

UNIVERSITE DE MONS- HAINAUT

-

FACULTE DES SCIENCES

-

LABORATOIRE DE ZOOLOGIE

Systématique des Chalcidoidea de l'ambre de l'Oise

Promoteur : Denis Michez

Rapporteurs : Pierre Rasmont

André Nel

Déborah Lanterbecq

Sébastien Patiny

Mémoire de fin d'Etudes

Présenté par **BRASERO et MARTIN Nicolas**

En vue de l'obtention du grade de

Maître en Sciences Biologiques.

Année académique 2008-2009

N. Brasero et Martin, 2009. Systématique des Chalcidoidea de l'ambre de l'Oise. Mémoire en Sciences Biologiques, Université de Mons-Hainaut, 96 pp.

Résumé- La superfamille des Chalcidoidea est constituée de 19 familles et est reconnue comme étant le groupe le plus large et le plus diversifié de tous les insectes. On les retrouve dans presque tous les écosystèmes terrestres montrant une diversité biologique et écologique énormes. Cependant, malgré son omniprésence, il reste le groupe le moins connu parmi les hyménoptères.

Les formes fossiles des Chalcidoidea sont très peu étudiées à travers le monde. Celles du gisement d'ambre de l'Oise (France, département de l'Oise, Le Quesnoy) n'échappent pas à ce manque d'intérêt. Cette discrimination est certainement due à la petite taille des individus et, par conséquent, la grande difficulté à observer certains caractères.

Après avoir réalisé un inventaire des spécimens (tous ordres confondus) déjà décrits dans le gisement de l'Oise, deux spécimens ont été étudiés, un Eurytomidae (*species A* gen. nov. spec. nov.) et un Chalcididae (*species B* gen. nov. spec. nov.). Les deux spécimens ont préalablement été préparés, à l'aide d'une méthode au baume de Canada, afin de faciliter l'observation des caractères. Par la suite, ils ont été décrits, et intégrés dans deux analyses phylogénétiques basées sur des taxons contemporains.

Il en résulte que les deux inclusions sont les plus vieilles jamais décrites. Ainsi, après les analyses phylogénétiques, elles apparaissent comme frères de l'ensemble des sous-familles de leur famille respectives. Ces résultats impliquent la dénomination de deux nouvelles sous-familles: sub-family A et sub-family B.

Mots clés: Chalcidoidea, gisement d'ambre de l'Oise, *species A* gen. nov. spec. nov., *species B* gen. nov. spec. nov., analyses phylogénétiques, sub-family A, sub-family B.

Remerciements

Je tiens à remercier par ces quelques lignes toutes les personnes qui ont contribué de près comme de loin à l'élaboration du présent travail.

Je remercie le Prof. Pierre Rasmont de m'avoir accueilli dans son service et permis de réaliser ce travail.

Je remercie tout particulièrement le Dr. Denis Michez de m'avoir guidé tout au long de ce travail, pour ses conseils judicieux et sa disponibilité.

Je remercie les membres du jury qui ont accepté de participer à l'évaluation de ce travail : le Prof. Pierre Rasmont, le Dr. André Nel, le Dr. Déborah Lanterbecq ainsi que le Dr. Sébastien Patiny.

Je tiens à remercier le Dr. André Nel de m'avoir accueilli dans son service du Museum d'Histoire Naturelle de Paris.

Je remercie également monsieur Jean-Luc Vago de m'avoir apporté son aide précieuse durant cette année.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Melle Audrey Coppée, M. Thibaut De Meulemeester ainsi qu'à Melle Stéphanie Iserbyt pour leur aide et leur soutien constants.

Je n'oublie pas mes proches qui m'ont été indispensables dans les moments les plus difficiles.

Que toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail, et que je n'ai pas citées ici, sachent que je ne les oublie pas et que je les remercie.

Table des matières

1. Introduction générale	1
2. Etat des connaissances sur les Chalcidoidea	2
2.1. Néontologie	2
2.1.1. Caractéristiques générales des Chalcidoidea	2
2.1.2. Ecologie et systématique des Chalcidoidea	4
2.1.3. Systématique des Chalcidoidea	5
2.2. Paléontologie	14
3. L'ambre	18
3.1. Généralités	18
3.2. Les gisements mondiaux	18
3.3. Les gisements français	22
3.4. Le gisement de l'Oise	22
4. Matériels et méthode	25
4.1. Préparation des inclusions	25
4.1.1. Préparation à l'époxy	26
4.1.2. Préparation au baume de Canada	27
4.2. Descriptions	28
4.2.1. Matériel	28
4.2.2. Terminologie	28
4.3. Analyse phylogénétique	31
4.3.1. Eurytomidae : Sub-family A <i>species A</i> subf. nov. gen. nov. sp. nov.	31
4.3.1.1. Echantillonnage	31
4.3.1.2. Caractères morphologiques	32
4.3.1.3. Analyse phylogénétique	45
4.3.2. Chalcididae : Sub-family B <i>species B</i> subf. nov. gen. nov. sp. nov.	46
4.3.2.1. Echantillonnage	46
4.3.2.2. Caractères morphologiques	46
4.3.2.3. Analyse phylogénétique	52
5. Résultats	53
5.1. Insects from the Early Eocene amber of Oise (France) : diversity and palaeontological signficiance	53
5.2. Eurytomidae	53
5.2.1. Description	53
5.2.2. Phylogénie	55
5.3. Chalcididae	58

5.3.1. Description	58
5.3.2. Phylogénie	59
6. Discussion.....	62
6.1.Systématique des deux Chalcidoidea.....	62
6.1.1. Position phylogénétique de <i>species A</i> subf. nov. gen. nov. sp. nov.....	62
6.2.1. Position phylogénétique de <i>species B</i> subf. nov. gen. nov. sp. nov..	62
6.2. Diversification des Chalcidoidea	63
6.3. Importance de l'ambre de l'Oise	63
7. Bibliographie	64
8. Annexes.....	70

1. Introduction générale

L'histoire de la terre est inscrite dans les roches sous forme de compressions mais peut également se retrouver dans les ambres avec souvent une qualité de conservation stupéfiante. Les inclusions de plantes, d'animaux ou même de micro-organismes nous ouvrent des fenêtres sur le passé. Ainsi, les ambres nous permettent de connaître les diversités passées et les conditions de vie de jadis, et nous aident à comprendre les processus de l'évolution. L'ambre nous apporte également de nombreuses informations de type comportementale, écologique mais aussi et surtout morphologique. Cette dernière étant la plus utilisée en systématique et phylogénie.

Un des objectifs de la paléontologie est de reconstituer l'histoire de l'évolution par l'étude de caractères partagés par deux ou plusieurs taxons, et ainsi, d'observer les liens de parenté entre les différents organismes. Sans ce contexte, les fossiles ne sont que des restes d'organismes qui ne nous disent que très peu de choses sur l'évolution.

Les fossiles dans l'ambre, de par leur conservation exceptionnelle et leur ancienneté, sont d'un immense intérêt dans les analyses phylogénétiques des insectes actuels. C'est en effet, le but de notre étude, menée dans la perspective d'une meilleure compréhension de la biodiversité entomologique au cours des temps géologiques, ainsi que des processus d'extinctions et de diversifications dans cette classe.

Dans le cadre de ce mémoire, nous nous sommes focalisés sur un gisement d'ambre, l'ambre de l'Oise, et un groupe d'insectes, celui des Chalcidoidea.

2. Etat des connaissances sur les Chalcidoidea

2.1. Néontologie

2.1.1. Caractéristiques générales des Chalcidoidea

L'ordre des hyménoptères, comptant approximativement 115.000 espèces décrites (Sharkey 2007), est subdivisé en deux grands groupes: celui des symphytes chez lequel l'abdomen fait directement suite au thorax et, celui des apocrites, chez qui un étranglement est généralement visible entre le deuxième segment abdominal et le mesosoma. Ce dernier groupe, qui nous intéresse plus spécialement, est subdivisé en térébrants (où les femelles sont porteuses d'un ovipositeur et pondent leurs œufs à l'intérieur du corps d'autres insectes) et aculéates (où les femelles portent un aiguillon).

Goulet *et al.* (1993) considèrent la superfamille des Chalcidoidea (Hyménoptères : térébrants) comme étant l'un des plus grands groupes de térébrants. Bien que quelques espèces de Chalcidoidea soient phytophages, le plus souvent ils sont parasites d'autres insectes. Ils sont ainsi beaucoup utilisés en lutte biologique, démontrant leurs grands impacts sur la régulation des populations hôtes (Sharkey 2007). En effet, une espèce de parasites arrivant dans un habitat est capable de maintenir une population d'hôtes en petit nombre.

Les principaux caractères morphologiques des Chalcidoidea peuvent être résumés comme suit :

i- une nervation alaire fortement réduite se traduisant par l'existence d'une seule nervure tubulaire bifurquée avant son extrémité. Les ailes se composent au plus d'une nervure submarginale (R), une marginale (C+R), une postmarginale (R1) et d'une stigmale (r-rs) (Fig 1). Pour certaines familles, il y a même une réduction totale des ailes comme, par exemple, chez les mâles d'Agaonidae, certaines espèces de Pteromalidae (femelle de Cleonyminae et de Diaparinae), de Mymaridae et d'Eupelmidae.

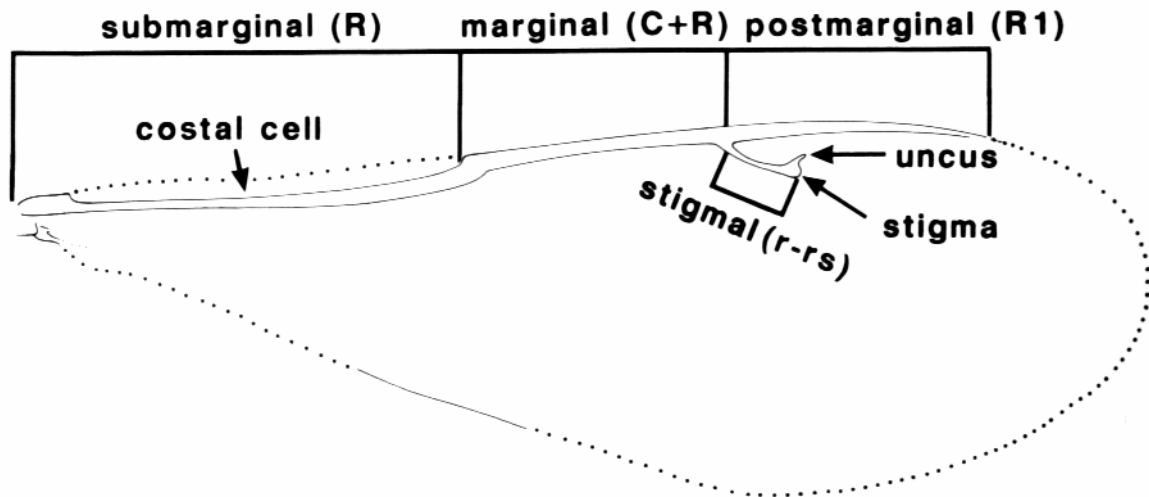


Figure 1 : aile antérieure de Chalcidoidea (Goulet *et al.* 1993)

ii- une antenne avec un scape allongé, coudée entre le scape et le pédicelle et comportant généralement un ou plusieurs anneli ainsi qu'un flagellum divisé en flagellomères (Fig.2)

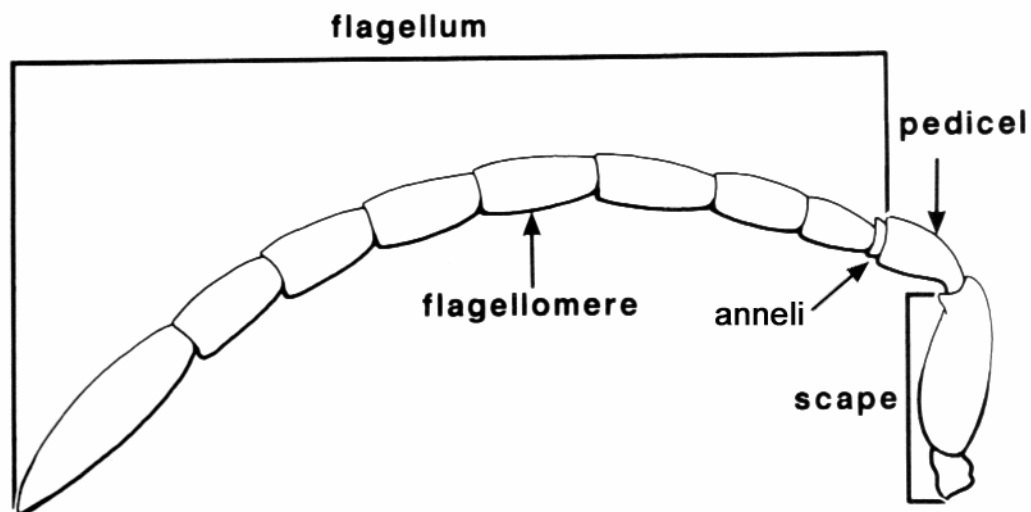


Figure 2 : antenne de Chalcidoidea (Goulet *et al.* 1993)

iii- un mesosoma présentant latéralement un sclérite triangulaire situé entre le pronotum et la tégula (tg) et nommé prepectus (pr). Celui-ci est en réalité un sclérite semi-annulaire visible en face ventrale (Fig.3).

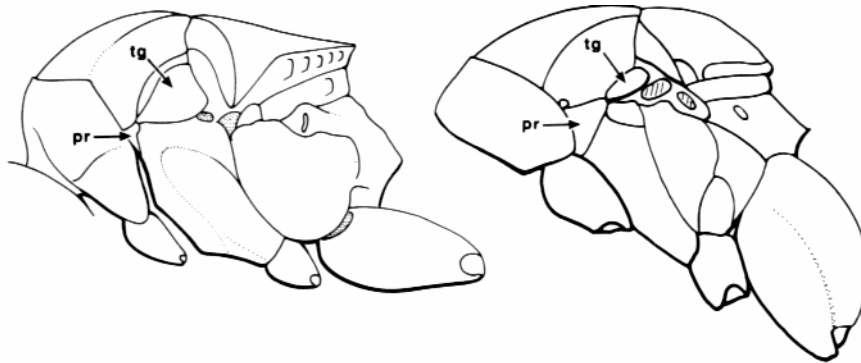


Figure 3 : prepectus (pr) (Goulet *et al.* 1993)

2.1.2. Ecologie et systématique des Chalcidoidea

On retrouve les Chalcidoidea dans presque tous les écosystèmes terrestres montrant une diversité biologique et écologique énorme. Ils peuvent être parasites (endoparasites ou ectoparasites), hyperparasites¹, idiobiontes² ou koinobiontes³.

