS/PPW= 6.05). The head, mesosoma and waist is moderately sculptured; the first gastral tergite appears smooth; the propodeum in profile is rather flat (sloping down at an angle of approximately 45°); the propodeal spines are small to medium, and the propodeal lobe are quite prominent. These features are characteristic of the *Tetramorium ferox* species complex based on Csösz and Schulz (2010). Besides, only *T. ferox* seems morphologically close to the fossil morphotype.

Also, it shows significant morphometric differences in contrast with the *caespitum* complex, notably the EYE / CS = 0.122 much lower than *Tetramorium caespitum* complex (EYE / CS = 0.155 - 0.196). XXX

As noted by Bolton (1977), the *Tetramorium caespitum* group is the only endemic *Tetramorium* species group in the Palearctic, and it is widely distributed throughout all of Eurasia.

XXX

5. Biogeography and palaeontological implication



According to the latest Bayesian divergence dating provided by Ward et al. (2015), the crown group Myrmicinae originated about 98.6 Ma (95% highest probability density 87.9–109.6 Ma) but the six major clades would be considerably younger, with age estimates ranging from 52 to 71 Ma. Following the same Bayesian analysis, a certain number of prominent contemporary myrmicine genera have estimated crown group origins in the late Eocene or even Oligocene-Miocene: genera such as *Pheidole*, *Strumigenys*, *Crematogaster*, and *Tetramorium*. For this latter, the group (i.e. *Tetramorium lato sensu*) would originate from the Afrotropics and has estimated crown group origins between the Late Oligocene - Miocene (20.1 Ma; HPD 15.4–24.8). Among the tetramoriine ants (which is a strongly supported group with PP 1.00, BS 100), the *Tetramorium sensu stricto* does not appear before the Miocene (ca. 20 Ma) and regarding the Palearctic lineage, it would have diverged between 20 and 10 million years ago.

XXX

Radchenko & Dlussky (2015) described the first fossil species of *Tetramorium*, discovered in the Baltic amber (Stogi, Poland): *T. paraarmatum* and *T. kulickae*. If their assignment respectively to the inermis and caespitum species groups, are correct, and if *T. sp. nov. 1* is considered as a true *Tetramorium* fossil species (which seems obvious to us in view of the observations), the crown group origins for the group would be largely underestimated: *T. paraarmatum* and *T. kulickae* date back to the Late Eocene (ca. 37 Ma), and the new morphotype from the French Oise amber to the Early Eocene (ca. 53 Ma). The two first

occurrences fall during the supposed diverging time (Fig. x) of the *Tetramorium* group, what is not inconsistent, however the new fossil morphotype is beyond the supposed divergence period between the *Tetramorium -lato sensu-* and its closest phylogenetic group, including *Vollenhovia* and *Calyptomyrmex*. This statement is very problematic, given that it is not consistent with the Bayesian analysis.

Another curious matter is the biogeographic history of Myrmicinae provided by Ward et al. (2015) (as inferred from an analysis with Lagrange and using a dispersal-extinction-cladogenesis model): firstly, the most probable biogeographic origin of the group would be Afrotropical, what is not inconsistent but the fossil record is strictly Palearctic, and more precisely from Western Europe. According to the analysis, the Palaeartic lineage would not appear before *ca.* 20 Ma, which is very late if we take account of the fossil record and their hypothetic assignation to the caespitum group (at least for two of them). They show a typical morphology of contemporaneous Palearctic *Tetramorium*. Thus, considering an older time diverging for -at least- the Palearctic lineage (including the caespitum group) is not unreasonable. XXX

6. Conclusion

Acknowledgements

xxx

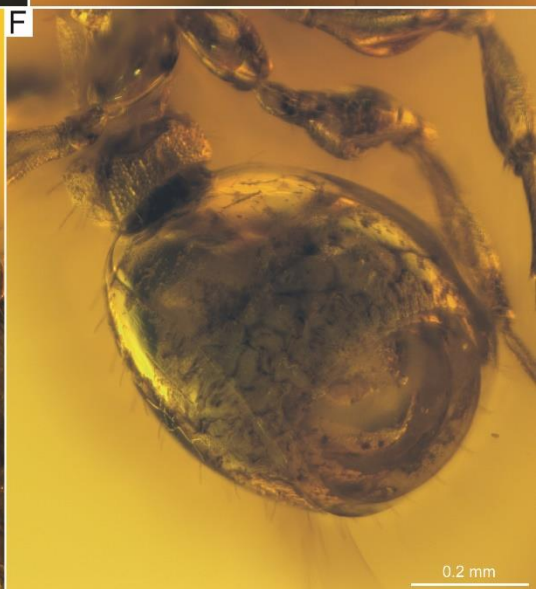
References

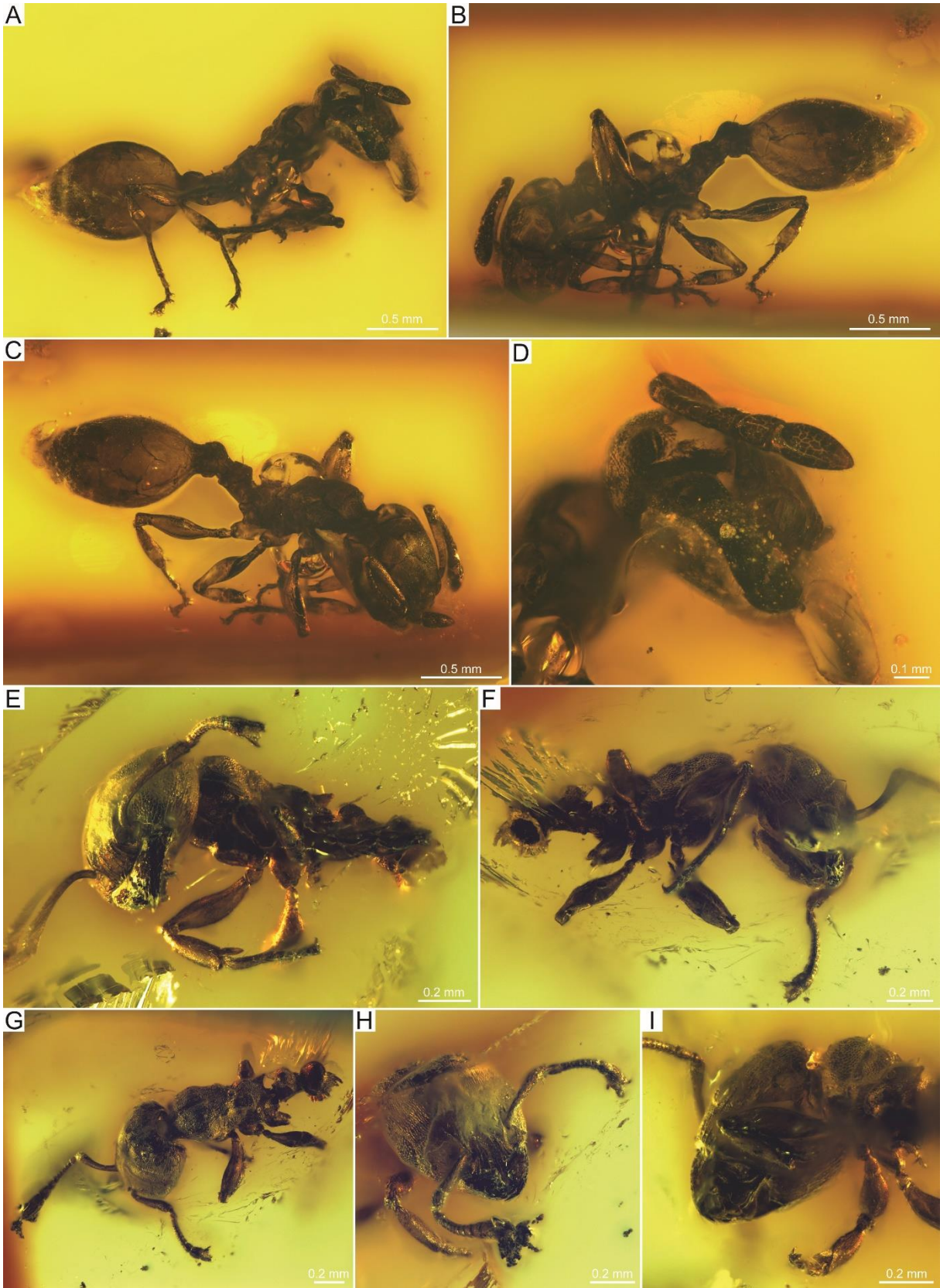
xxx

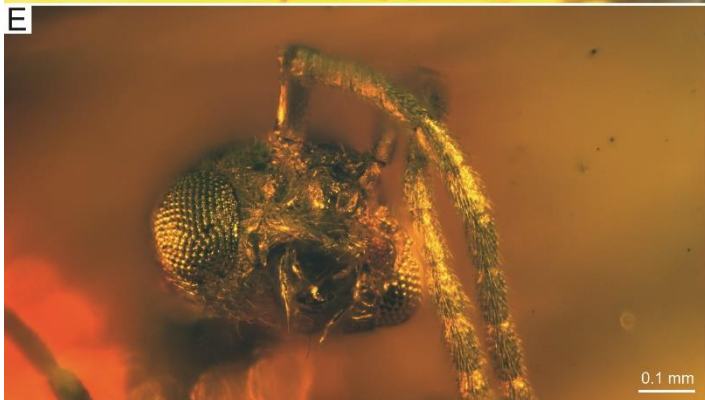
Figure captions

Fig. 1. xxx

Fig. 2. Xxx







Annexe B

Section B4 - *Trichomyrmex*

The myrmicine ant *Trichomyrmex* (Hymenoptera Formicinae) in Ethiopian amber: a new fossil record.

Cédric Chény^{a,b}, Bo Wang^a, Vincent Perrichot^{b,*}

^a State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.

^b Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.

* Corresponding author at: Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail address: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr (V. Perrichot).

ABSTRACT

XXX

Keywords: Insecta, Myrmicinae, *Trichomyrmex*, Ethiopian amber, Miocene

1. Introduction

Among the Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835, *Trichomyrmex* Mayr, 1865 is a fairly small genus in the subfamily, which currently includes 24 valid species and 3 subspecies (Bolton, 2020) distributed worldwide (Guénard et al., 2017; Janicki et al., 2016). Species are reported from the Palearctic (Collingwood 1985; Collingwood & Agosti 1996; Radchenko 1997), the Afrotropic-Malagasy (Bolton 1987; Heterick 2006), the Nearctic, Neotropical, Indomalayan and Australasian regions (Bolton 1987; Wetterer 2009). *Trichomyrmex* was initially established

by Mayr (1865) with the description of the type species *T. rogeri* Mayr, 1865 (by monotypy) from Sri Lanka, but the genus was later placed in *Monomorium* (Mayr, 1855) as a junior synonym (Ettershank 1966; Bolton 1987). This synonymy was accepted for almost five decades, which was later reconsidered by the consistent molecular phylogeny of the Myrmicinae carried out by Ward et al., 2015. In this study, the genus *Trichomyrmex* is resurrected from synonymy under *Monomorium* as a valid genus in the tribe Crematogastrini Forel, 1893, and contains the former *Monomorium scabriceps*- and *destructor*-groups. However, the taxonomic review of the genus remains very limited until present. The former *M. scabriceps*-group was revised by Radchenko (1997) for which a key was proposed. Recently, Sharaf et al. (2016) reviewed the *Trichomyrmex* species from the Arabian Peninsula, with a key including nine species belonging for most of them to the *destructor*-group.

According to the latest Bayesian divergence dating provided by Ward et al. (2015), the current lineages of *Trichomyrmex* would have appear between 20 and 10 million years ago. For their analysis, these authors used three species belonging to the two group species currently known: *T. criniceps* Mayr, 1879 belonging to the *scabriceps*-group; *T. destructor* (Jerdon, 1851) and *T. robustior* (Forel, 1892) of the *destructor*-group. The biogeographical origin has been challenged (with an analysis using a dispersal-extinction-cladogenesis model) by these authors and suggests a probable Afrotropical origin (30 to 45% of probability). Such molecular analyses need fossil records to calibrate the divergence dating but until present the genus was completely unknown from the fossil record. In this paper, we report the first fossil occurrence of the current *Trichomyrmex* genus from Cenozoic Ethiopian amber. The discovery of a new fossil species of this genus in Ethiopian amber (probably Miocene age, *ca.* 16-23 Ma) tends to reinforce the biogeographical hypothesis of an Afrotropical origin, and suggests an even older divergence dating than previously assessed by Ward et al. (2015).

In this paper, we describe the first fossil occurrences of *Trichomyrmex* genus and we compare it with their close relatives known from Afrotropics. Based on morphological and morphometric comparisons, we describe a new species: *Trichomyrmex* sp. nov. 1, based on minor but also major workers (and males?).

2. Material and methods

2.1. Origin and age of the amber

XXX

2.2. *Preparation and study of the material*

The new taxa are based on 39 specimens, most of them are exquisitely preserved. Among this material, we noticed the presence of different morphotypes, sometimes embedded in the same fragment: 36 minor and 1 major worker but also 2 putative males have been trapped in 8 fragments. Significant syninclusions were reported: XXX

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2017. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2015. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

2.3. *Terminology & Measurements*

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994), and we follow Wilson (1955) and Harris (1979) for the description of degrees of inclination of pilosity and surface sculpturing respectively. All measurements are expressed in mm. The measurements and indices used in this study follow Hita Garcia et al. (2017):

EL = Eye length: maximum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view.

HL = Head length: maximum distance from the midpoint of the anterior clypeal margin to the midpoint of the posterior margin of the head, measured in full-face view.

HW = Head width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view.

PDL = Peduncular length: length of petiolar peduncle visible from the propodeal lobes to the anterior limit of the node, in dorsal view.

PH = Pronotal height: maximum height of the pronotum measured in lateral view.

PL = Petiolar length: maximum median length of the petiole measured in dorsal view, from the propodeum to the postpetiole. In details: $PL = PDL + PTL +$ the remaining distance from the posterodorsal angle of the petiolar node to the anterior edge of the postpetiole.

PPH = Postpetiole height: maximum height of the postpetiole measured in lateral view.

PPL = Postpetiole length: maximum length of the postpetiole measured in dorsal view.

PPW = Postpetiole width: maximum width of the postpetiole measured in dorsal view.

PTH = Petiolar node height: maximum height of the petiolar node measured in lateral view from the highest median point of the node to the ventral outline. The measuring line is positioned at an orthogonal angle to the ventral outline of the node.

PTL = Petiolar node length: maximum length of the dorsal face of the petiolar node from the anterodorsal to the posterodorsal angle, measured in dorsal view and excluding the peduncle.

PTW = Petiolar node width: maximum width of the dorsal face of the petiolar node measured in dorsal view.

PW = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view.

SL = Scape length: maximum straight-line length of the scape, excluding the antennal condyle [= antennal bulb + neck].

WL = Weber's length: diagonal length of the mesosoma in lateral view from the anterior-most point of pronotal slope (excluding the collar) to the posteriormost extension of propodeal lobes.

TL = Total body length (excluding the sting) = HL + neck length (in lateral view) + WL + PL + PPL + gaster length.

CI = cephalic index: $HW/HL \times 100$

SI = scape index: $SL/HW \times 100$

OI = ocular index: $EL/HW \times 100$

DMI = dorsal mesosoma index: $PW / WL \times 100$

LMI = lateral mesosoma index: $PH / WL \times 100$

LPeI = lateral petiole index: $PTL / PTH \times 100$

DPeI = dorsal petiole index: $PTW / PTL \times 100$

LPpI = lateral postpetiole index: $PPL / PPH \times 100$

DPpI = dorsal postpetiole index: $PPW / PPL \times 100$

PPI = postpetiole index: $PPW / PTW \times 100$

PTI = petiolar index: $PTH / PTL \times 100$

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1836 [1835]

Genus *Trichomyrmex* Mayr, 1865

Type species. *Trichomyrmex rogeri* Mayr, 1865, by monotypy.

Type locality. Sri Lanka (Ceylon), Indomalaya.

Generic diagnosis (minor worker). *Current species.* — Emended from Sharaf et al., 2016: usually polymorphic; antennae 12-segmented, either lacking an apical club or with a club of 3 or 4 segments (usually 3, e.g., species of the *destructor*-group); masticatory margin of mandibles armed with 3–4 teeth, when 4 the basalmost tooth is reduced to an offset denticle or blunt angle; palp formula 2,2; scrobes absent; median portion of clypeus is short and does not project anteromedially; the anterior clypeal margin is only feebly convex to concave; clypeus usually with a distinct unpaired seta located at the midpoint of the anterior margin; the antennal fossae are surrounded by fine and curved striolae; metanotal groove impressed; propodeum unarmed, with transversely sculptured dorsum; propodeal spiracle usually circular to subcircular (vertical ellipse or short slit in *T. abyssinicus* (Forel, 1894)); tibial formula usually 1(p),1(s),1(s); sting absent or present.

Generic diagnosis (minor worker). *Fossil species.* — With characters cited above but with several potential divergences: masticatory margin of mandibles armed with only 2 teeth (one apical and one preapical); median clypeal seta uncertain; dorsum of propodeum mostly smooth; palp formula 4,2 or maybe 4,3, 5,2 or 5,3 (plesiomorphic state); tibial formula 1(p),1(s),1(s); sting uncertain.

***Trichomyrmex* sp. nov. 1**

(Figs. 1-3)

Type material. Holotype xxx housed in the amber collection of the Geological Department and Museum (IGR) of the University of Rennes, France. Paratypes: XXX

ET2019A.1 (#August 2018): 1 minor worker; ET2019A.2 (#60): 7 minor workers; ET2019A.3 (#59): 12-13 minor workers; ET2019.4 (#52): 5 minor workers; ET2019.5 (#56): 10 minor workers; ET2019.6 (#55): 2 workers: 1 minor, 1 major; ET2015.004: 2 minor workers.

Total = 39 workers: 38 min w. & 1 maj w.

Additional material (uncertain assignation). ET2019A.7 (#61): 1 male; ET2019A.8 (#62): 1 male; ET2019B.003: 1 male.

Type locality and horizon. Several localities reported: xxx. Middle Miocene (*ca.* 16-23 Ma).

Etymology. The specific epithet refers to the prominent spiracle on the propodeum for which the shape and the size are very distinctive of all others myrmicine species.

Diagnosis. Worker. With characters of the *Trichomyrmex* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other *Trichomyrmex* species: XXX

Description. Minor worker. Entire body (excluding antennae and legs) broadly covered with simple medium-sized setae; antennae and legs covered by simple short setae.

Head. In full-face view, with sides subparallel, posterior corners broadly rounded, posterior margin shallowly concave; head subrectangular, slightly longer than wide; antennal scrobes absent; compound eye subcircular and weakly bulging, composed by *ca.* 100 ommatidia, inserted in the laterodorsal margin and located slightly posteriorly, at two thirds of the anterior margin of the head (including clypeus); frontal carinae very reduced, extending a bit from the frontal lobes; frontal lobes present and rather developed, concealing mostly the antennal sockets; antennal scape mostly straight but bent in its basal part, not overreaching the occipital margin, about 5x as long as pedicel; pedicel 3x as long as first flagellomeres; following flagellomeres growing slightly in size; 12-segmented antennae, with a 3-segmented club not strongly defined but present; clypeus large, inserted broadly between the antennal sockets; clypeus striate and marginate laterally by a pair of two longitudinal carinae; anterior margin of the clypeus concavo-convex, consisting of two circular projections with a conspicuous rounded median incision; clypeus and anterior part of the head capsule striate, antennal fossae partially surrounded by subcircular striae; several setae along the anterior clypeal margin; unpaired median clypeal seta very difficult to determine; hypostome marginate circularly, without any hypostomal teeth from the posterior margin of the buccal cavity; mandibles sub-quadrangular and sculptured by fine striae; masticatory margin slightly shorter than basal margin, appearing usually rather smooth (in most of specimens) but might be followed by 3 or 4 tiny denticles and always terminated by one apical and preapical tooth; palp formula 4,2 at least, may be 4,3, 5,2 or 5,3.

Mesosoma. promesonotum shield-shaped with dorsum rather flattened; strong tubercle or denticle at both sides of the posterolateral margin of the mesonotum, just in front of a strong metanotal constriction; metanotal groove conspicuous laterally and dorsally; propodeum rounded, at a same level than promesonotum; propodeum without any propodeal spines but with a rounded angle; propodeal dorsum laterally sculptured by transverse striae; propodeal spiracles very developed, circular-shaped, located very high on the propodeum, reaching the dorsolateral margin of the propodeum and consisted by a prominent dorsal flange (including a thick collar); propodeal lobes developed, lamella-shaped; femur developed; tibial formula 1(p),1(s),1(s).

Waist segments and gaster. Petiole with a low node; petiolar peduncle mostly absent; postpetiole with a node more developed (higher and wider) than petiole; gaster appearing prominent; gastral segment 1 developed, concealing mostly the following segments; sting not visible.

Pilosity and Pubescence. Body rather smooth, brown-colored; head (mandibles and antennae included), mesosoma (legs included), waist, and gaster with suberect setae of medium-size, which seem to be especially more abundant on the head and the mesosoma; mandibles, antennae and legs covered by numerous short suberect setae.

Measurements (in mm) and indices.

TL 3.30 (if gaster compressed)-3.7; EL 0.17; HL 0.79; HW 0.71; PH 0.26; PL 0.26; PW 0.42-0.45; PPH 0.22; PPL 0.17; PPW 0.14-0.17; PTH 0.19; PTL 0.13; PTW 0.12; SL 0.58-0.61; WL 0.9-1.1; CI 90; SI 82-86; OI 24; DMI 41-47; LMI 24-29; LPeI 68; DPeI 92; LPpI 77; DPpI 82-100; PPI 117-142; PTI 146.

Description. Major worker. With characters of minor workers but differing in several way.

Head. In full-face view, with sides slightly divergent, posterior corners broadly rounded, posterior margin concavo-convex; head weakly heart-shaped, slightly longer than wide; head striate; frontal lobes very developed; clypeus striate; mandibles stout; eyes developed; palp formula unknown.

Mesosoma. Similar than minor workers, differing mostly in size.

Waist segments and gaster. Similar than minor workers, differing mostly in size.

Pilosity and Pubescence. Entire body (excluding antennae and legs) broadly covered with simple medium-sized setae; antennae and legs covered by simple short setae.

Measurements (in mm) and indices.

TL 4.6 (if gaster compressed)-5.2; EL 0.17; HL 1.31; HW 1.07; PH 0.44; PL 0.28; PW 0.69; PPL 0.22; PPW 0.22; PTW 0.18; SL ca. 0.78; WL 1.00-1.2; CI 82; SI 73; OI 16; DMI 58-69; LMI 37-44; DPpI 100; PPI 122.

Description. Male

Cantone, 2017:

- Antennae with 13 articles YES
- Antennae Scape in length > than the 2° article of the Funiculus, not overstep the Occiput YES
- first article of the Funiculus globular form YES
- Forewings of Typology II and III with Marginal cell open, formica type > marginal cell slightly closed? Open in one specimen?
- Hindwings of Typology II > not visible clearly
- Mandibles bitridentate apically > not visible
- Mesonotum with Notauli absent > apparently absent

Key (Cantone, 2017):

Prérequis : Forewings typology III, antennae 13-segmented, scape not overstep the occiput

- 1. Mesonotum with Notauli absent ... 19
- 19. Forewing with Marginal cell open ... 22
- 22. Forewing formica type ?
- 23. First article of the Funiculus globular form ... Trichomyrmex

4. Discussion

The fossil morphotype is ascribed to the subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. The combination of 12 antennal segments with a 3-segmented club (see Fig.2F-F' for details of this structure), the medium-sized eyes and the rounded propodeum considerably reduce the possibility of a generic assignment: the fittest genera verifying these ones are *Cardiocondyla* Emery, 1869 (Crematogastrini), *Pheidole* Westwood, 1839 (Attini), *Monomorium* Mayr, 1855 (Solenopsidini), *Messor* Forel, 1890 (Stenammini), *Syllophopsis* Santschi, 1915 (Solenopsidini), and *Trichomyrmex* Mayr, 1865 (Crematogastrini). Numerous characters seem however to reject some putative genera. First, the presence of minor and major workers excludes the monomorphic genera *Cardiocondyla* and *Syllophopsis*. Specimens of these two genera may show a size variation but never with allometric variation, which is the case here. Also, in *Cardiocondyla* the mandibles are composed of numerous teeth, usually five, and in *Syllophopsis* the eyes are very reduced, unlike our fossil morphotypes. Then, in *Pheidole* the tibial formula is 1,0,0, the propodeum is usually armed, the scape longer than the head capsule, the frontal lobes divergent and the petiolar peduncle is present, what is not similar with our observations. A ventral psammophore composed of ammochaete hairs is usually present and developed in *Messor* and can be present in several *Trichomyrmex* species (see Sharaf et al., 2016 for details of the psammophore in *Trichomyrmex*). It can be reduced in few *Messor* species but seems always present in this genus. In our fossil material, we notice the presence of a sparse pilosity in the ventral surface of the head (Fig. 2C-C'), consisting of simple medium-sized setae, but it never constitutes a psammophore structure as known in most of *Messor* species, that is why we exclude the possibility of an assignation to this genus. The comparison of our fossil material with *Monomorium* and *Trichomyrmex* appears rather tricky as the scientific literature has considered them synonymous during a long time, including other genera as *Erromyrmex* or *Royidris* for which the synonymy has been nullified. However, Fisher & Bolton (2016) noticed several features helping to discriminate them: in *Trichomyrmex* the antennal fossae are encircled by a series of striae beginning at the clypeus and curve posteriorly around the fossae (vs. absent in *Monomorium*). In this genus the propodeal dorsum is transversely striate (vs. usually smooth or reticulate-punctate in *Monomorium*), the anterior clypeal margin does not show any prominent angles or projecting teeth (vs. present in *Monomorium*), and the eyes are

not reniform in profile (vs. reniform in *Monomorium*). Our fossil morphotypes show striae surrounding the antennal fossae (Figs.2C-C',D-D'), a propodeum slightly striate transversely (but strongly laterally), a clypeus without any projecting teeth and the eyes are subcircular and not reniform (Fig.2E-E'), that seem to match in a strong way with *Trichomyrmex*.

However, several characters are quite different from current *Trichomyrmex* species, such as the mandibles with “only” two teeth (Fig.2D-D') (seeming more similar with *Messor* in this point), the propodeal dorsum not fully striate transversely, the petiole with a low node which is usually rather high in current species, and finally the propodeal spiracle very different from that we can observe in current specimens. Indeed, the spiracle observed in our morphotype fossils is much larger and located at the top of the lateral side of the propodeum (Fig.1A-B)), which is unusual in this genus and even among the myrmicine ants. Also, the palp formula is at least 4,2 (but may be 4,3 or 5,3) (Fig.2G-G') which is unknown in current *Trichomyrmex* species defined with 2,2. Of course, this state of character would be a plesiomorphy among the Formicinae. Also, it should be noted that the presence of a sting and a median clypeal seta could not be verified. These morphological divergences might justify an assignation to a new fossil genus, constituting a putative basal lineage of the *Trichomyrmex* genus. Nevertheless, and despite these divergences, we think the diagnostic characters defining *Trichomyrmex* are enough expressed among the fossil material to integrate them in the current genus.

We compared the fossil morphotypes with the current *Trichomyrmex* species: 1) by following the historic key provided by Bolton (1987) (from the Afrotropical *Monomorium* species, including the newly reviewed *Erromyrma*, *Monomorium*, *Sylophopsis* and *Trichomyrmex* genera); 2) by following the key of *Trichomyrmex* species in Sharaf et al. (2016). First, the new morphotypes can be easily distinguished from the Arabian species *T. abyssinicus* (Forel, 1894) and *T. perplexus* (Radchenko, 1997) by the vertical ellipse or slit propodeal spiracle defining these two latter species. The key proposed by Bolton (1987) used a character of pigmentation to discriminate species. As Bolton (1987) noticed it by comparing *T. destructor* (Jerdon, 1851) and *T. mayri* (Forel, 1902b) (two morphologically closed species): “The colour character is admittedly feeble but appears to be consistent [...]”. Considering this feature in fossils specimens is still more questionable than in living specimens, obviously for taphonomic reasons, that is why we do not fully consider it here as a robust character, but we nevertheless took it account in a first step. If we follow this character, our fossil morphotypes seem to be clearly brown and not yellowish,

excluding a great number of species as *T. epinotalis* (Santschi, 1923), *T. santschii* (Forel, 1907), *T. oscaris* (Forel, 1984), or even the widespread and invasive *T. destructor* (Jerdon, 1851). In that sense, the Afrotropical-Arabian *T. robustior* (Forel, 1892) and *T. mayri* (Forel, 1902b) appear to best fit with our fossil material, but only *T. mayri* seem to actually well fit morphologically. Indeed, *T. robustior* shows numerous divergent characters (shape of the eye, the clypeus, the propodeal spiracle, the waist, etc.), a body shape globally more swollen with a stronger pilosity. The fossil morphotypes show clearly a closer morphological affinity with *T. mayri*, a presumed invasive species of the Afrotropical region (Sharaf et al., 2017) and supposed native of the Indian peninsula (Bolton 1987).

5. Biogeography

XXX Depending on the assignment of the species. Potentially interesting if assigned to a presumed invasive species in Afrotropics. XXX

The Afrotropical realm comprises five species widely distributed in the region: the *scabriceps*-group contains the single *T. abyssinicus* (Forel, 1894) and the *destructor*-group includes *T. emeryi* (Mayr, 1895), *T. epinotalis* (Santschi, 1923), *T. oscaris* (Forel, 1894), and *T. robustior* (Forel, 1892). If we take account of the Northwest Africa and the Arabian Peninsula (generally attributed to the Palaearctic) the Arabo-African *Trichomyrmex* fauna contains 14 species: *T. bodenheimeri* (Menozzi, 1929), *T. chobauti* (Emery, 1897), *T. dilatatum* (Bernard, 1977), *T. destructor* (Jerdon, 1851), *T. emeryi* (Mayr, 1895), *T. epinotalis* (Santschi, 1923), *T. lameerei* (Forel, 1902a), *T. mayri* (Forel, 1902b), *T. oscaris* (Forel, 1894), *T. perplexus* (Radchenko, 1997), *T. almosayari* Sharaf & Aldawood, 2016, *T. shakeri* Sharaf & Al Dhafer, 2016, *T. robustior* (Forel, 1892), *T. santschii* (Forel, 1907). In Ethiopia however, only three species were reported: *T. abyssinicus*, *T. oscaris*, *T. robustior*.

6. Conclusion

Acknowledgements

We are indebted to XXX. We also thank anonymous reviewers for helpful comments on the earlier version of the manuscript. This work is part of the PhD project of Cédric Chény on the "Taxonomy, phylogeny, and biogeography of myrmicine ants: insight from Cenozoic fossils", which is partly supported by the Strategic Priority Research Program (B) of the Chinese Academy of Sciences (XDB26000000) and the National Natural Science Foundation of China (41572010, 41622201, 41688103) to Bo Wang.

References

- Bernard, F., 1977. Trois fourmis nouvelles du Sahara (Hym. Formicidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 82, 29–32.
- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 45, 307–370.
- Bolton, B., 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 54, 263–452.
- Bolton, B., 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Cambridge, Massachusetts, 1–222.
- Bolton, B., 2019. An Online Catalog of the Ants of the World (accessed 3 March 2020) <http://antcat.org/>
- Collingwood, C.A., 1985. Hymenoptera: Fam. Formicidae of Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, 7, 230–302.
- Collingwood, C.A., & Agosti, D., 1996. Formicidae (Insecta: Hymenoptera) of Saudi Arabia (Part 2). *Fauna of Saudi Arabia*, 15, 300–385.
- Emery, C., 1869. Enumerazione dei formicidi che rinvenngonsi nei contorni di Napoli con descrizioni di specie nuove o meno conosciute. *Annali dell'Accademia degli Aspiranti Naturalisti*. Secunda Era, 2, 1–26.
- Emery, C., 1897 [1896]. Description d'une fourmi nouvelle d'Algérie (Hymén.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1896, 418–419.

- Ettershank, G., 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Zoology*, 14, 73–171. <http://dx.doi.org/10.1071/ZO9660073>
- Fisher, B.L., & Bolton, B., 2016. *Ants of Africa and Madagascar: a guide to the genera*. University of California Press.
- Forel, A., 1890. Fourmis de Tunisie et de l'Algérie orientale. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 34, lxi–lxxvi.
- Forel, A., 1892. Liste der aus dem Somaliland von Hrn. Prof. Dr. Conr. Keller aus der Expedition des Prinzen Ruspoli im August und September 1891 zurückgebrachten Ameisen. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 8, 349–354.
- Forel, A., 1893. Sur la classification de la famille des Formicides, avec remarques synonymiques. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 37, 161–167.
- Forel, A., 1894. Abessinische und andere afrikanische Ameisen, gesammelt von Herrn Ingenieur Alfred Ilg, von Herrn Dr. Liengme, von Herrn Pfarrer Missionar P. Berthoud, Herrn Dr. Arth. Müller etc. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 9, 64–100.
- Forel, A., 1902a. Les fourmis du Sahara algérien récoltées par M. le Professeur A. Lameere et le Dr. A. Diehl. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 46, 147–158.
- Forel, A., 1902b. Myrmicinae nouveaux de l'Inde et de Ceylan. *Revue Suisse de Zoologie*, 10, 165–249.
- Forel, A., 1907. Fourmis nouvelles de Kairouan et d'Orient. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 51, 201–208.
- Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N., Economo, E.P., 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News* 24, 83–89.
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. *California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology*, 28, 1–31.
- Heterick, B., 2006. A revision of the Malagasy ants belonging to genus *Monomorium* Mayr, 1855 (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 57 (4), 69–202.
- Hita Garcia, F., Mbanyana, N., Audisio, T.L., Alpert, G.D., 2017. Taxonomy of the ant genus *Nesomyrmex* Wheeler (Formicidae, Myrmicinae) in the Afrotropical region, with a review of

- current species groups and description of a new species of the *N. angulatus* group from Mozambique. *Eur. J. Taxon.* 258, 1–31. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.258>
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B., Economo, E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps.org. *Ecol. Inform.* 32, 185–193.
- Jerdon, T.C., 1851. A catalogue of the species of ants found in Southern India. *Madras Journal of Literature and Science*, 17, 103–127.
- Latreille, P.A., 1809. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata* [Tomus Quartus et Ultimas]. Koenig, Paris, 1–399.
- Lepeletier de Saint-Fargeau, A.L.M., 1835. *Histoire Naturelle des Insectes – Hyménoptères – Tome premier* (1836). Paris, 1–547.
- Mayr, G., 1855. *Formicina austriaca*. Beschreibung der bisher im österreichischen Kaiserstaate aufgefundenen Ameisen, nebst Hinzufügung jener in Deutschland, in der Schweiz und in Italien vorkommenden Arten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, 5, 273–478.
- Mayr, G., 1865. *Formicidae*. In: *Novara Expedition 1865. Reise der Österreichischen Fregatte "Novara" um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859. Zoologischer Theil. Bd. II. Abt. 1*. Wien: K. Gerold's Sohn, 1–119.
- Mayr, G., 1879. Beiträge zur Ameisen-Fauna Asiens. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 28, 645–686.
- Mayr, G., 1895. Afrikanische Formiciden. *Annalen des Kaiserlich-Königlichen Naturhistorischen Museums in Wien*, 10, 124–154.
- Menozi, C., 1929. Formiche del Sinai raccolte dal Dr. F. S. Bodenheimer, con descrizione di una nuova specie di *Monomorium* del sottogen. *Equestrimessor.*, 125–128 in: Bodenheimer, F. S.; Theodor, O. 1929. *Ergebnisse der Sinai-Expedition 1927 der Hebräischen Universität, Jerusalem*. Leipzig: J. C. Hinrichs'schum, 1–142.
- Radchenko, A.G., 1997. Review of the ants of *scabriceps* group of the genus *Monomorium* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici (Warsaw)*, 46, 211–224.
- Santschi, F., 1915. Nouvelles fourmis d'Afrique. *Annales de la Société Entomologique de France*, 84, 244–282.

- Santschi, F., 1923. Descriptions de nouveaux Formicides éthiopiens et notes diverses. I. Revue Zoologique Africaine (Brussels), 11, 259–295.
- Sharaf, M.R., Aldawood, S.A., 2016. [New species of *Trichomyrmex*, attributed to Sharaf and Aldawood]. In: Sharaf, M.R., Salman, S., Al Dhafer, H.M., Akbar, S.A., Abdel-Dayem, M.S., 2016. Taxonomy and distribution of the genus *Trichomyrmex* Mayr, 1865 (Hymenoptera: Formicidae) in the Arabian Peninsula, with the description of two new species. European Journal of Taxonomy, 246, 1–36.
- Sharaf, M.R., Al Dhafer, H.M., 2016. [New species of *Trichomyrmex*, attributed to Sharaf and Al Dhafer]. In: Sharaf, M.R., Salman, S., Al Dhafer, H.M., Akbar, S.A., Abdel-Dayem, M.S., 2016. Taxonomy and distribution of the genus *Trichomyrmex* Mayr, 1865 (Hymenoptera: Formicidae) in the Arabian Peninsula, with the description of two new species. European Journal of Taxonomy, 246, 1–36.
- Sharaf, M.R., Salman, S., Al Dhafer, H.M., Akbar, S.A., Abdel-Dayem, M.S., 2016. Taxonomy and distribution of the genus *Trichomyrmex* Mayr, 1865 (Hymenoptera: Formicidae) in the Arabian Peninsula, with the description of two new species. European Journal of Taxonomy 246, 1–36. 10.5852/ejt.2016.246
- Sharaf, M.R., Fisher, B.L., Collingwood, C.A., Aldawood, S.A., 2017. Ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of the Socotra Archipelago (Yemen): zoogeography, distribution and description of a new species. Journal of Natural History, 51 (5-6), 317–378. 10.1080/00222933.2016.1271157
- Ward P.S., Brady S.G., Fisher B.L., & Schultz T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: Phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). Systematic Entomology, 40, 61–81. <http://dx.doi.org/10.1111/syen.12090>
- Westwood, J.O., 1839. An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. Volume 2. Part XI. London: Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, 193–224.
- Wetterer, J.K., 2009. Worldwide spread of the destroyer ant, *Monomorium destructor* (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News, 12, 97–108.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 113, 1–201.