Il existe une grande confusion entre les spécialistes concernant la définition des familles, des genres et espèces chez les Chalcidiens.

Malgré leur omniprésence, il reste le groupe le moins connu parmi les hyménoptères de par leur petite taille. En effet, peu de familles de Chalcidoidea ont été rigoureusement définies et étudiées phylogénétiquement (Wijesekara 1997).

¹ Se développent aux dépens d'une espèce elle-même parasite.

² Qualifie les insectes entomophages qui tuent dans un premier temps leur hôte et déposent leurs oeufs sur le cadavre de celui-ci. Ce sont généralement des ectophages relativement polyphages. Les insectes oophages ainsi que les endoparasitoïdes pupaux relèvent de ce type.

³ Qualifie les insectes parasitoïdes qui maintiennent leur hôte en vie tout au long de leur propre développement jusqu'à leur propre nymphose. Ils sont généralement endoparasites et souvent monophages, c'est-à-dire parasites spécialisés. Les hyperparasites relèvent souvent de ce groupe biologique.

3300 genres et 22500 espèces ont déjà été décrits (Goulet *et al.* 1993), mais le nombre d'espèces décrites ne représente certainement qu'une fraction de la vraie diversité des Chalcidoidea. Les Chalcidoidea sont reconnus comme étant le groupe le plus large et le plus diversifié de tous les insectes (Noyes 1978) et, d'après les estimations de divers auteurs, cette diversité varie à l'intérieur d'une fourchette estimée à 100.000 – 400.000 espèces.

Le nombre de familles n'a fait que fluctuer depuis le début de 19^{ème} siècle passant de 1 (Westwood 1840 ; Howard 1885, 1886 ; Handlirsch 1925) à 9 (Riek 1970), 11 (Burks 1978), 14 (Ashmead 1904), 16 (Yoshimoto 1984) et 20 (Förster 1856 ; Nikolskaya 1952). Ce nombre est passé à 21 (Boucek 1988) mais a été réduit à 20 par Gibson (1993) en plaçant la famille des Mymarommatidae dans sa propre superfamille (Mymarommatoidea). Noyes (2006), réduit encore le nombre de familles incluant les Elasmidae dans la famille des Eulophidae.

Dans le présent travail, nous considérerons que cette superfamille comprend 19 familles (Noyes 2006) (Annexes 1, 2, 3 et 4)

2.1.3. Systématique des Chalcidoidea

Noyes (1990) a réalisé une phylogénie des différentes familles de Chalcidoidea (Fig.4) basée sur des caractères morphologiques.

La lignée comprenant les Trichogrammatidae, les Eulophidae, les Elasmidae (incluse dans les Eulophidae (Noyes, 2006)), les Aphelinidae et les Signiphoridae est caractérisée par la réduction des segments antennaires ainsi que la réduction du nombres de tarsomères.

L'autre lignée comprend tous les autres taxa exceptés les Mymaridae, les Rotoitidae et les Tetracampidae qui sont considérés comme basaux.

Ainsi, le problème dans la systématique des différentes familles de Chalcidoidea n'est pas le nombre de familles en lui-même, mais la compréhension de la monophylie et des relations entre ces différentes familles, sous-familles,...

Afin de pouvoir décider de ces relations, la mise en évidence de meilleurs caractères est nécessaire.

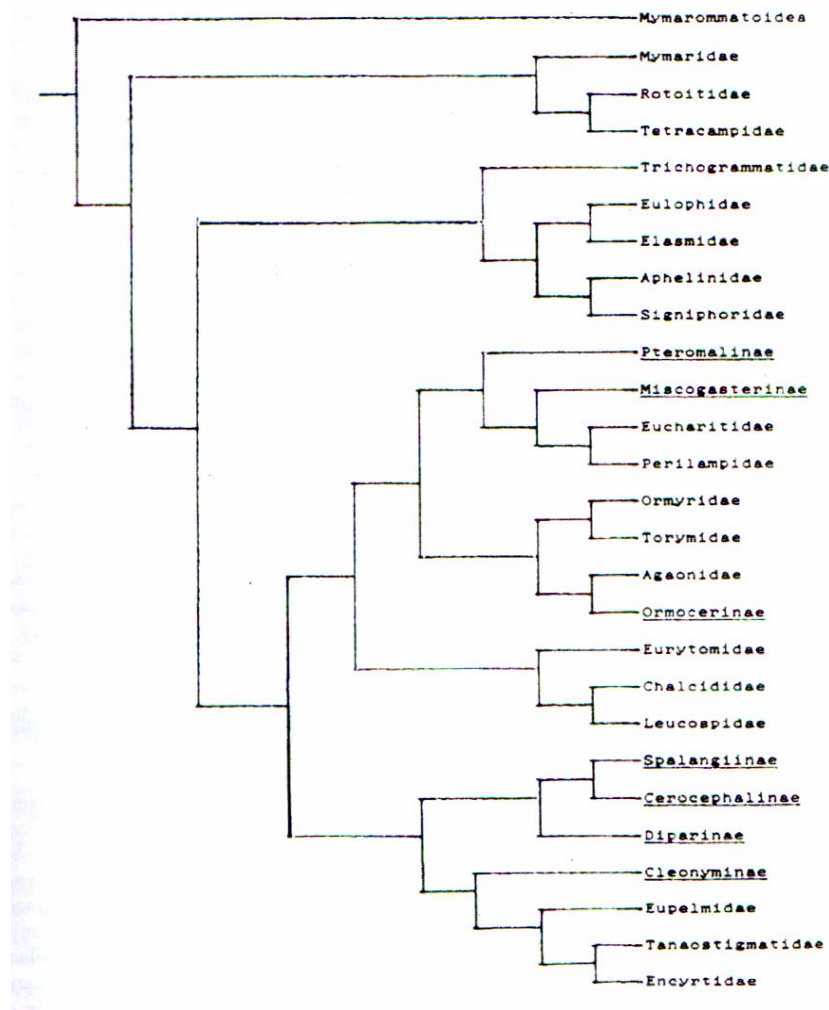


Figure4 : Phylogénie des Chalcidoidea proposée par Noyes (1990)

Agaonidae Walker 1848:

On les retrouve dans les régions tropicales et subtropicales avec plus ou moins 76 genres et 757 espèces placés dans 6 sous-familles : Agaoninae, Epichrysomallinae, Otitesellinae, Sycoecinae, Sycophaginae et Sycoryctinae. Cependant, des estimations indiquent que le nombre d'espèces décrites actuellement représente seulement la moitié de la diversité de ce groupe (Davis *et al.* 2008). Leur classification est cependant extrêmement instable, des travaux montrent que cette famille est probablement polyphylétique (Rasplus *et al.* 1998).

La sous-famille des Agaoninae est considérée comme le principal groupe pollinisateur des figuiers. Une co-évolution entre les figuiers et les agaonides est fortement possible car ce sont les seuls agents pollinisateurs des fleurs internes de figuiers. De plus, chaque espèce d'Agaoninae est pollinisatrice exclusive de sa propre espèce de figuier. Ce mutualisme « obligatoire » existe depuis des millions d'années (Grimaldi & Engel 2005, Peñalver *et al.* 2006a).

Cependant, en plus des Agaonidae pollinisateurs, il existe d'autres Chalcidoidea associés aux figuiers. Leurs rôles sont difficiles à déterminer, mais beaucoup semblent être phytophages, rentrant en compétition pour l'espace et la nourriture avec les Agaonidae ; certains semblent se nourrir de graines alors, que d'autres, sont parasites ou hyperparasites d'insectes formant des galles. Ensemble ils sont connus sous le nom de « fig wasps » et proviennent des familles d'Agaonidae, de Pteromalidae et de Torymidae (Early, 2000)

Aphelinidae Thomson 1876:

Cette famille est largement distribuée dans le monde entier avec plus ou moins 33 genres et 1168 espèces placés dans 7 sous-familles : Aphelininae, Azotinae, Calesinae, Coccophaginae, Eriaphytinae, Eriaporinae et Eretmocerinae.

Avec les Encertidae, les Aphelinidae sont l'une des familles de Chalcidoidea les plus importantes dans la lutte biologique. Ils sont endoparasites, ectoparasites ou hyperparasites principalement d'Aleyrodoidea, d'Aphidoidea, d'Auchenorrhyncha, de Psylloidea (Hémiptères) mais spécialement de Coccoidea (Homoptères). Ils sont également parasites d'œufs de Lépidoptères et d'Orthoptères, de larves et pupes de Diptères, ainsi que de larves d'autres Chalcidoidea et Dryinidae (Hyménoptères).

Chez quelques espèces, les femelles sont endoparasites et les mâles ectoparasites de la même espèce hôte tandis que chez d'autres, les mâles sont hyperparasites de femelles de leurs propres espèces (autoparasitisme) ou d'autres espèces d'Aphelinidae (adelphoparasitisme).

Chalcididae Walker 1832:

Elle possède une distribution assez large à travers le monde mais est plus diversifiée sous les tropiques. Elle compte plus ou moins de 87 genres et 1457 espèces placés dans 5 sous-familles : Brachymeriinae, Chalcidinae, Cratocentrinae, Dirhininae et Haltichellinae. Cependant, la diversité spécifique apparente est loin de présenter la biodiversité réelle.

La sous-famille des Chalcidinae est divisée en 2 tribus : Chalcidini, et Smicromorphini. La sous-famille des Dirhininae possède 2 tribus, celle des Dirhini et des Epitranini. Celle des Haltichellinae est également divisée en 4 tribus : Haltichellini, Hybothoracini, Tropimeridini et Zavoyini. La sous-famille Brachymeriinae possède 2 tribus: Brachymeriini et Phasgonophorini. La sous-famille des Cratocentrinae ne possède qu'une tribu, celle des Cratocentrini.

D'après Wijesekara (1997), les Chalcididae sont surtout noirs, mais certains varient du brun foncé au jaune possédant parfois des reflets métalliques. Cette famille est caractérisée notamment par la tête et le thorax fortement sclérotisés et densément ponctués ; une gena brusquement carénée ; un prépectus petit et difficilement observable ; un mésopleure avec dépression fémorale peu profonde ; des tarses possédant 5 tarsomères ; métafémur élargi et ventralement denté au moins sur tiers apical ; un métatibia distinctement courbé et obliquement tronqué.

Les Chalcididae sont endoparasites de larves de Lépidoptères, Diptères, Coléoptères, voire de certaines Tenthredinidae et de certains Neuroptères (Boucêk, 1988).

La plupart des spécimens appartenant à cette famille sont caractérisés par une hypertrophie du tibia des pattes arrières. Cette caractéristique a plusieurs fonctions, dont celle de capturer les hôtes entre les dents du fémur et le tibia durant l'introduction de l'ovipositeur, d'autres se mettent en position verticale sur leurs pattes arrières et ont ainsi leurs pattes antérieures et médianes libres pour une manipulation plus aisée de l'hôte, d'autres encore sont connus pour utiliser leurs pattes arrières lors de combats (Cowan, 1979). Cependant, les métafémur élargis se retrouvent également dans d'autres familles (Leucospidae, Pteromalidae, Torymidae, Eulophidae et Agaonidae) et sont considérés comme étant probablement apparus de manière indépendante (Boucêk, 1988).

Encyrtidae Walker 1837:

Cette famille de Chalcidoidea est l'une des plus grandes et des plus diversifiées structurellement avec plus ou moins 460 genres et 3735 espèces décrits placés dans 2 sous-familles : Encyrtiae et Tetracneminae.

C'est également l'une des familles les plus importantes dans la lutte biologique. La plupart sont endoparasites de Coccoidea (Homoptères), mais aussi d'œufs et de larves de Coléoptères, Diptères, Lépidoptères, Hyménoptères, Neuroptères, Orthoptères, Hémiptères et Arachnides.

Il existe une tribu (Copidosomatini), principalement parasites de Lépidoptères, possédant un processus inhabituel de multiplication des oeufs dans la larve hôte à partir d'un seul œuf. Celui-ci se divise par mitose pour former plusieurs individus, c'est ce qu'on appelle de la polyembryonie. Les larves endoparasites résultantes consomment la larve hôte, émergent ensuite de celle-ci des adultes tous du même sexe, sauf si plusieurs œufs ont été pondus initialement (Ode & Strand 1995).

Eucharitidae Latreille 1809:

Cette famille est largement répandue dans le monde, mais sa diversification culmine dans les zones tropicales et subtropicales. Plus ou moins 55 genres et 423 espèces ont été répertoriés et séparés en 4 sous-familles : Akapalinae, Eucharitinae, Oraseminae et Philomidinae.

Toutes les espèces d'Eucharitinae et d'Oraseminae sont connues pour être parasites externes ou internes de stades immatures de fourmis. Les femelles adultes d'Eucharitidae déposent leurs œufs dans le tissu végétal, telles des feuilles, loin des nids de fourmis (Formicidae). Une fois l'œuf éclos, la larve (plasmidium) essaie de s'attacher par ses mandibules à presque n'importe quels 'objets' se déplaçant. Celle-ci se retrouve ensuite emportée dans un nid de fourmis si elle s'est attachée à une ouvrière, si pas elle s'alimente sur le dos d'un transporteur intermédiaire prolongeant ainsi sa vie jusqu'à ce qu'elle puisse être transférée jusqu'à un nid de fourmis. Une fois dans le nid, le plasmidium se transfère sur une larve de fourmis et cesse son développement jusqu'à ce que cette larve soit au stade de puppe. A ce moment-là, le plasmidium recommence à s'alimenter, ce qui a pour conséquence son développement en un ectoparasite (Goulet *et al.* 1993).