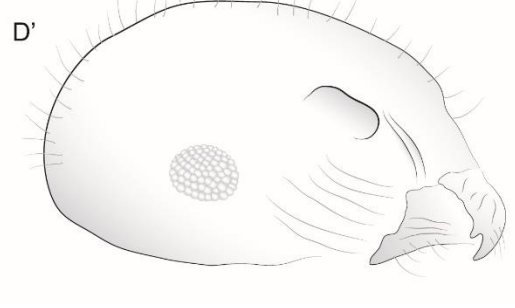
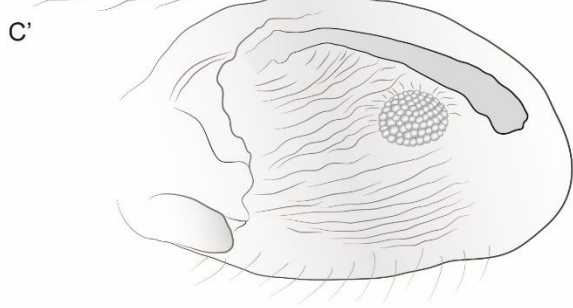
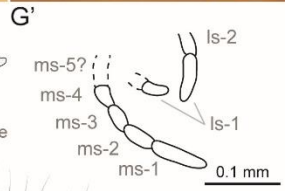
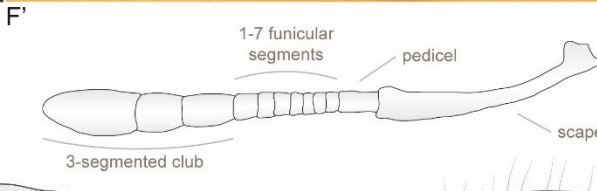
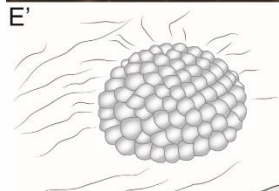
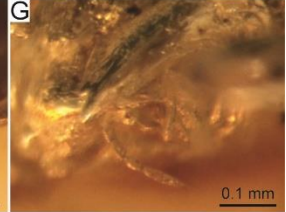
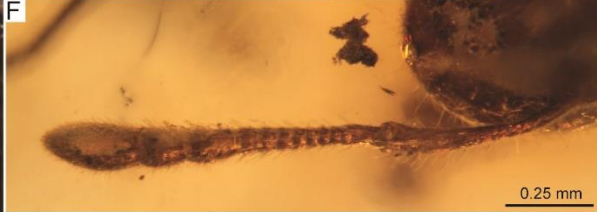
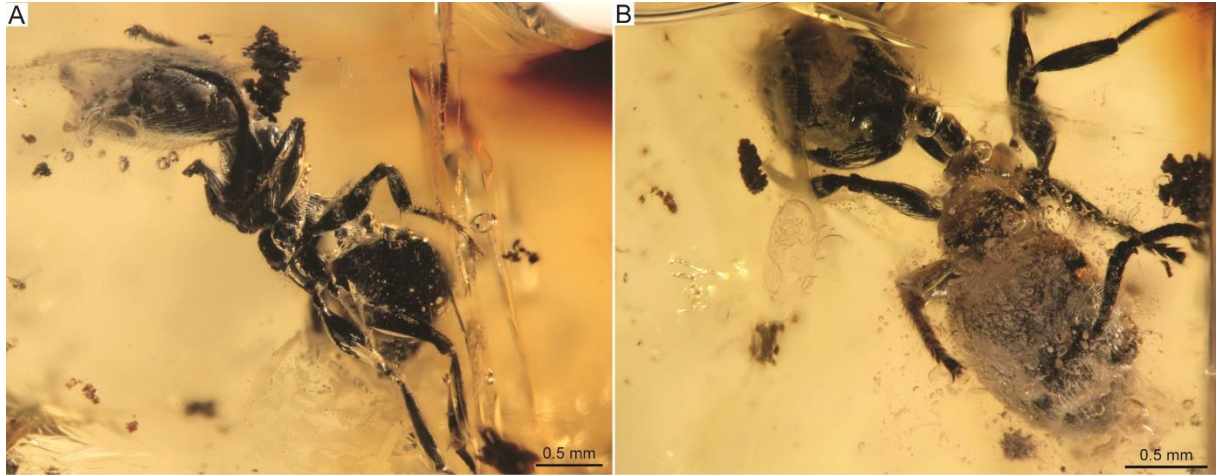
Figure captions

Fig. 1. Photographs (A-F) of *Trichomyrmex* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype IGR-xxx (Geological Department and Museum, University of Rennes), habitus (A) and detailed view of the mesosoma (B), dorsal view (C); Paratype IGR-xxx, habitus (D); Paratype IGR-xxx in full-face view (E) and dorsal view of the mesosoma (F). Scale bar: 0.5mm (A, C, D, E), 0.25mm (B,F). Illustrations: C. Chény.

Fig. 2. Photographs (A-G) of *Trichomyrmex* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Paratype IGR-xxx (Geological Department and Museum, University of Rennes), habitus (A), dorsal view (B) and detailed lateral view of the head (C) and corresponding line drawing (C'); Paratype IGR-xxx, detailed lateral view of the head (D) and corresponding line drawing (D'); Paratype IGR-xxx, detailed view of the eye structure (E) and corresponding line drawing (E'); Paratype IGR-xxx, detailed view of an antenna (F) and corresponding line drawing (F'); Paratype IGR-xxx, detailed view of the maxillary and labial palps (G) and corresponding line drawing (G'). Scale bar: 0.5mm (A, B, E), 0.25mm (C, F), 0,1mm (D, G). Illustrations: C. Chény.

Fig. 3. Photographs (A-F) of *Trichomyrmex* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Paratype IGR-xxx (major worker) (Geological Department and Museum, University of Rennes), habitus (A), detailed lateral view of the head and promesonotum (B), dorsal view (C), and full-face view (D); Paratype IGR-xxx (male), habitus (E); Paratype IGR-xxx (male), habitus (F). Scale bar: 0.5mm (A, C, D), 0.25mm (B), 1mm (E, F). Illustrations: C. Chény.







Annexe B

Section B5 - *Melissotarsus-Rhopalomastix*

Article 1

When *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* met in Miocene Ethiopian amber: insights in the adaptive radiation of a highly derived lineage of tunneling ants

Cédric Chény^{a,b}, Adam Khalife^c, Valentine Bouju, Bo Wang^a, & Vincent Perrichot^{b,*}

^a *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.*

^b *Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.*

^c *Biodiversity and Biocomplexity Unit, Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University, Onna-son, Okinawa, Japan.*

^d *Sorbonne Université, CNRS, Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement, 75005 Paris, France.*

* Corresponding author at: Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail address: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr (V. Perrichot).

Article 2

Miocene fossil evidence for highly specialized behaviour to a cryptic lifestyle in *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* (Hymenoptera Formicidae)

First author?, Francisco Hita Garcia^a, Christian Peeters^d, Adam Khalife^d, Cédric Chény^{b,c}, Bo Wang^b, & Vincent Perrichot^{c,*}

^a *Biodiversity and Biocomplexity Unit, Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University, Onna-son, Okinawa, Japan.*

^b *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.*

^c *Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.*

^d *Sorbonne Université, CNRS, Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement, 75005 Paris, France.*

* Corresponding author at:

E-mail address:

ABSTRACT

The myrmicine ants (Hymenoptera Formicidae) represent a major group among the Cenozoic amber inclusions. However, their evolutionary history remains scarce and scattered, especially in the Afrotropical, Australian, and Neotropical region. Recent Ethiopian amber deposits, presumably Miocene in age, have yielded numerous inclusions, in which several myrmicine ants are reported. In this paper, we describe the first fossil workers of *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* trapped together in a single fragment of Ethiopian amber, in combination with numerous other inclusions. This finding represents the first fossil association and co-occurrence for these two genera, which is particularly interesting from a biogeographical view. The discovery of several fossil workers of *Melissotarsus* in Ethiopian amber, necessarily close to the source of the resin production, tends to reinforce the biogeographical hypothesis of an Afrotropical origin for this genus. In contrast, the presumed Australasian origin for *Rhopalomastix* is discussed and reassessed. The co-occurrence of both *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* fossil species, with generic synapomorphies already well established, supports and even precise the former divergence dating for these two sister lineages. In addition, the new fossil morphotype of *Melissotarsus* exhibits the typical features of the genus, for which some are not yet as developed as its living relatives, in association with several other unknowns of the extant species (i.e. subpetiolar process). This intermediate morphology implies that it would be a representative of the basal lineage. In that respect, these findings in Miocene African amber allow us to review our

understanding of the evolutionary history of the group and to provide new biogeographic hypotheses.

Keywords: Insecta, Myrmicinae, *Melissotarsus*, *Rhopalomastix*, Ethiopian amber, Miocene.

1. Introduction

Within the large subfamily Myrmicinae, the genera *Melissotarsus* Emery, 1877, and *Rhopalomastix* Forel, 1900 are among the most aberrant. According to the latest molecular analyses (Ward et al., 2015; Blaimer et al., 2018), *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* constitute a clade inside the tribe Crematogastrini. By using the species *M. insularis* Santschi, 1911 and *R. rothneyi* Forel, 1900 for their analysis, these authors estimated a Bayesian generic divergence dating between 47 and 35 million years ago, a time interval during which the extant lineages would have appeared. The illustration of this phylogenetic affinity is highlighted by strong similarities in highly specialized morphology and behaviour. Both are cryptic genera living in narrow tunnels under the bark of at least twenty families dicotyledonous trees. Until recently, only *Melissotarsus* was known to use these tunnels to raise and maintain colonies of armoured scale insects (Hemiptera Diaspididae) (Delage-Darchen, 1972; Ben-Dov & Fisher, 2010; Mony et al., 2002; Mony et al., 2007), but this behaviour and mutualism has been lately described in *Rhopalomastix* (Yong et al.; 2019). Due to their cryptic life, direct observations of feeding behavior are lacking, but they presumably rely on diaspidids not only for their meat (Schneider et al., 2013) but also for the exuviae, the protective shield that they build, and other wax secretions (Peeters et al., 2017). *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* are also both fascinating for the capacity of workers to produce and spin silk that they immediately use to close off breaches or seal the nest entrances (Fisher & Robertson, 1999; Yong et al., 2019). The silk is secreted with a particular structure using the hypostomal gland and slit-like openings along the buccal rim or the ventral part of the anterior margin of the hypostoma (Hölldobler et al., 2014; Billen & Peeters in prep.). As noticed by this author, the hypostomal gland could be an evolutionary modification of a head gland, such as the propharyngeal or maxillary gland.

However, *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* differ in many aspects of their biology and biogeography. First, *Melissotarsus* show striking leg modifications induced by an advanced adaptation to life in the confines of tunnels, whereas legs of *Rhopalomastix* retained a completely

“standard” morphology (Yong et al., 2019). For example, the mid- and hind-legs of *Melissotarsus* have large and broad coxae concealing powerful muscles that are useful for pushing the body forward while the mandibles are chewing wood (Khalife et al., 2018). Also, the upward-oriented mid-legs, used to gain traction against gallery walls during tunneling, make them unsteady and unable to walk correctly on flat surfaces, whereas *Rhopalomastix* are capable of walking outside their tunnels (Yong et al., 2019). In addition, *Rhopalomastix* workers have retained the sting, unlike *Melissotarsus*, and direct evidences confirm this is still functional (see *R. murphyi* in Yong et al., 2019). According to the same authors, the eyes are less reduced in *Rhopalomastix* than in *Melissotarsus*. Regarding behaviour, major differences were observed between the two genera, such as the brood care in case of disturbance (Peeters et al., 2017).

The biogeography of these two genera are also greatly different: *Melissotarsus*, which extantly includes 4 valid extant species (Bolton, 2020), is only known in the Afrotropical (3 species) and Malagasy region (1 species), whereas *Rhopalomastix*, including 11 extant species, is located to the Indomalayan and Australasian region, and are totally absent from Africa (Guénard et al., 2017; Janicki et al., 2016). The biogeographical origin of the clade [*Melissotarsus* + *Rhopalomastix*] was challenged by Ward et al. (2015), by using a dispersal-extinction-cladogenesis model. The results suggest an Afrotropical origin for *Melissotarsus*, an Australasian origin for *Rhopalomastix* (*M. insularis* and *R. rothneyi* were used in the model of Ward et al., 2015), and an Afrotropical origin for the whole clade. These assumptions seem evident given the extant distributional pattern, but despite all the sophisticated models, only the fossil record can confirm or disprove these working hypotheses. Regretfully, the fossil record from tropical regions, although very relevant, is exceedingly rare. The first *Melissotarsus* fossil, from Ethiopian amber and presumably Miocene in age (*ca.* 16-23 Ma), was recently described by Coty et al. (2016) and seems to corroborate an Afrotropical origin of the genus. However, the description was based only on a single alate queen, and it is obvious that a winged specimen inherently has a high dispersal potential and may be found far beyond its usual area of distribution. Unfortunately, fossil workers of *Melissotarsus* were hitherto unknown. Furthermore, the lack of fossil *Rhopalomastix*, or of any ancestral sister-taxa of these two genera, results in a great grey area over the evolutionary history of the group.

Here we describe the first fossil morphotype of workers for *Melissotarsus* and the first fossil species of *Rhopalomastix* from Ethiopian amber, based on worker and queen specimens, all trapped in a single fragment with numerous other inclusions. This finding represents the first fossil

co-occurrence for these two genera, which is particularly interesting from a biogeographical view: at first, the record of wingless workers in amber supposes trapping in the vicinity of the resin flow, meaning that the colony would have been close to the resin producer. The wingless specimens have a low dispersal potential, especially ants inhabiting inside living trees, which supports an entrapment in the resin directly near the living environment. Thus, the biogeographical hypothesis of an Afrotropical origin for *Melissotarsus* is reinforced. In contrast, the presumed Australasian origin for *Rhopalomastix* is discussed and reassessed. The co-occurrence of both *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* fossil, with generic synapomorphies already well established, supports and even specify the former divergence dating for these two lineages by Ward et al. (2015) and Blaimer et al. (2018). These fossils in Miocene African amber hence allow us to review our understanding of the evolutionary history of the group and to provide new hypotheses.

2. Material and methods

2.1. Origin and age of the amber

Reported a few years ago, Ethiopian amber is the first fossiliferous amber from Africa (Schmidt et al., 2010). It was considered to be early Late Cretaceous (Cenomanian, ~93-95 Ma), however recent investigations of additional amber material and associated sediments questions the previously assumed age and provides compelling evidence that Ethiopian amber is Cenozoic, likely Miocene (Perrichot et al., 2016; Coty et al., 2016; Perrichot et al., 2018; Bouju & Perrichot, 2020). Chemical analysis indicates that Ethiopian amber belongs to the Class Ie ambers, typical of Fabaceae (although the earliest record of a Class Ie amber dates back to the Carboniferous) and was presumably produced by the genus *Hymenaea*, chemically more similar to the East African Pleistocene copals or resin than Neotropical Miocene ambers (Dominican or Mexican) (McCoy et al., 2017; Perrichot et al., 2016, 2018).

2.2. Nature of the material

The new taxa of *Melissotarsus* are based on 7 workers (split into 5 amber fragments), and that of *Rhopalomastix* on one worker and one alate queen (1 fragment), all exquisitely preserved. Furthermore, the single fragment ET2015/001b (Fig.1A) includes a *Melissotarsus* worker, a *Rhopalomastix* worker and alate queen, a male of *Carebara* (Fig.1B), several inclusions of liverworts *Thysananthus* (Marchantiophyta Lejeuneaceae) (Fig.1C), and a few other undetermined

plant inclusions. Actually, the whole fragment ET2015/001a-f includes numerous animal and vegetal inclusions + new extinct species of Dolichoderinae (e.g. *Technomyrmex*), Formicinae, Myrmicinae (e.g. *Melissotarsus*, *Cataulacus*, *Carebara*), Ponerinae and Pseudomyrmecinae (e.g. *Tetraoponera*) XXX

2.3. Preparation of the amber

The amber pieces were polished to remove the opaque weathered surface with a grinder polisher (Buehler EcoMet 30) by using a very thin silicon carbide sanding paper (grit size = 7000). The pieces were embedded with cedar oil between microscopic slides, and immersed in 60–70% glucose solutions to minimize light scattering during the image capture.

2.4. Optical and drawing technique

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2017. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2015. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

2.5. X-ray micro-computed tomography

Micro-CT scans were performed using a Zeiss Xradia 520 Versa 3D X-ray microscope operated with the Zeiss Scout-and Scan Control System software at the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, China. The imaging reconstruction of the 3D fossil model of *Melissotarsus* sp. nov. 1 was made by A. Khalife. The 3D-model of a extant specimen of *Melissotarsus* sp. (Fig. 5) was performed by Khalife et al. (2018). The model is available on SketchFab (<https://skfb.ly/6vFQC>; Hita Garcia, 2018).

Scan settings were selected accordingly to yield optimum scan quality. Full 360 degree rotations were based on x projections. The resulting scans have resolutions of $x \times x \times x$ pixels and an overview of the specimens used and scanning parameter settings is provided (see Additional file

x: Table x). Post-imaging 3D reconstruction was done with the Zeiss Scout-and-Scan Control System Reconstructor software (version 11.1.6411.17883), and the output files saved in TIFF format.

2.6. 3D modelling and measurements

3D reconstruction of image stacks was first visualized with Drishti 2.6.3 [15], a software that only uses voxel intensity to build 3D models. Transfer Function Editor, Point/String Light, Clipping Plane and Viewport tools were used for internal and external visualization of the worker and queen head, mesosoma and legs. Then, active voxel designation (i.e. segmentation) of the reconstructed image stacks was performed with ITK-SNAP 3.6.0 [16] for one half of the *Melissotarsus* worker head. The ‘region competition’ algorithm was used for 3D automatic segmentation, which was followed by manual segmentation to correct the boundaries of some structures. The resulting segmentation was exported as vtk mesh files. Meshes were opened in ParaView (version 5.4.1) for visualization, snapshots, and animation.

Measurements from the 3D-model XXX

2.7. Optical measurements and terminology

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994), and we follow Wilson (1955) and Harris (1979) for the description of degrees of inclination of pilosity and surface sculpturing respectively. All measurements are expressed in mm. The optical measurements and indices used in this study follow Hita Garcia et al. (2017):

EL = Eye length: maximum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view.

HL = Head length: maximum distance from the midpoint of the anterior clypeal margin to the midpoint of the posterior margin of the head, measured in full-face view.

HW = Head width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view.

PDL = Peduncular length: length of petiolar peduncle visible from the propodeal lobes to the anterior limit of the node, in dorsal view.

PH = Pronotal height: maximum height of the pronotum measured in lateral view.

PL = Petiolar length: maximum median length of the petiole measured in dorsal view, from the propodeum to the postpetiole. In details: $PL = PDL + PTL$ + the remaining distance from the posterodorsal angle of the petiolar node to the anterior edge of the postpetiole.

PPH = Postpetiole height: maximum height of the postpetiole measured in lateral view.

PPL = Postpetiole length: maximum length of the postpetiole measured in dorsal view.

PPW = Postpetiole width: maximum width of the postpetiole measured in dorsal view.

PTH = Petiolar node height: maximum height of the petiolar node measured in lateral view from the highest median point of the node to the ventral outline. The measuring line is positioned at an orthogonal angle to the ventral outline of the node.

PTL = Petiolar node length: maximum length of the dorsal face of the petiolar node from the anterodorsal to the posterodorsal angle, measured in dorsal view and excluding the peduncle.

PTW = Petiolar node width: maximum width of the dorsal face of the petiolar node measured in dorsal view.

PW = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view.

SL = Scape length: maximum straight-line length of the scape, excluding the antennal condyle [= antennal bulb + neck].

WL = Weber's length: diagonal length of the mesosoma in lateral view from the anterior-most point of pronotal slope (excluding the collar) to the posteriormost extension of propodeal lobes.

TL = Total body length (excluding the sting) = HL + neck length (in lateral view) + WL + PL + PPL + gaster length.

CI = cephalic index: $HW/HL \times 100$

SI = scape index: $SL/HW \times 100$

OI = ocular index: $EL/HW \times 100$

DMI = dorsal mesosoma index: $PW / WL \times 100$

LMI = lateral mesosoma index: $PH / WL \times 100$

LPeI = lateral petiole index: $PTL / PTH \times 100$

DPeI = dorsal petiole index: $PTW / PTL \times 100$

LPpI = lateral postpetiole index: $PPL / PPH \times 100$

DPpI = dorsal postpetiole index: $PPW / PPL \times 100$

PPI = postpetiole index: $PPW / PTW \times 100$

PTI = petiolar index: $PTH / PTL \times 100$

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1836 [1835]

Genus *Melissotarsus* Emery, 1877

Type species. Melissotarsus beccarii Emery, 1877.

Type locality. Keren (= Sanhit), Anseba, Eritrea.

Other species. Melissotarsus emeryi Forel, 1907, *Melissotarsus weissi* Santschi, 1910; *Melissotarsus insularis* Santschi, 1911.

Generic diagnosis (worker). Extant species. — From Fisher & Bolton, 2016. Characters of subfamily Myrmicinae plus: Mandible triangular, masticatory margin with 3-5 teeth, the apical tooth stout (margin often worn down to an edentate, or near-edentate, edge); palp formula 0,1 or 1,1; stipes of the maxilla without a transverse crest; clypeus posteriorly does not project back between the frontal lobes; frontal lobes confluent mid-dorsally; frontal lobes and antennal sockets extremely closely approximated; antennal scrobes absent; antenna with 6 segments, with an apical club of 2 segments; antenna very short; eyes well developed, distinctly longer than wide, located well in front of the midlength of the head capsule; promesonotal suture absent; metanotal groove absent; pronotum with its lateral portion reduced to a small, triangular sclerite, its apex ventral; propodeal lobes absent; propodeum unarmed, without trace of teeth or spines; propodeal spiracle with orifice circular, located close to the midlength of the sclerite; metasternal process present, small and bidentate; procoxa much smaller than the massive mesocoxa and metacoxa; tibial spurs 1,0,0; basitarsi of middle and hind legs short, stout, and very broad, at least as broad as their respective tibiae; apex of each with a circlet of short traction spines; tarsomeres 2-4 very reduced; probasitarsus greatly expanded; abdominal segment 3 (postpetiole) very broadly articulated to segment 4 (first gastral), the articulation high on the anterior face of A4 (= abdominal segment 4); stridulitrum absent; abdominal segment 4 (first gastral) without presclerites; sting very reduced, apparently nonfunctional; main pilosity of dorsal head and body: simple, sparse, elongate, and fine.

Generic diagnosis (worker). Fossil species. — With characters cited above but with several minor variations: eyes of medium-size, longer than wide, with 2 contiguous rows of 4 ommatidia; palp formula: 1,1? subpetiolar process absent or present and elongate; sting absent or present.

***Melissotarsus* sp. nov. 1**

(Figs. 2-4)

Type material. Holotype 57 Batch2 (ET2019A/57B2c) (1 worker) housed in xxx. Paratypes: ET2015/5b (6017) (2 workers); ET2015/10a (6022) (2 workers); IGR.ET001b (ET2015/001b) (1 worker); Batch 1 (ET2019A/Batch1c) (1 worker).

Type locality and horizon. Middle Miocene (ca. 16-23 Ma).

Etymology. The specific epithet is a patronym honouring Christian Peeters, Research Director at Sorbonne Université (CNRS, Institute of Ecology and Environmental Sciences), in recognition of his dedicated work on ant biology and behaviour, especially the evolutionary divergence of castes and strategies of colony foundation.

Diagnosis. Worker. With characters of the *Melissotarsus* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other *Melissotarsus* species: head sculpted by a thin longitudinal costulation; eyes with 2 contiguous rows of 4 ommatidia; palp formula: 1,1? median ventral furrow on the head capsule well distinct; tibial spur on the forelegs slightly longer; enlarged coxae (in a lesser degree than extant); basitarsal peg-like tubercles of mid- and hindlegs composed of 9 similar tubercles; subpetiolar process present, keel-shaped and very elongate, located at the posteroventral edge of the petiolar peduncle, ahead of the node; sting present? For morphometric divergences, see the corresponding paragraph in the Taxonomic discussion.

Description. Worker.

Head. In full-face view, with sides subparallel, posterior corners broadly rounded, posterior margin shallowly concave; head subrectangular, as long as wide; antennal scrobes absent; compound eye weakly bulging, longer than wide, composed by 2 two contiguous rows of 4 ommatidia slightly staggered, inserted in the laterodorsal margin, and located at midlength of the head capsule; frontal carinae very reduced, extending a bit from the frontal lobes; frontal lobes present and well-developed, concealing mostly the antennal sockets; antennal scape mostly straight, slightly incurvate in its basal part, far from reaching the occipital margin; scape about 4x as long as pedicel; pedicel 2.5x as long as first flagellomeres; antennal segments growing in size from base to apex; antennae 6-segmented with a conspicuous 2-segmented club; clypeus narrowly inserted between the frontal lobes; frontal lobes confluent mid-dorsally; antennal sockets and frontal lobes closely approximated; median part of clypeus triangular, marginate laterally by a

transverse carina, convergent anteroposteriorly; anterior margin of the clypeus concavo-convex? a pair of long setae in the median part of the anterior clypeal margin; head capsule costulate; anterior hypostomal margin sub-ovoid in ventral view, flaring laterally at midlength, and without any hypostomal teeth from the posterior margin of the buccal cavity; hypostomal bridge (= posterior rim of the buccal cavity) marginate by a row of tiny slit-shaped openings and numerous setae; maxilla-labial apparatus (labium and maxilla) visible; stipes of the maxilla without a transverse crest; palp formula 1,1? mandibles triangular and stout; masticatory margin slightly shorter than basal margin; basal angle followed anteriorly by 2 or 3 tiny denticles and terminated by one apical and preapical tooth.

Mesosoma. Mesosoma box-shaped, very slightly swollen dorsally; dorsum of mesosoma costulate by ca. twenty subrectiligne carinae; promesonotal suture and metanotal groove absent dorsally but conspicuous laterally; propodeum unarmed and propodeal lobes absent; propodeal spiracle with orifice circular, located close to the midlength of the sclerite; metapleural gland bulla large; metasternal process? procoxa much smaller than the massive mesocoxa and metacoxa; tibial spurs 1,0,0; basitarsi of middle and hind legs short, stout, and broad; apex of mid- and hindbasitarsus with a circlet of 9 (but may be 8?) broad tractor tubercles; tarsomeres 2-4 very reduced; probasitarsus greatly expanded; distal part of basitarsus of fore-, mid- and hindlegs with subcircular opening, just above peg-like tubercles;

Waist segments and gaster. Petiole nodulous; petiolar peduncle present and rather elongate; postpetiole broad and globular but not nodulous, wider than petiole; postpetiole broadly articulated to first gastral segment, the articulation located high on the anterior face of GS1 (= abdominal segment 4); gaster appearing prominent; gastral segment 1 not concealing the following segments; sting not visible.

Pilosity and Pubescence. Body rather glabrous except on several parts; dorsum of body consisting of simple, sparse, elongate, and fine setae; several pairs of long setae on the anterior part of the clypeus, the promesonotum, the petiole and postpetiole; basitarsi of forelegs with numerous setae particularly dense and elongate; mandibles strongly covered by medium-sized setae.

Measurements (in mm) and indices.

TL 1.4-1.7; EL 0.08; HL 0.42; HW 0.42; PH 0.22; PL 0.14-0.16; PW 0.27; PPH 0.10; PPL 0.10-0.12; PPW 0.13; PTH 0.15; PTL 0.08-0.1; PTW 0.08; SL 0.18-0.2; WL 0.42; CI 100; SI 43-48; OI 19; DMI 64; LMI 52; LPeI 53-67; DPeI 80-120; LPpI 100-120; DPpI 108-130; PPI 163; PTI 150-188. Minimal and maximal values represent the uncertainty of measurements, except for TL. Minimal values for TL mean a measure from anterior margin of clypeus to the posterodorsal edge of the gastral segment 2. Maximal values for TL mean a measure until the apex of gaster.

Taxonomic remark

In order to make morphometric and morphological comparison, we used photographs of pinned workers (refs Antweb XXX) of the three extant species of *Melissotarsus*, plus a micro-CT scan of an extant specimen of *Melissotarsus emeryi* (Fig. 5), from Khalife et al. (2018).

Taxonomic discussion

The new fossil morphotype is ascribed to the subfamily Myrmicinae based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. Numerous characters reduce considerably the assignment: the combination of confluent frontal lobes, the box-shaped mesosoma, the absence of median clypeal seta, antennal scrobes, promesonotal suture, metanotal groove and propodeal lobes, the propodeum unarmed, and the postpetiole broadly articulated to first gastral segment, is only known in *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* (tribe Crematogastrini Ward et al., 2015). The two genera can, however, be easily separated by multiple morphological characters, such as (Bolton, 1982, 1994, Fisher & Bolton, 2016): the number of antennal segments (6-segmented in *Melissotarsus* vs. 10-segmented in *Rhopalomastix*), the relative size of procoxa (as large as or larger than remaining coxae in *Rhopalomastix* vs. smaller than the remaining coxae in *Melissotarsus*), and state of the basitarsus (swollen with apical circlets of teeth in *Melissotarsus* vs. not swollen in *Rhopalomastix*). Our fossil morphotype shows a short 6-segmented antennae with an apical club of 2 segments, eyes relatively developed and distinctly longer than wide, massive mesocoxa and metacoxa, probasitarsi greatly expanded, basitarsi of middle and hind legs

short and broad, apically delineated by a circlet of short peg-like tubercles, associated with a subcircular opening in each basitarsus. These characters are typical of *Melissotarsus*, a genus widespread in the Afrotropical and Malagasy regions.

By now, only four species are presently considered as valid: *M. beccarii* Emery, 1877; *M. emeryi* Forel, 1907; *M. weissii* Santschi, 1910 from Africa; *M. insularis* Santschi, 1911 from Malagasy. Bolton (1982) proposed a key to Afrotropical *Melissotarsus* species, however, he already expressed uncertainty about the basis of a real difference between *M. beccarii* and *M. emeryi*. Bolton (1982) recognized these two as separate on the strength of the differently shaped mesoscutum in females and the form of the anterior pronotal margin in workers. According to Bolton (1982): “[...] the anterior pronotal margin rounding bluntly into the declivity in *beccarii*, and with the anterior pronotal margin separated from the declivity by an angle or edge in *emeryi* [...] however, it should be pointed out that the difference is not so well marked in some individuals [...]”. In contrast, the species *M. beccarii* seems to differ from *M. weissii* consistently in all castes (Bolton, 1982, 1994). Apart from the colour divergence (workers of *M. beccarii* is lighter in colour than those of *M. weissii*, independently of the age of the specimen), the workers of *M. weissii* show both the anterior pronotal margin and the sides of the alitrunk strongly marginate, at least with a well-defined angle. Thus, the author remains prudent and acknowledges that the distinction of two species actually might be an overinterpretation of intraspecific variations. Based on our observations and several measurements of pinned workers (Table 1), we agree with statements of Bolton (1982, 1994), and in a morphological comparison aspect, we continue to consider these three morphospecies as valid.

Morphological comparison

From a strictly morphological point of view, the fossil morphotype is strikingly very similar to its living relatives: the oversized head, the slit-like openings along the buccal rim of the hypostome indicating the presence of silk glands x need Billen’s data > Billen & Peeters, in prep x; legs composed of hypertrophied mid- and hindcoxae, trochanter bending approximately 90°, basitarsal peg-like tubercles of mid- and hind legs associated with basitarsal glands indicated by the apical basitarsal orifice just above peg-like tubercles; the shape of mandibles (mandibular structure, number of teeth, etc.); the dense pilosity on the hypostome and the forelegs; the dense and short

setae covering the cleaning gland epithelium, all of these features are almost identical to the extant ones.

Regarding the anterior pronotal margin and the sides of the thorax, they appear rather marginate in the fossil morphotype (Fig. 3B). The promesonotum is clearly defined anteriorly by a sharp edge preceding a concave and steep slope defining the posterodorsal part of the neck. In this way, the fossil morphotype is morphologically closer to *M. weissii* than *M. beccarii* or *M. emeryi*. However, we observe significant morphological differences between the fossil and the extant species. Firstly, the eyes of the fossil are only constituted of 2 staggered rows of 4 ommatidia, whereas those of the extant species are drop-shaped and constituted by a greater number of contiguous ommatidia, at least more than 12 (check again). The tibial spur of the foreleg is also longer in the fossil morphotype (*ca.* 0.1mm in fossil species vs. < 0.1mm? in extant species). The slit-like openings along the buccal rim of the hypostoma appears to be quite longer > CT-scans. The thin costulation on the head of the fossil is also quite peculiar as it is only present in *M. weissii* among the extant species, though to a lesser degree. The median ventral furrow on the head capsule is well distinct whereas it is indistinct in extant ones? But other significant characters are rather intriguing, such as the presence of an elongate keel-shaped subpetiolar process, completely absent from the extant *Melissotarsus* species (check on winged specimens). In addition, the basitarsal peg-like tubercles of mid- and hindlegs are composed of 9 tubercles (CT-scans?), what is slightly different from extant specimens. Actually, and what is very striking in the extant specimen scanned by Khalife et al. (2018) is the intriguing asymmetry between the left and right mid- and hindbasitarsus. Indeed, these latter show different number of tractor tubercles, respectively 10 and 9. The left and right midbasitarsus show the same irregularity but in the opposite way, with respectively 9 and 10 tubercles. We also notice the 4th tubercle anteroposteriorly (i.e. 6th and 7th tubercle from posterior to anterior margin on the left and right basitarsus respectively) is less a tubercle but a very thin spine. In fossil specimens, we do not observe such a character, the tubercles appearing quite similar
XXX

Morphometric comparison

Combined with the above morphological discrepancies, the fossil morphotype (n=7 individuals) shows significant morphometric divergences and similarities with its living relatives. The body length of the fossil morphotype is much smaller, with a difference of almost one millimeter (TL=

1.4-1.7 mm vs. 2.2-2.6 mm in *M. beccarii*, 2.4-2.6 mm in *M. weissi*, 2.6-2.9 mm in *M. emeryi*). The thorax seemed proportionally more long than high at first sight, but share a very close lateral mesosoma index (LMI = 52 vs. 48-51 for the extant species). The cephalic index (CI) is lower (100 vs. 104-111) and the dorsal mesosoma index (DMI) is higher (64 vs. 54-56) than extant species, that means the extant ones have a bit wider head but a narrower thorax. In addition, SI (scape index) and OI (ocular index) are very similar. However, the petiole and postpetiole diverge significantly, although the measures of the fossil morphotype are not very precise (min. and max. values indicate the hypothetical level of imprecision). The lower lateral petiole index (LPeI = 53-67 vs. 67-79 in extant species) reveal a higher node for the fossil morphotype. The dorsal petiole index is quite intriguing, with substantial discrepancies (DPeI = 80-100 vs. 107 in *M. weissi*, 136 in *M. emeryi*, 162 in *M. beccarii*), and accordingly, the petiole of the fossil morphotype is narrower than its living relatives. The petiolar index (PTI = 150-188 vs. 127 in *M. weissi*, 138 in *M. beccarii*, 150 in *M. emeryi*) indicate a high petiole, proportionally higher than extant species, even without considering the ventral process.

Regarding the postpetiole, the lateral postpetiole index (LPpI) shows significant divergences between extant species, and the fossil morphotype appears to have a postpetiole elongate, with a ratio quite close to *M. weissi* (LPpI = 100-120 vs. 71 in *M. emeryi*, 77 in *M. beccarii*, 100 in *M. weissi*). In contrast, the dorsal postpetiole index (DPpI) indicates a shape much narrower than extant ones (DPpI = 108-130 vs. 153 in *M. weissi*, 159 in *M. beccarii*, 173 in *M. emeryi*). The postpetiole index (PPI) shows a postpetiole is proportionally much wider than the petiole, which is again significantly close to that of *M. weissi* (PPI = 163 vs. 129 in *M. beccarii*, 137 in *M. emeryi*, 163 in *M. weissi*).

The legs are less hypertrophied in the fossil morphotype compared to extant specimens. Indeed, the mid- and hindlegs are apparently more reduced, especially conspicuous in the tibiae. The basitarsi are also less elongate in the fossil.

In sum, the fossil morphotype shows substantial morphometric differences with living relatives, but its size is relatively similar to *M. weissi*, which is consistent with the morphological comparison. The unique combination of characters described above sets these fossils specimens apart from other known *Melissotarsus* morphotypes, hence the assignment to a new species. Coty et al., (2016) described *M. ethiopiensis*, a fossil species from Ethiopian amber, but this was based only on an alate queen. It is likely that our specimens belong to this species, however several

species of the same genus can be found in the same living environment, as it is the case in *Melissotarsus* in some African provinces, even if their validity remain questionable. It is impossible to verify the affinity of our specimens to *M. ethiopiensis* since it is not based on the same caste. In any case, the description of new species in systematic palaeontology is based on morphotypes only (referred as morphospecies), therefore, we propose to ascribe our specimens to *Melissotarsus* sp. nov. 1.

Table 1: Morphometric comparison between the fossil and extant species of *Melissotarsus*, and corresponding specimens used for measurements: *M. sp. nov. 1* (fossil species, holotype 57 Batch2, and paratypes IGR.ET001b; ET2019A/Batch1c), *M. beccarii* (casent 0102042), *M. weissii* (casent 0178294), *M. emeryi* (casent 0900311). Minimal and maximal values for the fossil species *M. sp. nov. 1* represent the uncertainty of measurements, except for TL. Minimal values for TL mean a measure from anterior margin of clypeus to the posterodorsal edge of the gastral segment 2. Maximal values for TL mean a measure until the apex of gaster.

	<i>M. sp. nov. 1</i>		<i>M. beccarii</i>	<i>M. weissii</i>	<i>M. emeryi</i>
	min value	max value	mean value (n=2)	mean value (n=2)	mean value (n=2)
TL	1,40	1,7	2,23-2,57	2,38-2,62	2,64-2,93
EL	0,08		0,13	0,11	0,15
HL	0,42		0,65	0,72	0,75
HW	0,42		0,72	0,75	0,83
PDL	-		-	-	-
PH	0,22		0,36	0,4	0,42
PL	0,14	0,16	0,2	0,25	0,31
PPH	0,10		0,22	0,17	0,21
PPL	0,10	0,12	0,17	0,17	0,15
PPW	0,13		0,27	0,26	0,26
PTH	0,15		0,18	0,19	0,21
PTL	0,08	0,1	0,13	0,15	0,14
PTW	0,08		0,21	0,16	0,19
PW	0,27		0,39	0,44	0,47
SL	0,18	0,2	0,31	0,37	0,4
WL	0,42		0,7	0,8	0,87
CI	100		111	104	111
SI	43	48	43	49	48
OI	19		18	15	18
DMI	64		56	55	54
LMI	52		51	50	48
LpeI	53	67	72	79	67
DpeI	100	80	162	107	136
LPpI	100	120	77	100	71

DPpI	130	108	159	153	173
PPI	163		129	163	137
PTI	188	150	138	127	150

Paleobiological remark.