La sous-famille des Philomidinae est connue pour être parasite d'abeilles solitaires tandis que pour celle des Akapalinae les hôtes sont encore inconnus (Heraty, 2004)

Eulophidae Westwood 1829:

C'est l'une des plus importante famille de Chalcidoidea avec plus ou moins 297 genres et 4472 espèces divisés en 4 sous-familles : Euderinae, Eulophinae, Entedoninae et Tetrastichinae.

C'est également l'une des familles les plus importantes économiquement de par leur utilisation en lutte biologique à travers le monde. La plupart des espèces (solitaires ou grégaires) sont parasites de larves de Lépidoptères, Diptères Hyménoptères et Coléoptères. Certaines espèces sont également phytophages.

Eupelmidae Walker 1833:

Leur distribution est assez large, mais leur diversification culmine surtout dans les zones tropicales et subtropicales avec plus ou moins 45 genres et 907 espèces décrits et séparés en 3 sous-familles : Calosotinae, Eupelminae et Neanastatinae.

Solitaires ou grégaires, la majorité des espèces d'Eupelmidae sont parasites de stades immatures d'autres insectes comme les Lépidoptères, Homoptères, Hyménoptères, Coleoptères, Neuroptères et Orthoptères.

Eurytomidae Walker 1832:

La biologie, la phylogénie et la diversité des Eurytomidae ont été récemment discutées (Gates *et al.* 2006, Gates 2008a, Lotfalizadeh *et al.* 2007).

Leur distribution est assez large avec plus ou moins 88 genres et 1424 espèces séparés en 3 sous-familles : Eurytominae (73 genres), Heimbrinae (2 genres) et Rileyinae (12 genres).

Une extrême diversité existe dans les associations avec leurs hôtes (Orthoptères, Coléoptères, Diptères, Hyménoptères,..) (Gates 2008b, Goulet *et al.* 1993). Certaines espèces sont phytophages, d'autres entomophages, d'autres encore alternativement phytophages et entomophages. Ils peuvent être également solitaires ou grégaires.

Les espèces phytophages forment des gales, mangent les semences, tandis que les espèces entomophages sont principalement ectoparasites ou hyperparasites de larves dissimulées dans les végétaux comme les souches, les gales ou les semences.

Leucospidae Walker 1834:

On les retrouve principalement dans les régions tropicales et subtropicales. Sur 11 genres déjà décrits, seulement 4 d'entre-eux sont considérés comme valides (*Leucospis*, *Micrapion*, *Neleucospis* et *Polistomorpha*) et plus ou moins 134 espèces ont été décrites.

Ils sont principalement ectoparasites d'abeilles solitaires, mais aussi d'Eumeninae et de Sphecidae.

Mymaridae Haliday 1833:

Les Mymaridae sont largement distribuées à travers le monde avec plus ou moins 103 genres reconnus comme valides et 1424 espèces.

Ils sont endoparasites solitaires ou grégaires d'œufs de divers insectes. Leurs principaux hôtes sont les Homoptères et les Hémiptères mais également les Psocoptères, les Coléoptères, les Orthoptères et les Diptères.

Ormyridae Forster 1856:

C'est une petite famille ne possédant que 3 genres pour 125 espèces distribuées largement dans l'Ancien Monde, mais également dans les zones septentrionales du Nouveau Monde. Elle est extrêmement rare dans le Sud de l'Amérique Centrale, dans cette partie du monde, une seule espèce a été décrite.

Beaucoup d'espèces sont principalement parasites ou hyperparasites de gales d'autres insectes comme les Cynipidae (Hyménoptères) ou les Tephritidae (Diptères). Il existe également 2 espèces d'Amérique du Nord connues pour parasiter un Pteromalide formant des gales sur les *Vaccinium*. Quelques espèces tropicales sont également connues pour se développer dans les figues.

Perilampidae Latreille 1809:

Leur distribution est assez large avec plus ou moins 15 genres et 277 espèces séparés en 3 sous-familles : Chrysolampinae, Perilampinae et Philomidinae.

La plupart sont hyperparasites de Lépidoptères via les Tachinidae (Diptères) et les Ichneumonidae (Hyménoptères), ou principalement parasites de Coléoptères perceurs de bois. Quelques espèces sont également connues en tant que parasites ou hyperparasites d'Hyménoptères, d'Orthoptères et de Neuroptères.

Pteromalidae Dalman 1820:

Leur distribution est assez large avec plus ou moins 588 genres et 3506 espèces divisés en 31 sous-familles.

Les associations avec leurs hôtes sont extrêmement diverses. Ils sont solitaires ou grégaires, ectoparasites ou endoparasites, parasites primaires ou secondaires, idiobiontes ou koinobiontes et certains sont mêmes prédateurs.

Rotoitidae Boucek et Noyes 1987:

Cette famille n'est connue que de 2 genres et 2 espèces, une de Nouvelle Zélande (*Rotoita basalis* Bouček & Noyes 1987) et une du Chili (*Chiloe micropteron* Gibson & Huber 2000). Leurs hôtes sont inconnus.

Signiphoridae Ashmead 1880:

Cette famille est extrêmement diversifiée sous les régions tropicales et subtropicales du Nouveau Monde avec 4 genres reconnus comme valides et plus ou moins 76 espèces.

La plupart des Signiphoridae sont parasites d'Homoptères, principalement de Coccoidea et d'Aleyrodidae mais aussi d'Aphidae et de Psyllidae. Ils sont également hyperparasites de certains Hyménoptères et Diptères.

Tanaostigmatidae Howard 1890:

Cette famille se retrouve principalement dans les zones tropicales et subtropicales avec plus ou moins 9 genres et 92 espèces répertoriées.

La seule espèce connue du genre *Cynipencyrtus* (que l'on retrouve au Japon) est parasite de gales de Cynipidae du *Quercus*. Les autres Tanaostigmatidae sont phytophages formant des gales sur les tiges, les feuilles, les graines ou les ovules floraux.

Tetracampidae Forster 1856:

Cette famille se retrouve partout dans le monde avec plus ou moins 15 genres et 50 espèces décrits séparés en 6 sous-familles : Baeomorphinae, Bouceklytinae (fossile), Distylopinae (fossile), Mongolocampinae, Platynochaetinae et Tetracampinae. Cependant, seulement 4 espèces sont connues de la région Néarctique.

Certaines espèces sont parasites de larves de Chiromyidae (Diptères) formant des gales, d'autres parasitent des larves de Diptères creusant les feuilles et les brindilles, d'autres encore sont endoparasites d'œufs de Chrysomelidae (Coleoptères) et de Diprionidae (Hyménoptères).

Torymidae Walker 1833:

Leur distribution est assez large à travers le monde avec plus ou moins 68 genres et 986 espèces séparés en 2 sous-familles : Megastigminae et Toryminae.

La plupart des espèces sont parasites d'insectes formant des gales, d'autres parasitent les cocons de mites et de mouches, ainsi que les oothèques de mantes religieuses (Bouček 1988).

Trichogrammatidae Haliday et Walker 1851:

Dans cette famille plus ou moins 83 genres sont reconnus comme valides pour plus ou moins 839 espèces.

Les Trichogrammatidae sont principalement solitaires ou grégaires ectoparasites de tous les œufs du très large groupe des Holométales (où la larve diffère totalement de l'adulte) et des Homoptères, Hémiptères, Orthoptères et Thynasoptères. Les femelles de certaines espèces essayent d'introduire leur ovipositeur dans plus ou moins tout ce qui possède une taille et une forme acceptables.

Les espèces du genre *Trichogramma* ont été utilisées largement dans des programmes de contrôles biologiques (particulièrement contre les Lépidoptères).

2.2. Paléontologie

D'après Lemarchand (1997) personne ne sait vraiment quand sont apparus les insectes, car il n'existe aucune preuve fossile de leur origine. Les premières traces d'insectes ont été découvertes à Gilboa, près de New York, dans des terrains vieux de 385 millions d'années (Dévonien moyen). Il s'agit d'Archéognathes, insectes dépourvus d'ailes et dont les pièces buccales saillent hors de la tête. Mesurant quelques millimètres et peuplant le sol et la litière, leur origine daterait du Silurien moyen (430 millions d'années).

Les insectes ailés (ptérygotes) apparaissent plus tard, le fossile le plus ancien date de 325 millions d'années (Carbonifère). A la différence des ptérygotes actuels, ils étaient incapables de replier leurs ailes sur leur dos au repos.

A partir du Carbonifère supérieur, les insectes se sont considérablement diversifiés et les principales lignées d'insectes modernes sont apparues. Il y a plus ou moins 120 millions d'années (Crétacé), la plupart des familles vivant actuellement sont déjà présentes (Grimaldi & Engel 2005).

Si maintenant nous nous attardons un peu plus sur l'ordre des hyménoptères, nous savons que le plus vieux représentant fossile retrouvé est un symphyte (Xyelidae) datant du Trias (+/- de -230 à -195 millions d'années) inférieur de l'Asie Centrale (Rasnitsyn, 1964). Pour les Chalcidoidea (Fig.5), mais aussi les Ichneumonoidea, les Proctotrupoidea et les Cynipoidea, les plus anciens représentants datent du Crétacé (Riek, 1970)

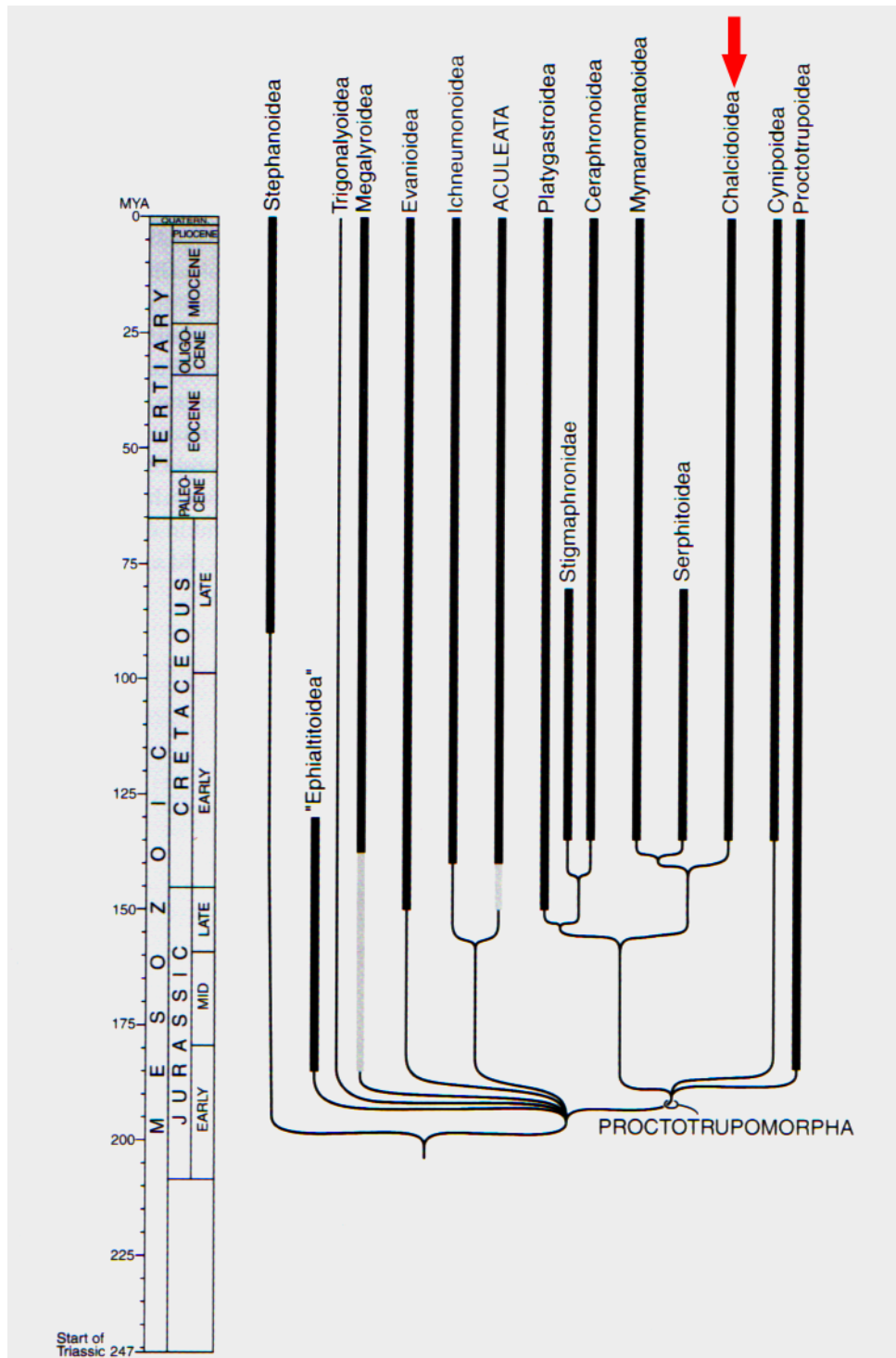


Figure 5 : Phylogénie des apocrites. Les lignes épaissies indiquent les fossiles connus

(Grimaldi *et al.* 2005)

Les pièces les plus anciennes, provenant de l'ambre Canadien du Crétacé (Yoshimoto, 1975) et de l'ambre Sibérien datant de la même époque, ne contiennent que des Mymaridae, Tetracampidae et Trichogrammatidae.

La table 1 présente les Chalcidoidea fossiles déjà décrits (Yoshimoto 1975) et réactualisée à partir de publications plus récentes:

Table1 : liste des Chalcidiens fossiles déjà décrits à travers les différents gisements mondiaux. (Les gisements du Colorado, d'Oeningen et de Mongolie sont des compressions ; les autres sont des inclusions dans l'ambre).

Taxon	Epoque	Gisement	Références
Chalcidoidea			
Torymidae			
<i>Monodontomerus primaevus</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Brues (1923)
<i>Neopalachia boucek</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Grissel (1980)
<i>Ormyrodes petrefatus</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Palaeotorymus aciculatus</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Palaeotorymus laevis</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Palaeotorymus striatus</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Palaeotorymus typicus</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Podagrion bellator</i>	Copal	localité inconnue	Dalman (1825)
<i>Podagrion capitellatum</i>	Copal	localité inconnue	Dalman (1825)
<i>Podagrion clavellatum</i>	Copal	localité inconnue	Dalman (1825)
<i>Torymus pertinax</i>	Oligocène moyen	Alsass (Brunnstatt)	Förster (1891)
<i>Torymus sackeni</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Zophodetus Woodruffi</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Grissel (1980)
Chalcididae			
<i>Chalcites debilis</i>	Oligocène inferieur	France (Aix)	Heer (1865)
<i>Chalcis perdit</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Chalcis praevalens</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Cockerell (1907)
<i>Chalcis tortilis</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Spilochalcis scudder</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
Agaonidae			
<i>Pegoscapus peritus</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Peñalver et al. (2006b)
<i>Tetrapus apopnus</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Peñalver et al. (2006b)
<i>Tetrapus delclosi</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Peñalver et al. (2006b)
<i>Tetrapus mayri</i>	Miocene	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
Eurytomidae			
<i>Decatoma antiqua</i>	Oligocène	Green River (Wyoming)	Scudder (1878)

<i>Eurytoma sepulta</i>	Miocène	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Eurytoma sequax</i>	Miocène	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
Eupelmidae			
<i>Propelma rohndendorfi</i>	Oligocène	Ambre de la Baltique	Trjapitzin (1963)
Perilampidae			
<i>Perilampus renzii</i>	Miocène inférieur	Espagne (Rubiels)	Peñalver et al. (2006a)
<i>Perilampus</i> sp.	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Brischke (1886)
Pteromalidae			
<i>Pteromalus exanimis</i>	Miocène	Colorado (Florissant)	Brues (1910)
<i>Pteromalites oeningensis</i>	Miocène supérieur	Oeningen (Baden)	Heer (1865)
<i>Pteromalus</i> sp.	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Helm (1899)
<i>Spalangiopelta geoei</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Darling (1996)
Mymaridae			
<i>Alaptus fructuosus</i>	Récent	Copal du Zanzibar	Meunier (1909)
<i>Alaptus globosicornis</i>	Oligocène supérieur	México (Chiapas)	Girault (1912)
<i>Anaphes schellwieneins</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1901)
<i>Anaphes splendens</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1901)
<i>Arescon baltica</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1901)
<i>Arescon amata</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1904a)
<i>Gonatocerus henneberti</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1904a)
<i>Litus beneficus</i>	Récent	Copal de Madagascar	Meunier (1909)
<i>Litus elegans</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1901)
<i>Litus mexicanus</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Doutt (1973)
<i>Malfattia Molitorae</i>	Oligocène inférieur	Ambre de la Baltique	Meunier (1904a)
<i>Polynemoidea mexicana</i>	Oligocène supérieur	México (Chiapas)	Doutt (1973)
Leucospidae			
<i>Leucospis glaesaria</i>	Miocène inférieur	République Dominicaine	Engel (2002)
Khutelchalcididae			
<i>Khutelchalcis gobiensis</i>	Crétacé inférieur	Mongolie (Khutel-Khara)	Rasnitsyn et al. (2004)

3. L'ambre

3.1. Généralités

Avant d'être ambre, la résine doit se fossiliser (phénomène appelé « ambrisation ») et ce phénomène est assez rare dans la nature, voire même exceptionnel. Plusieurs facteurs vont régir cette fossilisation, notamment le contact direct avec l'air. En effet, lors de la fossilisation d'une résine, celle-ci doit directement être protégée de tout contact avec l'air. L'oxygène serait à l'origine de la destruction des molécules organiques qui constituent la résine. Une fois oxydée, la résine s'assècherait et deviendrait friable. L'environnement idéal à la fossilisation est un milieu anoxique aussi bien pour les résines que pour les autres fossiles.

L'ambre est donc une substance organique durcie, stabilisée lors d'une réaction chimique encore mal connue de nos jours, mais cependant assimilée à tort à un phénomène de fossilisation (Grimaldi, 1996). En effet, la fossilisation consiste en une substitution d'une matière par une autre, au contraire l'ambre conserve sa nature originale tout en protégeant celle de l'inclusion.

Il existe aussi les copals qui sont des « jeunes ambres » enfouis depuis moins d'un ou deux millions d'années, encore soluble dans l'alcool et ayant un point d'ébullition plus bas que les ambres.

3.2. Gisements mondiaux

On a recensé environ 70 types d'ambres répartis en de nombreux gisements. Les ambres les plus anciens datent du Trias, entre -195 et -230 millions d'années. Les plus vieilles inclusions animales, quant à elles, datent de -135 millions d'années (Geirnaert, 2002). Afin de se rendre compte des périodes géologiques couvertes par des gisements connus, voici une échelle des temps géologiques reprenant les principaux gisements d'ambre mondiaux (Fig.6), ainsi qu'une carte de leurs répartitions autour du globe (Fig.7).

Si nous reprenons les principaux gisements mondiaux des plus anciens au plus récents :

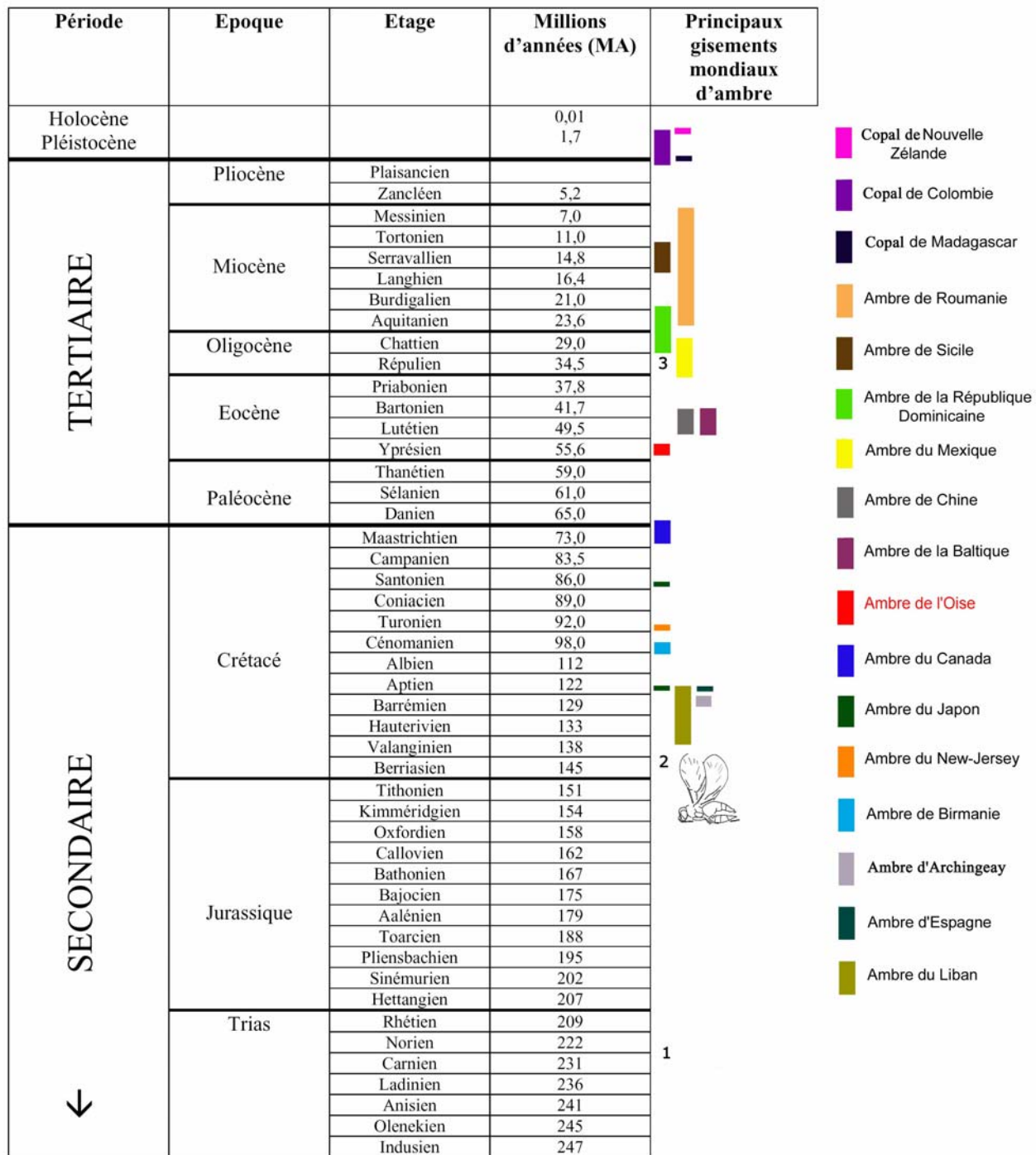


Figure 6 : Echelle des temps géologiques reprenant les principaux gisements d'ambre à travers le monde. 1- plus vieux fossile d'Hyménoptères (Rasnitsyn, 1964); 2- plus vieux fossile de Chalcidoidea (Rasnitsyn *et al.*, 2004) ; 3- plus vieux fossile d'une famille moderne de Chalcididea (Riek, 1970).

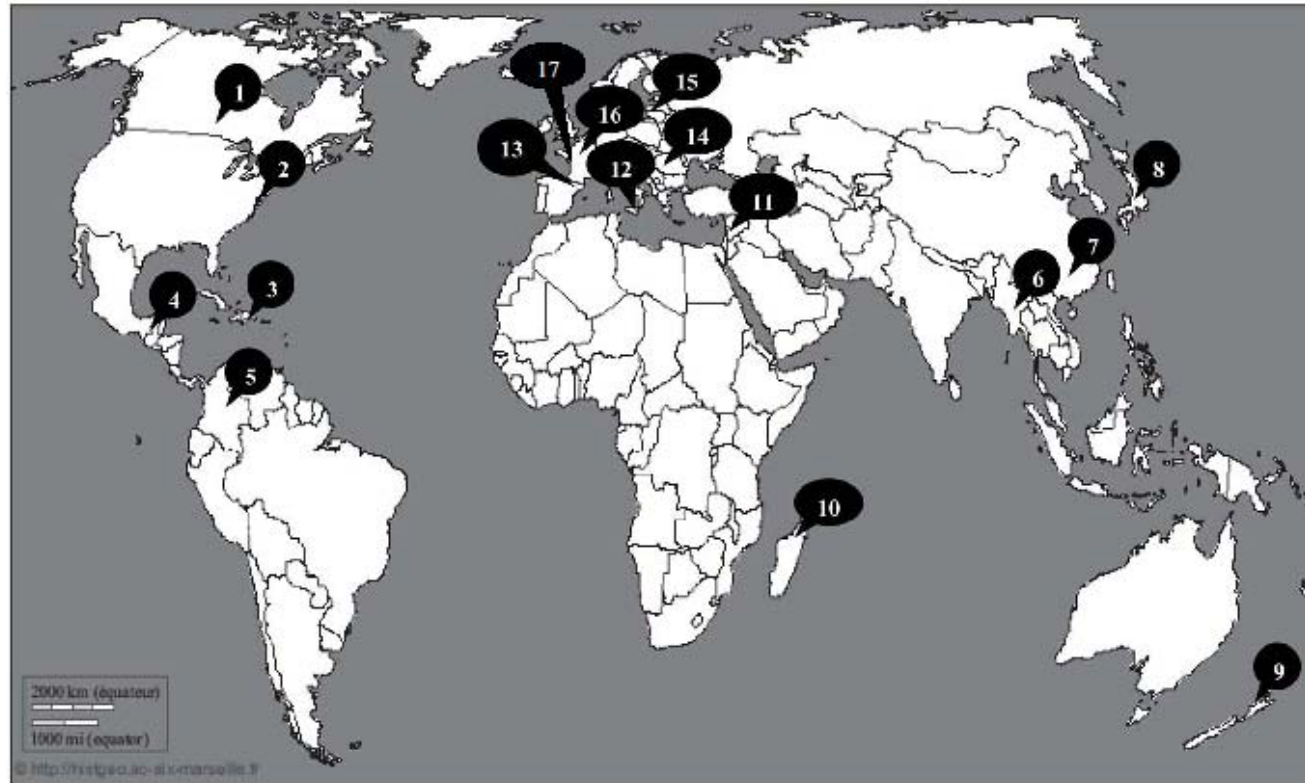


Figure 7 : Ambre du Canada (1), Ambre du New-Jersey (2), Ambre de la République Dominicaine (3), Ambre du Mexique (4), copal de Colombie (5), Ambre de Birmanie (6), Ambre de Chine (7), Ambre du Japon (8), Ambre de Nouvelle-Zélande (9), Copal de Madagascar (10), Ambre du Liban (11), Ambre de Sicile (12), Ambre d'Espagne (13), Ambre de Roumanie (14), Ambre de la Baltique (15), Ambre de L'Oise (16), Ambre d'Archegeay (17)

Quelques gisements méritent cependant une attention particulière du fait de leur grande diversité entomologique, notamment :

L'ambre de New-Jersey (94 M.A.)

Ce gisement fut découvert en 1995 par Gérard Case. Il a été produit par des séquoias mais cependant, 70% des fragments d'ambre sont opaques ou de couleurs noires (Grimaldi 1996).

Celui-ci, contemporain des dinosaures a énormément été étudié notamment par D. Grimaldi.

L'ambre de la Baltique (40-50 M.A.)

Le plus grand et le plus exploité des gisements au monde est celui de la mer Baltique (Grimaldi 1996).

La forêt balte, productrice d'ambre, s'est étendue sur toute l'Europe pendant une quarantaine de millions d'années. Le climat n'était pas partout uniforme (allant de tempéré à subtropical). Cette forêt a subi des changements météorologiques et, de ce fait, l'éventail des essences qui la composaient a considérablement varié, ce qui permet de découvrir de nombreuses variétés distinctes d'ambre, mais toutes regroupées sous le même nom d'ambre de la Baltique (regroupant l'Estonie, la Lettonie, la Lituanie, l'ex-URSS et la Pologne).

Dans les années 1850, on pensait que la résine fossile provenait de *Pinites succinifer*, mais dans les années 1980 les recherches ont montré que la résine provenait de plusieurs espèces (Grimaldi 1996).

Il est l'un des plus réputés pour la richesse de ses inclusions.

L'ambre de la République Dominicaine (20-30 M.A.)

Marco Polo puis Christophe Colomb ont été les premiers à le découvrir. Rendu célèbre par le panel de couleur existant, passant du jaune citron, jaune foncé, au rouge (grâce à la présence de fer) et même par le bleu (proviendrait d'une exposition de la résine à de forte température), cet ambre proviendrait d'une légumineuse du genre *Hymenaea* (Grimaldi 1996).