As described by Khalife et al. (2018), the chewing process in *Melissotarsus* causes abrasion of the pointed tips of the mandibles. It is interesting to notice that the mandibles of holotype 57 Batch2 (ET2019A/57B2c) show a significant state of abrasion, with worn pointed tips (Fig. 2I), which constitutes a circumstantial evidence that the fossil specimen used them for chewing. Young workers of extant *Melissotarsus* can be recognized by the acute pointed tips of their mandibles, which wear out and become blunt after constant use. The blunt mandibles of holotype 57 Batch2 (ET2019A/57B2c) reveal that we are dealing with an old worker. In contrast, the paratype IGR.ET001b (ET2015/001b) would be much younger, since the pointed tips are sharper.

Fossil evidence of a cryptic lifestyle dating back at least 15-20 million years

It is significant that the Miocene fossil morphotype already shows the particular synapomorphies of the extant species. First, the hypertrophied mid- and hindcoxae are almost as tall as the thorax, although so than in extant species. These coxae are subquadrate and broad, not extending away from the sides of the body as in other ants. Furthermore, the trochanter in both these leg pairs bends approximately 90°, directing the femur upward so that it is in close contact with the lateral side of the body. This leg morphology is a conspicuous adaptation for tunneling, as described in living relatives by Khalife et al. (2018). The basitarsal peg-like tubercles of mid- and hind legs are used for traction against the tunnel walls. Second, the oversized head, the shape of mandibles and the number of mandibular teeth are all very similar to extant workers, and this suggest *M. sp. nov.* 1 had the ability to chew through living wood. Furthermore, the slit-like

openings along the buccal rim of the hypostoma is very likely associated with the silk glands, and the dense pilosity on the forelegs functions to spin the silk filaments. In addition, the basitarsal gland openings on the three pairs of legs are clearly visible. The combination of all these features clearly suggest an already extreme adaptation to a cryptic lifestyle based on tunneling during the Middle Miocene, between 16 to 23 million years ago.

A basal lineage of *Melissotarsus*?

According to the latest molecular phylogenies (Ward et al., 2015; Blaimer et al., 2018), *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* constitute a clade inside the huge tribe Crematogastrini. The divergence dating is estimated between 45 and 35 million years ago, a time interval during which the extant lineages would have appeared. These authors assumed an Afrotropical origin for the whole clade. The two genera show numerous substantial morphological differences, which are the result of distinct evolutionary patterns and process. *Rhopalomastix* workers “have retained” the sting, unlike *Melissotarsus*, and direct observations confirm it is still functional (see *R. murphyi* in Yong et al., 2019). The eyes are commonly less reduced in *Rhopalomastix* than in *Melissotarsus*. In addition, a broad petiole with a subpetiolar process (even if not so developed) is present on workers and winged specimens of many species of *Rhopalomastix* and used as a diagnostic feature (see Bolton, 1982, 1994; Fisher & Bolton, 2016). The petiole of the fossil morphotype oddly reminds that of *Rhopalomastix*, with a stout and broad node, and a large petiolar peduncle. A similar process can be found in numerous species of *Tetramorium* Mayr, 1855, a large genus constituting a close sister-taxon of the clade *Melissotarsus* + *Rhopalomastix*. The subpetiolar process would be a plesiomorphic state shared by the extant taxa of the basal lineages, and would have appeared at least 15 million years ago. The function of such a ventral process is still poorly understood but, in our opinion, it might be related with the gastral motility, especially if a sting is present and remains functional. In any case, we know that extant *Melissotarsus* does not use the petiole much, as it lacks a sting and cannot even move the gaster much while inside their galleries. It is then consistent to assume that the loss of the sting has led to the gradual disappearance of the sustaining process. Regarding the fossil morphotype, given the presence of a subpetiolar process, we might expect to observe a sting. Unfortunately, if a sting can be present, it remains hidden inside the gaster. Actually, we discern a thin and sharp structure appearing to be one in the two

complete specimens (more visible in transparency in lateral view of the holotype ET-57 Batch2 (ET2019A/57B2c)), but the tiny size of the structure restricts our capacity of observation, and these statements are not definitive. CT-scans XXX. In any event, the new fossil morphotype of *Melissotarsus* exhibits typical features of the genus, for which some are not yet as developed as its living relatives (mid- and hindlegs), in association with several other unknowns of the extant species (i.e. subpetiolar process, sting?). This intermediate morphology implies that the fossil morphotype would be basal to the extant *Melissotarsus* lineage.

Genus *Rhopalomastix* Forel, 1900

Type species. *Rhopalomastix rothneyi* Forel, 1900, by monotypy.

Type locality. Barrackpore, India.

Other species. *Rhopalomastix escherichi* Forel, 1911; *Rhopalomastix glabricephala* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix javana* Wheeler, 1929; *Rhopalomastix johorensis* Wheeler, 1929; *Rhopalomastix mazu* Terayama, 2009; *Rhopalomastix murphyi* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix omotoensis* Terayama, 1996; *Rhopalomastix rothneyi* Forel, 1900; *Rhopalomastix striata* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix tenebra* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix umbracapita* Xu, 1999.

Generic diagnosis. Extant species. — From Wang et al., 2018. **Worker.** Total length approximately 1.59–2.62 mm, HL 0.39–0.58, HW 0.36–0.56. Worker monomorphic with variation in size. Head in full-face view subrectangular or subquadrate; frontal carina and antennal scrobe weak; frontal lobes touching or separated only by a narrow longitudinal impression. Median portion of anterior clypeal margin weakly convex anteriorly and projected forward slightly from lateral clypeal margin, lined with minute denticles. Mandible short, subtrapezoidal, its masticatory margin with a few teeth, usually one large apical tooth, a smaller pre-apical tooth, and 2-3 minute, reduced denticles. Antenna with 10 segments, antennal club 2-segmented; antennal scape short, extending a little beyond midlength of head when laid backwards; antennal funiculus flattened in appearance. Eye relatively large, with 5–6 ommatidia in the longest axis, located well in front of midlength of side of head. Mesosoma box-shaped; promesonotal suture absent dorsally; metanotal groove absent; propodeum unarmed; metapleural gland bulla large; propodeal lobe reduced and

indistinct. Procoxa subtriangular and anteriorly expanded into smooth and rounded lobe. Fore- and hind femora extremely widened and flattened distally. Petiole nodiform, with relatively high node, anteroventrally with well-developed subpetiolar process, globular in dorsal view. Postpetiole much shorter than high, broadly attached to anteriormost portion of gaster. Gaster in dorsal view elliptical in shape, first gastral tergite much larger compared to the rest.

Generic diagnosis. Extant species. — From Wang et al., 2018. **Queen.** Differing from associated workers in the following characteristics: body slightly larger; eye very large in size (>100 ommatidia); ocelli present; promesonotal suture deeply impressed; metapleuron large, in profile view rounded subrectangular, with distinct metapleural furrow that is oblique and linear, directed posterodorsally. Sculpturing on head usually weaker than in worker. Clypeus usually with two pairs of erect hairs—one pair of setae on the median anterior clypeal margin, another pair of longer hairs closer to the posterior clypeal margin.

Generic diagnosis. Fossil species. — **Worker.** With characters cited above but with several potential divergences: vertexal lobe including posteriormost portion of vertex smooth or costulate; eye subcircular, relatively small (< 20 ommatidia); clypeus slightly projected anteriorly.

Generic diagnosis. Fossil species. — **Queen.** With characters cited above but with several potential divergences: propodeal spines absent or present; petiolar spiracle located posteriorly to the node.

***Rhopalomastix* sp. nov. 1**

(Figs. 6-9)

Type material. Holotype IGR.ET001b-1 (ET2015/001b) (worker or queen designed as holotype?) housed in xxx. Paratype: IGR.ET001b-2 (ET2015/001b) (worker or queen designed as paratype?!)

Type locality and horizon. Middle Miocene (ca. 16-23 Ma).

Etymology. The specific epithet refers to xxx

Diagnosis. Worker. With characters of the *Rhopalomastix* genus, plus the following unique combination of characters distinguishing it from the other *Rhopalomastix* species: xxx

Description. Worker.

Head. In full-face view, with sides subparallel, posterior corners broadly rounded, posterior margin shallowly concave; head subrectangular, slightly longer than wide; antennal scrobes absent; compound eye subcircular and weakly bulging, of medium-size and composed of *ca.* 20-30 ommatidia; eyes inserted in the laterodorsal margin and located approximately at midlength or close to mid-distance from the occiput; frontal carinae mostly absent; frontal lobes present and well-developed, concealing mostly the antennal sockets; antennal scape slightly incurvate from base to apex, far from reaching the occipital margin; antennal scape short, about 4x as long as pedicel? pedicel 3x as long as first flagellomere? antennal segments growing in size from base to apex; antennae 10-segmented, with a conspicuous 2-segmented club; clypeus narrowly inserted between the frontal lobes; frontal lobes confluent mid-dorsally; antennal sockets and frontal lobes closely approximated; median part of clypeus triangular and raised; anterior part of clypeus projected above the mandibles in a broad triangular pit; head capsule costulate by thin and irregular ridges; hypostoma and maxilla-labial apparatus not visible; palp formula unknown; mandibles triangular with 3-5 teeth (uncertain); masticatory margin as long as basal margin; basal angle possibly defined by one denticle and followed anteriorly by 1 or 2 other denticles; apex terminated by one preapical and one apical tooth;

Mesosoma. Mesosoma box-shaped, very slightly swollen dorsally; dorsum of mesosoma? promesonotal suture and metanotal groove? propodeum unarmed and propodeal lobes mostly absent; propodeal spiracle? metasternal process? procoxa as broad as mesocoxa and metacoxa; tibial spurs 1,0,0; fore- and hind-femora widened and apparently flattened distally; probasitarsus incurvate, with a comb of fine setae along the inner part;

Waist segments and gaster. Petiole nodulous, with relatively high node; petiolar peduncle present and rather elongate; postpetiole broad and globular but not nodulous, wider than petiole; postpetiole shorter than high, broadly attached to first gastral segment; gastral segment 1 not concealing the following segments; gastral shoulder absent; sting elongate and blade-shaped (length = *ca.* 0.15 mm).

Pilosity and Pubescence. Dorsum of body covered by regular and simple standing hairs; several pairs of long setae on the anterior part of the clypeus, the mesosoma and the gaster; mandibles covered by several medium-sized setae.

Measurements (in mm) and indices.

TL 1.84-2.07; EL 0.06; HL 0.45; HW 0.37; PH 0.15; PL 0.21; PW ?; PPH 0.17; PPL 0.12; PPW 0.13-0.15; PTH 0.15; PTL 0.11; PTW 0.07; SL 0.21; WL 0.59; CI 82; SI 57; OI 16; DMI ?; LMI 25; LPeI 73; DPeI 64; LPpI 71; DPpI 108-125; PPI 186-214; PTI 136. Minimal and maximal values represent the uncertainty of measurements, except for TL. Minimal values for TL mean a measure from anterior margin of clypeus to the posterodorsal edge of the gastral segment 2. Maximal values for TL mean a measure until the apex of gaster.

Taxonomic discussion

The fossil morphotype is ascribed to the genus *Rhopalomastix* Forel, 1900, based upon almost the same characters listed above in *M. sp. nov. 1*, but he differs from this latter by the 10-segmented antennae (vs. 6-segmented in *Melissotarsus*), the relative moderate size of mid- and hindcoxae, and an undifferentiated basitarsus (vs. swollen with apical peg-like tubercles in *Melissotarsus*). It is noteworthy that the presence of the sting was confirmed with the single worker, and it seems to be well developed and functional, as it is the case in the extant *Rhopalomastix* species (vs. absent in extant *Melissotarsus*). These characters are typical of *Rhopalomastix*, the closer sister-taxa of *Melissotarsus* constituting an Asian lineage of the clade, widespread in the Indomalayan and Australasian regions and presently unknown in the Afrotropical region. Like *Melissotarsus*, *Rhopalomastix* species are small (*ca.* 2-3 mm total length) and very similar in appearance. In order to resolve this tricky issue, Wang et al. (2018) recently used an integrated approach combining genetic (DNA barcodes) and morphological data, and by now, eleven species are presently considered as valid (listed in *Other species* preceding the diagnosis). The same authors proposed a key to the Southeast Asian species, based on worker caste and including 6 species: *Rhopalomastix murphyi* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix glabricephala* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix striata* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix tenebra* Wang et al., 2018; *Rhopalomastix javana* Wheeler, 1929; *Rhopalomastix johorensis* Wheeler, 1929.

If we compare the fossil morphotype with those species, we observe a close affinity with *R. javana*. The lateral and dorsal surface of posterior half of head, and more particularly the vertexal lobe is costulate (vs. smooth in *R. murphyi*, *R. glabricephala*, and *R. tenebra*). Unfortunately, the shape of the anterior margin of the promesonotum and the clypeus are not clearly visible respectively in dorsal and profile view, but the posteriormost portion of vertex is striate, as in *R. javana*, *R. johorensis*, and *R. striata*. The petiole of the fossil is quite nodulous, with a high node, and seems to be more consistent with that of *R. javana* (vs. broad, with a lower node in *R. johorensis* and *R. striata*). The eye structure, subcircular and composed of less than 20 ommatidia, appears also closer to *R. javana* than any other species. The clypeus of the fossil seems however slightly more projected anteriorly than its living relatives. This unique combination of characters sets this fossil specimen apart from other known *Rhopalomastix* morphotypes, hence the assignment to the species *R. sp. nov. 1*.

Description. Queen. Differing from associated workers in the following characteristics.

Head. Head sculptured by incurvate ridges in the anterior part, surrounding the frontal lobes; posterior part of the head apparently smooth; eye very large in size (>150 ommatidia), inserted in the laterodorsal margin and located in the first half of the head capsule; ocelli present; mandibles with at least 4 teeth; scape costulate? Clypeus with one pair of long setae on the median anterior clypeal margin, another pair of longer hairs closer to the posterior clypeal margin? hypostoma subcircular.

Mesosoma. Promesonotal suture deeply impressed, defining a subcircular furrow in dorsal view; notauli absent; mesopleuron and metapleuron costulate; mesopleuron developed anteroventrally, with a concave posteroventral margin; metapleuron large, in profile view appearing subrectangular and rounded, with a conspicuous metapleural furrow oblique and linear, directed posterodorsally; mesoscutellum defined by several transverse rugae; propodeum with small spines; posterior part of the propodeum with thin longitudinal rugae; femur of the three legs very swollen.

Wings. Forewings with basal (Ba), costal (Co), marginal (Mg), and submarginal 1 (sMg-1) cell completely closed; subbasal (sBa), discoidal (Di), and submarginal 2 (sMg-2) cell partially closed

by spectral but conspicuous veins, although full and well defined in their basal part and lightening progressively to the apex.

Waist segments and gaster. Petiole very nodulous, with a distinct petiolar peduncle and a subtriangular ventral process, probably present in workers; petiolar spiracle located on the posterior half; genitalia not visible.

Pilosity and Pubescence. Dorsum of body covered by regular and simple standing hairs; several pairs of long setae on the anterior part of the clypeus, the mesosoma and the gaster; mandibles covered by several medium-sized setae.

Measurements (in mm) and indices.

TL 2.6-3.1; EL 0.18; HL 0.51; HW 0.35-0.42; PH 0.29; PL 0.26; PW 0.34; PPH 0.23; PPL 0.2; PPW 0.23; PTH 0.21; PTL 0.15; PTW 0.15; SL 0.31; WL 0.81; CI 67-82; SI 74-91; OI 43-51; DMI 42; LMI 36; LPeI 71; DPeI 100; LPpI 87; DPpI 115; PPI 153; PTI 140.

Taxonomic discussion

The fossil morphotype is ascribed to the subfamily Myrmicinae, based upon the same characters mentioned in *Melissotarsus*. First of all, we notice the strong similarities with the fossil worker of *Rhopalomastix* described above (10-segmented antennae, frontal lobes contiguous, shape of clypeus), but it differs in the following characteristics: a body slightly larger; eyes very large in size (>100 ommatidia); clypeus with two pairs of long setae; ocelli present; promesonotal suture deeply impressed; mesoscutum and mesoscutellum developed, with tegula and wings; metapleuron large, in profile view subrectangular and rounded, with a distinct metapleural furrow oblique and linear, directed posterodorsally; weak head costulation. We compared the pattern of the forewing venation of the fossil with alate queens of *Rhopalomastix* (Fig. 8 E-F & Fig. 9 C-D, the extant species *R. rothneyi* is used as model), and they appeared very similar. Both have a basal (Ba), costal (Co), marginal (Mg), and submarginal 1 (sMg-1) cell completely closed, and a subbasal (sBa), discoidal (Di), and submarginal 2 (sMg-2) cell partially closed by spectral veins. Furthermore, if we compare the relative size (maximal length / maximal width from a perpendicular line crossing the anterior edge) of the forewings of the fossil morphotype and

R. rothneyi, we observe close values with respectively 2.95 and 3.05. We did not notice any significant differences about the forewings pattern, and for the whole body, only minor differences were observed, including morphometric divergence. The close morphological affinity of the fossil morphotype with *R. rothneyi* allows us to ascribe it to the genus *Rhopalomastix*.

Actually, the fossil queen shares several features with *R. rothneyi*, such as the ovoid eyes (vs. subcircular to circular in *R. escherichi*), the costulate mesosoma (rather smooth in *R. escherichi*), the angulate subpetiolar process slightly ahead of the node (vs. rounded and beneath the node in *R. escherichi*). However, the curved striation from the anterior half of the dorsal surface of the head, although slightly different, are quite similar of *R. escherichi* (vs. totally absent in *R. rothneyi*). In contrast, the presence of short but conspicuous propodeal spines are totally absent from extant *Rhopalomastix* species. Also, the posterior position of the petiolar spiracle seems unusual since it is located much more anteriorly in the extant species, near the anterior edge of the petiole.

Regarding morphometry, if we compare the fossil morphotype with its living relatives (for which numerous measures are already available in Wang et al., 2018), we observe quite similar ratios, such as the body length (TL = 2.6-3.1 in the fossil vs. 1.94-2.8 in extant species), the head length and width (HL = 0.51 and HW = 0.35-0.42 in the fossil vs. HL = 0.42-0.56 and HW 0.38-0.53 in extant species), the pronotum width (PW = 0.34 in the fossil vs. PW = 0.32-0.46 in extant species; abbreviated “MsW” in Wang et al., 2018), or the Weber’s length (WL = 0.81 in the fossil vs. WL = 0.62-0.92 in extant species; abbreviated “ML” in Wang et al., 2018). The fossil shares most similar values with *R. johorensis* (TL= 2.53-3.1; EL= 0.16-0.18; HL = 0.54-0.56; HW= 0.51-0.53; PW= 0.42-0.46; SL= 0.2-0.22; WL= 0.8-0.88), which also includes queens with the strongest values of the genus. In contrast, the scape length is strongly divergent, with a scape much longer in the fossil morphotype (SL= 0.31) whereas the maximum length of the genus does not exceed two-thirds of that length (SL= 0.2-0.22 in *R. johorensis* and *R. striata*). This unique combination of characters sets this fossil specimen apart from other known *Rhopalomastix* morphotypes, hence the assignment to *R. sp. nov. 1*.

Paleobiological remark.

Yong et al. (2019) recently described *Rhopalomastix* species living in similar cryptic conditions and behaviour than *Melissotarsus*, making it the second ant genus known to live with armoured scale insects (Diaspididae). It is very likely that *R. sp. nov. 1* behaved in the same way, which would be consistent with the similar anatomic conformation. Based on the almost intact condition of the mandibles on holotype-paratype worker IGR.ET001b-1 ou -2 (ET2015/001b ou 2b), it is very likely that we are dealing with a young worker.

4. Discussion

Hitherto, the extant genera *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* have long been regarded as two biogeographic lineages that would have diverged on their respective continent, and independently from each other, the first one in Africa and the second one in Asia (Guénard et al., 2017; Janicki et al., 2016). According to Ward et al., (2015), the biogeographical origin of *Melissotarsus* would be Afrotropical, whereas it would be Australasian for *Rhopalomastix*, which is consistent with the extant biogeographic data. The same analysis by these authors put forward an Afrotropical origin for the clade [*Melissotarsus* + *Rhopalomastix*]. Thus, it would be consistent to expect finding fossil remnants of basal taxa in Africa. We think it is the case here, with the association of one fossil species of *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* in a same fragment of Ethiopian amber, aged from at least 15 million years old.

Furthermore, the association of a worker and an alate queen, both including all the diagnostic characters of *Rhopalomastix* and excluding any other possibility of generic assignment, is a strong circumstantial evidence that reinforces our statement. In addition, finding the closest sister-taxon (*Melissotarsus* and *Rhopalomastix*) sharing very similar behaviour and environment is all the more logical, and what was confusing at first now makes sense.

In the Early Miocene (-23 to -16 Ma), the extant genera *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* had already diverged, since the synapomorphies of the hyperspecialized *Melissotarsus* (hypostomal gland, basitarsal glands in the three legs, hypertrophied coxae, peg-like basitarsus...) were well defined and are very similar if not almost identical in many aspects to the living relatives. However, if sting is present in *Melissotarsus* > plesiomorphy > intermediate stage of the extant lineage. This finding strongly supports the divergence dating of the two lineages (= genera), estimated between 45 and 35 million years ago by Ward et al. (2015), a time interval during which these two genera would have evolved. It also corroborates the Afrotropical origin of the clade assessed by these

same authors, however it weakens the hypothesis of an Australasian origin for *Rhopalomastix*. Actually, the basal lineage and their two extant genera would have appeared in the Afrotropics first. The genus *Rhopalomastix* would have gradually moved to Asia, possibly due to ecological pressure. Indeed, the similar living conditions sought by the two genera, might have been to the disadvantage of *Rhopalomastix*, not as strongly specialized for living inside trees as *Melissotarsus*. The apparent absence of *Rhopalomastix* from Oriental regions of the Palaearctic (Saudi Arabia, Iran, Pakistan...) might be explained by a possible dispersal through the Indian plate, which was not so far from the East African coast while it was rising towards the Eurasian plate during the Eocene (Scotese, 2001; Blakey, 2008). It is interesting to notice that *Cataulacus* (Crematogastrini), an arboreal genus from the same tribe, has a very similar biogeographic distribution (and disparity) to that of *Rhopalomastix*, and would also have appeared in the Afrotropics between 45 and 55 million years ago according to Ward et al. (2015). The feeding habits of the genus are mostly unknown but several species such as *C. guineensis* Smith, 1853 are known to be trophobiotic, tending aphids and small coccids (Bolton, 1974) as it is known in *Melissotarsus* and *Rhopalomastix*. The new fossil morphotype of *Cataulacus* (not described yet) found in Ethiopian amber corroborates its Afrotropical origin and its biogeography seems to follow the same pattern known in *Rhopalomastix*, suggesting that they underwent the same ecological pressures.

Taphonomy

While extant *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* are known to live inside living trees, and fossil species very likely behaved in a same way (we explained it at length earlier), the question is how to explain such an astonishing association trapped in amber? As Yong et al. (2019) mentioned it, extant *Rhopalomastix* workers are capable to walk on flat surfaces and a possible foraging behaviour is not excluded in extant species. This assumption is also applicable for the fossil species, which would explain the reason of its presence outside the colony. However, the fossil *Melissotarsus* morphotype, given its anatomic conformation, was certainly not able to achieve the same performance, which does not explain its presence outside the colony. Thus, the taphonomic state implies the unintentional fall (or extirpation) of *Melissotarsus* workers from the colony. Different causes can be suggested: is it the consequence of an insectivore predation, arboreal ant predation (not *Cataulacus*), or a weather event like a tropical storm or a forest fire?

The chemical analysis indicates that Ethiopian amber belongs to the Class Ie ambers, typical of Fabaceae and was presumably produced by the genus *Hymenaea*. The presence of stamen filaments and reproductive organs of *Hymenaea*, in several amber fragments, is consistent with this hypothesis. The genus is a flowering plant widespread in the Neotropics and the Afrotropics, habitat XXX

Failing to find a fossilized gallery with *Melissotarsus* or *Rhopalomastix* workers, the presence of diaspidids in association in amber would be a circumstantial evidence. Fossil diaspidids have already been reported, as well in imprints (Pampaloni, 1902; Harris et al., 2007) as in various amber deposits (Koteja, 1990, 2000a, 2000b; Schmidt et al., 2018). Actually, several scale-insects (Hemiptera Coccoidea) are presently reported in Ethiopian amber. XXX

The absence of bark fragments is also puzzling.

Among plant inclusions, numerous fragments of the liverwort *Thysananthus* (Marchantiophyta Lejeuneaceae). *Thysananthus* is pantropical in distribution, with four species ranging into warm temperate regions, but the vast majority of the diversity is in Southeast Asia. Species grow as epiphytes in moist lowland and montane forests, and include ecological specialists (shade epiphytes, sun epiphytes) as well as generalists (Sukkharak, 2015).

The presence of winged ant specimens (*Carebara*, *Melissotarsus*, *Ravavy...*), in a same fragment, indicates that the resin likely flowed in late spring or during summer. XXX

+ *Cataulacus* > arboreal species XXX

5. Conclusion

Acknowledgements

We are indebted to X. We acknowledge the Economo Lab of Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University, Japan, for giving access to SketchFab. We are grateful to X. We

also thank anonymous reviewers for helpful comments on the earlier version of the manuscript. This work is part of the PhD project of Cédric Chény on the "Taxonomy, phylogeny, and biogeography of myrmicine ants: insight from Cenozoic fossils", which is partly supported by the Strategic Priority Research Program (B) of the Chinese Academy of Sciences (XDB26000000) and the National Natural Science Foundation of China (41572010, 41622201, 41688103) to Bo Wang.

References

- Ben-Dov, Y., Fisher, B.L., 2010. The mutualism of *Melissotarsus* ants and armoured scale insects in Africa and Madagascar: distribution, host plants and biology. *Entomologia Hellenica*, 19 (2), 45–53.
- Billen, J., & Peeters, C., in prep. Silk glands and associated leg glands in *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* queen and worker ants. *Arthropod Structure & Development*.
- Blakey, R.C., 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup — A 500 my odyssey. *Geological Society of America Special Papers*, 441, 1–28.
- Bolton, B., 1974. A revision of the Palaeotropical arboreal ant genus *Cataulacus* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology*, 30, 1–105.
- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 45, 307–370.
- Bolton, B., 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Cambridge, Massachusetts, 1–222.
- Bolton, B., 2020. An Online Catalog of the Ants of the World (accessed 3March 2020) <http://antcat.org/>
- Bouju, B., & Perrichot, V., 2020. X
- Coty, D., Lebon, M., & Nel, A., 2016. When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber. *Annales de la Société entomologique de France (NS)*, 52 (3), 161–166.

- Delage-Darchen, B., 1972. Une Fourmi de Côte-d'Ivoire : *Melissotarsus titubans* Del., n. sp. *Insectes sociaux*, 19 (3), 213–226.
- Emery, C. 1877. Catalogo delle formiche esistenti nelle collezioni del Museo Civico di Genova. Parte prima. Formiche provenienti dal Viaggio dei signori Antinori, Beccari e Issel nel Mar Rosso e nel paese dei Bogos. [concl.]. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale*, 9, 369–381.
- Fisher, B.L., & Bolton, B., 2016. *Ants of Africa and Madagascar: a guide to the genera*. University of California Press.
- Fisher, B. L., & Robertson, H.G., 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes sociaux*, 46 (1), 78–83.
- Forel, A. 1900. Un nouveau genre et une nouvelle espèce de Myrmicide. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 44, 24–26.
- Forel, A., 1907. Fourmis d'Ethiopie récoltées par M. le baron Maurice de Rothschild en 1905. *Revue d'Entomologie (Caen)* 26, 129–144.
- Forel, A., 1911. Ameisen aus Ceylon, gesammelt von Prof. K. Escherich (einige von Prof. E. Bugnion). In: Escherich, K. 1911. *Termitenleben auf Ceylon*. Jena: Gustav Fischer, 215–228, xxxii + 262 pp.
- Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N., Economo, E.P., 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*, 24, 83–89.
- Harris, A.C., Bannister, J.M., Lee, D.E., 2007. Fossil scale insects (Hemiptera, Coccoidea, Diaspididae) in life position on an angiosperm leaf from an early Miocene lake deposit, Otago, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 37 (1), 1–13.
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology, 28, 1–31.
- Hita Garcia, F., 2018. 3D models of *Melissotarsus* worker uploaded on SketchFab. <https://skfb.ly/6vFQC>. Accessed 29 March 2020.
- Hita Garcia, F., Mbanyana, N., Audisio, T.L., Alpert, G.D., 2017. Taxonomy of the ant genus *Nesomyrmex* Wheeler (Formicidae, Myrmicinae) in the Afrotropical region, with a review of current species groups and description of a new species of the *N. angulatus* group from Mozambique. *Eur. J. Taxon.*, 258, 1–31. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.258>

- Hölldobler, B., Obermayer, M., Plowes, N.J., & Fisher, B.L., 2014. New exocrine glands in ants: the hypostomal gland and basitarsal gland in the genus *Melissotarsus* (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 101 (7), 527–532.
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B., Economo, E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps.org. *Ecol. Inform.*, 32, 185–193.
- Khalife, A., Keller, R.A., Billen, J., Garcia, F.H., Economo, E.P., & Peeters, C., 2018. Skeletomuscular adaptations of head and legs of *Melissotarsus* ants for tunnelling through living wood. *Frontiers in zoology*, 15 (1), 30. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0277-6>
- Koteja, J., 1990. Paleontology. In: D. Rosen (ed.), *Armoured Scale Insects, Their Biology, Natural Enemies and Control*, 149–163. Elsevier Science Publisher, Amsterdam.
- Koteja, J., 2000a. Advances in the study of fossil coccids (Hemiptera: Coccinea). *Polish Journal of Entomology*, 69, 187–218.
- Koteja, K., 2000b. Scale insects (Homoptera, Coccinea) from the Upper Cretaceous New Jersey amber. In: D. Grimaldi (ed.), *Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey*, 147–229. Backhuys Publishers, Leiden.
- Latreille, P.A., 1809. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata [Tomus Quartus et Ultimas]*. Koenig, Paris, 1–399.
- Lepelletier de Saint-Fargeau, A.L.M., 1835. *Histoire Naturelle des Insectes – Hyménoptères – Tome premier (1836)*. Paris, 1–547.
- Mayr, G., 1855. *Formicina austriaca. Beschreibung der bisher im österreichischen Kaiserstaate aufgefundenen Ameisen, nebst Hinzufügung jener in Deutschland, in der Schweiz und in Italien vorkommenden Arten*. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, 5, 273–478.
- McCoy, V.E., Boom, A., Kraemer, M.M.S., & Gabbott, S.E., 2017. The chemistry of American and African amber, copal, and resin from the genus *Hymenaea*. *Organic Geochemistry*, 113, 43–54.
- Mony, R., Kenne, M., Orivel, J., Dejean A., 2002. Biology and ecology of pest ants of the genus *Melissotarsus* (Formicidae: Myrmicinae), with special reference to tropical fruit tree attacks. *Sociobiology*, 40 (3), 645–654.

- Mony, R., Fisher, B.L., Kenne, M., Tindo, M., Dejean, A., 2007. Behavioral ecology of bark digging ants of the genus *Melissotarsus*. *Funct Ecosyst Comm*, 1, 121–128.
- Mony, R., Dejean, A., Bilong, C.F.B., Kenne, M., Rouland-Lefèvre, C., 2013. *Melissotarsus* ants are likely able to digest plant polysaccharides. *Comptes Rendus Biol*, 336, 500–504.
- Pampaloni, L., 1902. I resti organici nel disodile di Melilli in Sicilia. *Palaeontographia Italica*, 8, 121–130.
- Peeters, C., Foldi, I., Matile-Ferrero, D., & Fisher, B.L., 2017. A mutualism without honeydew: what benefits for *Melissotarsus emeryi* ants and armored scale insects (Diaspididae)? *PeerJ*, 5, e3599.
- Perrichot, V., Boudinot, B., Chény, C., 2018. The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. IPC5 - 5th International Palaeontological Congress, Jul 2018, Paris, France, 23.
- Perrichot, V., Boudinot, B.E., Cole, J., Delhaye-Prat, V., Esnault, J., Goldman, Y., Nohra, Y.A., & Schmidt, A.R., 2016. African fossiliferous amber: a review. 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber, Edinburgh, 26 April – 1 May, 2016, Abstracts, 41.
- Santschi, F., 1910 (1909). Formicides nouveaux ou peu connus du Congo français. *Annales de la Société Entomologique de France*, 78, 349–400.
- Santschi, F., 1911. Nouvelles fourmis de Madagascar. *Revue Suisse de Zoologie*, 19, 117–134.
- Schmidt, A.R., Perrichot, V., Svojtka, M., Anderson, K.B., Belete, K.H., Bussert, R., Dorfelt, H., Jancke, S., Mohr, B., Mohrmann, E., & ..., 2010. Cretaceous African life captured in amber. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 107, 7329–7334.
- Schmidt, A. R., Kaulfuss, U., Bannister, J. M., Baranov, V., Beimforde, C., Bleile, N., ... & Harvey, M., 2018. Amber inclusions from New Zealand. *Gondwana Research*, 56, 135–146.
- Schneider, S.A., Giliomee, J.H., Dooley, J.W., Normark, B.B., 2013. Mutualism between armoured scale insects and ants: new species and observations on a unique trophobiosis (Hemiptera: Diaspididae; Hymenoptera: Formicidae: *Melissotarsus emeryi*). *Syst Entomol*, 38, 805–817. doi:10.1111/syen.12033
- Scotese, C.R., 2001. Atlas of earth history. PALEOMAP project.
- Smith, F., 1853 [1854]. Monograph of the genus *Cryptocerus*, belonging to the group Cryptoceridae - family Myrmicidae - division Hymenoptera Heterogyna. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* (2), 2, 213–228.

- Sukkharak, P., 2015. A systematic monograph of the genus *Thysananthus* (Lejeuneaceae, Marchantiophyta). *Phytotaxa*, 193 (1), 1–81. [10.11646/phytotaxa.193.1.1](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.193.1.1)
- Terayama, M., 1996. Taxonomic studies on the Japanese Formicidae, part 2. Seven genera of Ponerinae, Cerapachyinae and Myrmicinae. *Nature & Human Activities*, 1, 9–32.
- Terayama, M., 2009. A synopsis of the family Formicidae of Taiwan (Insecta: Hymenoptera). *Research Bulletin of Kanto Gakuen University. Liberal Arts*, 17, 81–266.
- Wang, W.Y., Yong, G.W.J., Jaitrong, W., 2018. The ant genus *Rhopalomastix* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) in Southeast Asia, with descriptions of four new species from Singapore based on morphology and DNA barcoding. *Zootaxa*, 4532, 301–340.
- Ward P.S., Brady S.G., Fisher B.L., & Schultz T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: Phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40, 61–81. <http://dx.doi.org/10.1111/syen.12090>
- Wheeler, W.M., 1929. The ant genus *Rhopalomastix*. *Psyche* (Cambridge), 36, 95–101.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113, 1–201.
- Xu, Z., 1999. Systematic studies on the ant genera of *Carebara*, *Rhopalomastix* and *Kartidris* in China (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Acta Biologica Plateau Sinica*, 14, 129–136.
- Yong, G., Matile-Ferrero, D., Peeters, C., 2019. *Rhopalomastix* is only the second ant genus known to live with armoured scale insects (Diaspididae). *Insectes Sociaux*, 66 (2), 273–282.

Figure captions

Fig. 1. Photograph of the Ethiopian amber fragment ET2015/001b (A) gathering a *Melissotarsus* worker, a *Rhopalomastix* worker and alate queen, a male of *Carebara* (B), several inclusions of liverworts *Thysananthus* (Marchantiophyta Lejeuneaceae) (C), and few other undetermined plant inclusions Abbreviations: Br, bryophyte (*lato sensu*); Ca, *Carebara*; Me, *Melissotarsus*; Rh, *Rhopalomastix*. Scale bar: A, 5mm; B, 0.5mm; C, 0.2 mm. Illustrations: C. Chény.

Fig. 2. Photographs (A-I) of *Melissotarsus* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype 57 Batch2 (ET2019A/57B2c) (worker) (A-D, I), in dorsal view (A), ventral view (B), lateral view (C), hypostomal view (D), and frontal view (I). Paratype IGR.ET001b (ET2015/001b) (worker) (E-F), in lateral view (E), and ventral view (F). Paratype Batch 1 (ET2019A/Batch1c) (worker) (G-H), in right lateral view (G), and left lateral view (H). Scale bar: A-C, E-I, 0.2mm; D, 0.1mm. Illustrations: C. Chény.

Fig. 3. Line drawings of *Melissotarsus* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype 57 Batch2 (ET2019A/57B2c) (worker) in dorsal view (A), and right lateral view (B). Abbreviations: bts, basitarsus; btt, basitarsal tubercle; gsl-5, gastral segment 1 to 5; fc, forecoxa; fm, femur; hc, hindcoxae; mc, midcoxa; pc, punctication; pt, petiole; pts, petiole spiracle; ptt, postpetiole; spp, subpetiolar process; ppds, propodeal spiracle; tb, tibia; tr, trochanter. Scale bar: A-B, 0.1mm. Illustrations: C. Chény.

Fig. 4. Line drawings of *Melissotarsus* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Paratype Batch 1 (ET2019A/Batch1c) (worker), head in right lateral view (A), and left ventrolateral view (B). Holotype 57 Batch2 (ET2019A/57B2c) (worker), head in ventral view (C), right hindleg with detailed view of the basitarsal peg-like tubercles (D); head in frontal view (E). Abbreviations: af, apical funiculus; bts, basitarsus; btt, basitarsal tubercle; btt1-9, basitarsal tubercle 1 to 9; cge, cleaning gland epithelium; cl, clypeus; cls, clypeal seta; cs, costulation; fl, frontal lobe; fm, femur; fl-3, funiculi 1 to 3; hc, hindcoxa; lb, labium; mn, mandible; mx, maxilla; obg, opening basitarsal gland; pcl, pedicel; sc, scape; sso, slit-shaped opening; tb, tibia; tbs, tibial spur. Scale bar: A, B, E, 0.1mm; C, D, 50µm Illustrations: C. Chény.

Fig. 5. 3D-model of *Melissotarsus* sp. nov. 1 (holotype X). Lateral view (A), dorsal view (B) and ventral view (C). Modelisation: A. Khalife. Illustration: C. Chény.
Décaler toutes les figures suivantes !