Les études scientifiques sur les organismes retrouvés dans l'ambre de la République Dominicaine montrent une extrême richesse de l'entomofaune vivant à l'époque. Les ambres de la république Dominicaine n'apparaissent que rarement opaques, ils sont le plus souvent d'une transparence pure (Grimaldi 1996).

3.3. Les gisements français

Lacroix (1910) a cité 75 localités présentant des gisements d'ambre en France, datées du Carbonifère au Cénozoïque.

Les ambres Crétacé français se retrouvent principalement dans l'Albien (12 localités) et le Cenomanien (32 localités). Cependant, quelques localités sont datées du Turonien (2 gisements dans les Bouches-du-Rhône), du Santonien (un gisement dans les Bouches-du-Rhône et un dans le département de la Drome) et du Maestrichtien (5 gisements en Corbières et un en Ariège) (Nel *et al.* 2004b).

Les ambres Cénozoïque français sont inventoriés depuis le Paléocène supérieur jusqu'à l'Eocène inférieur. Les gisements étaient nombreux dans le bassin de Paris durant le 19^{ème} et la première moitié du 20^{ème} siècle, mais étaient localisés dans des carrières de lignite, potasse (mélange de carbonate de potassium et de chlorure de potassium), et d'aluminium maintenant fermées. Il existe cependant un gisement Alsacien de l'oligocène et un autre de Haute-Savoie daté de l'Aquitaniien (Nel *et al.* 2004b).

Il est à noter que l'ambre récolté dans les différents gisements du Crétacé français était produit par des gymnospermes, certainement par des Araucariaceae (Néreaudau *et al.* 2002), alors que l'ambre des gisements datant de l'Eocène était produit par des angiospermes.

3.4. Le gisement de l'Oise

Le premier gisement d'ambre de l'Oise n'a été découvert que très récemment par Gael de Ploëg (Nel *et al.* 1999) en 1996. Il est localisé près de Creil, dans le lieu-dit « Le Quesnoy » dans le département de L'Oise (France). Par la suite, d'autres gisements ont été découverts dans tout le département.

La couche sédimentaire dans laquelle se trouve l'ambre est une couche d'argile à lignite (Tab.2) d'épaisseur variable datant de l'Eocène inférieur (Yprésien → Sparnacien), c'est-à-dire d'environ 53 millions d'années.

Table 2: Principaux faciès de l'Eocène inférieur du centre du Bassin de Paris (d'après De Franceschi & De Ploëg 2003)

Yprésien	Cusien	Supérieur	1. Argiles de Laon – grès de Fosse et de Belleu – Sables de Glennes – Sables à unios et térédines.	
			2. Sables d’Hérouval – Sables de Cuise– Sables de Pierrefonds	
		Inférieur	Sables d’Aizy	
		Basal	Tuffeau de Mont-Notre-Dame	
	Sables de Laon			
	Formation de Varengeville			
	Sparnacien	Supérieur	Grès de Bruyère-la-Comtesse, d’Urcel et de Chaillevois	
			Faluns à cyrènes et à huitres (“fausses glaises”)	
		Moyen	Sables de Sinceny	Argiles de Sarron
			Sables d’Auteuil	
Inférieur		Argiles et lignites du Soissonais		
		Argiles plastiques deVaugirard		
Basal	Calcaire de Clairoix, de Mortemer et du Cap d’Ailly			
	Marnes de Sincery, de Dormans, de Chenay, de Lamrolaye et de Montgiroux			
	Conglomérat de Meudon			

A l'époque, un réchauffement global semble avoir causé une relative extinction de masse en Europe (Harrington & Jamarillo 2003) mais celle-ci n'a apparemment pas affecté les insectes. Les hautes températures et les océans chauds ont permis la création d'un environnement doux et humide (Pearson *et al.* 2001), ainsi qu'une croissance des forêts « sub-tropicales » en Europe. Dans l'Oise, la dominance de l'espèce d'arbre productrice d'ambre (*Aulacoxylon sparnacense*) et la présence d'eau suggère la présence d'une forêt semi-déciduée (Nel *et al.* 2004b). Le climat à l'époque était chaud avec une saison humide, ce qui correspond à un climat de type sub-tropical (De Franceschi & De Ploëg 2003).

L'arbre producteur d'ambre est *Aulacoxylon sparnacense* (Combretaceae ou Caesalpiniaceae) qui pourrait être attribué à la plante contemporaine *Terminalia* L. (Combretaceae) ou Leguminosae-Caesalpiniaceae (De Franceschi & De Ploëg 2003). Celui-ci est assez abondant sur le site principal du gisement (Houdancourt), mais est accompagné de nombreux autres bois fossiles (homoxylés ou hétéroxylés) et de quelques fragments de stipe de palmiers (*Palmoxylon* sp.).

C'est une résine fossile partiellement soluble dans l'ester, le xylène et surtout dans l'acétone et l'essence de térébenthine. Cette propriété a permis d'extraire le pollen des pièces d'ambre (De Franceschi *et al.* 2000).

Les morceaux retrouvés sont de tailles variables, allant de coulées ne dépassant pas plus de 6 millimètres de diamètre jusqu'à un morceau de 250 grammes. Cependant, des perles sphériques possédant un diamètre allant de 1 à 5 millimètres abondent dans le gisement suggérant qu'une partie de la résine tombait directement dans de l'eau (Nel *et al.* 1999). Plus ou moins 20% des pièces collectées contiennent une inclusion, le plus souvent un insecte.

Cet ambre est la plupart du temps translucide après un polissage de la couche externe oxydée. Sa couleur est le plus souvent jaune doré ou parfois rougeâtre.

De nombreuses fractures conchoïdales dues aux coulées successives de résines fraîches sur de la résine déjà solidifiée caractérise l'ambre ce qui le rend assez fragile et impropre à la réalisation d'objets de joaillerie (De Franceschi & De Ploëg 2003).

Plus ou moins 350 kg d'ambre ont été récupérés dans 10 tonnes de sédiments (Nel *et al.* 1999). En plus de posséder une remarquable diversité entomologique (Brasero *et al.* 2009), le gisement présente une importante diversité en vertébrés. Le matériel récolté correspond à des restes osseux et dentaires, à de nombreux coprolithes et à quelques éléments exceptionnels conservés dans l'ambre (poils, plumes) et dans les coprolithes (os, dents et empreintes de peau) (Nel *et al.* 1999).

En 1999 existait une collection de 15000 arthropodes subdivisés en plus de 300 espèces (Nel *et al.* 1999). De nos jours, 20000 inclusions ont été récoltées, venant rajouter d'autres espèces à l'inventaire. Les spécimens récoltés sont principalement des hexapodes, des acariens, des arachnides ainsi que 2 pseudoscorpions (Nel *et al.* 2004b).

Brasero *et al.* (2009) ont recensé 17 ordres d'insectes subdivisés en 49 familles. Les informations sont détaillées dans le chapitre 1 des résultats.

4. Matériel et méthode

4.1. Préparation des inclusions

L'étude des échantillons d'ambre nécessite une préparation préalable.

Le matériel nécessaire est celui-ci :

- un binoculaire ;
- un éclairage à fibres optiques : en effet, celui-ci permet de diriger la lumière et ainsi une observation plus précise est possible. De plus, une lumière 'froide' est nécessaire afin d'éviter l'éclatement de la pièce d'ambre par dilatation des gaz inclus sous l'effet de la montée de la température, ce qui pourrait être le cas lorsqu'il est exposé à un éclairage ordinaire ;
- une disqueuse ;
- une polisseuse ;
- lames de rasoir ;
- lamelles ;
- époxy (l'époxyde est un groupement chimique qui donne son nom à la molécule d'époxyde puis par extension au polymère polyépoxyde. Les polyépoxydes sont souvent utilisés comme colle. Une fois sec il ne réagit pratiquement plus avec l'oxygène, un des premiers facteurs dégradants. Il agit donc comme une barrière. Il prend une forme rigide, ce qui permet de l'utiliser pour renforcer les contenants qui en sont induits) ;
- baume de Canada (aussi appelé térébenthine du Canada ou gomme de sapin. La résine est visqueuse, collante et incolore, parfois jaunâtre après évaporation des huiles essentielles qui la composent) ;
- diatomite (roche claire formée entièrement de tests de diatomées. Ces algues unicellulaires sont entourées d'une « carapace » de silice qui sédimente à la mort de l'organisme et forme donc la diatomite) ;

4.1.1. Préparation à l'époxy

Premièrement la disqueuse va nous servir à couper les plus gros morceaux d'ambre afin d'isoler l'inclusion dans un morceau plus petit et donc plus facile à travailler. Souvent une pièce d'ambre contient plusieurs inclusions et quelques fois, car les inclusions peuvent être trop proches l'une de l'autre, l'utilisation de la disqueuse pour les séparer est possible.

La pièce obtenue peut maintenant être polie à l'aide de la polisseuse, nous devons nous rapprocher le plus près de l'inclusion tout en regardant de temps en temps au binoculaire afin d'estimer la distance qu'il nous reste entre la surface et l'inclusion. Une fois arrivé à une distance assez proche, il nous faut continuer le travail à la lame de rasoir afin d'être le plus précis possible et ne pas toucher l'inclusion. Quand le polissage est terminé, il ne nous reste plus qu'une pièce d'ambre correspondant à la taille de l'inclusion. Il nous suffit de frotter celle-ci avec de la diatomite afin d'obtenir une surface bien lisse: en effet, la diatomite qui est faite de silice va polir le petit morceau qu'il nous reste.

Le morceau d'ambre poli au maximum peut maintenant être inclus dans le baume de Canada.

Nous avons pris ensuite une lamelle sur laquelle nous avons versé une goutte de baume Canada et déposé le morceau d'ambre en veillant à ce que le baume de Canada recouvre entièrement la pièce sans y faire de bulles d'air. Le baume de Canada va enlever les rayures restantes sur l'ambre car il a le même indice de réflexion (1,55) et va permettre également une conservation à long terme.

Tout autour de cette goutte de baume contenant maintenant la pièce d'ambre, on verse de l'époxy qui est une résine synthétique et qui va jouer un rôle de protection de la résine. Il permet aussi, une fois séché, d'étudier le matériel, de le manipuler.

Nous avons recouvert ensuite le tout d'une seconde lamelle tout en évitant les bulles d'air et laisser sécher l'époxy. Nous obtenons donc une sorte de pièce de monnaie qui contient notre inclusion maintenant protégée et facile à manipuler (Fig.8)

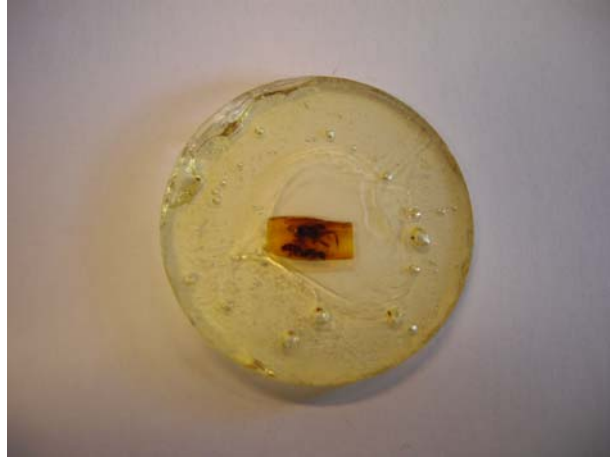


Figure 8 : matériel préparé. Photo : N. Brasero

4.1.2. Préparation au baume de Canada

Une autre méthode consiste à élaborer des lames microscopiques à l'aide du Baume du Canada et d'une rondelle sciée dans un tube de verre.

La première partie du travail consiste à préparer soigneusement l'inclusion qui va être montée. Ensuite, découper dans un tube de verre une rondelle de l'épaisseur du morceau d'ambre préparé.

Cette rondelle sera placée sur la lame microscopique et le « réservoir » formé par l'ensemble est rempli de Baume du Canada. Le morceau d'ambre est ensuite délicatement inclus dans le baume afin d'éviter les bulles d'air et le tout est recouvert d'une lamelle.

Voici en photo ce que nous donne une pièce préparée et une pièce brute (Fig.9) :

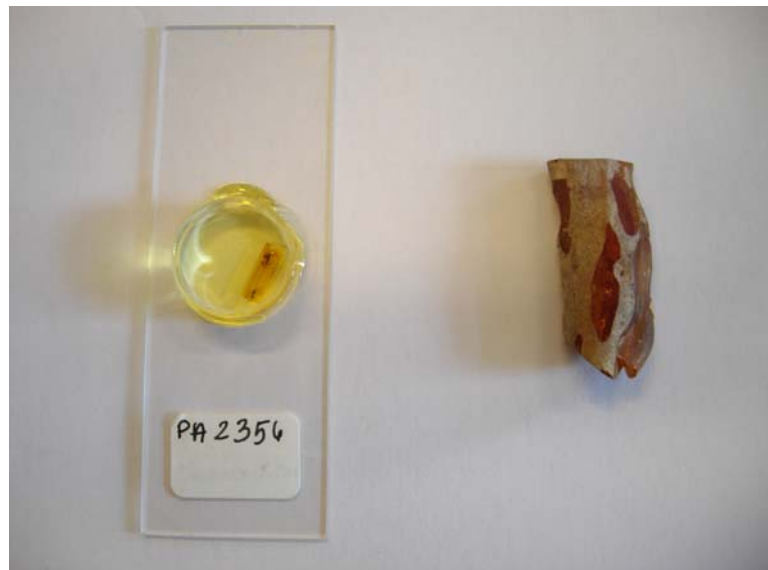


Figure 9 : à gauche, la pièce préparée ; à droite, la pièce brute. Photo : N. Brasero

4.2. Descriptions

4.2.1. Matériel

Sur plus ou moins 250 Chalcidoidea fossiles observées, deux spécimens ont été sélectionnés dans la collection du musée: une femelle d'Eurytomidae et un mâle de Chalcididae.

J'ai choisi ces deux spécimens car ils sont très bien conservés, l'observation des caractères pourra se faire ainsi plus aisément.