Fig. 5. 3D-model of a extant specimen of *Melissotarsus* sp. created by Khalife et al. (2018) and available on SketchFab (<https://skfb.ly/6vFQC>). Dorsal view (A), ventral view (B), left lateral view (C), lateral view of the head (D), right lateral view of the mesosoma (E), hypostomal view (F), lateral view of the mid- and hindlegs (G), and detailed apical view of basitarsal peg-like tubercles (H). Scale bar: ? Illustrations: C. Chény & A. Khalife.

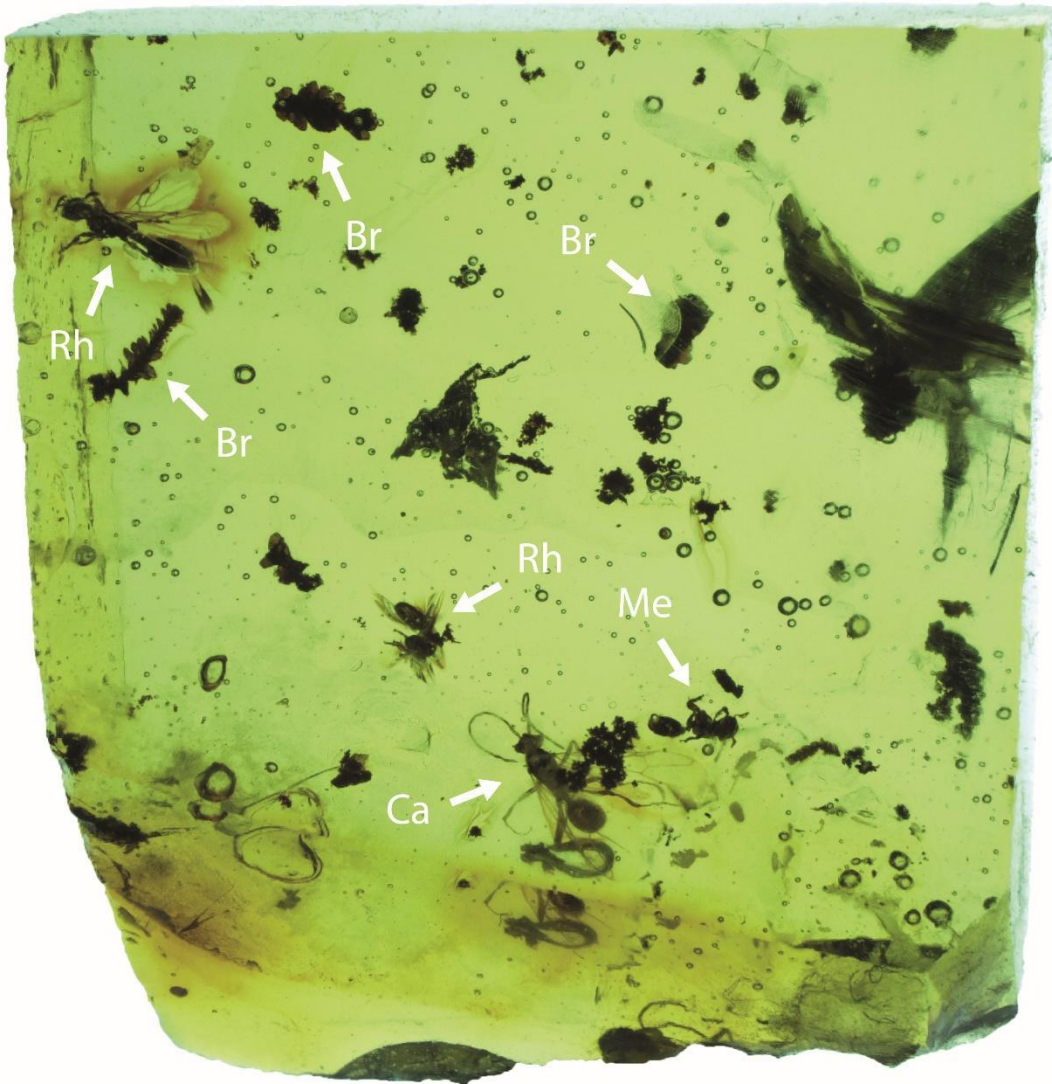
Fig. 6. Photographs (A-D) of *Rhopalomastix* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype or paratype? IGR.ET001b-1 (ET2015/001b) (worker), in left lateral view (A), in dorsal view (B), in frontolateral view (C), and frontal view (D). Scale bar: A-C, 0.2mm; D, 0.1mm. Illustrations: C. Chény.

Fig. 7. Line drawings of *Rhopalomastix* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype or paratype? IGR.ET001b-1 (ET2015/001b) (worker), in left lateral view (A), head in frontal view (B). Detailed view of the sting (C), left antenna (D) and left mandible (E). Scale bar: A-B, 0.1mm; E, 50µm. Abbreviations: af, apical funiculus; cl, clypeus; cs, costulation; d1-d5, denticle 1 to 5; fl, frontal lobe; gsl-5, gastral segment 1 to 5; fl-6, funiculi 1 to 6; hp, hypostome; paf, preapical funiculus; pcl, pedicel; pt, petiole; ppt, postpetiole; sc, scape; st, sting. Illustrations: C. Chény.

Fig. 8. Photographs (A-E) of *Rhopalomastix* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype or paratype? IGR.ET001b-2 (ET2015/001b) (alate queen), in ventrolateral view (A), in dorsal view (B), in frontolateral view (C), head in frontolateral view (C), in hypostomal view (D), and detailed view of the forewings (E). *Rhopalomastix rothneyi* (extant species, specimen non-type CASENT0178732), detailed view of the forewings (F). Scale bar: A, B, E, F, 0.5mm; C, D, 0.1mm. Illustrations: A-E, C. Chény. F, A. Nobile.

Fig. 9. Line drawings of *Rhopalomastix* sp. nov. 1 from Ethiopian amber. Holotype or paratype? IGR.ET001b-2 (ET2015/001b) (alate queen) (A-D), in ventrolateral view (A), mesosoma in detailed dorsal view (B), antenna in projected view (C), venation and cells of the forewing (D), with comparison of forewing in *R. rothneyi* (extant species, specimen non-type CASENT0178732) (E). Abbreviations: af, apical funiculus; ey, eye; fl, frontal lobe; f1-6, funiculi 1 to 6; gs1-5, gastral segment 1 to 5; he, helcium; hp, hypostome; l-fw, left forewing; mn, mandible; paf, preapical funiculus; pcl, pedicel; pmn, promesonotum; ppd, propodeum; ppds, propodeal spiracle; ppt, postpetiole; ppts, postpetiole spiracle; pt, petiole; ptg, pterostigma; pts, petiolar spiracle; r-fw, right forewing; sc, scape; scl, scutellum; sct, scutum; sp, spine; tg, tegula. Forewing cells: Ba, basal; Co, Costal; Di, distal; Mg, marginal; sBa, subbasal; sMg-1, submarginal 1; sMg-2, submarginal 2. Scale bar: A, 0.5mm; C, D, 0.2mm. Illustrations: C. Chény.

A

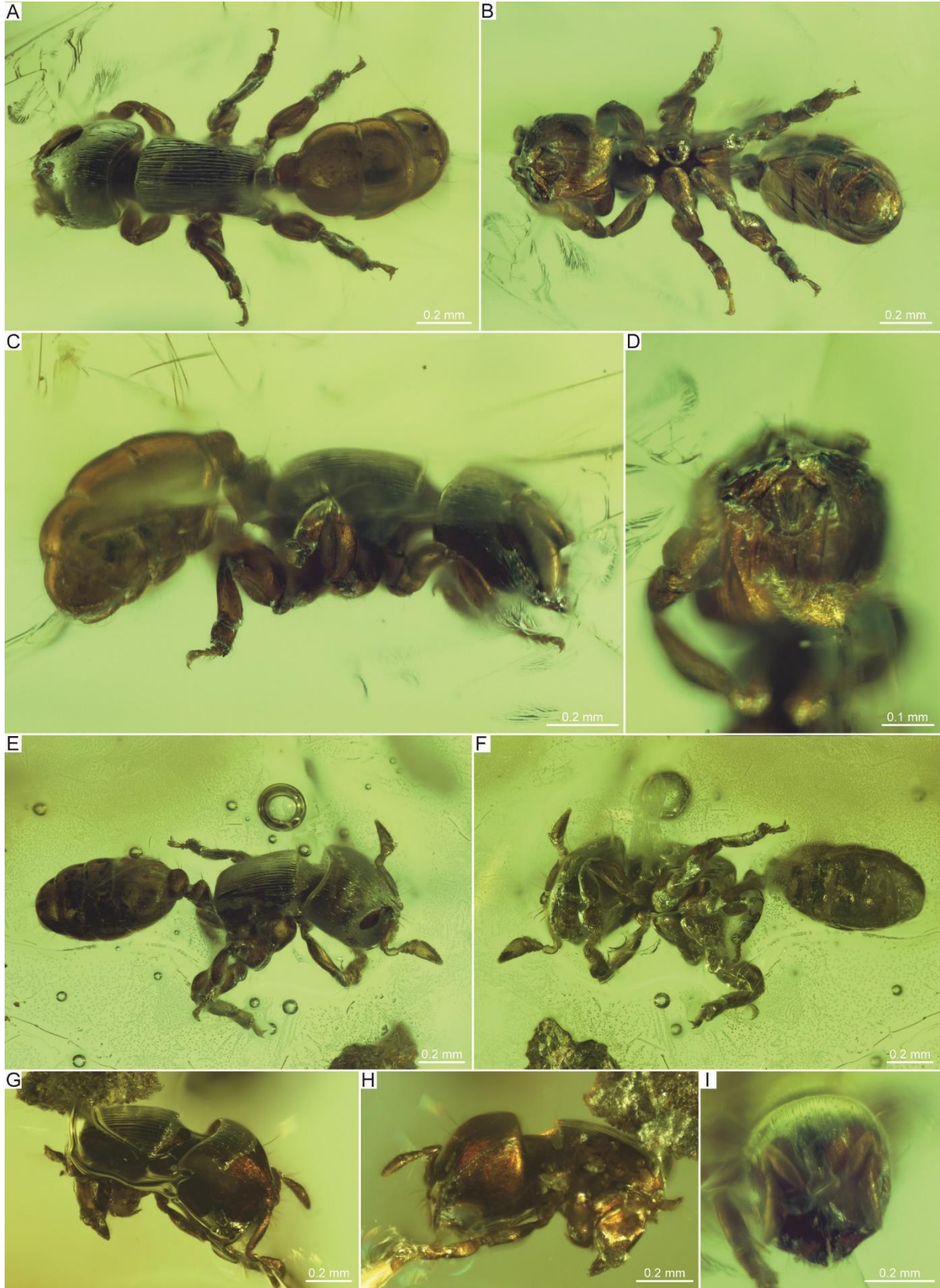


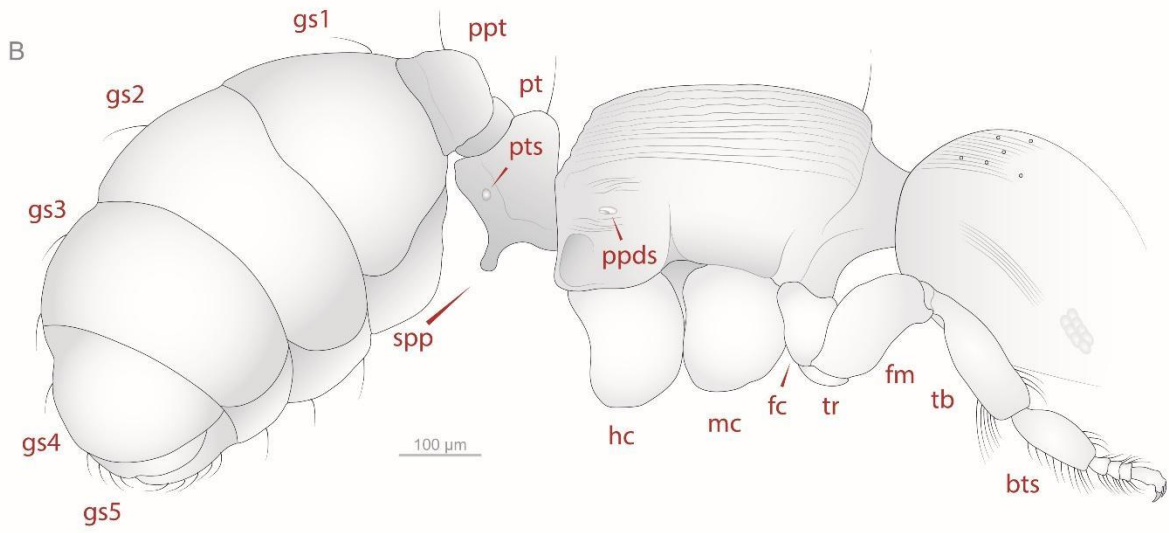
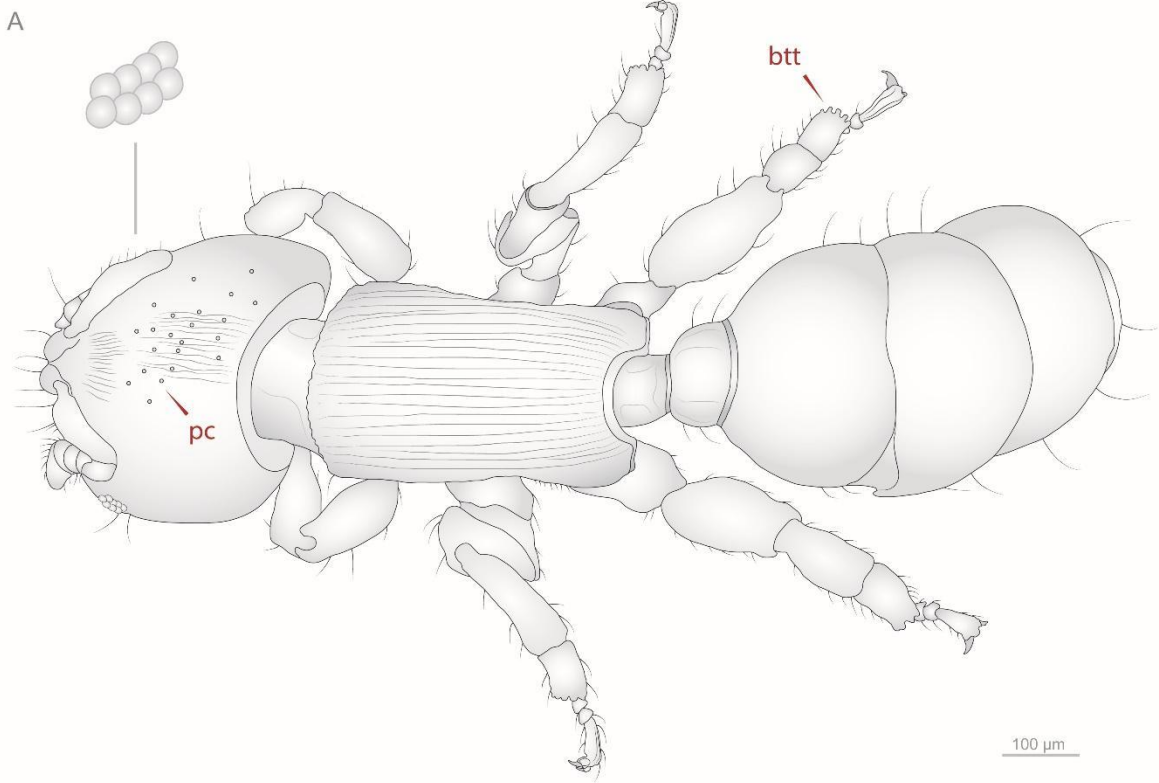
B

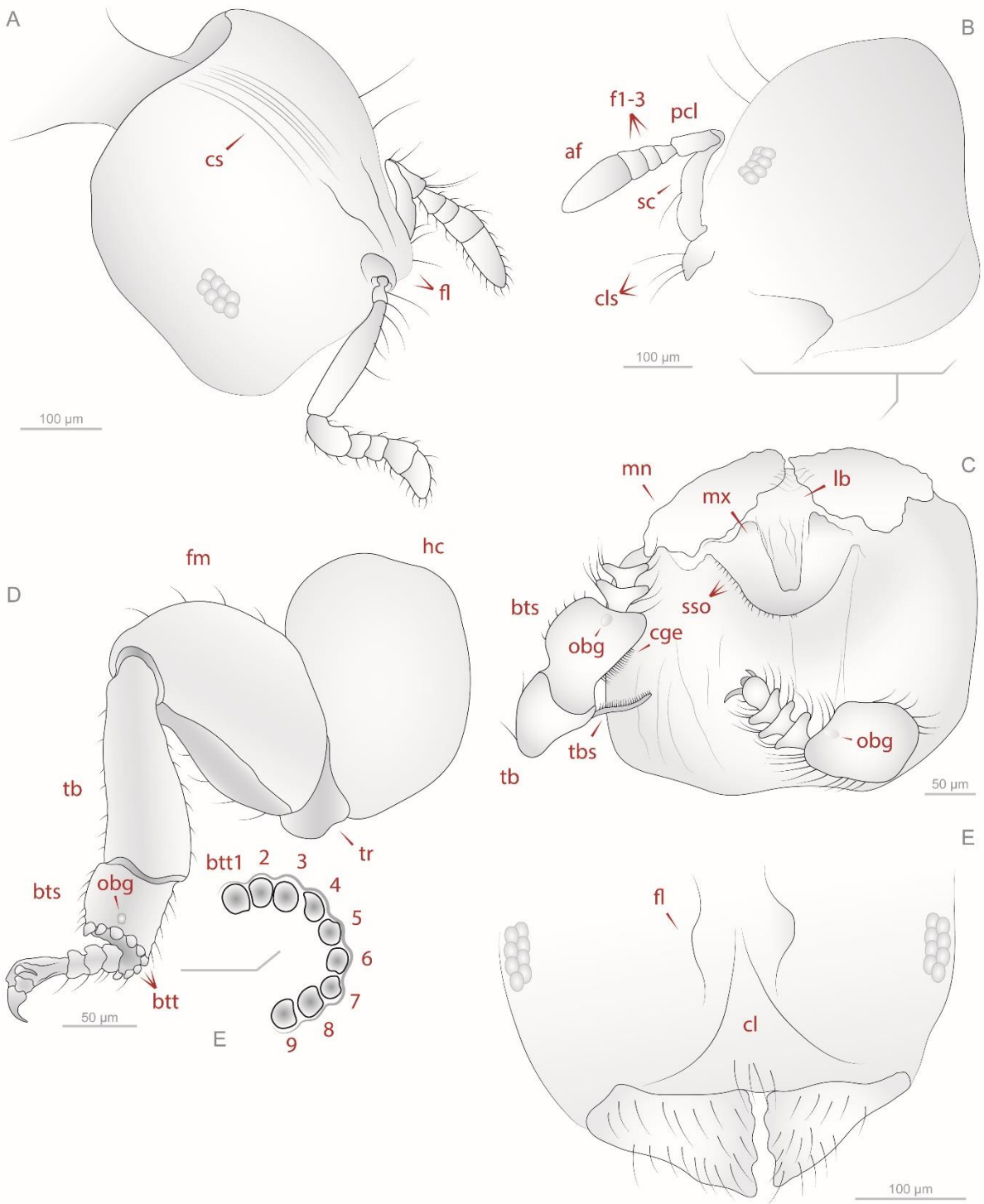


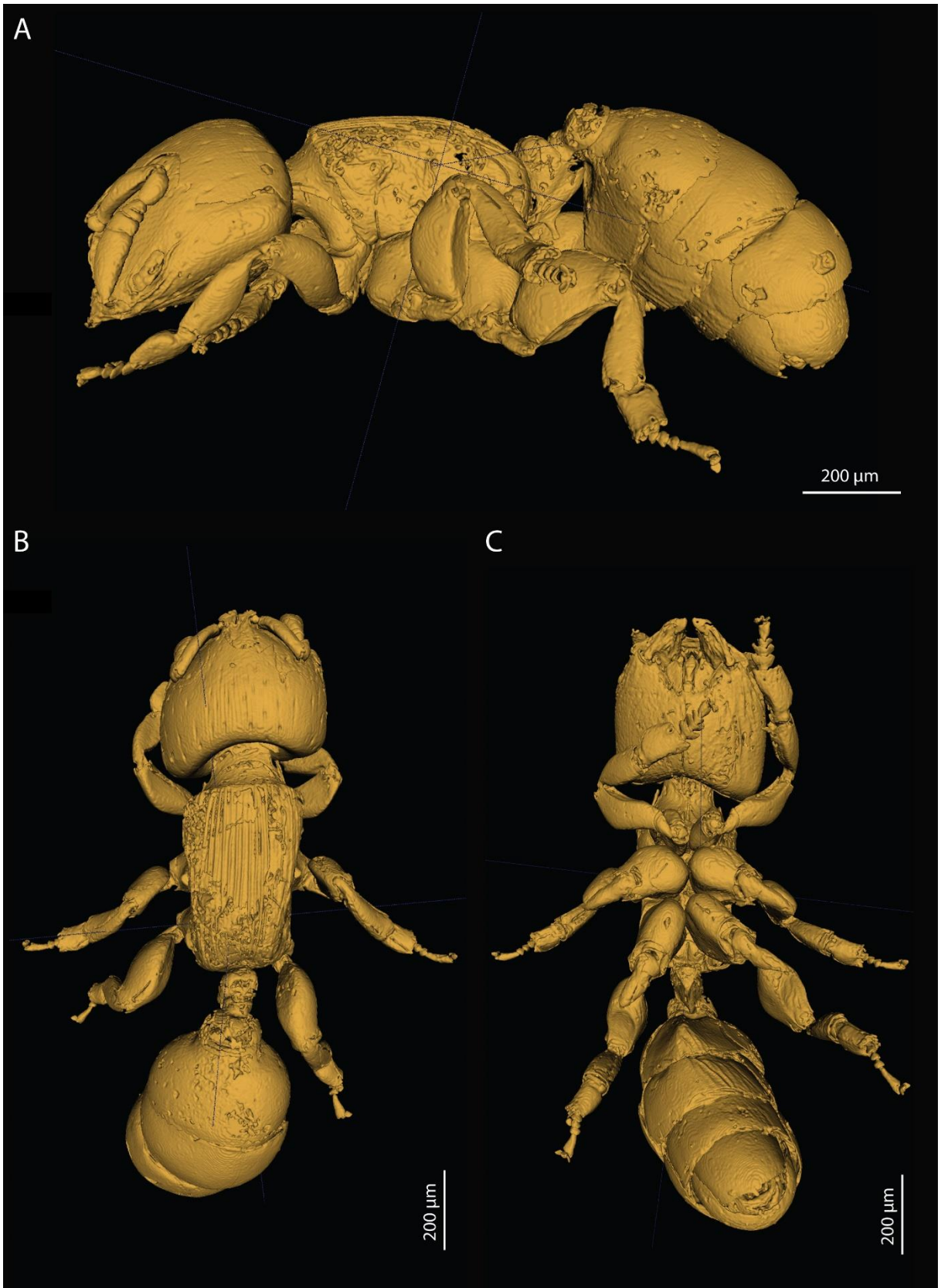
C

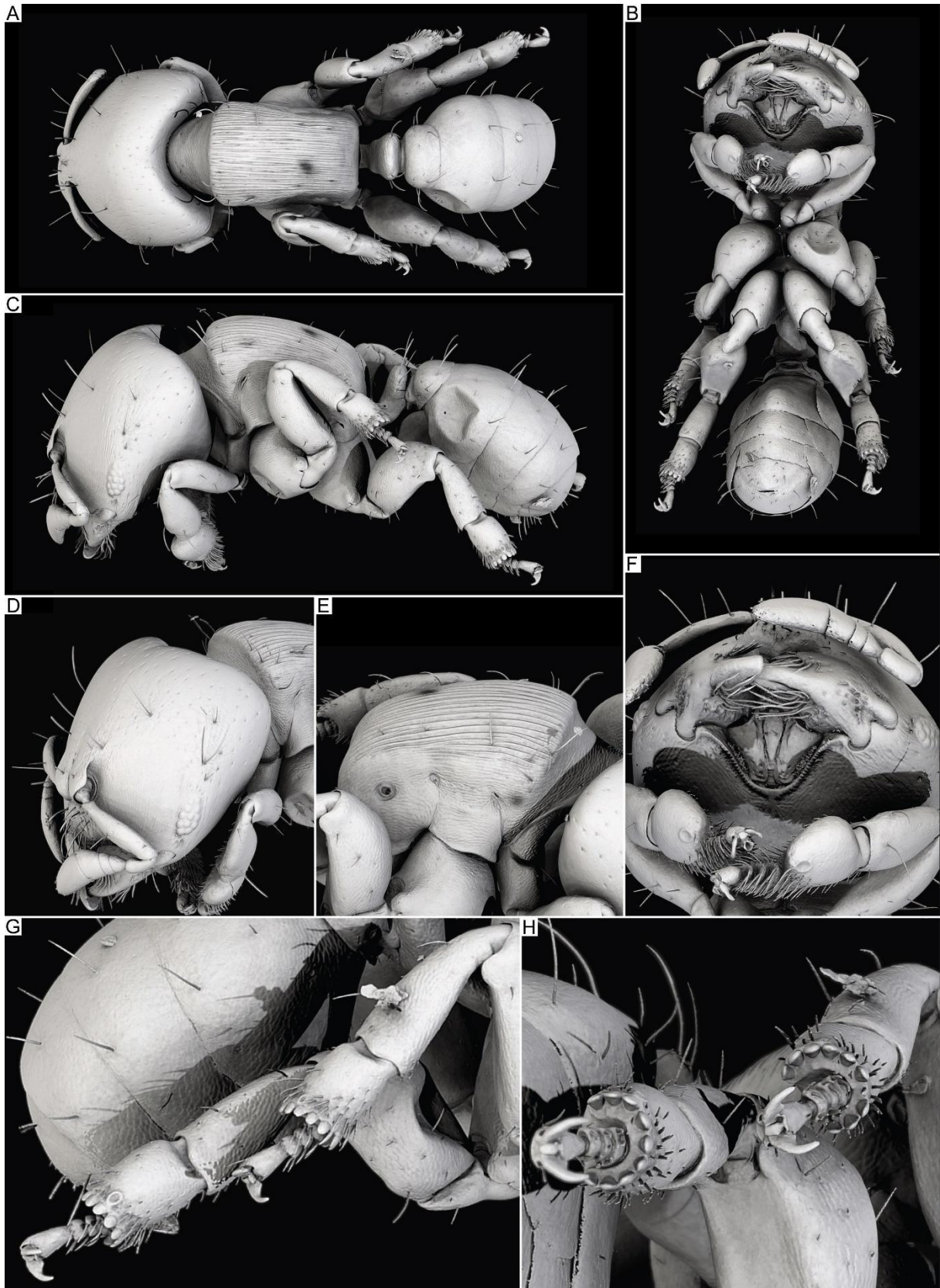


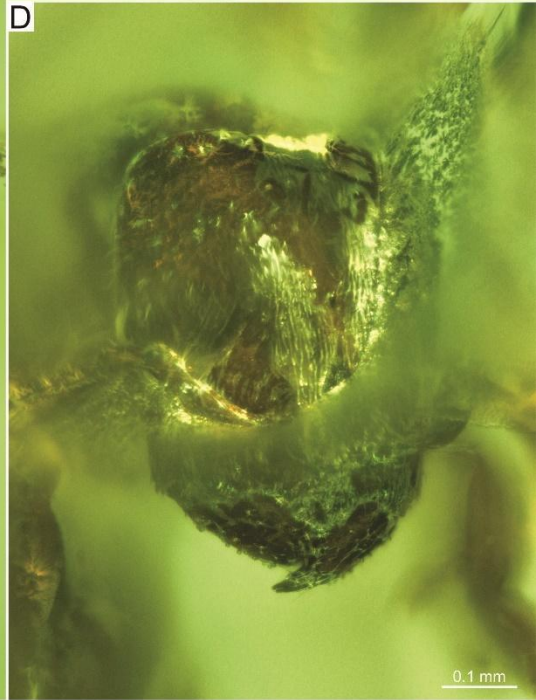
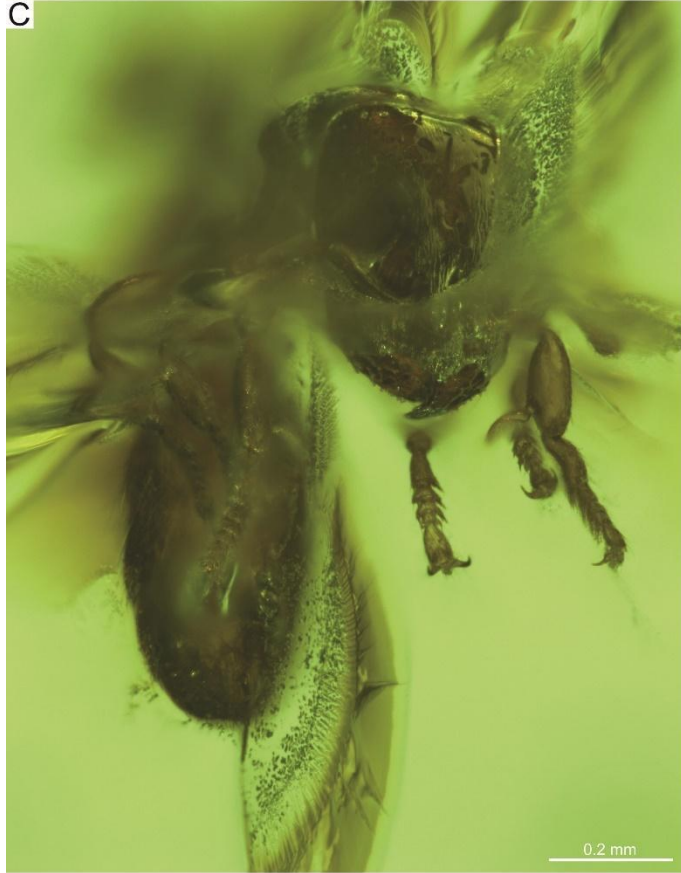
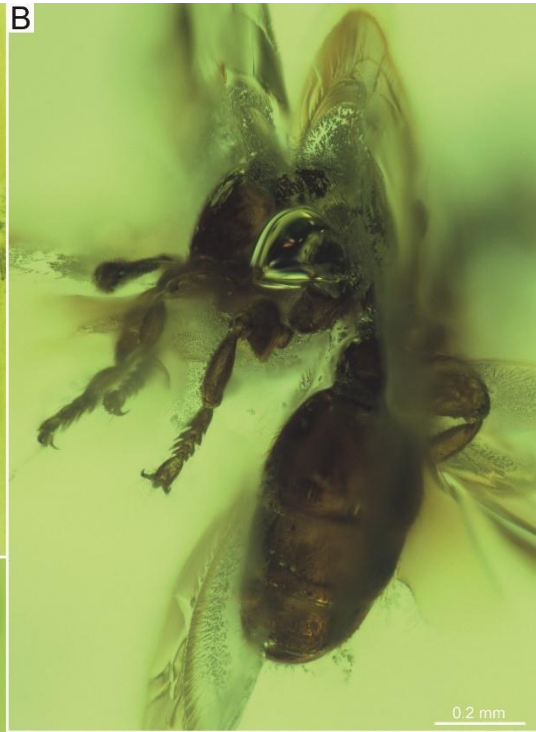
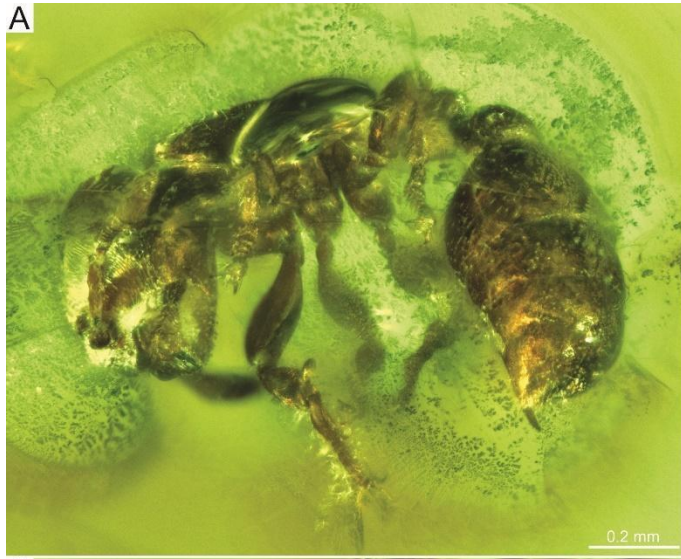


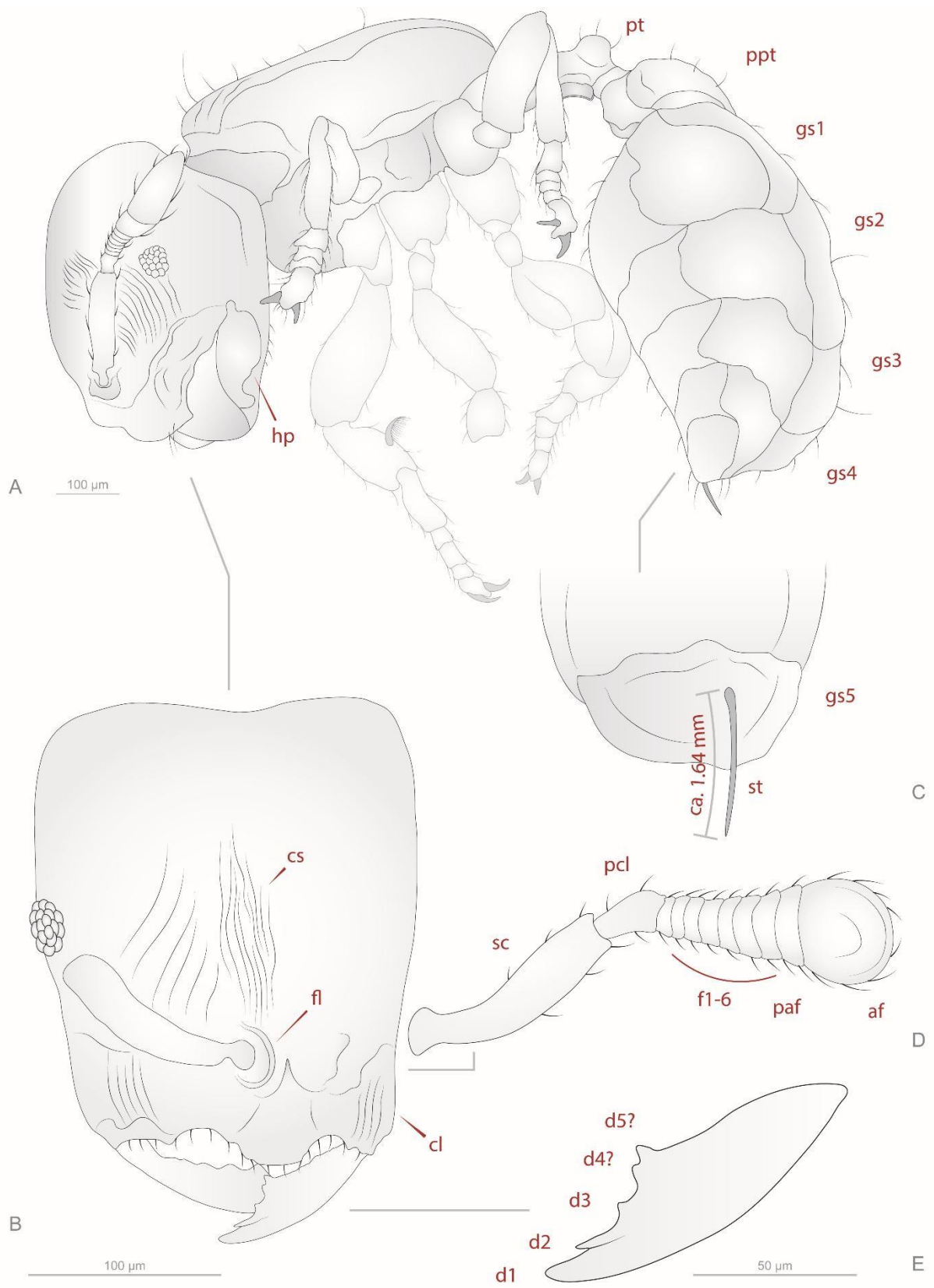




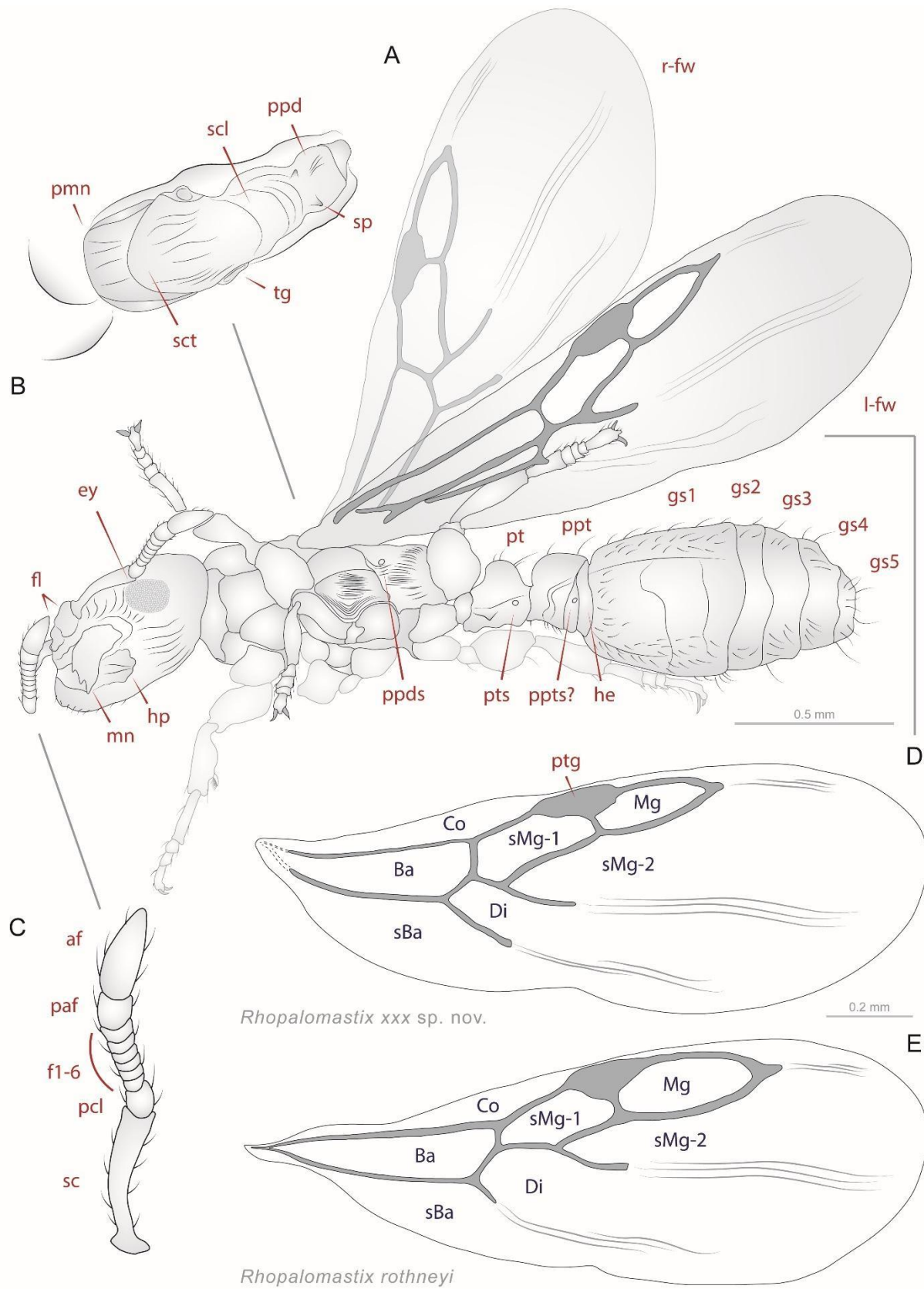












Annexe B

Section B6 - *Proatta*

First fossil record of the myrmicine ant *Proatta* (Hymenoptera: Formicidae) and description of a new morphospecies from Miocene Zhangpu amber, Fujian, China.

La 1^{ère} occurrence fossile d'une fourmi myrmicine Proatta (Hymenoptera: Formicidae) et description d'une nouvelle morpho-espèce dans l'ambre miocène de Zhangpu, Fujian, Chine.

Cédric Chény ^{a,b}, Bo Wang ^a, Vincent Perrichot ^{b,*}

^a State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.

^b Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.

* Corresponding author at: Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

E-mail address: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr (V. Perrichot).

ABSTRACT

The genus *Proatta* constitutes one of the most enigmatic taxa of myrmicine ants, for several reasons. Distributed from the SE Asia to Australasia, the first description of the only known species *P. butteli* Forel dates back to 1912. Though, its natural history remains poorly understood. According to molecular estimates, the crown-group would have appeared at least 40 million years ago, but fossil species was previously unknown. The Miocene of Zhangpu in China, renowned for its rich paleoflora, recently provided a remarkable entomofauna preserved in amber from which several workers show the typical characters of *Proatta*. The morphospecies *P. sp. nov. 1*, differs in some points from *P. butteli*, notably by the presence of a “spaulders-like” process on the promesonotum. Nevertheless, the morphological similarities suggest a close behaviour in a same ecological level. Paleontological data indicate *P. sp. nov.*

It would have lived in a similar environment from its living relatives, which is now found in tropical rainforests from SE Asia and eastern Australia, particularly the dipterocarp forests of Borneo, Philippines or Malaysia. Today, no occurrence of living *Proatta* has been notified from Fujian or any other Chinese provinces, and dipterocarps are also absent. The turn over arisen after the Miocene Climatic Optimum could explain the putative current absence of living relatives, but future taxonomic studies on current Chinese ants are necessary to better understand the biogeographic dynamic of South Asian ants.

Keywords: Insecta, Myrmicinae, Miocene, Zhangpu amber, Taxonomy

RÉSUMÉ

Le genre *Proatta* constitue un des taxons les plus énigmatiques des fourmis myrmicines, et à plusieurs titres. Réparti du sud-est asiatique à l'Australasie, la première description de la seule espèce connue *P. butteli* par Forel remonte à 1912. Pourtant son histoire évolutive reste encore méconnue. Selon les estimations moléculaires, l'apparition du groupe couronne remonterait au moins à 40 millions d'années, mais aucune espèce fossile n'était connue jusqu'à ce jour. Le Miocène moyen de Zhangpu en Chine, connu pour sa riche paléoflore, a récemment livré une remarquable entomofaune préservée dans l'ambre, et dont certains spécimens de fourmis présentent les caractères typiques de *Proatta*. La morphoespèce *P.* sp. nov. 1 diffère en de nombreux points de *P. butteli*, notamment par la présence de processus en forme de spalières sur le promésonotum. Néanmoins les similarités morphologiques suggèrent un comportement proche à un même niveau écologique. Les données paléontologiques indiquent que l'espèce aurait vécu dans un environnement semblable à celui de ses représentants actuels que l'on trouve aujourd'hui dans les forêts tropicales humides du sud-est asiatique et de l'Australasie, particulièrement les forêts à diptérocarpacées de Bornéo, Philippines et Malaisie. Aujourd'hui, aucune occurrence de *Proatta* actuelles n'a été reportée du Fujian ou de toute autre province asiatique, et les diptérocarpes sont aussi absents. Le changement survenu après le « Miocene Climatic Optimum » pourrait expliquer l'absence de représentants modernes, mais de futures études taxonomiques sont nécessaires pour mieux comprendre l'évolution biogéographique des fourmis sud-asiatiques.

Mots clés : Insectes, Myrmicinae, Miocène, Zhangpu, Taxonomie

1. Introduction

The monotypic genus *Proatta* still remains a cryptic myrmicine taxa, even though its discovery was made for a long time. Its first description dates back to more a century ago with the publication of *P. butteli* by Forel (1912) describing numerous individuals collected in North Sumatra by Pr. von Buttel-Reepen during naturalist expeditions in the East Indies. But it was not until the end of the XXth century that its biology will be investigated by Moffett (1986), studying them as well directly in the Botanical Garden of Singapore as in his laboratory. Its distribution seems limited to Southeast Asian tropical areas, the species *P. butteli* being apparently present from North Vietnam to Indonesia (Janicki *et al.*, 2016; Guénard *et al.*, 2017). Though, since all this time, its natural history remains misunderstood. Forel (1912) already noted the morphological similarity between workers of *Proatta* and those of the New World attine ants. Few years later, Emery (1922) placed the genus in the Attini. However, Weber (1958) noted several morphological differences and attributed the similarities only to convergence. Yet, Moffett (1986) provided numerous observations and added some new morphological similarities between larvae, workers and gynes of *Proatta* and attine ants, that he presumed *Proatta* should be phylogenetically close to the Attini. However, he suggested this genus should be excluded from the Attini based on the behavioral divergence and the biogeographic discrepancy separating them, at least until attine phylogeny is better resolved. Recent molecular analyses strongly corroborate the presumed convergence and a belonging to two different lineages which would have diverged more than 75 million years ago (Ward *et al.* 2015). Then, the crown-group of *Proatta* would have appeared at least 40 million years ago according to chronograms estimate, and the closest taxa would be the Asian *Dacatria* Rigato, 1994 (Ward *et al.*, 2015). Unfortunately, fossil species was unknown, until now. Indeed, very rare but exceptionally preserved myrmicine workers in Zhangpu amber show the diagnostic characters of this current genus. The present paper focuses on the description of the new fossil morphospecies *P.* sp. nov. 1 and the comparison with *P. butteli*, its only living relatives. We discuss about a putative ecology based on the biology of this same species (which is actually the closest phylogenetic taxa) and the study of Moffett (1986). Also, a paleoenvironmental view is proposed and compared to the current habitat of *P. butteli*, according to the paleontological data such as paleoflora assemblage, syninclusions and chemical analyses of Zhangpu amber.

2. Material and methods

2.1. Origin and age of Zhangpu amber

The new taxon is based on seven specimens found in Zhangpu amber from Qianting Town (24°16'03" N, 117°59'01" E) in Zhangpu County (Fujian province, SE China). The collection is housed at the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (Jiangsu, China). The sediments in which amber was deposited, are comprised in the Fotan Group, a geological unit mainly distributed along the Fujian coastal areas. This formation is constituted of sedimentary rocks alternating with interbedded three layers of basaltic rocks resulting of several episodes of volcanic activity during the Neogene (for details see Zheng, 1984; Zheng & Wang, 1994). The sedimentary part comprises conglomerate rocks with sandstones, mudstones, lignite and diatomite. The amber is preserved in the blue-grey sandy mudstone, or sometimes directly on the lignified wood. The colour is typically brownish red and generally dark. The Fotan Group firstly yielded an abundant and well-preserved paleobotanic material such as plant leaves and fruit fossils including Clusiaceae (Wang et al. 2018), Dipterocarpaceae (Shi & Li 2010; Shi et al. 2014a) and Euphorbiaceae (Wang et al. 2017). Zhangpu amber and the paleoflora associated are dated to Langhian in the Middle Miocene by radiometric dating ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) of the basaltic rocks under- and overlying the fossiliferous layers. The lower and upper basaltic layers was dated from -14.8 ± 0.6 Ma (Ho et al., 2003) to -14.7 ± 0.4 Ma (Zheng et al., 2019) respectively. These dating sustains the first previous estimated age based on the palynological assemblage (Zheng & Wang, 1994).

2.2. Zhangpu amber biodiversity

Renowned for its rich paleoflora including leaves and fruits of dipterocarp trees (Shi et al., 2014a; Jacques et al., 2015; Wang et al., 2017), the outcrop recently yielded fossiliferous amber in the co-occurring sedimentary layers (Zheng et al. 2019) and preliminary studies revealed a considerable paleoentomofauna. With a major part of Diptera (50%), Hymenoptera is the second richest group (24%) followed by Coleoptera (8%) and Hemiptera (7%) (Wang et al. 2020, in prep.). An outstanding ant fauna constitutes the most diversified group inside hymenopterans, with already more than one thousand individuals. Among them, Dolichoderinae (9%), Ponerinae (8%), and Formicinae (6%) are well represented but Myrmicinae are prevalent with 65% of the total ants. Myrmicine ants are by far the most abundant group (with ~ 650 ind.), but also the most diversified with more than 35 new fossil species. Numerous occurrences are the first fossil records of current genera, such as *Cardiocondyla*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, or *Proatta*.

2.3. Preparation and study of the material

The present study focuses on the myrmicine ants belonging to the genus *Proatta* and comprises 7 ants for 6 amber pieces. They apparently belong to a unique morphotype and could probably belong to the same colony. The ants are excellently well preserved, although the apex of the antenna is sometimes missing. Several other inclusions are present: two mites, one larva and vegetal residues X.

The amber pieces were polished to remove the opaque weathered surface with a grinder polisher (Buehler EcoMet 30) by using a very thin silicon carbide sanding paper (grit size = 7000) because of the uncomplete polymerization of the resin. Sometimes, amber pieces have been cut to access to another view, or for a better viewing angle. We used a low speed cutting machine (Buehler IsoMet Low Speed) allowing to sever precisely pieces only by using gravity fed force. Fragments were embedded with cedar oil between microscopic slides, or immersed in 60–70% glucose solutions to minimize light scattering during study and image capture.

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2015. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2015. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

2.4. Terminology & Measurements

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994), and we follow Wilson (1955) and Harris (1979) for the description of degrees of inclination of pilosity and surface sculpturing respectively. Measurements and indices are presented as minimum and maximum values with arithmetic means in parentheses, and all measurements are expressed in mm to two decimal places. The measurements and indices (whose acronyms are listed below) used in this study, follow Hita Garcia & Fisher (2015) and Hita Garcia et al. (2017).

The measurements and indices are used as followed:

EL = Eye length: maximum diameter of the compound eye measured in oblique lateral view (Fig. 1A).

HL = Head length: maximum distance from the midpoint of the anterior clypeal margin to the midpoint of the posterior margin of the head, measured in full-face view (Fig. 1B).

HW = Head width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view (Fig. 1B).

PDL = Peduncular length: length of petiolar peduncle visible from the propodeal lobes to the anterior limit of the node, in dorsal view (Fig. 1D).

PH = Pronotal height: maximum height of the pronotum measured in lateral view (Fig. 1A).

PL = Petiolar length: maximum median length of the petiole measured in dorsal view, from the propodeum to the postpetiole (Fig. 1D). In details: $PL = PDL + PTL$ + the remaining distance from the posterodorsal angle of the petiolar node to the anterior edge of the postpetiole.

PPH = Postpetiole height: maximum height of the postpetiole measured in lateral view (Fig. 1A).

PPL = Postpetiole length: maximum length of the postpetiole measured in dorsal view (Fig. 1D).

PPW = Postpetiole width: maximum width of the postpetiole measured in dorsal view (Fig. 1D).

PTH = Petiolar node height: maximum height of the petiolar node measured in lateral view from the highest median point of the node to the ventral outline. The measuring line is positioned at an orthogonal angle to the ventral outline of the node (Fig. 1A).

PTL = Petiolar node length: maximum length of the dorsal face of the petiolar node from the anterodorsal to the posterodorsal angle, measured in dorsal view and excluding the peduncle (Fig. 1D).

PTW = Petiolar node width: maximum width of the dorsal face of the petiolar node measured in dorsal view (Fig. 1D).

PW = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view (Fig. 1C).

SL = Scape length: maximum straight-line length of the scape, excluding the antennal condyle [= antennal bulb + neck] (Fig. 1B).

WL = Weber's length: diagonal length of the mesosoma in lateral view from the anterior-most point of pronotal slope (excluding the collar) to the posteriormost extension of propodeal lobes (Fig. 1A).

TL = Total body length: maximum length of the body (excluding the mandibles and the sting) measured in lateral view. $TL = HL + WL + PL + PPL + \text{gaster length}$.

CI = cephalic index: $HW/HL \times 100$

SI = scape index: $SL/HW \times 100$

OI = ocular index: $EL/HW \times 100$

DMI = dorsal mesosoma index: $PW / WL \times 100$

LMI = lateral mesosoma index: $PH / WL \times 100$

LPeI = lateral petiole index: $PTL / PTH \times 100$

DPeI = dorsal petiole index: $PTW / PTL \times 100$

LPpI = lateral postpetiole index: $PPL / PPH \times 100$

DPpI = dorsal postpetiole index: $PPW / PPL \times 100$

PPI = postpetiole index: $PPW / PTW \times 100$

PTI = petiolar index: $PTH / PTL \times 100$

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 ('1836')

Genus *Proatta* Forel, 1912

Type species. *Proatta butteli* Forel, 1912, by monotypy.

Type locality. Sungai Bamban, North Sumatra, Indonesia.

Diagnosis (worker). Emended after Eguchi et al. 2011 — Worker monomorphic; head in full-face view elongate-pentagonal, with a shallow central longitudinal depression; preoccipital region forming four tubercles dorsally and a bilobate lobe laterally; frontal lobe very large and raised; frontal carinae distinct in full-face view, extending from the frontal lobes to a pair of horned tubercles of the preoccipital region; antennal scrobes absent; median portion of clypeus protruded anteriorly, in lateral view forming a steep anterior face; median clypeal seta absent or present; lateral portion of clypeus modified into a ridge or wall in front of antennal insertion; posteromedian portion of clypeus narrowly inserted between frontal lobes; antenna 12-segmented with indistinct or gradual 3-segmented club; eye small, convex well laterad; mandible triangular; masticatory margin with apical and one or two preapical teeth, followed by an inconspicuous tooth or small rounded denticles; promesonotum slightly domed, with 3 pairs of tubercles dorsally, 1 or 2 tubercles anterolaterally, and a forked tubercle on posterior slope; promesonotal suture absent; metanotal groove well defined; one pair of contiguous tubercles present on dorsum of propodeum, just behind groove; propodeal spines long; propodeal lobe well developed as a round lamella; petiole with long peduncle and low node which has tubercles anterodorsally and posterodorsally; postpetiole short and high; gastral shoulder absent; standing hairs relatively absent from dorsum of body: simple standing hairs present on mandible, legs and at apex of gaster; clavate hairs possibly present on mesosoma

(always around the tubercles), waist segments (petiole and postpetiole), first and second segments of gaster; hairs absent of head except on mandibles and sometimes on preoccipital tubercles.

Proatta sp. nov. 1

(Figs. 2–6)

Type material. Holotype NIGP XXX 30105a (worker), deposited in the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (NIGP), Chinese Academy of Sciences; 6 paratypes (workers): NIGP XXX 30105b; 30135; 30258; 30283; 30296; 30372.

Type locality and horizon. Qianting Town (24°16'03" N, 117°59'01" E), Zhangpu County, Fujian Province, Southeast China, Langhian (*ca.* 14,5–14,7 Ma), Middle Miocene.

Etymology. The specific epithet refers to the anterolateral curved process in the pleurae of the promesonotum, reminding spaulders of a plate armor.

Material compared. On high-resolution photographs: 11 pinned workers of *P. butteli*.

Syntypes (4): CASENT0904973; CASENT0909355; FOCOL2191; FOCOL2193 (Indonesia). No status (7): CASENT0178529 (Indonesia); CASENT0178526; CASENT0179066 (Malaysia); CASENT0007617; CASENT0010836 (Thailand, Phuket Province); CASENT0178846; CASENT0179566 (Vietnam, Dong Nai).

Diagnosis. Worker. With characters of the Myrmicinae, plus the following unique combination of characters distinguishing it from *P. butteli* (formerly the single member of *Proatta*): frontal lobes well-developed (antennal sockets mostly concealed); antennal scrobes and ocelli absent; antennae 12-segmented with a weakly defined 3-segmented club, whose the size is slightly bigger than funiculi, and very gradual; clypeus triangular-shaped, largely inserted anteriorly between frontal lobes and terminating posteriorly in a tip; anterior margin of clypeus with an unpaired long seta at the midpoint; 3 clypeal carinae, one median and two lateral, all terminated anteriorly by a protruding denticle or a process bent downwards, overhanging the anterior steep of the clypeus (=anterior part); mandibles triangular and large; masticatory margin straight and longer than basal margin, with one apical and one preapical teeth, followed by nine denticles (d1–d9) whose d1, d4 and d9 are bigger than others; compound eyes small; mesosomal dorsum with a row of four well-developed tubercles on each side (described here by pair), delimiting the dorsal part from the lateral one; promesonotum with a pair (the first one) of obtuse denticles compressed laterally and projected forward; the second and third pair are very obtuse, the most developed and delimiting the mesonotum; the posterior

part of the thorax delimited by two contiguous spinose tubercles (the fourth pair), just in front of the propodeum; absence of spines from the anterior part of the propodeum, only reduced to a small protruding tubercle; lateroventral margin of the anterior part of promesonotum constituted by a carina with a long, curved and conspicuous process just at the front of the P1 coxa; lateral denticle of promesonotum absent ahead of the metanotal suture; Petiolar peduncle of medium-size, widening progressively rearward; petiole slightly nodulous, horse's hoof shaped, with a semi-circular dorsal crest; nodular postpetiole; hind tibia with one short simple spur; head and mesosoma coarsely reticulate; main pilosity simple and sparse in the dorsum of head and mesosoma, denser, longer and also clavate on the gaster.

Measurements (in mm) and indices. (min value – max value; n: 2–6)

TL 3.7–4.35 (3.96); HL 0.9–1.08 (0.94); HW 0.83–1 (0.92); SL 0.91–1 (0.94); EL 0.10–0.17 (0.14); PH 0.45–0.65 (0.54); PW 0.67–0.68 (0.68); WL 1–1.25 (1.15); PL 0.35–0.44 (0.39); PDL 0.2–0.25 (0.23); PTL 0.13–0.17 (0.15); PTH 0.18–0.25 (0.22); PTW 0.14–0.18 (0.16); PPL 0.28–0.35 (0.32); PPH 0.25–0.33 (0.29); PPW 0.33–0.36 (0.35); CI 90–92 (91); SI 100–110 (105); OI 17–18 (18); DMI 54–55 (55); LMI 38–52 (47); LPeI 57–77 (66); DPeI 100–112 (107); LPpI 112; DPpI 119; PPI 239–257 (248); PTI 138–147 (146).

Description. Worker.

Head. Head in full-face view subrectangular and elongate; frontal lobes well-developed (antennal sockets mostly concealed), relatively spaced and covering largely the antennal sockets; frontal carinae developed, each joining a strong “horned” tubercle curved in preoccipital region, and whose tip is projected forward; antennal scrobes and ocelli absent; antennae 12-segmented with a weakly defined 3-segmented club, whose the size is slightly bigger than funiculi, and very gradual; scape geniculate in its basal part and elongate, reaching easily the posterior apex of the head; clypeus triangular-shaped, largely inserted anteriorly between frontal lobes and terminating posteriorly in a tip; anterior margin of clypeus with an unpaired long seta at the midpoint; 3 clypeal carinae, one median and two lateral, all terminated anteriorly by a protruding denticle or a process bent downwards, overhanging the anterior steep of the clypeus (=anterior part), and concealing the base of the seta for the median one; lateral carinae continuing their way parallel to the anterior margin and delimiting the anterior edges of the median part of the clypeus (the steep constitutes the anterior part of the clypeus); crest height of carinae variable and constituted by small tips; thin and irregular transversal carinae joining the 3 majors; median portion of clypeus protruded anteriorly, in lateral view forming a steep

anterior face; anterior margin of clypeus with an unpaired long seta at the midpoint; posteromedian portion of clypeus narrowly inserted between frontal lobes; mandibles triangular, with one apical and one preapical long teeth, followed by nine denticles (d1-d9, details in Fig. 6E) whose d1, d4 and d9 are bigger than others; number of denticles may be variable but d1, d4 and d9 are always conspicuous; masticatory margin straight and longer than basal margin; compound eyes small, subcircular, well-convex laterad, inserted on the laterodorsal boundary, at midlength of anterior and posterior margins; preoccipital region ornamented with 4 pairs of “horned” tubercles: 2 dorsal pairs projected forward and 2 lateral pairs; first lateral pair at midway between dorsal and ventral margin, and the second in the lateroventral edge; in ventral view, a median tooth slightly projected forward; mesosomal dorsum with a row of four well-developed tubercles on each side (described here by pair), delimiting the dorsal part from the lateral one; promesonotum with a pair (the first one) of obtuse denticles compressed laterally and projected forward; the second and third pair are very obtuse, the most developed and delimiting the mesonotum; the posterior part of the thorax delimited by two contiguous spinose tubercles (the fourth pair), just in front of the propodeum; absence of spines from the anterior part of the propodeum, only reduced to a small protruding tubercle; lateroventral margin of the anterior part of promesonotum constituted by long, curved and conspicuous process just at the front of the P1 coxa; strong lateral promesonotal denticle at midlength of the curved process and the first pair of dorsal denticles, projected transversally; posteroventral margin of the propodeum terminated by an obtuse tooth, just below the propodeal lamella; petiolar peduncle of medium size; postpetiole broadly rounded dorsally; hind tibia with one short simple spur; head and mesosoma coarsely reticulate; Main pilosity simple and sparse in the dorsum of head and mesosoma, denser, longer and also clavate on the gaster.

Mesosoma. Slightly swollen; promesonotum and propodeum almost at the same height; promesonotal suture not visible; mesosomal dorsum with a row of four well-developed tubercles on each side (described here by pair), projected upwards and delimiting the dorsal part from the lateral one; promesonotum with a pair (the first one) of obtuse denticles compressed laterally and projected forward; the second and third pair are very obtuse, the most developed and delimiting the mesonotum; the fourth pair constituted by two contiguous spinose tubercles, positioned just in front of the metanotal suture; lateroventral margin of the anterior part of promesonotum constituted by a long, curved and conspicuous process just at the front of the P1 coxa (the unique character giving the name to the species); a very strong lateral

promesonotal denticle is present at midlength of the curved process and the first pair of dorsal denticle, projected transversally; metanotal groove conspicuous laterally, sometimes raised as a ridge for the lower half, but not clearly visible dorsally because of the constriction; absence of spines from the anterior part of the propodeum, only reduced to a protruding tubercle or a carinate bulge, splitting posteriorly into two lateral ridges and delimiting the dorsal surface of the propodeum, and whose each ridges reaches a developed propodeal spine projected slightly rearward; propodeal spiracle located high on side of propodeum, below the base of the propodeal spines but relatively distant of them; posteroventral margin of the propodeum terminated by an obtuse tooth, just below the propodeal lamella; slender legs; femur and tibia thin; tibial formula: 1.0.0; tibial spurs of foreleg pectinate.

Waist segments and gaster. Petiolar peduncle of medium-size, widening progressively rearward; petiole slightly nodulous, horse's hoof shaped, with a semi-circular dorsal crest; petiole laterally compressed, with flared dorsal surface whose crest is adorned with 2 pairs of poor successive denticulate tubercles; nodular postpetiole, short and high, twice as large as the petiole (dorsal view) and largely confined to the first gastric segment; slight but protruding sub-postpetiolar process; lateral carina in the petiole continuing along the postpetiole; ovoid gaster; gastral shoulder absent;

Pilosity and Pubescence. Standing hairs present from dorsum of body; simple standing hairs present on mandible, legs and at apex of gaster; clavate hairs present on the mesosoma (around the teeth and tubercles), waist segments, and mainly on the two first gastric segments; hairs absent of head except on mandibles and preoccipital tubercles.

Discussion. *Proatta* sp. nov. 1 is ascribed to Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. The combination of 12 antennal segments, the occipital horned tubercles, the bilobate lateral lobe and the two rows of spinose tubercles along the dorsal margin of the mesosoma justify the assignation to the genus *Proatta* Forel, 1912. It included only one extant species, *Proatta butteli* Forel, 1912, until now. We figure one current *P. butteli* specimen and one *P. sp. nov. 1* specimen for better comparisons (Fig.6). The fossil morphotype newly discovered shows numerous differences with its living relatives the main ones are as follows:

- mandibles more stout, triangular-shaped, with a right basal angle and a long masticatory margin (vs. thinner, elongate and a masticatory margin reduced in *P. butteli*); a shape of the masticatory margin greatly different from *P. butteli*, (a feature that we will compare hereunder);
- the presence of a conspicuous median carina and a median seta on the clypeus, completely absent in *P. butteli*
- a clypeus narrower, with an anterior steep and less inserted posteriorly between the frontal lobes (vs. without anterior steep and broader posteriorly in *P. butteli*)
- frontal lobes quite similar but wider in *P. sp. nov. 1*, and the two frontal carinae more distant dorsally (=frons larger) (vs. frontal lobes narrower in *P. butteli*);
- the bilobate lateral lobe located more ventrally in the head, more far from the lateral horned tubercles (vs. projected more rearward and closer to the horned tubercles in *P. butteli*)
- rows of teeth on the dorsum of the mesosoma more obtuse and compressed transversally, like spear-shaped (vs. rows of curved spines in *P. butteli*); the second pair more developed in *P. sp. nov. 1*;
- presence of a lateroventral process just above the P1 coxa in *P. sp. nov. 1*, absent in *P. butteli*;
- a protruding tubercle in the anterior part of the propodeum (vs. a contiguous pair of spines in *P. butteli*)
- a petiolar peduncle shorter ($\Delta ca. 0.70$), the petiolar node more reduced and the postpetiole longer (vs. long petiolar peduncle, petiolar node developed and postpetiole more compressed anteroposteriorly in *P. butteli*)
- gaster much reduced and smaller (vs. much longer in *P. butteli*);
- pilosity developed in *P. sp. nov. 1* with an association of simple standing hairs and clavate hairs, very conspicuous on the gaster, (vs. mostly smooth in *P. butteli* except in the apex of the gaster)

This original combination set this morphotype apart from the other co-occurring Myrmicinae ant species and especially from *P. butteli*, hence the assignment to a new morphospecies.

Mandibular structure comparison

Since the description of *P. butteli* by Forel (1912), no comments were made about mandibles. Thus, in view of the important morphological divergence, we propose here to illustrate it and compare the mandibular structure (Fig.6) between *P. sp. nov. 1* (C-E) and *P. butteli* (D-F). First, we easily observe mandibles of *P. sp. nov. 1* are much stouter, with an elongate masticatory margin, seeming even as long as the basal margin whereas mandibles of *P. butteli* are thinner,

with a masticatory margin reduced proportionally to the mandible length. The basal angle shows a right angle (vs. very rounded in *P. butteli*) and the masticatory margin is constituted by a dozen of denticles with at least 3 of them are stronger whereas the number of denticles is much more reduced (2 to 5?) in *P. butteli*. Only the apex seems quite similar, both terminated by one strong preapical and apical tooth. The mandibles of the fossil morphotype are undoubtedly different from those of *P. butteli*. The ecological implication of such a difference is discussed hereunder.

Ecological aspects

Interpretation of a putative behaviour from fossil specimens or more generally of its ecology is always a tricky issue because of lacking direct evidences and the restricted observation specific to amber. However, we have indirect hints with the morphological comparison from the closest living relatives -here *P. butteli*- and through the ecology of its same relatives. Also, syninclusions inside amber can provide further information.

The ecology of *P. butteli* was primarily mostly unknown. Forel (1912) described workers found by a sieving of a termite's nest and collected by von Buttel-Reepen from North Sumatra. He noted the morphological similarity between workers of *Proatta* and those of the New World attine ants. He presumed *P. butteli* showed morphological convergences for "cryptogamivory" but he didn't provide any explanations for his statement. Yet, He also noted that neither termites nor *Proatta* provided evidences of a fungus growing. Since Forel's notes, Moffett (1986) is the only one to have studied *P. butteli* with an ecological aspect. He made a lot of field and laboratory observations on colonies from the Singapore Botanical Gardens and in the Malay Peninsula. Several are very informative regarding the fossil morphotype and can be discussed:

1. *P. butteli* does not feed on fungi, even if fungus was found in nest, notably on inedible prey remains. This is a crucial observation showing the behavioral difference between *Proatta* and attines ants and strengthen the distant phylogenetic divergence. Unfortunately, we don't have nest's fragments of *Proatta* in Zhangpu amber (as we have for *Pheidole* - unpublished data), but there is no direct evidence such as cut leaves that could suggest a leaf-cutter ant behavior. Yet, the mandibular structure of the fossil morphotype strikingly reminds those of attines ants such as *Atta colombica* Guérin-Ménéville, 1844, a fungus grower with numerous denticles on stout mandibles.

2. *Workers scavenge for invertebrate remains and prey on live arthropods; workers search for food solitarily, foraging with a high density in the foraging area on a short distance from each nest entrance; small isopods are the most common prey, but preys also include termites,*

centipedes, cockroaches, dipterans, homopterans, lepidopterans and other ant species; larger preys were also captured by group predation. We have no case of predation for *Proatta* in Zhangpu amber but the morphological similarity between workers of both species suggests a quite similar behaviour. Also, one piece of amber revealed two workers in the same fragment, what it is not so surprising if the fossil morphospecies showed a group predation behavior and if the resin flowed near the foraging area, where the worker density tends to be high as observed by Moffett (1986). However, the fossil morphotype show stout mandibles, and their shape seem to be not so adapted for hooking prey, and even seem to be adapted for cutting leaves, what is extremely curious. XXX

3. *Workers show a modest division of labor by size: the dimorphism within worker caste is very reduced, little variations can be observed in head (head widths range from 0.51 to 0.70 mm) There is allometry between pronotal width and head width (slope= 0.48 on a double log plot, $r = 0.92$; $n= 25$) and workers of different sizes do show behavioral differences.* The fossil specimens show a small variation regarding the head widths (HW) with a range from 0.83 to 1 mm. The absolute values are much higher than *P. butteli*. We measured several *P. butteli* specimens (with photographs) and the body size range (TL) was comprised from 3.2 to 4.2 mm. *P. sp. nov.* 1 specimens show similar lengths (TL) comprised from 3.7 to 4.35 mm. Allometry XXX PW 0.67 to 0.68

4. *Workers can be divided into age classes on the basis of pigmentation: “light” workers are vivid yellow, “medium” workers are slightly duller and had a stronger orange hue, and “dark” workers are dull orange red.* The dehydration of the body by the resin provide a metallic tie to fossil specimens, which can appear brownish if rehydrated. We cannot take into account this statement for fossil specimens in amber.

5. *Most nests are near tree bases, and colonies infiltrate rotten woods, abandoned termite nests and other cavities near the surface.* This habitat could correspond to the fossil morphotype, and would explain the finding of *Proatta* in amber. If the resin flowed along a trunk, it is evident that resin have could flowed near a nest.

Regarding syninclusions, several are present in the same pieces: one larva of XXX, two mites (Astigmata?), some vegetal residues and several fragments of XXX. The inclusions represent typically what you easily find in a forest litter.

Biogeography and paleohabitat

The chemical analysis of the Middle Miocene Zhangpu amber indicates that the resin contains compounds characteristic for dammar resins produced by Dipterocarpaceae (Shi *et al.* 2014b). The Dipterocarpaceae origin of the Zhangpu amber is also corroborated by the co-occurring fossil winged fruit of dipterocarps (see Shi & Li, 2010, Shi *et al.* 2014a). All evidence suggests the presence of a tropical forest dominated by dipterocarps in the Southeast China during the Mid-Miocene Climatic Optimum (Jacques *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017). In addition, the fossil data is consistent with recent climatic analyzes: according to the coexistence approach based on the fossil floras assemblage (including leaves, fruits and seeds, pollen and wood, see methods in Mosbrugger and Utescher, 1997), the Cenozoic climatic reconstruction show that Miocene of the Southern China was rather warm and humid (see details of quantitative analyses in Yao *et al.* 2011). Thus, the fossil *P. sp. nov. 1* would have lived in a humid dipterocarp forest. It is not so surprising to find fossil of *Proatta* in association with a humid dipterocarp forest. Indeed, regarding the biogeography of its living relatives *P. butteli*, its geographical distribution (Fig.7) extends from the Southeast Asia to the Indo-Australasian region (Janicki *et al.*, 2016; Guénard *et al.*, 2017), in forests where dipterocarps are always present and sometimes dominating the canopy. Furthermore, *P. butteli* even seems to be restricted to the Australasian dipterocarp forest: in Southeast Asia the species was collected in deciduous tropical forests (dominated by Lythraceae and Dipterocarpaceae) of Laos (Jaitrong *et al.*, 2016), Thailand (Jaitrong & Nabhitabhata, 2005) and Vietnam (Eguchi *et al.* 2011; Zryanin, 2011); for Australasian region the species was found in the rainforest of Borneo, Indonesia, and Malaysia (Kishimoto-Yamada *et al.*, 2013; Malsch *et al.*, 2003). Today, no occurrence of living *Proatta* was notified from Zhangpu, Fujian or any other southern Chinese provinces. There does not seem to be any evidence of its presence in the vicinity or in the neighbouring provinces of Fujian, or even of similar latitude. Moreover, dipterocarps are also presently absent from these regions, and definitely absent from Zhangpu, which today is mainly under subtropical monsoon influences and shows subtropical evergreen broadleaved forests (Wu, 1980).

As we can notice, both fossil and current *Proatta* are associated to a humid dipterocarp environment. It is very likely that *P. sp. nov. 1* lived in a similar habitat as its living relatives, probably occupying the same ecological niche and with a close behaviour. However, a such absence of *Proatta* from Zhangpu or north localities could also be the simple result of a lack of taxonomic data about Chinese ants' diversity (B. Guénard, pers. comm., 2018). Further fieldwork campaigns and taxonomic studies about current ant species living in China will be crucial for a better understanding of the biogeographic evolution of ants and insects in general.

Thus, we could hypothesize the turn over arisen after the Miocene Climatic Optimum saw the reduction -or at least a shift down- of the tropical dipterocarp forest, and hence of the optimal life conditions of *P. sp. nov. 1*, which could explain the hypothetical current absence of *Proatta* from Southern China, and the distribution of *P. butteli* in more southern regions where tropical dipterocarp forests are well established.

5. Conclusion

Disclosure statement

The authors are not aware of any affiliations, memberships, funding, or financial holdings that might be perceived as affecting the objectivity of this manuscript.

Acknowledgements

We thank XXX. April Nobile for the photos of *P. butteli*. We also thank anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript. This work is part of the PhD project of Cédric Chény on the "Taxonomy, phylogeny, and biogeography of myrmicine ants: insight from Cenozoic fossils", which is partly supported by the Strategic Priority Research Program (B) of the Chinese Academy of Sciences (XDB26000000) and the National Natural Science Foundation of China (41572010, 41622201, 41688103) to Bo Wang.

References

- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 45, 307-370.
- Bolton, B., 1994. Identification Guide to the Ant Genera of the World. Cambridge, Massachusetts, 1-222.
- Bolton, B., 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71, 1-370.

- Eguchi, K., Bui, T.V., & Yamane, S., 2011. Generic synopsis of the Formicidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera), Part I — Myrmicinae and Pseudomyrmecinae. *Zootaxa*, 2878, 1-61.
- Emery C., 1922. Hymenoptera. Family Formicidae, subfamily Myrmicinae. In P. Wytsman (ed.), *Genera Insectorum*, Fasc. 174, V. Verteneuil and L. Desmet, Brussels, 1-397, 7 pl.
- Forel, A., 1912. Descriptions provisoires de genres, sous-genres et espèces de Formicides des Indes orientales. *Revue Suisse de Zoologie*, 20 (15), 761-774.
- Guérin-Ménéville, F.E., 1844. Iconographie du règne animal de G. Cuvier, ou représentation d'après nature de l'une des espèces les plus remarquables, et souvent non encore figurées, de chaque genre d'animaux. *Insectes*. Paris: J. B. Baillière, 1-576.
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. *California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology*, 28, 1-31.
- Hita Garcia, F., Fisher, B.L., 2015. Taxonomy of the hyper-diverse ant genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) – first record of the *T. setigerum* species group and additions to the Malagasy species groups with an updated illustrated identification key. *Zookeys*, 512, 121-153. <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.512.9860>
- Hita Garcia, F., Mbanyana, N., Audisio, T.L., Alpert, G.D., 2017. Taxonomy of the ant genus *Nesomyrmex* Wheeler (Formicidae, Myrmicinae) in the Afrotropical region, with a review of current species groups and description of a new species of the *N. angulatus* group from Mozambique. *Eur. J. Taxon.* 258, 1-31. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.258>
- Ho, K., Chen, J., Lo, C., Zhao, H., 2003. 40Ar-39Ar dating and geochemical characteristics of late Cenozoic basaltic rocks from the Zhejiang-Fujian region, SE China: eruption ages, magma evolution and petrogenesis. *Chem. Geol.*, 197, 287-318. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(02\)00399-6](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(02)00399-6).
- Jacques, F.M.B., Shi, G., Su, T., & Zhou, Z., 2015. A tropical forest of the middle Miocene of Fujian (SE China) reveals Sino-Indian biogeographic affinities. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 216, 76-91.