4.2.2. Terminologie

Cette étude nécessite la compréhension de certains termes caractérisant les Chalcidoidea.

Voici quelques dessins annotés repris dans Boucek (1988) et basés sur un Pteromalidae et un Chalcididae (Fig.10, Fig.11 et Fig.12). Les descriptions sont présentées en anglais, car le vocabulaire disponible est uniquement en anglais.

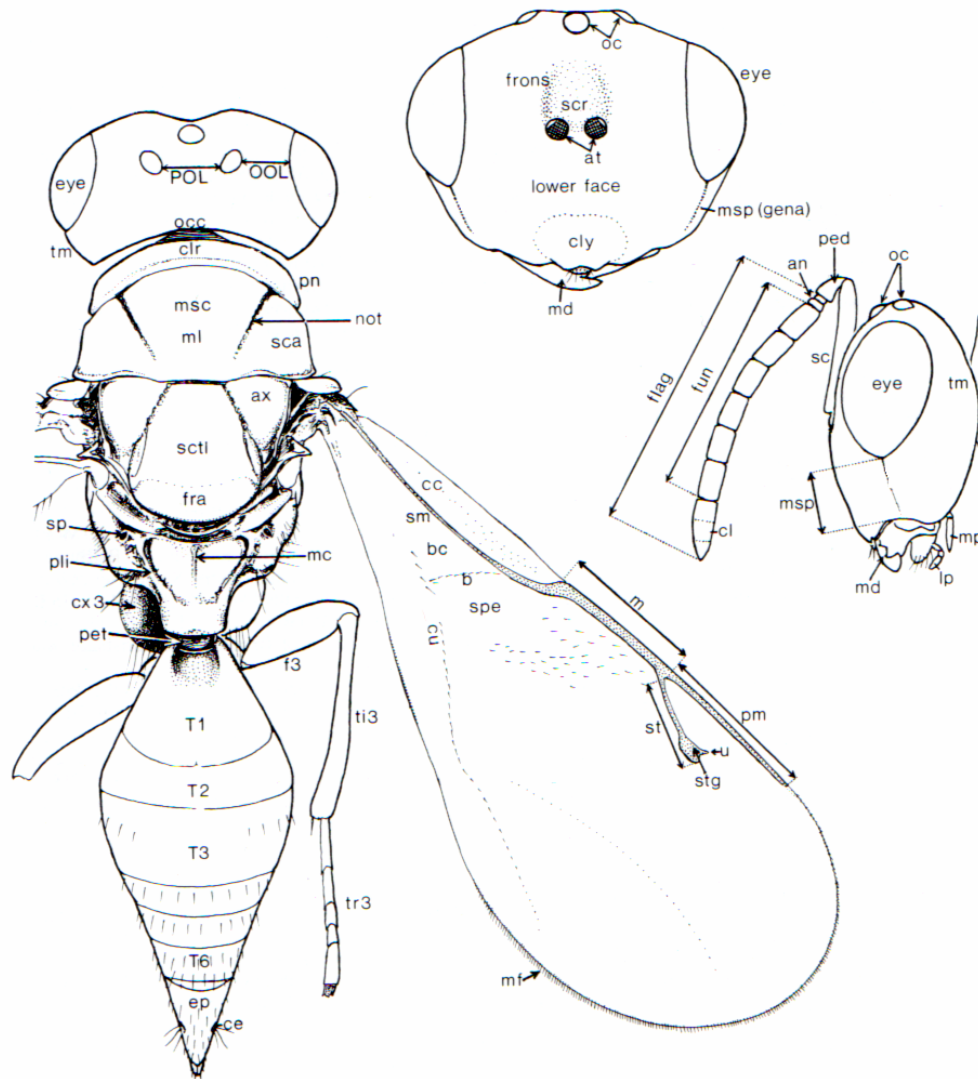


Figure 10 : dessins de Pteromalidae (Bouceck, 1988). *an* anelli ; *ax* axille ; *at* toruli antennaire ; *b* ligne de poil basale ; *bc* cellule basale ; *cc* cellule costale ; *ce* cerci ; *cl* clava ; *clr* collar ; *cly* clypeus ; *cu* veine cubitale ; *cx3* coxa postérieur ; *ep* épipygium ; *f3* fémur postérieur ; *flag* flagellum ; *fra* aire frénal ; *fun* funicule ; *lp* palpe labial ; *m* veine marginale ; *mc* carène médiane ; *md* mandibule ; *mf* bordure marginale ; *mp* palpe maxillaire ; *msc* mesoscutum ; *msp* espace malaire ; *not* notauli ; *oc* ocelle ; *occ* occiput ; *OOL* distance ocelle-œil ; *ped* pedicelle ; *pet* petiole ; *pli* plica ; *pm* veine post-marginale ; *pn* pronotum ; *POL* distance entre les ocelles postérieurs ; *sc* scape ; *sca* scapula ; *scr* scrobes antennaires ; *scti* scutellum ; *sm* veine sub-marginale ; *sp* spiracle ; *spe* speculum ; *st* veine stigmale ; *stg* stigma ; *T1-T6* tergites ; *ti3* tibia postérieur ; *tm* tempe ; *tr3* tarses postérieurs ; *u* uncus.

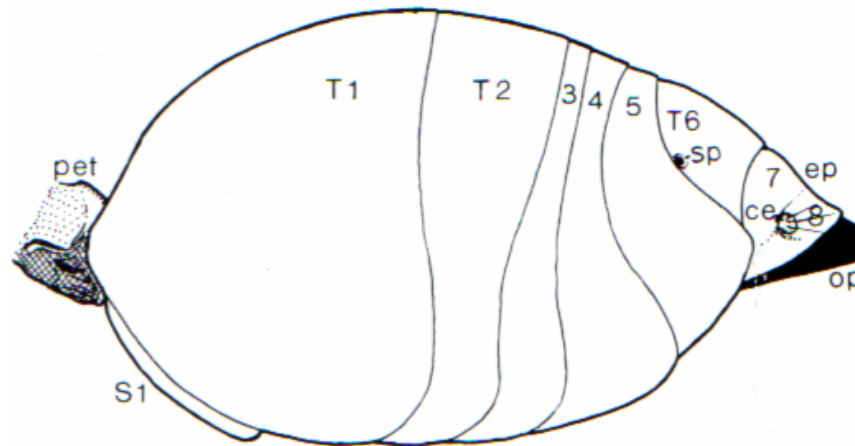


Figure 11 : dessin d'un gastre de Chalcididae (Boucek, 1988). *ce* cerci ; *ep* épipygium ; *op* gaine de l'ovipositeur ; *pet* pétiole ; *S1* premier sternite du gastre ; T1-T8 tergites.

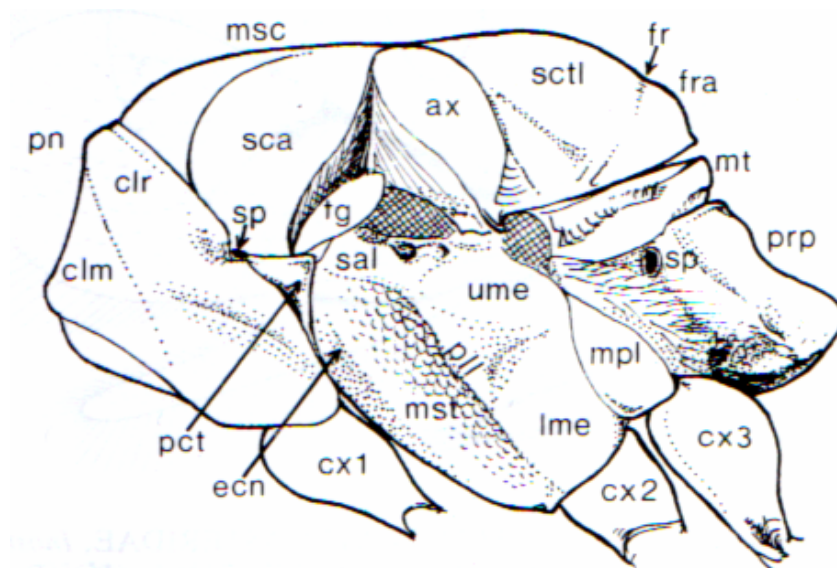


Figure12 : dessin du thorax d'un Pteromalidae (Boucek 1988). *ax* axillule ; *clm* collum ; *clr* collar ; *cx1-cx3* coxa antérieur, médian et postérieur ; *ecn* aire épïcnémial ; *fr* ligne frénal ; *fra* aire frénal ; *lme* épimeron inférieur ; *mpl* métapleure ; *msc* mesoscutum ; *mst* mesepisternum ; *mt* metanotum ; *pct* prepectus ; *pll* ligne pleurale ; *pn* pronotum ; *prp* propodeum ; *sal* aire sub-alairale ; *sca* scapula ; *sctl* scutellum ; *sp* spiracle ; *tg* tégula ; *ume* épimeron supérieur.

4.3. Analyses phylogénétiques

4.3.1. Eurytomidae, sub-family A *species A* subf. nov. gen. nov. sp. nov.

4.3.1.1. Echantillonnage

2 outgroups (un Leucospidae et un Pteromalidae), 13 ingroups représentatifs des genres dans les 3 sous-familles d'Eurytomidae ainsi que le spécimen fossile ont été utilisés. La table 3 reprend la liste des outgroups et ingroups utilisés dans l'étude phylogénétique.

Table 3 : liste des outgroups et ingroups utilisés dans l'étude phylogénétique

Espèces	Pays d'origine	Localité
Pteromalidae		
<i>Lycisca</i> sp.	Guyane française	La Chaumière
Torymidae		
<i>Glyphomerus stigma</i> Fabricius, 1973	Iran	Marand
Eurytomidae		
Heimbrinae		
<i>Heimbra acuticollis</i> Cameron, 1909	Argentine	San Antonio
<i>Heimbra opaca</i> Ashmead, 1984	USA	Ashfork
Rileyinae		
<i>Archirileya cicada</i> Silvestri, 1920	France	Cairanne
<i>Buresium rufum</i> Boucek, 1969	France	Pegairolles-De-Buèges
<i>Rileya pulchra</i> Ashmead, 1894	Guadeloupe	Deshaies Clugny
Eurytominae		
<i>Bephrata ruficullis</i> Cameron, 1884	Costa Rica	Chilamate
<i>Bruchophagus caucasicus</i> Zerova, 1992	France	Saint-Pierre-de-la Fage
<i>Eurytoma rufipes</i> Walker, 1832	UK	-
<i>Prodecatoma seyrigi</i> Risbec, 1952	Madagascar	Békily
<i>Sycophila biguttata</i> Swederus, 1795	France	Arcambal

<i>Systole bipunctata</i> Erdös, 1952	France	Monieux
<i>Tetramesa romana</i> Walker, 1873	Espagne	Grandia
Fossile		
<i>Species A</i>	France	Le Quesnoy

4.3.1.2. Caractères morphologiques

La matrice de caractères réalisée par Lotfalizadeh *et al.* (2007) sur les Eurytomidae a été utilisée comme base phylogénétique pour l'étude du fossile. Cependant, le nombre de taxa a été réduit de 177 à 15 (fossile inclus). Nous avons considéré un seul spécimen par genre dans les 3 sous-familles des Eurytomidae (annexe 5).

La matrice de caractères a également été réduite, passant de 150 à 117 caractères. En effet, après avoir supprimé certains taxa, les caractères n'apportant plus d'informations dans la phylogénie ont été supprimés.

Quelques abréviations ont été utilisées dans la définition des caractères : ITS Intertorular space ; PGG Postgenal grooves ; PGL Postgenal laminae ; LFP Lateral foraminal plates ; PGB Postgenal bridge ; F1 First funicular segment ; M Marginal vein of fore wing ; PM Postmarginal vein of fore wing ; ST Stigmal vein of fore wing ; S1 First gastral sternum ; T1 First gastral tergum.

Les caractères sont exprimés en anglais car il n'y a pas d'équivalent en français.

- 1 Head, habitus in frontal view:** head not especially transverse in frontal view (1-1.5 times as wide as high) (0) (Fig.15); strongly transverse in frontal view (at least 1.55 times as wide as high).
- 2 Head, habitus in frontal view:** head subtriangular or subtrapezoidal in frontal view (0); head subcircular in frontal view (1) (Fig.15).
- 3 Clypeus, habitus:** clypeus truncate on ventral margin, not protruding (0); clypeus slightly protruding, its ventral margin hardly convex (1); clypeus moderately protruding (2); obviously protruding (3); as a protruding lobe (4).

- 4 Clypeus, ventral margin:** clypeus truncate (0); clypeus slightly emarginate (1); clypeus very distinctly emarginate (2); clypeus with convex ventral margin (3); clypeus with median tooth (4).
- 5 Clypeus, separation from lower face:** clypeus distinct from lower face, either through change in sculpture or delimited by groove of suture; sometimes clypeus raised over the surface of lower face (0); clypeus indistinct from lower face (1).
- 6 Lower face, sculpture:** lower face finely sculptured (coriaceous, granulate, reticulate, aciculate or smooth) (0) (Fig.15); lower face coarsely sculptured (punctured, alveolate, or foveolate) (1); lower face punctured with short striae (2); lower face completely strigose (3).
- 7 Lower face, lower tentorial pits:** distinct (0); indistinct or absent (1).
- 8 Supraclypeal area, sculpture:** fine (coriaceous, reticulate, or granulate) (0) (Fig.15); coarse (punctured or alveolate) (1); strigose (2); smooth (3).
- 9 Gena, posterior margin:** no change in sculpture or ridge visible between gena and postgena; (0); gena rounded or very slightly angulate ventrally or a change in sculpture apparent between gena and postgena (1); gena faintly carinate posteriorly (2); strongly carinate posteriorly (3) (Fig.14, 18).
- 10 Gena, habitus of posterior margin:** genal carina regularly bent or gena not carinate (0); genal carina sinuate above oral fossa when seen in lateral view (1).
- 11 Gena, angulation of posterior margin:** genal carina regularly bent or gena not carinate (0); genal carina at least slightly angulate somewhat above oral fossa (1).
- 12 Gena, angulation of posterior margin at mouth corner:** genal carina regularly bent or gena not carinate (0); genal carina angulate very near oral fossa (1).
- 13 Antennal scrobes, distance between toruli:** ITS subequal to torulus diameter (0); ITS broader than torular diameter (1); ITS clearly narrower than torular diameter (less than 0.75) (2).
- 14 Antennal toruli, position:** base of antennal toruli situated below, at or slightly above the lower eye margin (0); base of antennal toruli distinctly situated above the lower eye margin, close to median ocellus (1) (Fig.15).
- 15 Antennal toruli, inner margin:** not raised and not higher than outer margin (0); slightly raised, higher than outer margin (1); sharply raised (2).