- Jaitrong, W., Nabhitabhata, J., 2005. A list of known ant species of Thailand (Formicidae: Hymenoptera). *The Thailand Natural History Museum Journal*, 1 (1), 9-54.
- Jaitrong, W., Guénard, B., Economo, E.P., Buddhakala, N., & Yamane, S., 2016. A checklist of known ant species of Laos (Hymenoptera: Formicidae). *Asian Myrmecology*, 8, 17-48.
- Kishimoto-Yamada, K., Hyodo, F., Matsuoka, M., Hashimoto, Y., Kon, M., Ochi, T., Yamane, S., Ishii, R., & Itioka, T. (2013). Effects of remnant primary forests on ant and dung beetle species diversity in a secondary forest in Sarawak, Malaysia. *Journal of insect conservation*, 17 (3), 591-605.
- Latreille, P.A., 1809. Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata [Tomus Quartus et Ultimas]. Koenig, Paris, 1-399.
- Lepeletier de Saint-Fargeau, A.L.M., 1835. Histoire Naturelle des Insectes – Hyménoptères – Tome premier (1836). Paris, 1-547.
- Malsch, A.K., Rosciszewski, K., Maschwitz, U., 2003. The ant species richness and diversity of a primary lowland rain forest, the Pasoh Forest Reserve, West-Malaysia. In: Okuda, T., Manokaran, N., Matsumota, Y., Niiyama, K., Thomas, S.C., Ashton, P.S. (eds) Pasoh: Ecology of a lowland rainforest in Southeast Asia, 348-373.
- Moffett, M.W., 1986. Behavior of the group-predatory ant *Proatta butteli* (Hymenoptera: Formicidae): An old world relative of the attine ants. *Insectes Sociaux*, 33 (4), 444-457.
- Rigato, F., 1994. *Dacatria templaris* gen. n., sp. n. A new myrmicine ant from the Republic of Korea (Hymenoptera, Formicidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 41 (1), 155-162.
- Shi, G., Li, H., 2010. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 599-606. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.08.001>.
- Shi, G., Jacques, F.M.B., Li, H., 2014a. Winged fruits of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Miocene of Southeast China: Evidence for the northward extension of dipterocarps during the Mid-Miocene Climatic Optimum. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 200, 97-107.
- Shi, G., Dutta, S., Paul, S., Wang, B., Jacques, F.M.B., 2014b. Terpenoid compositions and botanical origins of Late Cretaceous and Miocene amber from China. *PLoS one*, 9 (10), 1-8.

- Wang, Z., Sun, B., Jin, P., Deng, P., Chen, J., & Sun, F., 2017. A new species of *Macaranga* from the middle Miocene of Fujian, China and its significance. *Historical Biology*, 29 (6), 743-754. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1236374>
- Wang, Z., Sun, F., Xie, S., Wang, J., Li, Y., Dong, J., Sun, M., & Sun, B., 2018. A new species of *Garcinia* (Clusiaceae) from the middle Miocene of Fujian, China, and a phytogeographic analysis. *Geological Journal*, 1-14.
- Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L., Schultz, T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Entomol.* 40, 61–81. <https://doi.org/10.1111/syen.12090>
- Wheeler, G.C., Wheeler, J., 1985. The larva of *Proatta* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, 92, 447-450.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113, 1-201.
- Wu, Z., 1980. The Vegetation of China. Beijing: Science Press. [In Chinese].
- Yao, Y.F., Bruch, A.A., Mosbrugger, V., & Li, C.S., 2011. Quantitative reconstruction of Miocene climate patterns and evolution in Southern China based on plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304 (3-4), 291–307.
- Zheng, Y., 1984. Marginipollis (Lecythidaceae) from the upper Tertiary Fotan group in southern Fujian. *Acta Palaeontol. Sin.*, 23, 764–767 (in Chinese with English abstract).
- Zheng, Y., Wang, W., 1994. Sequence of Miocene Fotan group in SE Fujian and its palynoassemblages. *Acta Palaeontol. Sin.*, 33, 200–216 (in Chinese with English abstract).
- Zheng, D., Shi, G., Hemming, S.R., Zhang, H., Wang, W., Wang, B., & Chang, S.C., 2019. Age constraints on a Neogene tropical rainforest in China and its relation to the Middle Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 518, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.019>
- Zryanin, V.A., 2011. Analysis of the Local Ant Fauna (Hymenoptera, Formicidae) in Southern Vietnam. *Entomological Review*, 91, 2, 198–211.

Figure captions

Fig. 1. Schematic line drawings of a *Proatta* myrmicine ant, illustrating the measurements used in this study. A. Body in profile view. B. Head in full face view. C. Mesosoma in dorsal view. D. Petiole and postpetiole in dorsal view. Illustrations : A, B, C. Chény ; C, D modified from Hita Garcia et al., 2017.

Fig. 2. Photograph (A) of holotype worker (xxx) of *Proatta* sp. nov. 1 from Miocene Zhangpu amber, and line drawing (B). Scale bar: 0.25 mm. Illustrations : C. Chény.

Fig. 3. Photographs of paratypes workers: xxx A B C D E. Scale bar: xxx. Illustrations : C. Chény.

Fig. 4. Photographs of holotype worker (xxx) (A), paratype worker (C) and corresponding line drawings (B-D), in dorso-frontal view. Scale bar: 0.25 mm. Illustrations: C. Chény.

Fig. 5. Detailed structure of the mesosoma of *Proatta* sp. nov. 1. Photograph of paratype worker (xxx) (A), and corresponding line drawing (B). Scale bar: 0.25 mm. Illustrations: C. Chény.

Fig. 6. Morphological comparison between *Proatta* sp. nov. 1 (A, C, E) and the extant *P. butteli* (B, D, F). Photograph of *Proatta* sp. nov. 1, right lateral view (A), and *P. butteli*, left lateral view (B). Mandibular structure comparison: *Proatta* sp. nov. 1, paratype NIGPxxx (C) and corresponding line drawing (E); *Proatta butteli*, no statut? CASENTxxx (D) and corresponding line drawing (F). Scale bar: A-F: 0.1 mm; G-H: 0.5 mm. Illustrations: A, C, E, F, C. Chény (NIGP); B, D, xxx (xxx).

Fig. 7. Biogeographic distribution of *P. butteli* in the southeast Asia. Light green color corresponds to areas where the presence of the species is verified. The presence of the species is suspected in the south Chinese provinces but not confirmed yet.

Légende des figures

Fig. 1. Schéma général d'une fourmi myrmicine du genre *Proatta*, avec indication des mesures utilisées pour l'étude. A. Corps en vue latérale. B. Tête en vue de face. C. Mésosome en vue dorsale. D. Pétiole et post-pétiole en vue dorsale. Illustrations : A, B, C. Chény ; C, D, modifiées d'après Hita Garcia et al., 2017

Fig. 2. Photographie (A) de l'holotype (xxx) de *Proatta* sp. nov. 1, dans l'ambre miocène de Zhangpu, et dessin anatomique associé (B). Barre d'échelle (A, B) : 0,25 mm. Illustrations : C. Chény.

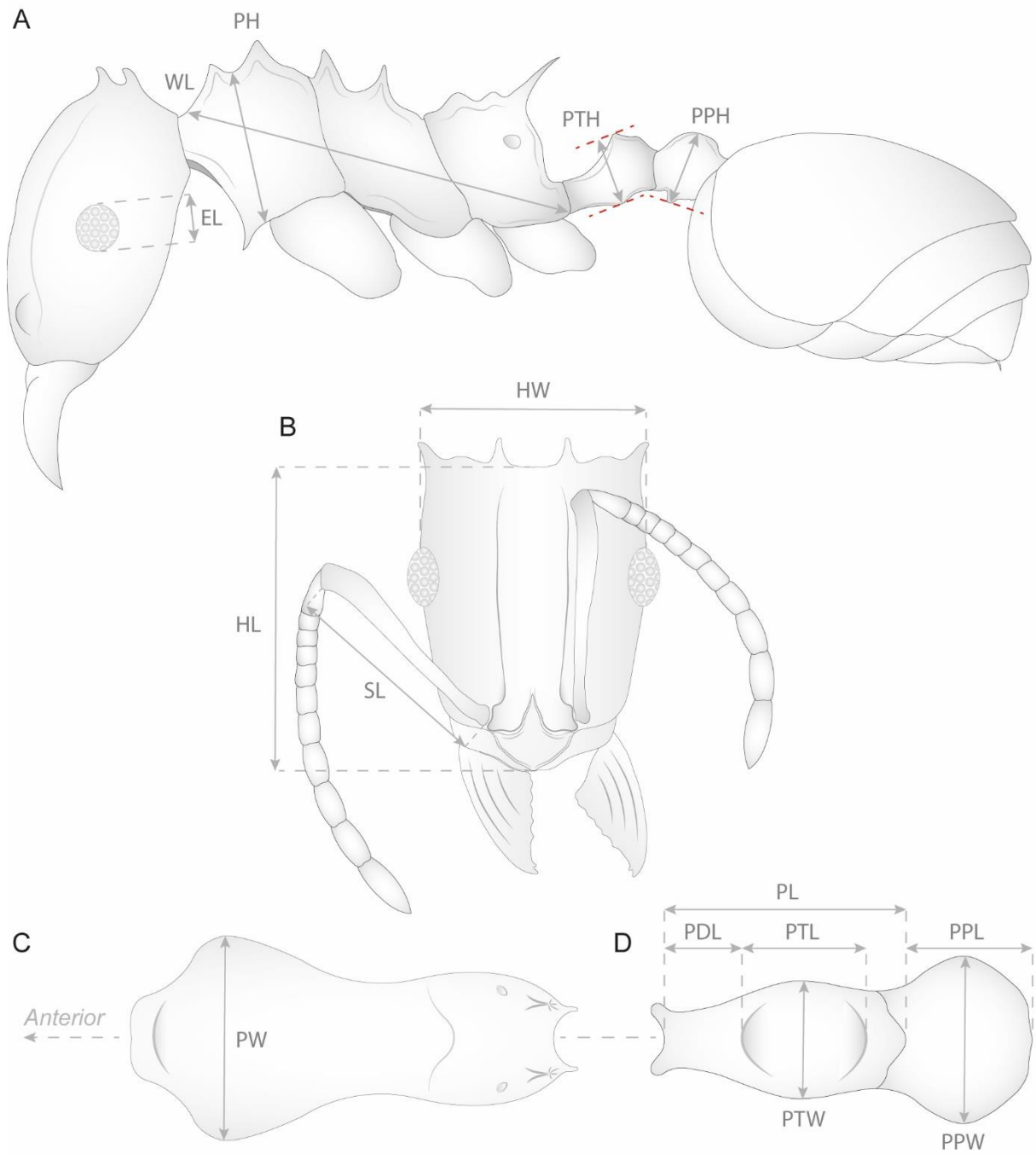
Fig. 3. Photographies des ouvrières paratypes : xxx A B C D E. Barre d'échelle : xxx. Illustrations : C. Chény.

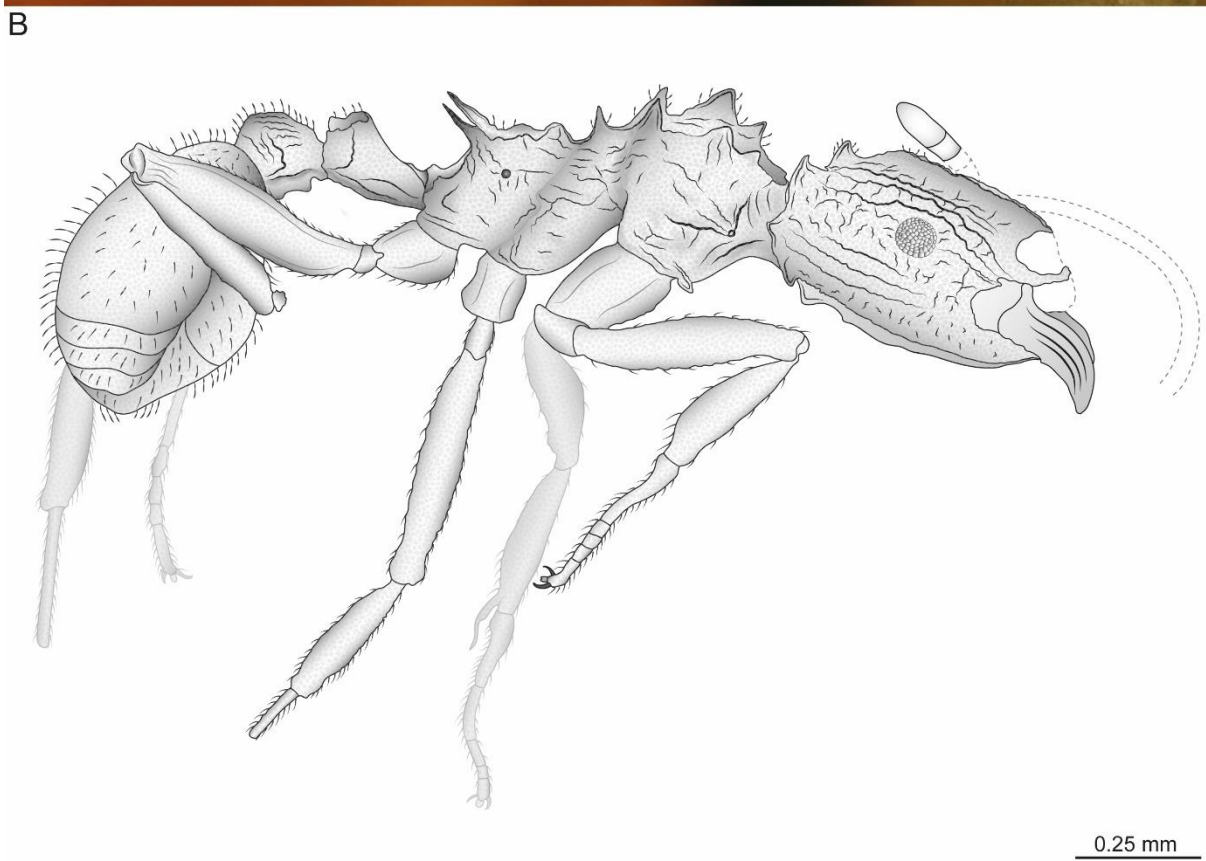
Fig. 4. Photographies de l'holotype (xxx) (A), du paratype xxx (C), et dessins anatomiques correspondants (B-D), en vue dorso-frontale. Barre d'échelle : 0,25 mm. Illustrations : C. Chény.

Fig. 5. Structure détaillée du mésosome de *Proatta* sp. nov. 1. Photographie de l'ouvrière paratype (xxx) (A), et dessin anatomique correspondant (B). Barre d'échelle : 0,25 mm. Illustrations : C. Chény.

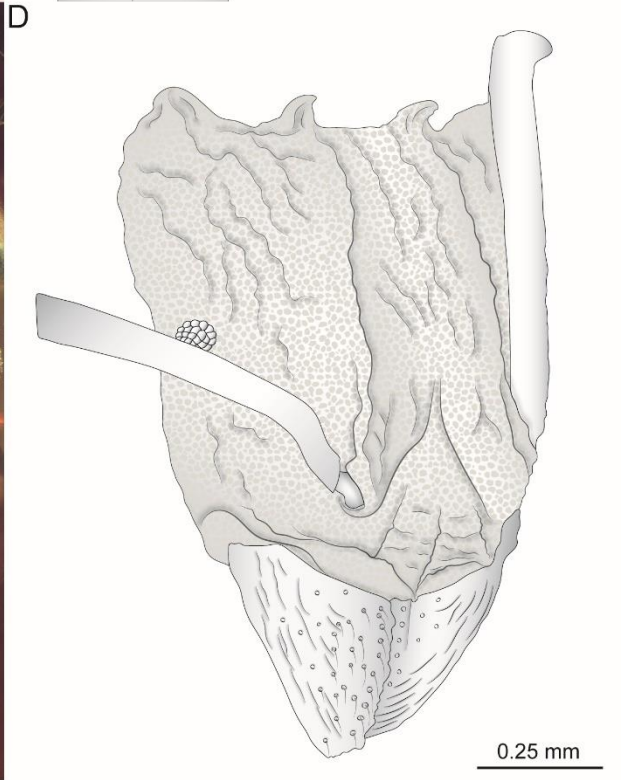
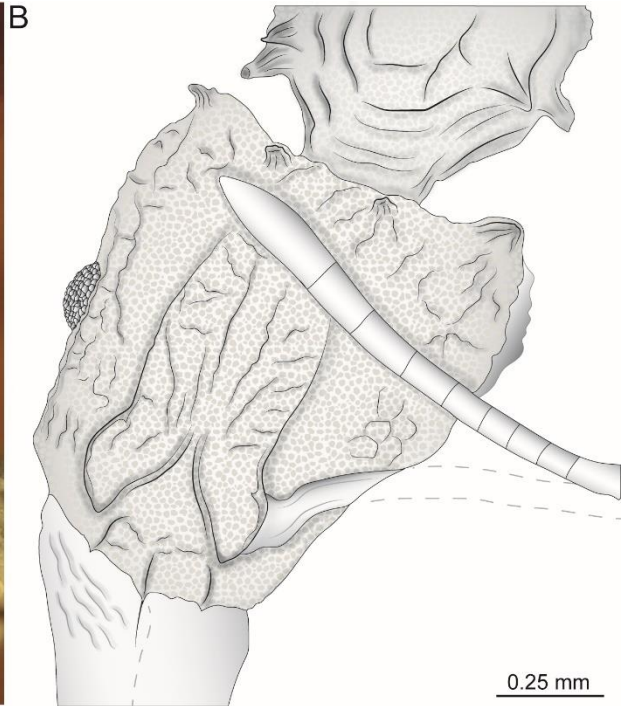
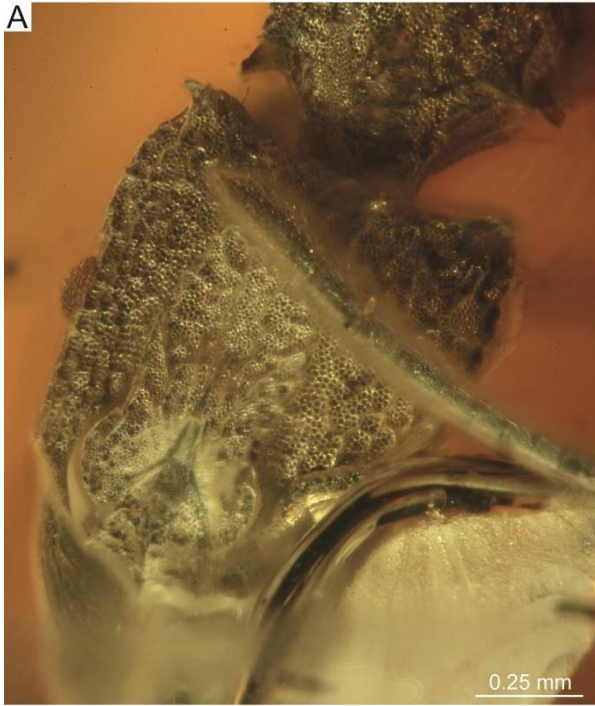
Fig. 6. Comparaison morphologique de *Proatta* sp. nov. 1 (A, C, E) et de l'espèce actuelle *P. butteli* (B, D, F). Photographie de *Proatta* sp. nov. 1, vue latérale droite (A), et *P. butteli*, vue latérale gauche (B). Comparaison de la structure mandibulaire : *Proatta* sp. nov. 1, paratype NIGPxxx (C) et dessin anatomique correspondant (E) ; *Proatta butteli*, sans statut ? CASENTxxx (D) et dessin anatomique correspondant (F). Barre d'échelle : A-F : 0,1 mm ; G-H : 0,5 mm. Illustrations : A, C, E, F, C. Chény (NIGP); B, D, xxx (xxx)

Fig. 7. Répartition biogéographique de *P. butteli* sur le continent sud-est asiatique. La présence de l'espèce a été vérifiée dans les régions figurées en vert clair. L'espèce est suspectée d'être présente dans les provinces du sud de la Chine mais celle-ci n'a pas encore été confirmée. Illustration : C. Chény. Données : © antmaps.org.





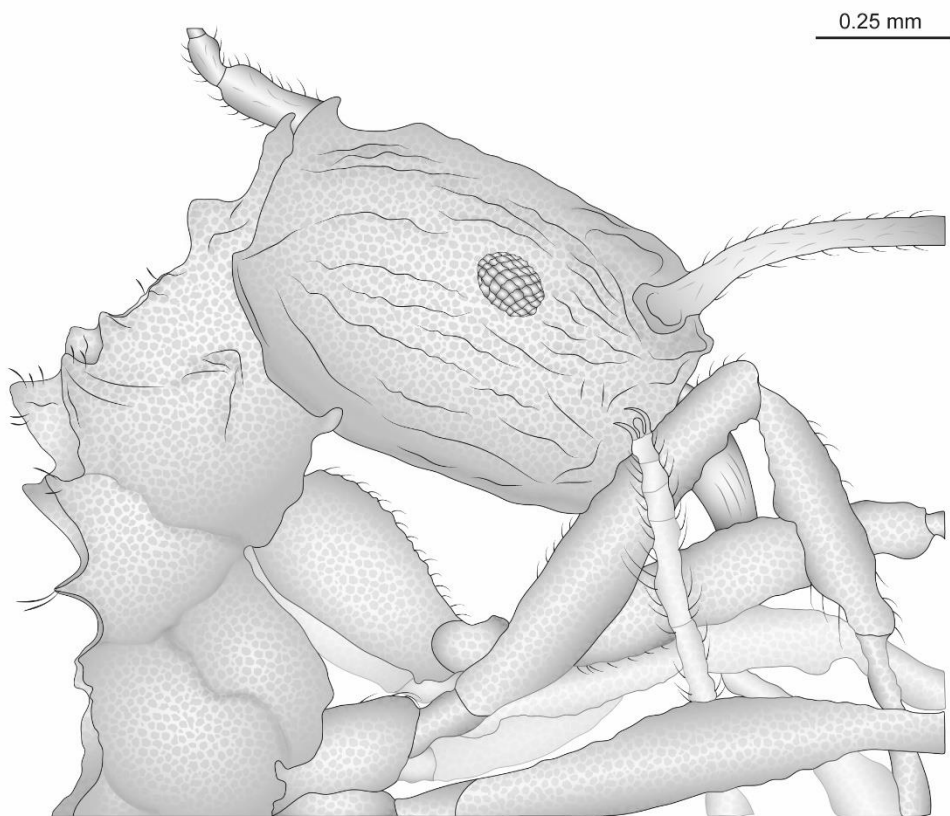


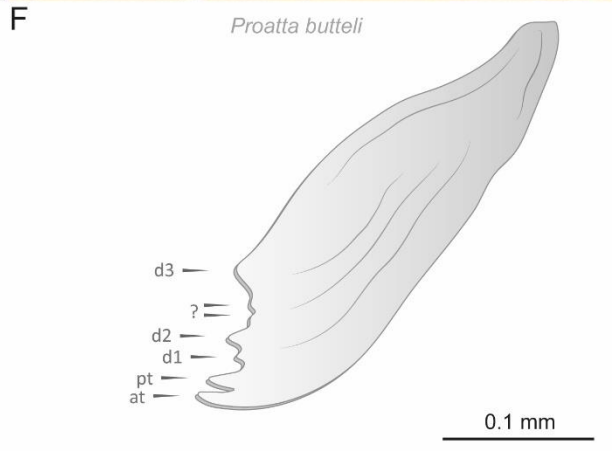
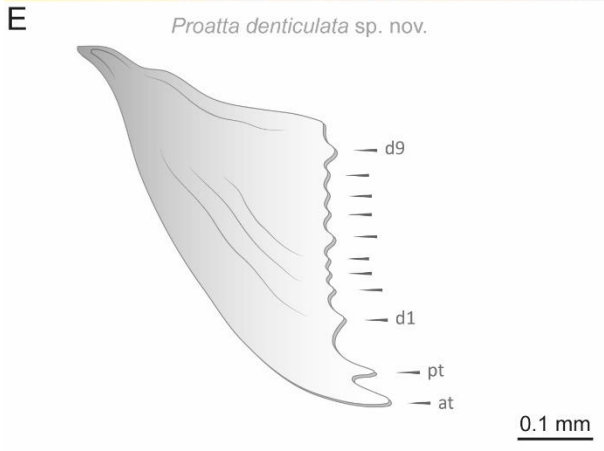
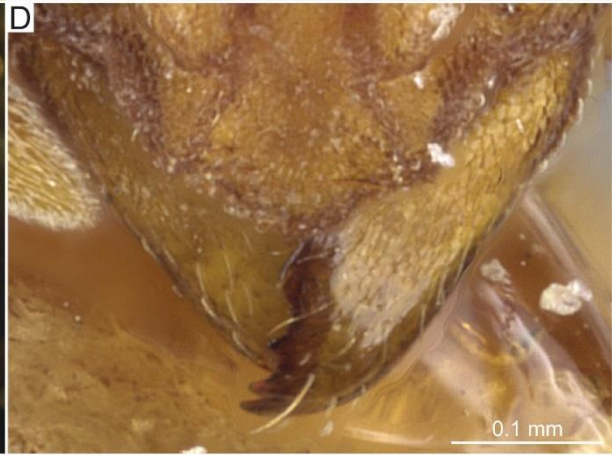
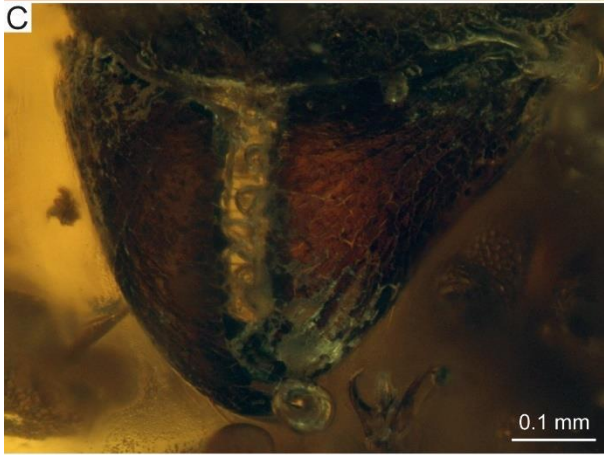


A



B







Annexe B

Section B7 - Lordomyrma

First fossil record of the myrmicine ant *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) in the Miocene Zhangpu amber of China: phylogenetic and biogeographic implications.

Première occurrence fossile d'une fourmi myrmicine *Lordomyrma* (Hymenoptera : Formicidae) dans l'ambre de Zhangpu du Miocène de Chine : implications phylogénétiques et biogéographiques.

Cédric Chény^{1,2}, Bo Wang¹, Vincent Perrichot^{2,*}

¹State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China.

²Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes - UMR 6118, 35000 Rennes, France.

*Correspondence: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr

ABSTRACT

Lordomyrma Emery, 1897, represents a small but well diversified myrmicine ant genus with 34 current species distributed irregularly in the tropical Australasian province. Its biogeographic origin is uncertain but a consensual hypothesis suggests a basal lineage originate from mainland Asia, then it would have spread out over Australasia. The first fossil occurrence of *Lordomyrma* is reported in this paper. The morphospecies *L.* sp. nov. 1 from Zhangpu amber in the SE of China (Langhian, Miocene) is described and compared with its living relatives for each bioregion. The new morphotype share a strong morphological affinity with the Philippine species *L. idianale* and *L. reticulata*, but even more with the Vietnamese *L. hmong* and the Japanese *L. azumai*. The typical conformation of *L. azumai* is found through its morphology, which suggests these characters are typically “ancestral” and could be representative of a basal lineage. The presence of a *Lordomyrma* species *stricto sensu* in China during the Miocene, corroborates a putative mainland Asian origin, and a subsequent colonization of the Australasian regions. According to the geological history of SE Asia, the hypothesis of a dispersal model by short or long-distance island hopping is dubious. Besides, its supposed absence from Taiwan, Yaeyama - Okinawa Islands, and Luzon Arc contradicts, by now, such a

dispersal model. The hypothesis of a secondary colonization between the Miocene and the Late Pliocene through the “Vietnamese plate” is not inconsistent with the apparition dating of *Lordomyrma*. The new fossil morphotype *L. sp. nov. 1* would be a representant of a basal lineage from which Japanese, Vietnamese and Melanesian taxa derived thereafter, at least from the Middle Miocene.

Key words: Formicidae, Myrmicinae, Lordomyrma, Miocene, Zhangpu amber

RÉSUMÉ

Lordomyrma Emery, 1897, constitue un petit genre de fourmis myrmicines plutôt bien diversifiées avec 34 espèces actuelles distribuées de manière irrégulière dans la province australasienne. Son origine biogéographique reste incertaine mais une hypothèse communément admise suggère qu’une lignée basale soit originaire du continent asiatique, laquelle aurait par la suite colonisée les autres régions. La première occurrence fossile de *Lordomyrma* est présentée dans ce manuscrit. La morphoespèce *L. sp. nov. 1* provenant de l’ambre de Zhangpu du sud-est chinois (Langhien, Miocène) est ici décrite et comparée à ses représentants actuels pour chaque biorégion. Le nouveau morphotype partage une affinité morphologique étroite avec les espèces philippines *L. idianale* et *L. reticulata*, et plus encore avec l’espèce vietnamienne *L. hmong* et japonaise *L. azumai*. La conformation typique de *L. azumai* se retrouve à travers sa morphologie, ce qui suggère que ces caractères sont typiquement « ancestraux » et pourrait être représentatif d’une lignée basale. La présence de *Lordomyrma stricto sensu* dans le Miocène de Chine corrobore une origine continentale asiatique supposée, et une colonisation consécutive des régions australasiennes. D’après les données géologiques du sud-est asiatique, l’hypothèse d’un mode de dispersion d’île en île, à courte ou longue distance, est douteuse. D’ailleurs, son absence supposée de Taiwan, des îles Yaeyama – Okinawa et de l’arc Luzon, infirme pour l’instant un tel mode de dispersion. L’hypothèse d’une colonisation ultérieure, entre le Miocène et le Pliocène, à travers le « plateau vietnamien » n’est pas incohérent avec l’âge d’apparition supposé du genre. Le nouveau morphotype fossile *L. sp. nov. 1* pourrait être un représentant d’une lignée basale duquel les taxons japonais, vietnamiens et mélanésiens ont dérivé par la suite, au moins à partir du Miocène Moyen.

Mot clés : Formicidae, Myrmicinae, Lordomyrma, Miocène, ambre de Zhangpu

Introduction

The genus *Lordomyrma* Emery, 1897, represents a large radiation of pretty sculptured myrmicine ants (Hymenoptera Formicidae) distributed in the Oriental and Australasian regions. Until now, 34 current species have been described from these provinces and dozens of species still remain to be described (Table 1) (Sarnat, 2006; Taylor, 2009). Most of them can be found in the tropical rain forest of Southeast Asia (e.g. Philippines, Borneo, Vietnam) (Lucky & Sarnat, 2008) and Melanesia (e.g. New Guinea, Fiji) (Sarnat, 2006). Numerous aspects of its biology are quite well known but the natural history of the group still needs to be clarified. Although the genus is not hyper diversified - if we compare it to huge myrmicine genera as *Carebara* or *Strumigenys* - still this one is enough morphologically diverse to make difficult the establishment of valid diagnostic characters and the estimates of the morphological limits. Taylor (2009) stated that the genus was the result of several [*separate congeneric evolutionary radiations*] which would have occurred in the Australasian region. Consequently, the genus would be morphologically diverse and difficult to define. The hurdle was well illustrated by the recent phylogenetic analyses: although seeming counterintuitive regarding the morphology, the reassignment of *L. bhutanensis* (Baroni Urbani, 1977) and *L. sinensis* (Ma, Xu, Makio & DuBois, 2007) from the genus *Stenamamma* to *Lordomyrma* by Branstetter (2009) was corroborated by both cladistic and molecular analyses. These two species represented therefore the first named species of *Lordomyrma* known from mainland Asia. Then, Lucky & Sarnat (2010) highlighted that the previous concept of *Lordomyrma* would be paraphyletic with respect to New Guinea Highlands endemic nominal genus *Ancyridris*, as suggested by Taylor (2009). Their analyses also indicated *L. bhutanensis*, the Solomon Islands species *L. epinotalis* (Mann, 1919), and a part of Australian species (*L. AU02*) constituted phylogenetically the most distant group inside the genus *Lordomyrma*. By these same authors, the origination of the stem group of *Lordomyrma lato sensu* (= with *L. bhutanensis* and *L. epinotalis*) and *stricto sensu* (= without *L. bhutanensis* and *L. epinotalis*) is estimated to *ca.* 44 Ma (95% HPD with lower and upper bounds 58.5–30.0 Ma) and 24.4 Ma (95% HPD 33.4–15.8 Ma) respectively. According to their biogeographic dispersion model, Lucky & Sarnat (2010) supposed the genus *Lordomyrma* probably originated in mainland Asia with subsequent colonization of Australia and the Pacific. The divergence of the insular lineages from mainland China congeners would have occurred *ca.* 26.5 Ma (95% HPD 36.1–16.7 Ma). The Melanesian *Lordomyrma (stricto sensu)* lineage would have emerged *ca.* 17 Ma (95% HPD 20.5–9.0 Ma). Yet, as the fossil record remained empty, the hypothesis of the biogeographic origin of the group was really tricky. We recently

found, however, a unique specimen of myrmicine ant preserved in the Miocene Zhangpu amber (China), which showing the typical characters of the genus. This finding would constitute the first fossil occurrence for *Lordomyrma* and provides interesting indications regarding its biogeographic history. Zhangpu amber, found in the Fujian province (SE of China), is dated from Langhian (*ca.* 15 Ma) in the Middle Miocene. This first fossil occurrence from the Southeast Asia could support the hypothesis of an Asian origin suggested by Lucky & Sarnat (2010). This paper focuses on the description of the new fossil morphospecies and its morphological comparison with its living relatives for each biogeographic province. We discuss about its closest morphological affinities among the *Lordomyrma* species, and the biogeographic origin's hypothesis. A putative ecology is also discussed, based on the living relatives.

***Lordomyrma* taxonomic overview**

The taxonomic history of the genus is summarized by Bolton (2003). Taylor (2009) proposed the latest checklist of synonymy and the generic diagnosis. Specific identification keys are available for India (see Bharti & Ali, 2013) and Fiji (see Sarnat, 2006; Sarnat & Economo, 2012). Australian species were reviewed by Shattuck (1999). The sting structure was studied by Kugler (1997). The reassignment of *L. bhutanensis* (Baroni Urbani, 1977) and *L. sinensis* (Ma, Xu, Makio & DuBois, 2007) from the genus *Stenammina* by Branstetter (2009) constituted the first named species of *Lordomyrma* known from mainland Asia. More recently, *L. lakshmi* and *L. hmong* Taylor, 2012 constituted the first biogeographic occurrence of *Lordomyrma* from India and Vietnam respectively.

2. Material and methods

2.1. Origin and age of Zhangpu amber

The new taxon is based on a unique specimen found in Zhangpu amber from Qianting Town (24°16'03" N, 117°59'01" E) in Zhangpu County (Fujian province, SE China). The collection is housed at the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (Jiangsu, China). The sediments in which amber was deposited, are comprised in the Fotan Group, a geological unit mainly distributed along the Fujian coastal areas. This formation is constituted of sedimentary rocks alternating with interbedded three layers of basaltic rocks resulting of several episodes of volcanic activity during the Neogene (for details see Zheng, 1984; Zheng & Wang, 1994). The sedimentary part comprises conglomerate rocks with sandstones, mudstones, lignite and

diatomite. The amber is preserved in the blue-grey sandy mudstone, or sometimes directly on the lignified wood. The colour is typically brownish red and generally dark.

The Fotan Group firstly yielded an abundant and well-preserved paleobotanic material such as plant leaves and fruit fossils including Clusiaceae (Wang et al. 2018), Dipterocarpaceae (Shi & Li 2010; Shi et al. 2014) and Euphorbiaceae (Wang et al. 2017).

Zhangpu amber and the paleoflora associated are dated to Langhian in the Middle Miocene by radiometric dating ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) of the basaltic rocks under- and overlying the fossiliferous layers. The lower and upper basaltic layers was dated from -14.8 ± 0.6 Ma (Ho et al., 2003) to -14.7 ± 0.4 Ma (Zheng et al., 2019) respectively. These dating sustains the first previous estimated age based on the palynological assemblage (Zheng & Wang, 1994).

2.2. Zhangpu amber biodiversity

Renowned for its rich paleoflora including leaves and fruits of dipterocarp trees (Shi et al., 2014; Jacques et al., 2015; Wang et al., 2017), the outcrop recently yielded fossiliferous amber in the co-occurring sedimentary layers (Zheng et al. 2019) and preliminary studies revealed a considerable paleoentomofauna. With a major part of Diptera (50%), Hymenoptera is the second richest group (24%) followed by Coleoptera (8%) and Hemiptera (7%) (Wang et al. 2019). An outstanding ant fauna constitutes the most diversified group inside hymenopterans, with already more than one thousand individuals. Among them, Dolichoderinae (9%), Ponerinae (8%), and Formicinae (6%) are well represented but Myrmicinae are prevalent with 65% of the total ants. Myrmicine ants are by far the most abundant group (with ~ 650 ind.), but also the most diversified with more than 35 new fossil species. Numerous occurrences are the first fossil records of current genera, such as *Cardiocondyla*, *Gauromyrmex*, *Lophomyrmex*, *Lordomyrma*, or *Proatta*.

2.3. Preparation and study of the material

The ant is remarkably well preserved even though not complete. The dorsal part of the postpetiole and the gaster is missing but the ventral part is intact or at least impressed in the amber. It is preserved in a light-yellow amber without syninclusions. The amber piece was polished to remove the opaque weathered surface with a grinder polisher (Buehler EcoMet 30) by using a very thin silicon carbide sanding paper (grit size = 7000) because of the uncomplete polymerization of the resin. The piece was embedded with cedar oil between microscopic slides, and immersed in 60–70% glucose solutions to minimize light scattering during the image capture.

Observations, measurements, and photographs were made using a Zeiss Axio Zoom.V16 stereomicroscope. Helicon Focus 6.7 software was used to build composite images from a series of photographs taken at different focal planes. The brightness, contrast and color balance were adjusted by using Adobe Photoshop CC 2017. Illustrations and plates were executed with Adobe Illustrator CC 2015. Images and specimen data will be available on AntWeb (<http://www.antweb.org>) upon publication of the present manuscript.

2.4. Terminology & Measurements

General terminology for ant morphology is based on Bolton (1982, 1994), and we follow Wilson (1955) and Harris (1979) for the description of degrees of inclination of pilosity and surface sculpturing respectively. Measurements and indices are presented as minimum and maximum values with arithmetic means in parentheses, and all measurements are expressed in mm to two decimal places. The measurements and indices (whose acronyms are listed below) used in this study, follow Hita Garcia & Fisher (2015) and Hita Garcia et al. (2017).

The measurements and indices are used as followed:

APE = Angle of Promesonotal Elevation: angle between the straight line approximating the posterodorsal mesosomal profile (extending from the highest point of elevation of the promesonotum across the dorsal profile of the propodeum) and the straight line across the aligned lateroventral margins of the meso- and meta-episternites, crossing the coxal insertions, in lateral view (we follow here Shattuck, 2011 and Taylor, 2012).

GW = maximum width of gaster, measured in dorsal view (we follow here Taylor, 2012).

HW = Head width: maximum head width measured directly behind the eyes in full-face view (across the eyes if protrusive, otherwise at widest point behind the eyes).

PW = Pronotal width: maximum width of the pronotum measured in dorsal view (including humeral tubercles when protrusive).

WL = Weber's length: diagonal length of the mesosoma in lateral view from the anterior-most point of pronotal slope (excluding the collar) to the posteriormost extension of propodeal lobes.

TL = Total body length: maximum length of the body (excluding the mandibles and the sting) measured in lateral view. $TL = HL + WL + PL + PPL + \text{gaster length}$.

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta Linnaeus, 1758

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Family Formicidae Latreille, 1809

Subfamily Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835

Genus *Lordomyrma* Emery, 1897

= *Prodicroaspis* Emery, 1914: 414. Type species (by monotypy): *P. sarasini* Emery, 1914: 414 (Mt Ignambi, New Caledonia) – junior synonym of *Lordomyrma*, Bolton, 1994: 106.

= *Promeranoplus* Emery, 1914: 412. Type species (by monotypy): *P. rouxi* Emery, 1914: 413 (Tchalabel, New Caledonia) – junior synonym of *Lordomyrma*, Bolton, 1994: 106.

[provisional?] = *Ancyridris* Wheeler, 1935. Type species (by monotypy): *A. polyrhachioides* Wheeler, 1935: 2 (Mt Misim, Papua New Guinea) – junior synonym of *Lordomyrma*, Bolton, 1994: 106.

Type species. *Lordomyrma furcifera* Emery, 1897: 591 (Lemien, Papua New Guinea), by subsequent designation of Wheeler, 1911.

Type locality. New Guinea.

Generic diagnosis remark

Lordomyrma is assigned to tribe Stenammini, as diagnosed by Bolton (2003: 58). It is characterized by 12-segmented antennae, triangular mandibles with seven or more teeth decreasing in size from apex to base, a bicarinate clypeus and elongate frontal carinae, developed propodeal spines, and a simple sting with straight apex (Bolton, 1994; Taylor, 2009). This definition, however, does not encompass all described species within the genus nor it does not exclude taxa belonging to morphologically similar genera. As a result, assigning species to *Lordomyrma* remains difficult, and numerous taxa related the genus await to be clarified (Shattuck, 1999; Branstetter, 2009; Taylor, 2009). A notorious example is the case of *L. bhutanensis* and *L. sinensis* (transferred from *Stenamma* to *Lordomyrma* by Branstetter (2009)) which don't show the diagnostic *Lordomyrma* characters. As Taylor (2009) stated it, compared to most species of *Lordomyrma*, *L. bhutanensis* and *L. sinensis* seemed morphologically abnormal, illustrating the need to reassess the generic diagnose.

Lordomyrma sp. nov. 1.

(Fig. 1)

Type material. Holotype NIGP xxx 30193 (worker), deposited in the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (NIGP), Chinese Academy of Sciences.

Type locality and horizon. Qianting Town (24°16'03" N, 117°59'01" E), Zhangpu County, Fujian Province, Southeast China, Langhian (*ca.* 14,5–14,7 Ma), Middle Miocene.

Etymology. The specific epithet refers to *L. azumai* (Santschi, 1941), which is the closest morphological species of the fossil morphospecies inside its living relatives.

Material compared. On high-resolution photographs: xxx pinned workers.

Holotypes (x): xxxx; xxx (location) Syntypes (x): xxx; xxx (location). No status (x): xxx; xxx (location).

Diagnosis. Worker. With characters of the Myrmicinae, plus the following unique combination of characters distinguishing it from all the *Lordomyrma* member species: frontal lobes well-developed (antennal sockets partially concealed); antennal scrobes and foveae present; antennal scrobe deep, surrounded dorsally by frontal carina and ventrally by genal carina; ocelli absent; antenna 12-segmented, with antennal funiculus clavate but without delineation of a distinct defined club; clypeus triangular-shaped, largely inserted anteriorly between frontal lobes; anterior margin of clypeus without an unpaired long seta at the midpoint but a short paired setae; median anterior part of clypeus forming a steep slope with a slight longitudinal median carinae and joining the median part of clypeus, elevated, and constituted by two longitudinal subparallel carinae on each side; mandible triangular; palpal formula unknown; masticatory margin curved, with 9 teeth regularly arranged and decreasing in size from apex to base; promesonotum slightly swollen, a little more elevated above anterior border of propodeal dorsum in lateral view; angulate humeri; promesonotal suture absent dorsally; metanotal groove distinct dorsally; propodeal spine of medium size; propodeal lobes developed, triangular and expanding posterodorsad; tibial formula: 1.0.0; tibial spurs of foreleg pectinate; petiolar peduncle short; petiole and postpetiole nodulous, with slight but protruding subpostpetiolar process; ovoid gaster; gastral shoulder absent; first gastral tergite and sternite expanded, comprising a large part of gaster; pilosity dense, with hairs curved and tapering from dorsum of body; head, mesosoma and waist segments dorsally and laterally areolate-rugose; frons longitudinally striate-rugose, becoming progressively areolate-rugose approaching the occipital margin; propodeum less coarsely rugose, with transverse striae on dorsum.

Measurements (in mm) and indices.

TL 3.3; HW 0.63; GW 0.6-0.8?; PW 0.50; WL 0.96.

Description. Worker.

Head. Head in full-face view subrectangular; eye oval, medium sized, located dorsolaterally in the middle of the head capsule; antenna 12-segmented, with antennal funiculus clavate but without delineation of a distinct defined club; scape curved medially, widening distally; the 3 apical funiculi progressively longer than those preceding them, thus tantamount to define a 3-segmented club; frontal lobe large; antennal scrobe deep, surrounded dorsally by frontal carina and ventrally by genal carina; transversal striae inside the antennal scrobes; posteroventral face of head laterally margined by a carina; clypeus smooth; median anterior part of clypeus forming a steep slope with a slight longitudinal median carinae and joining the median part of clypeus, elevated, and constituted by two longitudinal subparallel carinae on each side; posteromedian part of clypeus relatively narrowly inserted between frontal lobes; frontal lobes developed, partially concealing the antennal insertion; palpal formula unknown; mandible triangular, somewhat irregularly longitudinally striate; masticatory margin curved, with 9 teeth regularly arranged and decreasing in size from apex to base.

Mesosoma. Promesonotum slightly swollen, a little more elevated above anterior border of propodeal dorsum in lateral view; angulate humeri, conspicuous in dorsal view; promesonotal suture absent dorsally; metanotal groove distinct dorsally; propodeal spine of medium size, and relatively broad; propodeal lobes developed, triangular and expanding posterodorsad; tibial formula: 1.0.0; tibial spurs of foreleg pectinate.

Waist segments and gaster. Petiolar peduncle relatively short; petiole nodulous, moderately elevated but higher than long; postpetiole nodulous, with slight but protruding sub-postpetiolar process; ovoid gaster; gastral shoulder absent; first gastral tergite and sternite expanded, comprising a large part of gaster.

Pilosity and Pubescence. Pilosity dense, with hairs curved and tapering from dorsum of body.

Ornamentation. Head, mesosoma and waist segments dorsally and laterally areolate-rugose; frons longitudinally striate-rugose, the striae more-or-less reticulate at the sides and becoming progressively areolate-rugose approaching the occipital margin; propodeum less coarsely rugose, with transverse striae on dorsum.

Comparison and discussion. *L.* sp. nov. 1 is ascribed to Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 based upon the following characters: waist of 2 segments, clypeus not reduced in front of the antennal sockets, ocelli absent, promesonotal suture entirely absent (or vestigial) on the dorsum of the mesosoma, and abdominal segment 4 with the tergite and sternite not fused. The combination of 12 antennal segments, the well-developed antennal scrobe, the tricarinate clypeus and elongate frontal carinae, the triangular mandibles with 9 teeth (decreasing in size from apex to base) and the strong propodeal spines justify the assignment to the genus *Lordomyrma* Emery, 1897. This finding is the first fossil occurrence for the genus, which is described in the Fujian province of China. Today, *Lordomyrma* includes 34 current species (numerous still remaining descriptions) which can be found in 3 main provinces: 1) in North-Indomalaya (Indian and Chinese species); 2) in South Indomalaya and Melanesia (Philippines and Guinean species); and 3) along the Asian Southeast coast (Vietnamese and Japanese species) (Janicki et al., 2016; Guénard et al., 2017). Nowadays, there is no occurrence of living *Lordomyrma* in the Zhangpu locality or even in the Fujian province, and neither in the surrounding provinces. The closest biogeographic occurrences of *Lordomyrma* living relatives is nevertheless found on the Chinese mainland, and located in Shaanxi (North China) with *L. sinensis* (Ma et al., 2007), in Xizang (West China) and Bhutan with *L. bhutanensis* (Baroni Urbani, 1977), all far over one thousand kilometres. More recently *L. hmong* Taylor, 2012, was described in the Hoang Lien Son mountains in northern Vietnam, making it the third species known of the genus from Southeast Asia. The fossil morphotype newly discovered shows numerous differences with its living relatives. A morphological comparison is proposed hereunder for each province.

Comparative remark. The Australian, Caledonian, Solomon and Fiji species are not included in the comparison for at least three reasons: 1) their biogeographic distribution are limited and very far from the Zhangpu locality; 2) they show conspicuous differences with the fossil morphotype; 3) the Fijian *Lordomyrma* originated ca. 9Ma and likely diverged from the radiation of a single lineage which diverged from a New Guinean sister group (Lucky & Sarnat, 2010), so their characters would be higher derived than other species.

North-Indomalaya: Chinese and Indian species.

In the North-Indomalaya is found four species of *Lordomyrma*: *L. bhutanensis* and *L. sinensis* in the surrounding of Bhutan and West of China; *L. lakshmi* Taylor, 2012, and *L. taylori* Bharti

& Ali, 2013, in India. The fossil morphotype differs from *L. bhutanensis* and *L. sinensis* in several important ways: 1) the antennal scrobes and the frontal carinae are conspicuous in the fossil morphotype (vs. absent in *L. bhutanensis* and *L. sinensis*); 2) the apex of the anterior clypeal margin without denticles (vs. present in *L. bhutanensis* and *L. sinensis*), but the mandibles are closed, making this observation doubtful; 3) the masticatory margin of the mandibles with 9 masticatory denticles (vs 7 in *L. bhutanensis* and 6 to 9 in *L. sinensis*); 4) the strong propodeal spines in the fossil morphotype (vs. reduced to small denticles in *L. bhutanensis* and *L. sinensis*); and 5) the promesonotum seeming more swollen and a shorter petiolar peduncle (though the measures of this latter was not possible). In contrast, the fossil morphotype is morphologically much closer to the Indian species *L. lakshmi* and *L. taylori*, but they differ nevertheless significantly in several features, notably: 1) the pronotal shoulders are angulate in the fossil morphotype (vs. broadly rounded in *L. lakshmi* and *L. taylori*); 2) the propodeal spines much more reduced in length (longer in *L. lakshmi* and *L. taylori*); 3) the petiolar peduncle longer and the petiolar node less bulky in the fossil morphotype (vs. very reduced with a bulky petiole in *L. lakshmi* and *L. taylori*). The presence/absence of a small tooth projecting from the anterior clypeal margin and the palpi formula could not be verified.

South Indomalaya & Melanesia: Philippines and Guinean species

The fossil morphotype share also some similarities with the Philippines species that have been newly described by Taylor (2012), such as *L. diwata*, *L. limatula* and *L. idianale*. We notably observe a strong affinity with *L. idianale*, in features that were precisely divergent with the North-Indomalayan species: a similar length of propodeal spines; (proportionately about half as long as in the Japanese species *L. azumai*). a similar apical tooth in the masticatory margin even if the following denticles appear to be shorter and more obtuse; a close sculpture pattern, although the cuticle of the fossil morphotype is more rugose (vs. areolate in *L. idianale*). However, *L. idianale* shows pronotal humeri broadly rounded (which are equivalent to those of *L. azumai* lacking, as Taylor (2012) described it), whereas they seem angulate in the fossil morphotype. The mandibles are not described in details (i.e. number, shape in denticles etc.) but *L. idianale* seems to possess 4 to 6 masticatory denticles vs. at least 9 in the fossil morphotype (the photographs are unfortunately not sufficient to observe such characters with precision), but their general aspect, nonetheless, strongly reminds those of *L. sp. nov. 1*.

Vietnamese and Japanese species

Actually, the fossil morphotype seems morphologically more related to the Vietnamese *L. hmong* Taylor, 2012, or the Japanese *L. azumai* (Santschi, 1941). Taylor (2012) has recently reviewed the Japanese *L. azumai* and described it as closely related to *L. hmong*. For this author, *L. hmong* can only be distinguished from the Japanese *L. azumai* by its [darker, more uniform coloration, less-intensively sculptured gastral dorsum and proportionately large eyes in the gyne]. Besides, he considers these taxa are doubtless closely related and could represent geographical variants of a single species. We have, unfortunately, only one worker of *Lordomyrma* and no gyne in Zhangpu amber, thus the gyne comparison cannot be provided. According to the photographs (available on AntWeb), it seems to exist several other morphologic differences between them, notably: the number of teeth more reduced on the mandibles in *L. hmong* (3 to 5 with a diastema? vs. 5 to 6 in *L. azumai*); the propodeal spines slightly longer in *L. azumai*; the sub-postpetiolar process more developed or at least more angulate (mainly anteriorly) in *L. azumai*; the denticulate anterior clypeal margin in *L. azumai* (vs. not ornamented in *L. hmong*?). Thus, we consider here the two species as distinct (at least morphologically), in order to avoid any future misleading confusion. Regarding the similarities with the fossil morphotype, *L. hmong* and *L. azumai* share numerous features and some of them are also shared with *L. idianale*: the frontal carinae and the antennal scrobes deep, a clypeus marginate by lateral carinae (though the number of carinae is higher in the fossil morphotype), long propodeal spines (although slightly different in size), and a general body-shape very similar. They share however, additional similar features not present in other species from North or South Indomalaya as *L. idianale* (detailed previously in the two precedent comparison paragraphs), notably angulate pronotal humeri and a very similar sculpturation and pilosity. The fossil morphotype differs from *L. hmong* in several ways: a number of denticles more important on the mandibles, with 9 vs. 5 at most in *L. hmong*; an apical tooth seeming to be more spiny in *L. sp. nov. 1*; eyes seeming shorter in *L. hmong*; a length of the propodeal spines seeming relatively shorter in the fossil morphotype; the presence of a slight median clypeal carina and a more steep anterior clypeal margin (vs. absent in *L. hmong*); propodeal lamellae posteriorly rounded (vs. terminated at the top by a spiny denticle projected upward in *L. hmong*); a sculpturation areolate-rugose, particularly near the occipital margin of the head (vs. rugose or striate-rugose in *L. hmong*). The fossil morphotype seems actually much closer to the Japanese *L. azumai*, with a similar length of propodeal spines, an apical tooth equivalent and a similar sculpturation, in contrast with *L. hmong*. Yet, they differ, at least partially in the same features: a number of denticles more important on the mandibles, (with 9 vs. 5 to 6 in *L. azumai*); the median clypeal carina appearing absent in *L. azumai*; eyes seeming shorter in *L.*

azumai; propodeal lamellae posteriorly rounded (vs. terminated at the top by a spiny denticle projected upward in *L. azumai*).

A morphometric comparison (Table 1) shows the fossil morphotype would be quite smaller (TL= 3.3mm) than *L. azumai* and *L. hmong* (both $4 < TL < 5$), but in similar proportion with *L. idianale*. The relative values of size show a divergence ($\Delta\%$) at least superior to 10%, except in the promesonotal width (PW/TL) and the mesosomal length (WL/TL), notably with *L. idianale* and *L. hmong* whose values are sensibly similar ($\Delta < 5\%$). The Philippines species, even though its size is similar, *L. idianale* seems to be wider than the Miocene Zhangpu species, with $\Delta HW/TL$, $\Delta PW/TL$ and $\Delta GW/TL > 10\%$. The comparison of the relative size between these species agrees with the presumed affinities, but seems also indicate several divergences in the size ratio. The Angle of Promesonotal Elevation (APE) is estimated to xxx

Morphometric measures	TL	TL mean value	HW	HW/TL	PW	PW/TL	WL	WL/TL	GW	GW/TL
<i>L. sp. nov. 1</i>	3,30	3,30	0,63	0,19	0,50	0,15	0,96	0,29	0,70	0,21
<i>L. azumai</i>	4,2-4,7	4,45	0,79	0,18	0,61	0,14	1,17	0,26	1,19	0,27
$\Delta \%$		0,35	0,25	-0,07	0,22	-0,10	0,22	-0,10	0,70	0,26
<i>L. hmong</i>	4,2 - 4,4	4,30	0,86	0,20	0,65	0,15	1,22	0,28	1,02	0,24
$\Delta \%$		0,30	0,37	0,05	0,30	0,00	0,27	-0,02	0,46	0,12
<i>L. idianale</i>	3,2 - 3,5	3,35	0,76	0,23	0,57	0,17	1,02	0,30	0,79	0,24
$\Delta \%$		0,02	0,21	0,19	0,14	0,12	0,06	0,05	0,13	0,11

After comparison, we conclude the Miocene Zhangpu *Lordomyrma* morphotype share the most morphological affinities with the Japanese *L. azumai*, and, to a lesser extent with the Vietnamese *L. hmong*. The morphological differences observed can definitely not be part of an intraspecific variability, and the time divergence between the Miocene *Lordomyrma* occurrence and its living relatives evidently suppose the designation of a new species.

Systematic remark: the lack of observation of palpal formula and denticles in the anterior clypeal margin does not allow us to be sure of the level of divergence between the fossil and the extant species. Additional specimens will give us more information and more details in a next future.

Morphometric remark 1: the morphometric comparison between *L. azumai* nov. sp. and the three closest morphological *Lordomyrma* species (Table 1), is based on a single specimen,

therefore interpretations should be viewed cautiously. The specimen is an adult minor worker, so we will consider that single specimen could be coarsely representative in a comparison between workers of other species. Measures are based on the photographs of the holotype for each species (provided in Taylor, 2012), excepted for the total length (TL).

Morphometric remark 2: the Angle of Promesonotal Elevation (APE) has been well evidenced in many species of *Calyptomyrmex* Emery (see Shattuck, 2011). When the APE differs greatly, it can have a diagnostic value as it is well illustrated for *Lordomyrma* species by Taylor (2012). The measurement of the APE is evidently less-confidently quantified than dimensional measurements and is reported here as an estimate.

***Lordomyrma*: systematic discussion**

The Branstetter's phylogeny (2009) shows the *L. bhutanensis* species would be closer to the Fijian *L. desupra* than the Solomon Islands *L. epinotalis* (Mann, 1919), what is surprising according to the biogeography: the biogeography of *L. bhutanensis* is very different from the Solomon Islands and Fijian species. Lucky & Sarnat's phylogeny (2010), however shows the opposite, which is consistent with the geological history and the biogeography. These authors showed that the previous concept of *Lordomyrma* was paraphyletic with respect to *Ancyridris*. The phylogenetic analyses were based on 29 specimens of *Lordomyrma* species, with specimens from each region representing both conserved and highly derived morphologies. The analyses also indicated that *L. bhutanensis*, the Solomon Islands *L. epinotalis*, and a part of the Australian species (notably *L. AU02*, for which photos are available on AntWeb) constitute the most distant phylogenetic group inside the genus *Lordomyrma*. Considering this, Lucky & Sarnat (2010) defined a *Lordomyrma stricto sensu* group composed of Japan, Borneo, Philippines, New Caledonian, Australian, New Guinean and Fijian species. The *Lordomyrma lato sensu* comprises the *stricto sensu* group + *L. bhutanensis*, *L. epinotalis*, *L. AU02*, and should hypothetically include *Ancyridris*. The authors suggested two alternatives: 1) the genus *Lordomyrma* could be restricted to the *stricto sensu* clade, and *L. epinotalis*, *Lordomyrma AU02* and the *Lordomyrma bhutanensis* complex could be reassigned to new genera; 2) the genus could be redefined and encompass *Ancyridris* as a junior synonym of *Lordomyrma*. Eguchi *et al.* (2011) suggested that the problematic species discussed by Branstetter (2009) was more likely congeneric with those of genus *Lasiomyrma* Terayama & Yamane (2000). The Solomon species *L. epinotalis* and the Australian *Lordomyrma AU02* appear morphologically to be more

closely related to the *Lasiomyrma* species than to others *Lordomyrma* species from the *stricto sensu* group: lack of foveae, apex of anterior clypeal margin with a small projecting tooth, etc. Regarding the two Asian species *L. bhutanensis* and *L. sinensis* - originally described in genus *Stenamma* and assigned to *Lordomyrma* by Branstetter (2009) – we agree with Taylor (2012) that they seem unlikely to be congeneric with *L. furcifera*: they differ from the typical conformation of the *Lordomyrma stricto sensu* group: absence of antennal scrobes and foveae, differences in clypeal structure, (e.g. the presence of an anteromedian projection); vestigial propodeal spines, long petiolar peduncle, etc.. Several species assigned to *Lordomyrma* lack diagnostic characters of the genus (e.g. antennal scrobes and foveae), and these are biogeographically very divergent. Antennal scrobes and foveae is considered as a synapomorphy, since these features are present in most of the *Lordomyrma* species, including all of those known from mainland or archipelagic S.E. Asia. As Taylor (2012) suggested it, their similarities could only be attributed to homoplasy with a secondary loss of the antennal foveae inside the *Lordomyrma* clade (as defined by Lucky & Sarnat, based on the phylogenetic analysis).

In accordance with Lucky & Sarnat (2010), Eguchi *et al.* (2011) and Taylor (2012), the status of these exotic *Lordomyrma* species could be further discussed, as well as the affinities between *Lordomyrma*, *Ancyridris* and *Lasiomyrma*. We suggest here to keep the status of *Lordomyrma* only for the *stricto sensu* group described by Lucky & Sarnat (2010). The Asian *L. bhutanensis* and *L. sinensis* could hypothetically be reassessed to *Ancyridris*, the Solomon *L. epinotalis* and the Australian *L. AU02* to *Lasiomyrma*, but further phylogenetic analyses need to be carried out.

Phylogenetic implications

Taylor (2009, 2012) described *L. azumai* as the most structurally conservative known Asian *Lordomyrma* species and considers that [*its characteristics may thus be very generally considered archetypal for the genus*]. This view is supported by the fact that the geographically peripheral *Lordomyrma* faunas of Australia and Fiji include species of similar conformation (Taylor, 2009). The finding of the first fossil morphotype of *Lordomyrma* in the Middle Miocene of Zhangpu and morphologically very close to *L. azumai*, strongly corroborates the statement of Taylor. Moreover, Lucky & Sarnat (2010) suggested that the Fijian *Lordomyrma* clade probably derived from a Melanesian lineage (group of *Lordomyrma stricto sensu*, see details in Lucky & Sarnat, 2010), and these latter would be originated from an ancestral Asian

lineage. They did not exclude the possibility that the genus arose in Australia and only later colonized Asia and the Pacific (given the relationship of the *Lordomyrma stricto sensu* group with the Australian *Lordomyrma* AU02) but the new fossil occurrence of *Lordomyrma* from the Miocene of Fujian in China indicates that *Lordomyrma stricto sensu* was already established in the mainland China 15 million years ago.

The *Lordomyrma stricto sensu* group of Lucky & Sarnat does not encompass “*Ancyridris* cf. *polyrhachioides*” Wheeler (voucher specimen illustrated on AntWeb), *L. epinotalis*, the Australian *Lordomyrma* AU02, and *L. bhutanensis* (which is the problematical taxa discussed by Branstetter, 2009). According to the conformation of the Miocene Zhangpu *L. sp. nov. 1*, we could infer that the “phyletic triangle” of *Lordomyrma* was already existent during the Miocene, and the morphology has been quite conservative throughout the last 15 million years, at least for a part of the derived lineages (= Japanese, Vietnamese, Melanesian and Fijian species).

This new fossil occurrence corroborates also an Asian rather than Australian origin, at least for the *Lordomyrma stricto sensu* group. According to the same authors, the Melanesian *Lordomyrma (stricto sensu)* lineage would have emerged *ca.* 17 Ma (95% HPD 20.5–9.0 Ma) which is not inconsistent with the new fossil occurrence. The morphological comparison between the Miocene *L. sp. nov. 1* and the extant Melanesian species (e.g. *L. diwata*, *L. limatula* et *L. idianale*...) show an apparently close relative (in particular with *L. idianale*), that is also an argue in favor of an Asian origin, as suggested by Lucky & Sarnat (2010).

The Asian origin has been hypothesized, besides, for other Fijian ant taxa, including *Cerapachys* (Wilson, 1959) and *Strumigenys* (Bolton, 2000), as well as proposed for other terrestrial Fijian invertebrates (Balke et al., 2007). It is interesting to notice the co-occurrence of these two ant genera in the Miocene of Zhangpu amber (unpublished data). Future phylogenetic analyses including molecular data and these occurrences as new calibration point could provide a better resolution regarding the time divergences and the biogeographic dynamic of ants in Australasia during the Neogene. Taxonomic comparison between the Zhangpu species and their living relatives will provide additional systematic and ecological data.

Biogeographic hypotheses

The new biogeographic fossil occurrence is interesting: found in Zhangpu amber from the Fujian Province, *L. sp. nov. 1* is situated near the coast of the Southeast mainland of China, just in front of Taiwan. By sheer coincidence, the finding is besides about equidistant from the

current distribution areas of *Lordomyrma lato sensu* in the Southeast Asia (Fig.x): from the mainland *L. sinensis* (Qin Mountains, Shaanxi), *L. bhutanensis* (Bhutan, Nepal) and Vietnamese *L. hmong* (Hoang Lien Son Mountain, Lai Châu); from the Japanese *L. azumai* (Kagushima, Kyūshū); and from the Philippines species *L. diwata*, *emarginata*, *idianale*, *limatula* (Isarog Mount, Camarines Sur). Even if the palaeoenvironment of the Middle Miocene of Zhangpu differed from the current one, the general geology of the Southeast Asia did not change significantly. Yet, the distribution of land and seas seemed quite different. While the collision between the Indian and Eurasian continental plates begun at the Eocene (*ca.* 50 million years ago), the initiation of the Himalayan uplift - with active thrusting in the High Himalayas - during the mid-Miocene (*ca.* 21-18 Ma) influenced importantly the landscape of the South Asia (for details see Taylor & Hayes, 1980; Holloway, 1982; Lee & Lawver, 1994; Hall, 1998, 2002; Golonka *et al.*, 2006). During the Early - Middle Miocene (*ca.* -20 to -15 Ma) the opening of the South China Sea ended but Vietnam was still directly connected to Indonesia by a continental land and the South China Sea was not so developed and did not reach Malaysia (Hall, 1998). As already established in Zhangpu, *Lordomyrma* could be found further south and have colonized Indonesia along this continental plate without passing through Thailand, Malaysia and Sumatra. This could also explain the absence of the genus from these areas.

During the Late Miocene – Early Pliocene (*ca.* -10 to -5 Ma), Taiwan was directly connected to the mainland China (Zhang *et al.*, 2014), and Japan was still connected until the Late Miocene (Martin, 2011; Otofujii, 1996). The presence of *Lordomyrma* in Japan could be the consequence of : 1) an early colonization from the mainland province (= current Korea) before the total isolation of the Japan after the second stage of opening of the Japanese Sea during the Late Miocene (*ca.* 5 Ma) (for Japanese Islands paleogeography, see Maruyama *et al.*, 1997); 2) a short-distance island hopping along the Kyushu-Ryukyu arc formed during the Late Miocene (Miyazaki *et al.*, 2016); 3) the combination of the two hypotheses. Today, the presence of *Lordomyrma* has not been notified in Taiwan, or even in the Yaeyama or Okinawa islands. Yet, the presence of *L. azumai* from Satsunan Islands - between Okinawa and Kyushu - has been confirmed, at least for the northernmost islands (Hosoishi *et al.*, 2007). Once again this could be explained by a short-distance island hopping from Kyushu, which is much closer of northern Satsunan islands than northern are to southern islands.

Between the Late Miocene – Early Pliocene (*ca.* 10-5 Ma), the Luzon Volcanic Arc reaches Taiwan and connects this latter to Philippines (Hall, 1998). *Lordomyrma*'s presence has been verified in Philippines with *L. diwata*, *L. emarginata*, *L. idianale* and *L. limatula*, notably near the city of Naga in Camarines Sur, at the southeast of Luzon. As for Japan, the presence of the

genus could be explained by different ways: a long-distance dispersal by flight from Taiwan to Luzon, but that supposed a meteorological propulsion like strong winds associated with tropical storms, in a similar way than Melanesian dispersal described by Lucky & Sarnat (2010) for Fiji colonization. Also, *Lordomyrma* is not attested from Taiwan, from the Luzon Volcanic Arc, or even from the Luzon main island; it could be the result of a subsequent colonization from Indonesian species, themselves originating from a mainland lineage. But from Indonesia, only *L. reticulata* Lucky & Sarnat, 2008, has been described, for now. Yet, its conformation rather close to *L. idianale* or even *L. azumai*, is quite startling. The hypothesis of a secondary colonization of Philippines from Indonesian species between the Miocene and the Late Pliocene is likely, according to the current taxonomic data. According to Lucky & Sarnat (2010), the Melanesian *Lordomyrma* (*stricto sensu*) lineage would have emerged *ca.* 17 Ma (95% HPD). The hypothesis of a secondary colonization between the Miocene and the Late Pliocene through the Vietnamese plate (connecting mainland to Indonesia) is not inconsistent with the apparition dating of these authors. Thus, it is not impossible that *L. sp. nov. 1* would be the representant of a basal lineage of *Lordomyrma* from which Japanese, Vietnamese and Melanesian taxa have derived. As this new fossil occurrence suggest it, it is likely that ancestral populations have been spread throughout the Southeast Asia, at least since the Middle Miocene. Today, *Lordomyrma* has not been reported in the Fujian, in Taiwan, nor in other Chinese provinces of the same latitudes. Further taxonomic prospections in China will be crucial to determine the best dispersal model and understand the biogeography's evolution of the genus.

5. Conclusion

Disclosure statement

The authors are not aware of any affiliations, memberships, funding, or financial holdings that might be perceived as affecting the objectivity of this manuscript.

Acknowledgements

XXX. We also thank anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript. This work is part of the PhD project of Cédric Chény on the "Taxonomy, phylogeny, and biogeography of myrmicine ants: insight from Cenozoic fossils", which is partly supported by the Strategic Priority Research Program (B) of the Chinese Academy of Sciences (XDB26000000) and the National Natural Science Foundation of China (41572010, 41622201, 41688103) to Bo Wang.

References

- Balke, M., Wewalka, G., Alarie, Y., & Ribera, I., 2007. Molecular phylogeny of Pacific Island Colymbetinae: radiation of New Caledonian and Fijian species (Coleoptera, Dytiscidae). *Zoologica Scripta*, 36, 173–200.
- Baroni Urbani, C., 1977. Ergebnisse der Bhutan-Expedition 1972 des Naturhistorischen Museums in Basel. Hymenoptera: Fam. Formicidae Genus *Stenamamma*, con una nuova specie del Kashmir. *Entomologica Basiliensia*, 2, 415–422.
- Bharti, H., & Ali, S., 2013. A new species of the ant genus *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) from India. *Myrmecological News*, 18, 149–152.
- Bolton, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 45, 307–370.
- Bolton, B., 1994. Identification Guide to the Ant Genera of the World. Cambridge, Massachusetts, 1–222.
- Bolton, B., 2000. The ant tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 65, 1–1028.
- Bolton, B., 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71, 1–370.
- Branstetter, M.G., 2009. The ant genus *Stenamamma* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) redefined, with a description of a new genus *Propodilobus*. *Zootaxa*, 2221, 41–57.
- Eguchi, K., Bui, T.V., & Yamane, S., 2011. Generic synopsis of the Formicidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera), Part I — Myrmicinae and Pseudomyrmecinae. *Zootaxa*, 2878, 1–61.
- Emery, C., 1897. Formicidarum species novae vel minus cognitae in collectionae Musaei Nationalis Hungarici, quas in Nova-Guinea, Colonia Germanica, collectit L. Biró. *Természetrájszi Füzetek*, 20, 571–599.
- Emery, C., 1914. Les fourmis de la Nouvelle-Calédonie et des îles Loyalty. In Sarasin, F. and J, Roux *Nova Caledonia. A. Zoologie*, 1, 393–437.

- Golonka, J., Krobicki, M., Pajak, J., Nguyen, V.G., & Zuchiewicz, W., 2006. Global plate tectonics and paleogeography of Southeast Asia. Faculty of Geology, Geophysics and Environmental Protection, AGH University of Science and Technology, Kraków, 1–128.
- Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N., & Economo, E.P., 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*, 24, 83–89.
- Hall, R., 1998. The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and sea. In Hall R. & Holloway J.D., (eds) *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, 99–131.
- Hall, R., 2002. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations. *Journal of Asian Earth Sciences*, 20, 353–431.
- Harris, R.A., 1979. A glossary of surface sculpturing. *California Department of Food and Agriculture, Bureau of Entomology*, 28, 1–31.
- Hita Garcia, F., & Fisher, B.L., 2015. Taxonomy of the hyper-diverse ant genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) – first record of the *T. setigerum* species group and additions to the Malagasy species groups with an updated illustrated identification key. *Zookeys*, 512, 121–153. <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.512.9860>
- Hita Garcia, F., Mbanyana, N., Audisio, T.L., & Alpert, G.D., 2017. Taxonomy of the ant genus *Nesomyrmex* Wheeler (Formicidae, Myrmicinae) in the Afrotropical region, with a review of current species groups and description of a new species of the *N. angulatus* group from Mozambique. *Eur. J. Taxon.* 258, 1–31. <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2017.258>
- Ho, K., Chen, J., Lo, C., & Zhao, H., 2003. 40Ar-39Ar dating and geochemical characteristics of late Cenozoic basaltic rocks from the Zhejiang-Fujian region, SE China: eruption ages, magma evolution and petrogenesis. *Chem. Geol.*, 197, 287–318. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(02\)00399-6](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(02)00399-6)
- Holloway, N.H., 1982. North Palawan block, Philippines - its relation to Asian mainland and role in evolution of South China Sea. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, 66, 1355–1383.

- Hosoishi S., Yoshimura, M., Kuboki, Y., & Ogata, K., 2007. Ants from Yakushima Island, Kagoshima Prefecture. *Ari*, 30, 47–54. (In Japanese).
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B., & Economo, E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecol. Inform.*, 32, 185–193.
- Kugler, C., 1997. Stings of some species of *Lordomyrma* and *Mayriella* (Formicidae: Myrmicinae). *Insecta Mundi*, 11, 193–199.
- Latreille, P.A., 1809. Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata [Tomus Quartus et Ultimas]. Koenig, Paris, 1–399.
- Lee, T.-Y., & Lawver, L.A., 1994. Cenozoic plate reconstruction of the South China Sea region. *Tectonophysics*, 235, 149–180.
- Lepeletier de Saint-Fargeau, A.L.M., 1835. Histoire Naturelle des Insectes – Hyménoptères – Tome premier (1836). Paris, 1–547.
- Lucky, A., & Sarnat, E.M., 2008. New species of *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) from Southeast Asia and Fiji. *Zootaxa*, 1681, 37–46.
- Lucky, A., & Sarnat, E.M., 2010. Biogeography and diversification of the Pacific ant genus *Lordomyrma* Emery. *Journal of Biogeography*, 37, 624–634.
- Ma, L.-B., Xu, S.-Q., Makio, T., & DuBois, M., 2007. A new species of the genus *Stenammas* (Hymenoptera: Formicidae) from China. *Sociobiology*, 50, 371–377.
- Mann, W.M., 1919. The ants of the British Solomon Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 43, 273–391.
- Martin, A.K., 2011. Double saloon door tectonics in the Japan Sea, Fossa magna, and the Japanese Island arc. *Tectonophysics*, 498 (1-4), 45–65.
- Maruyama, S., Isozaki, Y., Kimura, G., & Terabayashi, M., 1997. Paleogeographic maps of the Japanese Islands: plate tectonic synthesis from 750 Ma to the present. *Island arc*, 6 (1), 121–142.
- Miyazaki, K., Ozaki, M., Saito, M., & Toshimitsu, S., 2016. The Kyushu-Ryukyu Arc. *The geology of Japan*, 139–174.

- Otofuji, Y.I., 1996. Large tectonic movement of the Japan Arc in late Cenozoic times inferred from paleomagnetism: Review and synthesis. *Island Arc*, 5 (3), 229–249.
- Santschi, F., 1941. Quelques fourmis japonaises inédites. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 18, 273–279.
- Sarnat, E.M. 2006. *Lordomyrma* (Hymenoptera: Formicidae) of the Fiji Islands. *Bishop Museum Occasional Papers*, 90, 9–42.
- Sarnat, E.M., & Economo, E.P., 2012. The ants of Fiji (Vol. 132). Univ of California Press.
- Shattuck, S.O., 1999. Australian ants. Their biology and identification. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, 1–226.
- Shattuck, S.O., 2011. Revision of the ant genus *Calyptomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in South-east Asia and Oceania. *Zootaxa*, 2743, 1–26.
- Shi, G., & Li, H., 2010. A fossil fruit wing of *Dipterocarpus* from the middle Miocene of Fujian, China and its palaeoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 599–606. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.08.001>
- Shi, G., Jacques, F.M.B., & Li, H., 2014. Winged fruits of *Shorea* (Dipterocarpaceae) from the Miocene of Southeast China: Evidence for the northward extension of dipterocarps during the Mid-Miocene Climatic Optimum. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 200, 97–107.
- Taylor, B., & Hayes, D.E., 1980. Origin and history of the South China Sea Basin. In: Hayes, D.E. (ed.), The Tectonic and Geologic Evolution of South Asian Seas and Islands, Part 1. *American Geophysical Union Geophysical Monograph*, 22, 89–104.
- Taylor, R.W., 2009. Ants of the genus *Lordomyrma* Emery (1) Generic synonymy, composition and distribution, with notes on *Ancyridris* Wheeler and *Cyphoidris* Weber (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Zootaxa*, 1979, 16–28.
- Taylor, R.W., 2012. Ants of the genus *Lordomyrma* Emery (2) The Japanese *L. azumai* (Santschi) and six new species from India, Viet Nam and the Philippines (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Zootaxa*, 3282, 45–60.
- Terayama M, & Yamane, S.K., 2000. A new stenammine ant genus from southeast Asia (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological Science*, 3 (3), 523–527.