- 16 ITS, dorsal end:** ITS not differentiate from surface of scrobes or dorsally truncate (0); dorsal end of ITS forming an obtuse or slightly acute angle (1); dorsal end of ITS forming a moderate to evident acute angle (2); dorsal end of ITS pointed (3).
- 17 ITS, transverse ridge between toruli:** absent (0); present (1).
- 18 ITS, median crest, carina or projection:** absent (0); hardly raised (1); evidently raised (2); as laminate projection (3).
- 19 ITS, ornamentation:** ITS finely sculptured (0); ITS partly punctured (1); completely punctured (2).
- 20 ITS, outline of surface:** ITS horizontal or not depressed (0); ITS broadly depressed (1); ITS with median sulcus (narrowly depressed) (2).
- 21 ITS, lateral aspect:** ITS not raised above surface of antennal scrobes (0); ITS as horizontal stripe or plate (1); ITS as horizontal stripe or plate distinctly visible in lateral view as small tooth (2); ITS a rounded bump (3); ITS a strongly raised rounded bump (3).
- 22 Antennal scrobes, lateral and dorsal margins:** antennal scrobes acarinate laterally and dorsally (0); scrobes margined laterally and sometimes faintly dorsally (1); scrobes strongly and regularly carinate laterally and dorsally (2).
- 23 Frons, sculpture:** finely sculptured (granulate, coriaceous, aciculate, reticulate or with very sparse punctures) (0) (Fig.15); shallowly punctured, points sometimes surrounded with fine sculpture (1); deeply punctured or alveolate (2).
- 24 Vertex, location of lateral ocelli:** at mid distance between median ocellus and eyes (0) (Fig.15); much closer to eyes than to the median ocellus (1); much closer to the median ocellus than to eyes (2).
- 25 Postgena, depression between gena and hypostomal fossa:** absent or very slight, never delimited dorsally (0); present, delimited dorsally by a step or a transverse ridge (1).
- 26 Postgena, depression above lateral angle of oral fossa:** absent (0); small depression present at lateral angle of oral fossa (1).
- 27 Postgena, depression between genal carina and hypostomal fossa:** absent (0); present, not dorsally delimited (1).

- 28 Postgena, sculpture between PGG:** postgena smooth or squamose-alutaceous (0); postgena reticulate (1).
- 29 PGG, presence and length:** PGG absent (0); PGG present, their ventral ends at a level above or at same level with dorsal margin of hypostomal fossa (1); PGG present, their ventral ends at a level slightly below dorsal margin of hypostomal fossa (2); PGG present, reaching or almost reaching oral fossa (3).
- 30 PGG, habitus in upper part:** PGG absent (0); PGG present and slightly arcuate in upper part (1); PGG present and straight in upper part (2).
- 31 PGG, inner edge on upper part:** absent because PGG absent there (0); blunt or evanescent (1); step-like (2); sharp (sometimes inner edge very short but present) (3).
- 32 PGL, orientation on lower part of PGG:** PGL absent (0); PGL straight and constantly diverging (1); PGL converging to each other downwards (2); PGL smoothly joining posterior margin of gena (3); PGL肘ed ventrally at mid height of hypostomal fossa and joining hypostomal carina (4).
- 33 PGL, habitus:** PGL absent (0); PGL very slightly and evenly raised over surface of postgena (1); PGL distinctly and evenly raised over surface of postgena (2); PGL strongly raised ventrally over surface of postgena, visible there as a tooth in lateral view (3).
- 34 LFP, habitus:** LFP absent (0); LFP present but distinct only above, their lateral margin absent (1); LFP present, delimited laterally midway between their dorsal margin and posterior tentorial pits (2); LFP present, completely delimited dorsally and laterally, their lateral margin reaching downwards to level of posterior tentorial pits (3).
- 35 LFP, surface:** LFP absent (0); LFP present, surface flat (1); LFP present, surface convex (2).
- 36 LFP and PGG, habitus of dorsal margin and of inner edge:** PGG and/or LFP absent or inner edge of postgenal groove obliterated dorsally (0); a distinct (sometimes very small) emargination at junction between dorsal margin of LFP and inner edge of postgenal groove (1); dorsal margin of LFP and inner edge of PGG forming a wavy line (2); LFP hardly raised above surface of postgena, their dorsal margin shoulder-like (3); dorsal margin of LFP continuing as inner edge of postgenal groove without (or with very small) incision or emargination at their junction (4).

- 37 Disruption between LFP and inner edge of PGG:** PGG and/or LFP absent (0); dorsal margin of LFP continuing as inner edge of PGG (1); dorsal margin of LFP narrowly separated from inner edge of PGG or narrowly obliterated subdorsally (2); dorsal margin of LFP broadly separated from inner edge of PGG (3).
- 38 Sulci of PGB, expansion:** sulci approaching downwards the dorsal margin of hypostomal bridge, their ventral ends at least closer to latter than to dorsal margin of foramen magnum (0); ventral end of sulci slightly above or at mid distance from the ventral margin of foramen magnum to dorsal margin of hypostomal bridge (1); sulci very short, absent below foramen magnum (2); sulci very short, absent above along foramen magnum (3); sulci absent, only posterior tentorial pits present (4).
- 39 Sulci of PGB, habitus:** slightly curved (0); straight or nearly so (1); strongly curved (2); vestigial or absent (3).
- 40 Sulci of PGB, inner edge:** sulci present, their inner edge not overlapping (0); sulci present, their inner edge overlapping and partly hiding them (1); sulci absent or vestigial (2).
- 41 Sulci of PGB, relative depth:** sulci present and deep (0); sulci present but superficial (1); absent or vestigial (2).
- 42 Sulci of PGB, orientation:** sulci moderately converging below (0); sulci strongly converging above (1); sulci parallel or almost so (2); sulci absent or vestigial (3).
- 43 PGB, habitus:** PGB flat or slightly concave dorsally (0); PGB moderately concave dorsally (1); PGB strongly concave, at least dorsally, sometimes evenly so (2).
- 44 PGB, width of ornamented median stripe:** stripe broad, at least as broad on maximum width as 1/3 the distance between tentorial pits (0); stripe narrow but distinct, its width less than 1/3 the distance between tentorial pits (1); stripe vestigial (2); stripe absent (3).
- 45 Median stripe of PGB, ornamentation:** including both digitiform expansions of cuticle and folds (0); including only digitiform expansions (1); including only longitudinal folds (2); absent (3).
- 46 Postgena, overlap over procoxae:** none (0); partial (1); complete (2).

- 47 Female flagellum, number of preclaval segments:** 8 preclaval segments i. e. 1 anellus + 7 F or 2-3 anelli and 6-5 F (0) (Fig. 13, 14, 17); including 6-7 preclaval segments (most often 1 anellus and 5 F; rarely first segment of clava separated from the following giving the appearance of a 6-segmented funicle) (1).
- 48 Female flagellum, shape of first flagellomere (anellus):** quadrate or longer than broad (0) (Fig.15); strongly transverse (discoid) (1).
- 49 Female flagellum, shape of F1:** F1 of usual shape, mostly parallel sided (0) (Fig.15); F1 distinctly tapering basally (1).
- 50 Female flagellum, sensilla on F1:** F1 with elongate sensilla (= MPS = multiporous plate sensilla) (0); F1 without or with very few sensilla (at most 3) (1).
- 51 Female flagellum, length of F2-F5:** flagellomeres quadrate or slightly longer than wide (0); flagellomeres much longer than wide (at least 3 times as long as wide), flagellum appearing filiform (1); F very short and transverse (2) (Fig.13).
- 52 Female flagellum, habitus of F2-F5:** flagellomeres cylindrical, at least at apex, not tapering (0) (Fig.13); flagellomeres fusiform or moniliform, tapering both at base and apex (1).
- 53 Female flagellum, relative length of hairs:** hairs relatively short, shorter than or as long as elongate sensilla (0); hairs long, longer than elongate sensilla (1).
- 54 Female flagellum, orientation of hairs:** hairs appressed, angle between hairs and main axis of flagellum less than 40° (0); hairs suberect, angle between hairs and main axis of flagellum greater than 45° (1).
- 55 Female flagellum, fusion of claval segments:** No fusion: clava 3-segmented (apparently 2-segmented when second penultimate flagellomere is removed from clava) (0) (Fig.17); partial fusion (the two apical segments fused): clava 2-segmented (or 1-segmented when second penultimate segment of flagellum is removed from clava) (1); complete fusion: clava 1-segmented (2).
- 56 Mesosoma, relative length:** mesosoma moderately long (1.6-2 times as long as wide) (0) (Fig.13, 14, 16, 17); mesosoma short and squat (less than 1.6 times as long as wide) (1); mesosoma elongate: (at least 2.1 times as long as wide) (2).
- 57 Pronotum and mesoscutum, sculpture:** sclerites finely sculptured (coriaceous, granulate, aciculate or reticulate, sometimes with sparse and shallow punctures) (0) (Fig.16, 17); exhibiting fine alveolation (1); sparsely punctured or alveolate with coriaceous interstices (2); coarsely and densely punctured or alveolate (3); strigose (4).

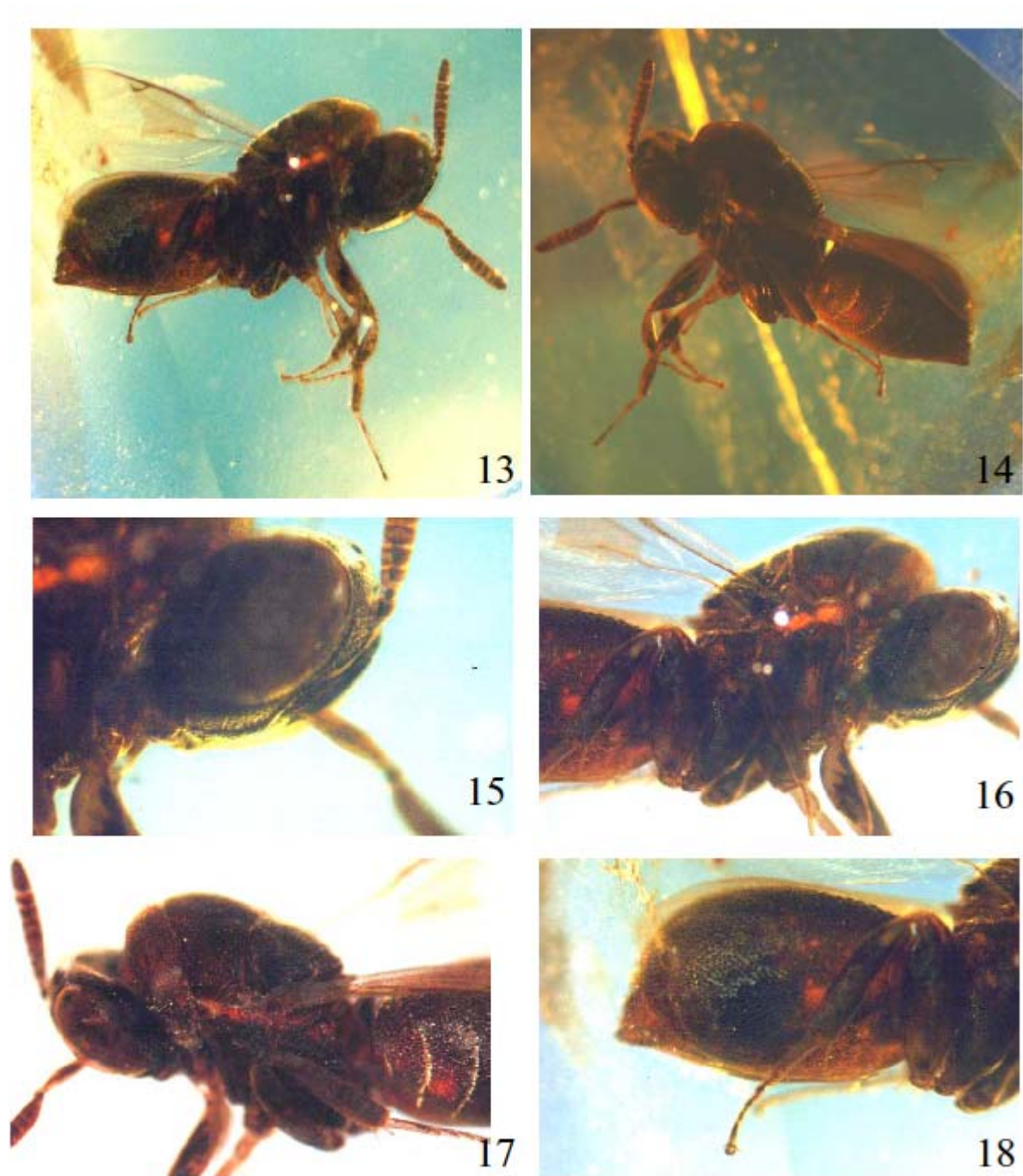
- 58 Pronotum, relative length:** pronotum much shorter than mesoscutum (0) (Fig.17); pronotum long, about as long as the mesoscutum (1).
- 59 Pronotum, carina delimiting collar:** pronotum sometimes vertically margined but not carinate anterolaterally (0) (Fig.16, 17); pronotal collar delimited anterolaterally by a distinct carina (1); pronotal collar completely delimited anteriorly by a distinct crest or carina (2).
- 60 Pronotum, lateral panel:** flattened or slightly depressed laterally, without foveae (0); 1 fovea or depression present, underlined above by a faint carina (1); 2-3 distinct foveae present (2).
- 61 Pronotum, posteroventral projection:** absent (0); present (1).
- 62 Mesoscutum, notauli:** complete but superficial (0); complete and very deep, groove-like (1); incomplete (2); superficial but step-like (3); moderately deep and broad (4).
- 63 Mesoscutum, posteromedian projection:** absent (0); short posteromedian projection present, the posterior margin of mesoscutum appearing sinuate (1); evident posteromedian projection present (2).
- 64 Scutellum, sculpture:** finely sculptured (coriaceous, granulate, aciculate or reticulate, sometimes with sparse punctures) (0) (Fig.17); with fine alveolation (1); sparsely punctured or alveolate, with coriaceous interspaces (2); coarsely and densely punctured (3); cristate or strigose (4); rugose-alveolate (5).
- 65 Scutellum, pre-apical margin:** pre-apical margin present, delimiting an apical and reflexed stripe overlapping dorsellum (0); pre-apical margin absent (1).
- 66 Scutellum, habitus of axillar grooves:** as usual, not especially deep (0); deep, gash-like, their bottom not quite visible in middle where a pit is present (1).
- 67 Scutellum, distance of axillar grooves on transscutal line:** grooves distant from each other at transscutal line (0); grooves close to each other at transscutal line (1).
- 68 Scutellum, obliteration of axillar grooves:** axillar grooves complete (0); axillar grooves partly obliterated anteriorly by sculpture (1); axillar grooves completely obliterated by sculpture (2).
- 69 Dorsellum, ornamentation:** appearing as a fold or plate, without any ridge or carina (0); with faint inverted V-like ridge (1); with distinct inverted V or U-like carina (2).