- Wang, Z., Sun, B., Jin, P., Deng, P., Chen, J., & Sun, F., 2017. A new species of *Macaranga* from the middle Miocene of Fujian, China and its significance. *Historical Biology*, 29 (6), 743–754. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1236374>
- Wang, Z., Sun, F., Xie, S., Wang, J., Li, Y., Dong, J., Sun, M., & Sun, B., 2018. A new species of *Garcinia* (Clusiaceae) from the middle Miocene of Fujian, China, and a phytogeographic analysis. *Geological Journal*, 1–14.
- Wheeler, W.M., 1911. A list of the type species of the genera and subgenera of Formicidae. *Annals of the New York Academy of Science*, 21, 157–175.
- Wheeler, W.M., 1935. Two new genera of myrmicine ants from Papua and the Philippines. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 15, 1–9.
- Wilson, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113, 1–201.
- Wilson, E.O., 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rainforests. *Ecology*, 40, 437–447.
- Zhang, X., Yan, Y., Huang, C.Y., Chen, D., Shan, Y., Lan, Q., ... & Yu, M., 2014. Provenance analysis of the Miocene accretionary prism of the Hengchun Peninsula, southern Taiwan, and regional geological significance. *Journal of Asian Earth Sciences*, 85, 26–39.
- Zheng, Y., 1984. *Marginipollis* (Lecythidaceae) from the upper Tertiary Fotan group in southern Fujian. *Acta Palaeontol. Sin.*, 23, 764–767 (in Chinese with English abstract).
- Zheng, Y., & Wang, W., 1994. Sequence of Miocene Fotan group in SE Fujian and its palynoassemblages. *Acta Palaeontol. Sin.*, 33, 200–216. (in Chinese with English abstract).
- Zheng, D., Shi, G., Hemming, S.R., Zhang, H., Wang, W., Wang, B., & Chang, S.C., 2019. Age constraints on a Neogene tropical rainforest in China and its relation to the Middle Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 518, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.019>

Figure captions

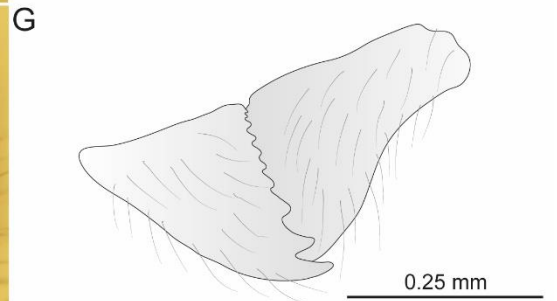
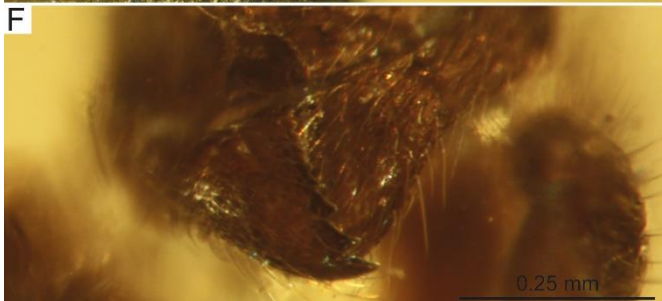
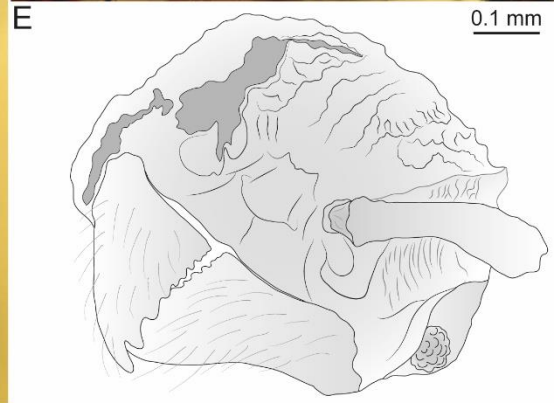
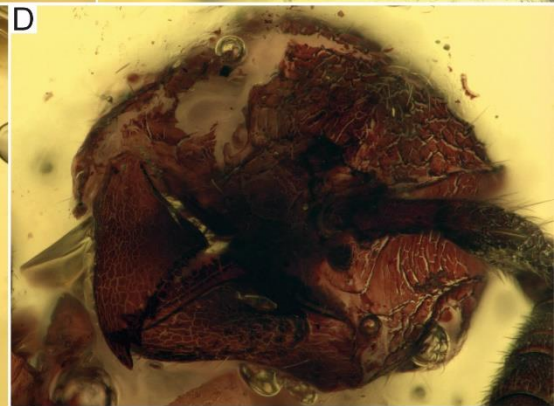
Fig. 1. Photographs (A-D, F) of *Lordomyrma* sp. nov. 1 (holotype worker xxx) from Miocene Zhangpu amber, and corresponding line drawings (E, G). Habitus in lateral view (A), dorsal view (B) and ventral-frontal view (C); details of the head (D) and corresponding line drawing (E); details of the mandibular structure (F) and corresponding line drawing (G). Scale bar: 0.1 mm (D, E), 0.2mm (A), 0.25 mm (F, G), 0.5 mm (B, C). Illustrations: C. Chény.

Fig. 2. Photographs of compared living relatives: *L. azumai* (x); *L. hmong* (x); *L. idianale* (x); *L. reticulata* (x). Scale bar: xxx. Illustrations: xxx.

Fig. 3. Biogeographic distribution of *Lordomyrma* in the southeast Asia and Australasia.

Light green color corresponds to areas where the presence of the genus is verified. Its presence is suspected in the south Chinese provinces and in Taiwan, but not confirmed yet.

Table 1. Taxonomic update list of the current species of *Lordomyrma* and their biogeographic origin (by province).





Genus	Species	Author Date	Bioregions	Comments	Taxonomic history
<i>Lordomyrma</i>	<i>accuminata</i>	Stitz, 1912	Australasia	Stitz, 1912 PDF: 504 (w.) NEW GUINEA ; Raised to species: Taylor, 2009 PDF: 17	
<i>Lordomyrma</i>	<i>caledonica</i>	(André, 1889)	Australasia	Podomyrma caledonica André, 1889 PDF: 225 (w.) NEW CALEDONIA. Australasia	Combination in <i>Lordomyrma</i> : Emery, 1897c PDF: 591. See also: Wheeler, 1919g PDF: 99.
<i>Lordomyrma</i>	<i>crawleyi</i>	Menozzi, 1923	Australasia	<i>Lordomyrma crawleyi</i> Menozzi, 1923b PDF: 209, fig. 1 (w.) NEW GUINEA. Australasia	
<i>Lordomyrma</i>	<i>cryptocera</i>	Emery, 1897	Australasia	<i>Lordomyrma cryptocera</i> Emery, 1897c PDF: 592, pl. 15, fig. 34 (w.) NEW GUINEA. Australasia	
<i>Lordomyrma</i>	<i>epinotalis</i>	(Mann, 1919)	Australasia	<i>Rogeria epinotalis</i> Mann, 1919 PDF: 343 (w.q.) SOLOMON IS. Australasia	Combination in <i>Lordomyrma</i> : Kugler, 1994 PDF: 26.
<i>Lordomyrma</i>	<i>furcifera</i>	Emery, 1897	Australasia	<i>Lordomyrma furcifera</i> Emery, 1897c PDF: 591, pl. 15, figs. 32, 33 (w.) NEW GUINEA. Australasia	Senior synonym of <i>Lordomyrma bensoni</i> : Taylor, 2009 PDF: 17. See also: Wheeler, 1919g PDF: 100.
<i>Lordomyrma</i>	<i>leae</i>	Wheeler, 1919	Australasia	<i>Lordomyrma leae</i> Wheeler, 1919g PDF: 102, fig. 3 (w.m.) AUSTRALIA. Australasia	
<i>Lordomyrma</i>	<i>punctiventris</i>	Wheeler, 1919	Australasia	Wheeler, 1919g PDF: 105, fig. 4 (w.) AUSTRALIA	
<i>Lordomyrma</i>	<i>rouxi</i>	(Emery, 1914)	Australasia	<i>Promeranoplus rouxi</i> Emery, 1914f PDF: 413, pl. 13, fig. 8 (w.) NEW CALEDONIA. Australasia	Combination in <i>Lordomyrma</i> : Bolton, 1995b: 248
<i>Lordomyrma</i>	<i>sarasini</i>	(Emery, 1914)	Australasia	<i>Prodicroaspis sarasini</i> Emery, 1914f PDF: 414, pl. 13, fig. 9 (w.) NEW CALEDONIA. Australasia	Combination in <i>Lordomyrma</i> : Bolton, 1995b: 248.
<i>Lordomyrma</i>	<i>infundibuli</i>	Donisthorpe, 1940	Australasia - Indomalaya	<i>Lordomyrma infundibuli</i> Donisthorpe, 1940b PDF: 45, figs. (w.q.) NEW GUINEA. Australasia	
<i>Lordomyrma</i>	<i>nigra</i>	Donisthorpe, 1941	Australasia - Indomalaya	<i>Lordomyrma niger</i> Donisthorpe, 1941a PDF: 36 (w.) NEW GUINEA. Australasia	
<i>Lordomyrma</i>	<i>bhutanensis</i>	(Baroni Urbani, 1977)	Indomalaya	<i>Stenamma bhutanense</i> Baroni Urbani, 1977b PDF: 420, figs. 2, 4 (w.) BHUTAN. Indomalaya	Combination in <i>Lordomyrma</i> : Branstetter, 2009 PDF: 48. See also: DuBois, 1998B PDF: 304.
<i>Lordomyrma</i>	<i>diwata</i>	Taylor, 2012	Indomalaya	<i>Lordomyrma diwata</i> Taylor, 2012 PDF: 54, figs. 21-24 (w.) PHILIPPINES (Luzon). Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>emarginata</i>	Taylor, 2012	Indomalaya	<i>Lordomyrma emarginata</i> Taylor, 2012 PDF: 55, figs. 25-28 (w.) PHILIPPINES (Luzon). Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>hmong</i>	Taylor, 2012	Indomalaya	<i>Lordomyrma hmong</i> Taylor, 2012 PDF: 52, figs. 13-20 (w.q.) VIETNAM. Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>idianale</i>	Taylor, 2012	Indomalaya	<i>Lordomyrma idianale</i> Taylor, 2012 PDF: 56, figs. 29-32 (w.) PHILIPPINES (Luzon). Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>lakshmi</i>	Taylor, 2012	Indomalaya	<i>Lordomyrma lakshmi</i> Taylor, 2012 PDF: 51, figs. 9-12 (w.) INDIA. Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>limatula</i>	Taylor, 2012	Indomalaya	<i>Lordomyrma limatula</i> Taylor, 2012 PDF: 57, figs. 33-40 (w.q.) PHILIPPINES (Leyte). Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>reticulata</i>	Lucky & Sarnat, 2008	Indomalaya	<i>Lordomyrma reticulata</i> Lucky & Sarnat, 2008 PDF: 39, figs. 1-3 (w.) BORNEO. Indomalaya	
<i>Lordomyrma</i>	<i>taylori</i>	Bharti & Ali, 2013	Indomalaya	<i>Lordomyrma taylori</i> Bharti & Ali, 2013 PDF: 150, figs. 1-3 (w.) INDIA. Indomalaya	

Lordomyrma	<i>curvata</i>	Sarnat, 2006	Oceania	Lordomyrma curvata Sarnat, 2006 PDF: 15, figs. 2, 3 (w.) FIJI IS. Oceania	
Lordomyrma	<i>desupra</i>	Sarnat, 2006	Oceania	Lordomyrma desupra Sarnat, 2006 PDF: 17, figs. 4, 5 (w.) FIJI IS. Oceania	
Lordomyrma	<i>levifrons</i>	(Mann, 1921)	Oceania	Rogeria (Irogera) tortuosa subsp. levifrons Mann, 1921 PDF: 453 (w.) FIJI IS. Oceania	Combination in Lordomyrma: Kugler, 1994 PDF: 26. Raised to species: Sarnat, 2006 PDF: 20.
Lordomyrma	<i>polita</i>	(Mann, 1921)	Oceania	Rogeria (Irogera) tortuosa subsp. polita Mann, 1921 PDF: 453 (w.) FIJI IS. Oceania	Combination in Lordomyrma: Kugler, 1994 PDF: 26. Raised to species: Sarnat, 2006 PDF: 21.
Lordomyrma	<i>rugosa</i>	(Mann, 1921)	Oceania	Rogeria (Irogera) rugosa Mann, 1921 PDF: 455, fig. 20 (w.) FIJI IS. Oceania	Combination in Lordomyrma: Kugler, 1994 PDF: 26. See also: Sarnat, 2006 PDF: 23
Lordomyrma	<i>stoneri</i>	(Mann, 1925)	Oceania	Rogeria (Irogera) tortuosa subsp. stoneri Mann, 1925b PDF: 5 (w.) FIJI IS. Oceania	Combination in Lordomyrma: Kugler, 1994 PDF: 26. Raised to species: Sarnat, 2006 PDF: 25.
Lordomyrma	<i>striatella</i>	(Mann, 1921)	Oceania	Rogeria (Irogera) striatella Mann, 1921 PDF: 454, fig. 19 (w.m.) FIJI IS. Oceania	Combination in Lordomyrma: Kugler, 1994 PDF: 26. See also: Sarnat, 2006 PDF: 27.
Lordomyrma	<i>sukuna</i>	Sarnat, 2006	Oceania	Lordomyrma sukuna Sarnat, 2006 PDF: 29, figs. 16, 17 (w.) FIJI IS. Oceania	
Lordomyrma	<i>tortuosa</i>	(Mann, 1921)	Oceania	Rogeria (Irogera) tortuosa Mann, 1921 PDF: 452, fig. 18 (w.) FIJI IS. Oceania	Combination in Lordomyrma: Kugler, 1994 PDF: 26. See also: Sarnat, 2006 PDF: 33.
Lordomyrma	<i>vanua</i>	Lucky & Sarnat, 2008	Oceania	Lordomyrma vanua Lucky & Sarnat, 2008 PDF: 42, figs. 1, 4, 5 (w.) FIJI IS. Oceania	
Lordomyrma	<i>vuda</i>	Sarnat, 2006	Oceania	Lordomyrma vuda Sarnat, 2006 PDF: 34, figs. 20, 21 (w.) FIJI IS. Oceania	
Lordomyrma	<i>azumai</i>	(Santschi, 1941)	Palaearctic	Rogeria (Rogeria) azumai Santschi, 1941 PDF: 275, fig. 3 (w.) JAPAN. Palaearctic	Combination in Lordomyrma: Brown, 1952c PDF: 124. Senior synonym of Lordomyrma nobilis: Brown, 1952c PDF: 124. See also: Taylor, 2012 PDF: 48.
Lordomyrma	<i>sinensis</i>	(Ma et al., 2007)	Palaearctic	Stenamma sinensis Ma et al., 2007 PDF: 372, figs. 1-4 (w.) CHINA. Palaearctic. Primary type information: CHINA: Mt. Qinling	Combination in Lordomyrma: Branstetter, 2009 PDF: 49.

Annexe C

Annexe C — Paramètres d'importation (BEAST2)

La matrice Nexus ne peut pas toujours être lue directement via le logiciel de phylogénie choisi, ce qui est le cas pour BEAST. Celle-ci doit préalablement être importée via un logiciel inclus (BEAUTI dans notre cas), permettant de générer un fichier .xml qui peut ensuite être reconnu par le logiciel d'analyse. Le réglage des différents paramètres tels que modèle de substitution, modèle de spéciation et modèle de distribution, doit être fait au moment de l'importation via le logiciel BEAUTI. Nous reportons ci-après l'intégralité des paramètres choisis et utilisés pour nos analyses phylogénétiques. Il est possible - et même recommandé - de donner des valeurs dites *a priori* (appelées « priors »), qui seront ensuite réévaluées en cours d'analyse, et donneront les « posterior priors », c'est-à-dire les taux et fréquences *a posteriori*. Pour la majorité des modèles, paramètres et *priors*, nous présentons brièvement leur nature et leur fonction, et nous discutons des raisons de ces choix.

1. Modèle gamma de site — Gamma Site Model

La loi gamma modélise ce qu'on appelle l'hétérogénéité des sites en termes de taux de substitution. Autrement dit, certains sites évoluent vite, d'autres plus lentement. La loi gamma vient modéliser l'écart d'évolution entre les sites. Pour des raisons de calculs mathématiques on précise un nombre de catégories de sites (= gamma category count) : si deux catégories sont utilisées, l'une inclura les sites qui évoluent vite et la seconde ceux qui évoluent lentement. Plus le nombre de catégories est important et plus la modélisation de l'hétérogénéité des sites sera fine, mais plus l'analyse sera longue. [Ward et al. \(2015\)](#) n'ont pas précisé leur valeur. [Borowiec et al. \(2019\)](#) ont utilisé une loi gamma modélisée avec 6 catégories. Nous choisissons également d'ajouter une loi gamma à notre modèle mais nous optons pour 4 catégories, ce qui est suffisant pour une telle modélisation et moins coûteux en temps de calcul ([F. Legendre, comm. pers.](#)).

Un modèle GTR+'I' indique un modèle avec prise en compte de sites invariants. Comme son nom l'indique, ce paramètre implique que certains sites ne varient pas, c'est-à-dire des sites dans la matrice avec une base identique pour chacun des taxons. Par défaut, il est configuré à 0 (= modèle GTR simple). Nous choisissons un mode estimé où la proportion de sites invariants sera estimée au cours de l'analyse.

Différents modèles de substitution sont disponibles avec BEAST : JC69, HKY, TN93, GTR. Le modèle HKY ([Hasegawa et al., 1985](#)) accepte des fréquences nucléotidiques arbitraires mais le modèle GTR (= General Time Reversible) est le modèle réversible le plus « neutre » et le plus général possible, parce qu'il autorise des taux différents pour les six types de substitution ([Finkler, 2010](#)). [Ward et al. \(2015\)](#) ont utilisé différents modèles suivant chaque partition (dont le modèle GTR pour un certain nombre d'entre eux), et [Borowiec et al. \(2019\)](#) ont utilisé le seul modèle GTR. Nous optons également pour un modèle GTR. Nous n'avons aucune connaissance particulière sur les fréquences de substitution parmi les fourmis myrmicines. Tous comme les autres auteurs, nous laissons ici les valeurs par défaut. Les fréquences sont cochées « estimées » à l'exception d'une.

— Paramètres impliqués —

- Taux de substitution — *Substitution rate* : 1.0 + estimé
- Nombre de catégorie gamma — *Gamma category count* : 4
- Forme (shape) : 1.0 + estimé
- Proportion de site invariant — *Proportion invariant* : 0.1 + estimé (R. Bouckaert, comm. pers.)
- Modèle de substitution — *Substitution model* : GTR
- Fréquence de substitution — *Rate AC, AG...* : 1.0 + estimé (à l'exception d'un taux)

— —

2. Modèle d'horloge — *Clock model*

Plusieurs modèles sont disponibles : Strict Clock, Relaxed Clock Exponential, Relaxed Clock Log Normal, et Random Local Clock. Le modèle d'horloge stricte (« strict clock ») fixe le taux d'évolution le long des branches tandis que celui-ci varie avec une horloge dite relâchée (« relaxed clock »). Comme la majorité des études phylogénétiques récentes sur de grands groupes d'arthropodes, les auteurs [Ward et al. \(2015\)](#) et [Borowiec et al. \(2019\)](#) ont utilisé un modèle d'horloge relâchée. Ces auteurs ont considéré qu'il y avait de bonnes raisons *a priori* de penser que le taux de substitution ait varié au sein du groupe d'étude au cours du temps. Nous choisissons donc de suivre également ce modèle, plus flexible qu'un modèle d'horloge stricte.

Les valeurs de taux d'évolution peuvent être tirées d'une distribution log normale, gamma ou exponentielle. [Ward et al. \(2015\)](#) et [Borowiec et al. \(2019\)](#) ont utilisé une distribution gamma pour échantillonner ces différents taux, qui dans tous les cas sont continuellement échantillonnés et réestimés au cours de l'analyse, mais certaines valeurs seront plus probables que d'autres en fonction de la loi de distribution choisie.

Les modèles d'horloge relâchée non corrélée dans BEAST 2 sont discrétisés pour des raisons fonctionnelles. Cela signifie que pour tout paramètre donné de la distribution log-normale, la densité de probabilité est discrétisée en un certain nombre de blocs de taux finis. Chaque branche est ensuite affectée à l'un de ces blocs. Par défaut, BEAUti fixe le nombre de taux discrets à -1. Cela signifie que le nombre de blocs est égal au nombre de branches. Pour la fréquence initiale d'horloge (« clock rate »), nous suivons ici la valeur recommandée de 1E-9 ([R. Bouckaert, comm. pers.](#)). Cette fréquence sera ensuite réestimée et permet simplement d'atteindre la convergence plus rapidement.

— Paramètres impliqués —

- Modèle d'horloge — *Clock model* : Relaxed Clock Log Normal
- Nombre de taux discrets — *Number of Discrete Rates* : -1 (par défaut)
- Normaliser le taux moyen — *Normalize the average rate* : non
- Fréquence d'horloge — *Clock rate* : 1E-9 + estimé

— —

3. Priors

3.1. Modèle d'arborescence — *Tree model*

Pour leurs analyses, [Ward et al. \(2015\)](#) et [Blaimer et al. \(2018\)](#) n'ont pas considéré les lignées éteintes, et ont donc utilisé le modèle de Yule (les auteurs n'ont cependant pas spécifié s'ils utilisaient le modèle calibré ou non) tandis que [Borowiec et al. \(2019\)](#) ont opté pour le modèle Birth Death.

— Paramètres impliqués —

- Modèle de spéciation — *Speciation model* : Birth Death (1), et Fossilized Birth Death (2)

— —

3.2. Priors du modèle FBD

— Paramètres impliqués —

- Arborescence — *Tree*
 - Origine : 120 + estimé

Le temps à « l'origine » est une valeur donnée *a priori* correspondant à l'estimation de l'âge d'apparition du groupe couronne des Formicidae (= c'est-à-dire le rang systématique supérieur). Cette valeur correspond à la moyenne arithmétique de l'âge moyen d'apparition des Formicidae proposé par les précédentes analyses phylogénétiques ([Moreau et al., 2006](#) ; [Moreau & Bell, 2013](#) ; [Schmidt, 2013](#) ; [Brady et al., 2014](#) ; [Borowiec et al., 2019](#)). La valeur initiale ne conditionne que très partiellement les estimations *a posteriori* car celles-ci sont constamment réestimées lors de l'analyse.

- Taux de diversification : variable (défini en section 3.4.6.2.3.)
- Taux de renouvellement : 0.5 - 0.9 (défini en section 3.4.6.2.3.)
- Proportion d'échantillonnage fossile ("fossil sampling proportion") : 0.5
- Proportion d'échantillonnage actuel ρ : variable suivant la stratégie topologique de l'analyse mais proche de 0.033.

- Condition on Sampling : non (par défaut)
- Condition on Rho sampling : oui (par défaut)
- Condition on Root : non (par défaut)

La proportion d'échantillonnage actuel ρ est la proportion de taxons actuels intégrés à l'étude par rapport à la richesse spécifique du clade considéré. Pour les modèles de spéciation BD et FBD, il est important de calibrer correctement ces différents priors car ils ont un impact direct sur les estimations. Bien que ceux-ci soient liés, une marge d'incertitude est néanmoins possible, mais il est nécessaire d'avoir une valeur *a priori* correcte pour au moins un des taux, afin de compenser le manque de connaissance sur les autres valeurs ([Heath, 2020](#)). Les taux sont discutés en détails par la suite.

Concernant la proportion d'échantillonnage actuel, nous avons $\rho = a / b$ avec « a » représentant le nombre d'espèces actuelles de fourmis myrmicines dans la matrice ($a = 231$), et « b » le nombre d'espèces actuelles de fourmis myrmicines ($b = 6940$), d'où $\rho \approx 0.033$.

- Taux de diversification — *Diversification Rate*
 - Distribution : exponentielle
 - Mean : 0.1
 - Offset : 0.5
- Origine FBD — *Origin FBD*
 - Distribution : log-normale
 - Mean : 2
 - Standard deviation : 1
 - Offset : 56
- Proportion d'échantillonnage — *Sampling proportion*
 - Distribution : Beta
 - Alpha : 2
 - Beta : 2
 - Offset : 0
- Taux de renouvellement FBD — *Turnover FBD*
 - Distribution : Beta
 - Lower : 2.0
 - Upper : 2.0
 - Offset : 0

La valeur du temps à l'origine (= offset de l'origine FBD) correspond ici à l'âge du plus ancien fossile connu du clade étudié (Heath, 2020). Nous suivons Luo et al. (2020) pour les modèles de distribution de proportion d'échantillonnage et du taux de renouvellement.

- Taux d'apparition — *Birth Rate*
 - Gamma
 - Alpha : 0.001
 - Beta : 1000
 - Offset : 0.0 (par défaut)

Nous suivons ici les valeurs proposées par Drummond et al. (2012a).

- Paramètre de fréquence — *Frequencies Parameter*
 - Uniforme (par défaut)
 - Lower : 0.0 (par défaut)
 - Upper : 1.0 (par défaut)
 - Offset : 0.0 (par défaut)

- Forme gamma — *Gamma shape*
 - Exponentielle (par défaut)
 - Mean : 1.0 (par défaut)
 - Offset : 0.0 (par défaut)

- Proportion d'invariants — *Proportion invariant*
 - Uniforme (par défaut)
 - Lower : 0.0 (par défaut)
 - Upper : 1.0 (par défaut)
 - Offset : 0.0 (par défaut)

- Paramètres des modèles de sites — *Priors on Parameters of the Site Models*

La distribution gamma est définie par le paramètre de forme (Alpha) et le paramètre d'échelle (Beta). Pour réduire la densité *a priori*, nous pouvons augmenter le paramètre de forme et ensuite ajuster le paramètre d'échelle en conséquence. Les valeurs initiales des fréquences sont basées sur [Heath \(2020\)](#).

- Fréquence AC - AT - CG - GT
 - Gamma (par défaut)
 - Alpha : 2
 - Beta : 0.25
 - Offset : 0.0 (par défaut)

- Fréquence AG
 - Gamma (par défaut)
 - Alpha : 2
 - Beta : 0.5
 - Offset : 0.0 (par défaut)

- Priors du modèle d'horloge — *Priors on the Clock Model*

Comme nous supposons que les taux de substitution des branches peuvent être modélisés par une distribution log-normale, cela induit deux hyperparamètres : la moyenne et l'écart-type (respectivement *uclMean.c* et *uclStdev.c*). Par défaut, la distribution *a priori* sur le paramètre *uclMean.c* est une

distribution « impropre » et uniforme sur l'intervalle (0,1). Notez que ce type de prior est dit « impropre » car la densité *a priori* d'une distribution uniforme avec des limites infinies ne s'intègre pas à 1. Et bien que de tels priors puissent parfois conduire à des distributions correctes *a posteriori*, ils peuvent également avoir des effets indésirables et causer des problèmes de « mélange » et de convergence (Heath et al., 2014).

- Moyenne *ulcdMean* — *Mean*

Le taux moyen sous la distribution log normale de l'horloge relâchée non corrélée (en espace réel). Par défaut, ce paramètre utilise la même unité que le *clock.rate*. Nous utilisons ici la valeur proposée par Blaimer et al. (2018).

- Gamma
- Alpha : 0.001 (non estimé)
- Beta : 1000 (non estimé)
- Offset : 0.0 (par défaut)

- Écart-type *ulcdStdev* — *Standard Deviation*

L'écart-type σ sous la distribution log normale de l'horloge relâchée non corrélée (dans l'espace logarithmique). Un paramètre égal à 0 signifie qu'il n'y a pas de variation de taux entre les branches. Un paramètre supérieur à 1 signifie que l'écart-type du taux des branches (dans l'espace réel) est supérieur au taux moyen.

- Gamma (par défaut)
- Alpha : 0.5396 + non estimé (par défaut)
- Beta : 0.3819 + non estimé (par défaut)
- Offset : 0.0 (par défaut)

— —

4. Markov Chain Monte Carlo

Les méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov, ou méthodes MCMC constituent une classe de méthodes d'échantillonnage à partir de distributions de probabilité. Ces méthodes de Monte-Carlo se basent sur le parcours de chaînes de Markov, utilisant des marches aléatoires, et qui ont pour lois stationnaires les distributions à échantillonner.

Un principe des analyses bayésiennes est de pouvoir vérifier la convergence évolutive et d'avoir des chaînes dites « froides » ou « chaudes ». La première chaîne est celle qui explore les « posteriors », c'est-à-dire les probabilités *a posteriori*, c'est la chaîne dite « froide ». Les autres chaînes sont utilisées pour explorer l'espace des probabilités, ce sont les chaînes dites « chaudes ». Cela signifie que la chaîne froide se déplace à l'endroit où l'une des chaînes chaudes a trouvé la plus forte probabilité d'acceptation.

Cette méthode permet d'éviter des problèmes de convergence, notamment à cause d'optima locaux. Pour vérifier la convergence, on considère le plus souvent que l'étude nécessite au moins deux analyses indépendantes montrant une convergence.

La longueur de chaîne est le nombre d'itérations considéré pour l'analyse, sa longueur étant adaptée à la taille du jeu de données, à la complexité du modèle, et aux ressources informatiques disponibles. En théorie, plus la chaîne sera longue et plus les résultats seront vraisemblables. Les premières étapes de la chaîne ne sont pas indicatives puisque le départ de l'analyse se fait de manière aléatoire au sein de la phylogénie. Ainsi, le paramètre « Pre Burn in » spécifie le nombre de pas qui ne seront pas enregistrés au début de l'analyse, et correspond souvent à 25% de la longueur de chaîne.

Pour les paramètres du MCMC, nous suivons les recommandations de Müller & Bouckaert (2019) et nous optons pour l'utilisation du module « CoupledMCMC » (Altekar et al., 2004 ; Müller & Bouckaert, 2019), connu sous le nom de « Metropolis coupled MCMC ». L'intérêt d'un tel module est d'éviter les problèmes de convergence de chaînes connus avec l'utilisation des opérateurs standards (Höhna & Drummond, 2012 ; Maturana Russel et al., 2018) en additionnant des chaînes supplémentaires. Celui-ci permet également d'augmenter la valeur de l'ESS (Effective Sample Size, nous définirons cet élément par la suite) par unité de temps, et par conséquent de réduire les temps de calcul. Nous utilisons donc ici un nombre supérieur de chaînes (4) par rapport à la valeur par défaut (2). La version récente 1.0.1 du module embarque des paramètres pré-configurés et censés être adaptés pour la plupart des analyses, notamment la valeur cible de probabilité (0.234) qui a été optimisée par Kone & Kofke (2005) et Atchadé et al. (2011). Nous combinerons systématiquement 4 « runs » indépendants pour vérifier la convergence et atteindre des valeurs ESS acceptables.

— Paramètres impliqués —

- Nombre de chaînes : 4 à 8 (suivant analyse)
- Longueur de chaîne — *Chain Length* : 100M / run pour 4 runs indépendants
- Fréquence de rééchantillonnage : 2 000
- Delta Temperature : 0.1
- Cible : 0.234
- Pre Burnin : 10-25% de la longueur de chaîne, suivant analyse
- Tracelog – Screenlog - Treelog : Log every : 5 000

— —

Références Annexe C — Paramètres d'importation (BEAST2)

Altekar, G., Dwarkadas, S., Huelsenbeck, J.P., & Ronquist, F., 2004. Parallel metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics*, 20 (3), 407–415.

Atchadé, Y.F., Roberts, G.O., & Rosenthal, J.S., 2011. Towards optimal scaling of Metropolis-coupled markov chain Monte Carlo. *Statistics and Computing*, 21 (4), 555–568.

Blaimer, B.B., Ward, P.S., Schultz, T.R., Fisher, B.L., & Brady, S.G., 2018. Paleotropical diversification dominates the evolution of the hyperdiverse ant tribe Crematogastrini (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Systematics and Diversity*, 2 (5), 3, 1–14.

Borowiec, M.L., Rabeling, C., Brady, S.G., Fisher, B.L., Schultz, T.R., & Ward, P.S., 2019. Compositional heterogeneity and outgroup choice influence the internal phylogeny of the ants. *Molecular phylogenetics and evolution*, 134, 111–121.

Brady, S.G., Fisher, B.L., Schultz, T.R., & Ward, P.S., 2014. The rise of army ants and their relatives: diversification of the specialized predatory doryline ants. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 93.

Drummond, A.J., Rambaut, A., & Bouckaert, R., 2012a. Divergence dating tutorial with BEAST 2.0.

Finkler, A., 2010. Modèle d'évolution avec dépendance au contexte et Corrections de statistiques d'adéquation en présence de zéros aléatoires. Doctoral dissertation.

Hasegawa, M., Kishino, H., & Yano, T., 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22 (2), 160–74. <https://doi.org/10.1007/bf02101694>

Heath, T.A., 2020. Divergence Time Estimation using BEAST v2.*. Dating Species Divergences with the Fossilized Birth-Death Process. February 26, 2020, 1–47.

Heath, T.A., Huelsenbeck, J.P., & Stadler, T., 2014. The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111 (29), 2957–2966.

Höhna, S., & Drummond, A.J., 2012. Guided Tree Topology Proposals for Bayesian Phylogenetic Inference. *Systematic Biology*, 61 (1), 1–11. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr074>

Kone, A., & Kofke, D.A., 2005. Selection of temperature intervals for parallel-tempering simulations. *The Journal of chemical physics*, 122 (20), 206101.

Luo, A., Duchêne, D.A., Zhang, C., Zhu, C.D., & Ho, S.Y., 2020. A Simulation-Based Evaluation of Tip-Dating Under the Fossilized Birth–Death Process. *Systematic Biology*, 69 (2), 325–344. [doi:10.1093/sysbio/syz038](https://doi.org/10.1093/sysbio/syz038)

Maturana Russel, P., Brewer, B.J., Klaere, S., & Bouckaert, R., 2019. Model Selection and Parameter Inference in Phylogenetics Using Nested Sampling, *Systematic Biology*, 68 (2), 219–233. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy050>

Moreau, C.S., & Bell, C.D., 2013. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. *Evolution*, 67, 2240–2257.

Moreau C.S., Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B., & Pierce, N.E., 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312, 101–104.

Müller, N.F., & Bouckaert, R., 2019. "Coupled MCMC in BEAST 2." bioRxiv, 603514.

Schmidt, C., 2013. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa*, 3647, 201–250.

Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L., & Schultz, T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40, 61–81. <https://doi.org/10.1111/syen.12090>

Taxonomie, phylogénie et biogéographie des fourmis Myrmicinae Apports des fossiles cénozoïques

Mots clés : Formicidae / Myrmicinae / Taxonomie / Phylogénie / Biogéographie / Cénozoïque

Résumé : Avec plus de 7000 espèces, les fourmis Myrmicinae constituent l'un des plus grands succès écologiques de l'histoire. Pourtant, leur histoire évolutive reste mal comprise. Le présent travail tente de retracer l'évolution du groupe, par l'étude taxonomique des récentes découvertes de myrmicinae fossiles (ambre éocène de l'Oise,ambre miocène de Zhangpu et d'Éthiopie), pour les utiliser comme nouveaux points de calibration. L'approche combine les plus récents outils permettant de mieux considérer les données paléontologiques (taux de diversification, d'échantillonnage, etc.), et leur intégration dans l'analyse phylogénétique (modèle FBD, CladeAge). L'effet des diverses modalités de calibration (calibration à la racine, du groupe-couronne ou à l'origine, modèles de distribution, node-dating vs. tip-dating) sur les estimations des temps de divergence est également testé et discuté.

Enfin, l'histoire biogéographique est revue à l'aune des nouvelles occurrences et des résultats phylogénétiques. Le groupe serait apparu dans le Nouveau Monde au Crétacé Supérieur (85-95 Ma), sans toutefois montrer une appartenance plus marquée au Néarctique ou au Néotropique. Les grandes lignées se seraient ensuite rapidement dispersées, en particulier à l'Éocène à travers l'Antarctique, la Béringie et le Greenland. L'extension des latitudes tropicales à la suite d'évènements hyperthermiques (ETM, MECO) auraient permis des dispersions successives entre Nouveau et Ancien Monde, et expliquent la disparité des distributions actuelles, où les lignées basales sont respectivement restreintes au Néarctique-Paléarctique et au Nouveau Monde, tandis que les lignées plus dérivées montrent des distributions plus larges mais plus hétérogènes.

Taxonomy, phylogeny and biogeography of myrmicine ants Insight from Cenozoic fossils

Keywords: Formicidae / Myrmicinae / Taxonomy / Phylogeny / Biogeography / Cenozoic

Abstract: With more than 7000 species, the myrmicine ants constitute one of the greatest ecological success stories. Yet, their evolutionary history remains poorly understood. The present work attempts to trace their evolution through the taxonomic study of recent discoveries of fossil myrmicinae (Eocene Oise amber, Miocene Zhangpu and Ethiopian amber), in order to use them as new calibration points. The approach combines the most recent data-processing tools that allow a better consideration of palaeontological data (diversification, sampling rate, etc.), and their integration into phylogenetic analysis (FBD model, CladeAge). The effect of various calibration modes (root node calibration, crown- or stem- calibration, distribution models, node-dating vs. tip-dating) on divergence dating estimates is also tested and discussed.

Finally, the biogeographical history is reviewed in the light of new occurrences and phylogenetic results. The group would have appeared in the New World during Upper Cretaceous (85-95 Ma), but without clearly indicating a stronger affiliation to Nearctic or Neotropic. The major lineages would have quickly spread out across the globe, particularly during Eocene through Antarctica, Beringia and Greenland. The extension of tropical latitudes following hyperthermal events (ETM, MECO) would have led to successive dispersions between New World and Old World, and would explain the apparent disparity of actual distributions. The basal lineages are respectively restricted to the Nearctic-Paleartic and the New World, while the more derived lineages show wider but also more heterogeneous distributions.