- 70 Prepectus, mesothoracic spiracle:** visible, exposed (0); hidden by lateroposterior inflexion of the pronotum (1).
- 71 Prepectus, size of lateral panel:** lateral prepectus of usual size, about as long as dorsal margin of tegula (0) (Fig.16, 17); lateral prepectus short, less than half as long as tegula (1); lateral prepectus very short, hardly visible (2).
- 72 Prepectus, subventral carinae:** absent (0); one carina separating ventral from sublateral prepectus (1); two subventral carinae separating ventral from sublateral prepectus (2).
- 73 Prepectus, surface between subventral carinae:** carinae absent or enclosing a depressed area forming an areola (0); area delimited by carinae raised from the surface of ventral prepectus (1).
- 74 Prepectus, orientation of subventral carinae:** carinae absent or slightly diverging anteriorly (0); carinae very strongly diverging anteriorly, the inner ones sometimes joining the medioventral tooth of the prepectus (1).
- 75 Ventral prepectus, length:** ventral prepectus of usual size or long, clearly visible (0); ventral prepectus very short, hardly visible (1).
- 76 Mesopleuron, subalar pit:** absent (0); shallow or deep, not covered by tegula (1); deep but mostly hidden under tegula (2).
- 77 Mesopleuron, areola or depression on adscrobal area:** areola or depression absent (0); areola or depression distinct among the usual sculpture (1).
- 78 Mesopleuron, presence and habitus of adscrobal carina:** carina absent or appearing as a faint ridge formed by anterior walls of cells (0); a distinct carina present (1).
- 79 Mesopleuron, ventral end of adscrobal carina:** carina absent (0); carina present but not joining mesocoxal cavities downwards (1); carina joining mesocoxal cavities ventrally (2); carina joining the epicnemial carina (3).
- 80 Mesopleuron, ventral shelf:** absent (0); present and horizontal, delimited anteriorly by ventral part of epicnemial carina (1); present but sloping, delimited anteriorly by ventral part of epicnemial carina (2); present and horizontal, delimited anteriorly by ventral part of adscrobal carina (3).
- 81 Mesopleuron, length of the ventral shelf:** ventral shelf absent (0); shelf short (shorter than mesocoxae) (1); shelf long (as least as long as the mesocoxae) (2).

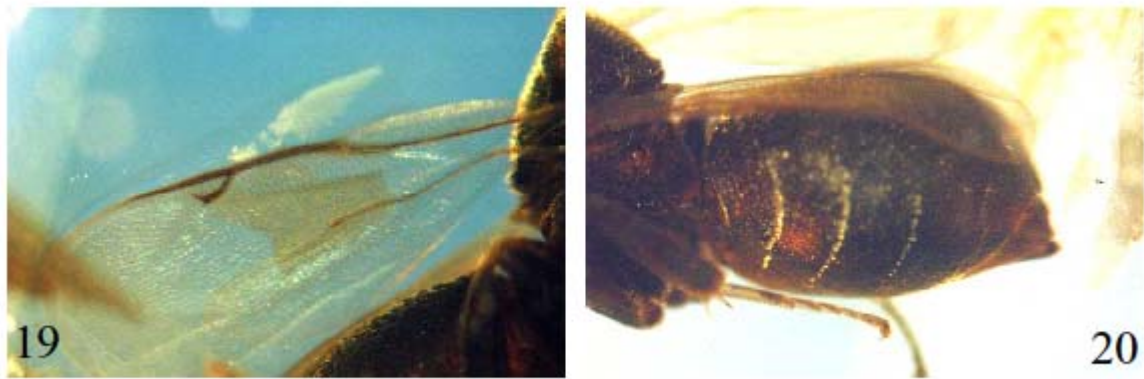
- 82 Mesopleuron, epicnemium:** absent, not delimited by any carina and not differentiated through change in sculpture (0); visible through change in sculpture (1); present, partially delimited by epicnemial carina (2); present, completely delimited by epicnemial carina (3).
- 83 Mesopleuron, median part of the epicnemium:** either median superficial groove present or states 105(1), 106(1) or 107(1) exhibited (0); slightly raised elevation visible together with a short projection of the ventral shelf (1); raised median elevation visible, together with a strong projection of the ventral shelf (2).
- 84 Mesopleuron, furcal pit:** present and deep (0); absent or vestigial (1).
- 85 Mesopleuron, mesocoxal cavities:** open posteriorly or closed by a membrane (0); closed posteriorly by sclerotized integument (1).
- 86 Propodeum, longitudinal orientation:** propodeum moderately sloping, forming an angle of 45-80° with longitudinal axis of thorax (0) (Fig.17); strongly sloping, forming a right angle or almost so with longitudinal axis of thorax (1); almost horizontal, forming an angle less than 35° with longitudinal axis of thorax (2).
- 87 Propodeum, transverse outline:** propodeum slightly and broadly convex in transverse section (0); propodeum broadly and more or less deeply concave (1); propodeum flattened (2).
- 88 Propodeum, basal carina:** absent (0); present but short, generally continuing beside into submedian carinae (1); long, continuing beside the into sublateral carinae (2); present, narrowly truncate or wedged-shaped (3); present, forming an inverted V (4); present, forming an inverted U (5).
- 89 Propodeum, nucha:** absent or very short (0); distinct, visible as a median projection in front of petiolar cavity (1).
- 90 Propodeum, sublateral setae:** scattered, not densely distributed posteriorly near petiolar cavity (0); densely distributed posteriorly, near petiolar cavity, sometimes forming a distinct brush there (1).
- 91 Rim of petiolar cavity, lateral setae:** rim bare laterally (0); rim bearing a few setae, the latter not forming a brush (1); rim bearing a distinct brush of setae laterally (2).
- 92 Metapleuron, margin with propodeum:** metapleuron separated from propodeum by a complete suture (0); metapleuron incompletely separated from propodeum, by faint or irregular ridge present only posteriorly (1).

- 93 Metapleuron, metafurcal pits:** two pits present and situated on front margin of metapleuron (0); only one pit present, situated on front margin of metapleuron (1); pits absent (2); 2 pits present, slightly removed from front margin of metapleuron, rarely situated on its front margin when the precoxal carinae are themselves adjacent to front margin (3).
- 94 Metapleuron, precoxal carinae on ventral shelf:** absent (0); present (1).
- 95 Metapleuron, submedian carinae on adpetiolar shelf:** absent (0); present (1).
- 96 Procoxa, depression on front side:** absent (0); a depression present (1); an oblique groove or channel present (2).
- 97 Procoxa, S-like basal carina:** absent (0); present, delimiting at base the oblique groove (1).
- 98 Procoxa, oblique carina on front side:** absent (0); faint oblique ridge present, delimiting ventrally an oblique groove (1); raised carina present, delimiting ventrally the coxal depression (2).
- 99 Procoxae, situation of the oblique carina:** carina absent (0); carina situated on basal half of coxa (1); carina situated on distal half of coxa (2).
- 100 Metacoxa, dorsal pilosity:** metacoxa dorsally bare at base (0); coxa dorsally hairy at base, the hairs sometimes sparse (1).
- 101 Pro- and metafemora, habitus:** pro- and metafemur normal, elongate and not especially enlarged; sometimes only metafemur greatly enlarged; or femora enlarged but not shortened (0) ; pro- and metafemur both enlarged and at least somewhat shortened (1) (Fig.13, 14).
- 102 Metatibia, habitus of dorsal setae:** setae of normal length and thickness (0); setae long, suberect and somewhat enlarged (1).
- 103 Metatibia, spiniform setae along tibia:** absent (0); with several (5-15) dorsal spiniform setae distributed along entire length of tibia (1).
- 104 Basitarsi, relative length:** basitarsi as usual, not especially elongate (0); basitarsi very long i.e. about as long as following tarsomeres taken together (1) (Fig.13, 14, 18, 20); basitarsi very long and thickened (2).
- 105 Costal cell of fore wing, ventral hairs:** cell not densely hairy and with a posterior bare stripe (0); cell densely and completely hairy, at most with a narrow posterior stripe (1); cell without bare posterior stripe but not densely hairy (2).

- 106 Marginal vein, thickness:** M as broad as other veins (0) (Fig.19); M moderately broad, about twice as broad as PM (1); M quite thickened, more than twice as broad as PM (2).
- 107 Fore wing, angle between ST and PM:** ST and PM forming together a moderately acute angle (35-50°) (0) (Fig.19); ST and PM forming together a strongly acute angle (less than 30°) (1).
- 108 Petiole, relative length:** body of petiole wider than long (0)(Fig.17); body of petiole quadrate or slightly longer than wide (1); body of petiole distinctly elongate, at least twice as long as broad (2); body of petiole elongate and slightly arcuate (3).
- 109 Petiole, lateral teeth:** absent (0); lateral teeth present at base, teeth generally sharp and conical (1); flattened projections present at base (2).
- 110 Petiole, lateral hairs on articular area:** absent (0); two small hairs present (1); three hairs present (2).
- 111 Gaster, ventral carina between petiole and S1:** absent (0); present (1).
- 112 Gastral tergum T1, basal pits:** absent (0); 2 basal submedian pits present (1).
- 113 Gastral tergum T1, basal pilosity:** absent or hairs removed from base of T1 (0); either a few long hairs lateral to submedian pit present or a line of hairs along submedian ridges visible (1).
- 114 Gastral tergum T1-T2, fusion of segments:** T1 and T2 completely separated (0); T1 and T2 at least partially fused dorsally (1).
- 115 Gastral tergum T2, relative length in female sex:** T2 not especially short, at least half as long as following segments (0); T2 very short (less than half as long as T3) (1).
- 116 Gastral tergum T4, relative length in female sex:** T4 equal or subequal with T3 (0); T4 slightly or moderately longer than T3 (1.5-2 times as long as) (1); T4 much longer than T3 (over twice as long as) (2).
- 117 Epipygium, separation between T7 and T8:** a distinct suture visible between T7 and T8 (0) (Fig.18, 20); a transverse carina visible in front of cercal plates, the latter situated within deep foveae (1); T7 and T8 completely fused into syntergum, no remnant of suture or carina visible (2).



Figures 13-18 : 13-14. Vues latérales de *species A*. Photo : N. Brasero ; 15. Vue latéro-frontale de la tête de *species A*. Photo : N. Brasero ; 16-17. Vues latérales du mesosome de *species A*. Photo : N. Brasero ; 18. Vue latérale de l'abdomen de *species A*. Photo : N. Brasero.



Figures 19-20 : 19. Aile antérieure de *species A*. Photo : N. Brasero ; 20. Vue latérale de l'abdomen de *species A*. Photo : N. Brasero

4.3.1.3 Analyse phylogénétique

La version 4.0d100 du logiciel PAUP (Swofford, 2002) a été utilisée pour la recherche d'arbres suivant une procédure de maximum de parcimonie (MP). La procédure de « recherche heuristique » a été choisie avec l'option TBR (Tree-Bisection-Reconnection) comme algorithme de recombinaison. Seuls les meilleurs arbres ont été retenus et résumés dans un arbre consensus par un consensus à la majorité 50%. Dans cette analyse, les données manquantes sont remplacées par des points d'interrogation.

De plus, les valeurs de bootstrap des différentes branches ont été calculées (10000 réplicats, recherche heuristique).

Préalablement la matrice d'origine a été introduite dans le logiciel Mesquite 2.6 (build 486) (Maddison & Madisson, 2006) afin de vérifier quels caractères n'apportaient plus d'information suite à la suppression de certains taxa.

4.3.2. Chalcididae, Sub-family B species B subf. nov. gen. nov. sp. nov.

4.3.2.1. Echantillonnage

4 outgroups ont été choisis dans 3 familles (Leucospidae, Eurytomidae et Pteromalidae) considérées comme groupes frères des Chalcididae, 9 ingroups représentant un genre de chaque tribu et sous-famille de Chalcididae ainsi que le spécimen fossile ont également été utilisés (annexe 6).

4.3.2.2. Caractères morphologiques

La matrice de caractères réalisée par Wijesekara (1997) sur les Chalcididae a été utilisée pour l'étude du fossile. Cependant le nombre de taxa a été réduit et est passé de 29 à 13 (fossile inclus) afin de n'obtenir qu'un spécimen par tribu dans les 5 sous-familles des Chalcididae.

Le nombre de caractères n'a pas été réduit, la phylogénie reste basée sur 34 caractères morphologiques (annexe 6).

1 Supraclypeal area: Flat not horizontally raised (0) (Fig.22); Horizontally raised (1)

2 Distance between the antennal toruli: Distance not more than two times the diameter of torulus (0); Distance more than two times the diameter of torulus (1)

3 Orientation of the antennal toruli: Lateral and ventral margins of toruli not produced and toruli facing forward or upwards (0); Lateral and ventral margins of toruli produced forward (1)

4 Interantennal projection: Not modified, area between toruli continuous with face and appearing raised due to scrobal depressions (0); Modified into a round plate with blunt margins (1); Modified into a round plate with sharp elevated margins (2); Reduced to a thin sheet-like elevation between toruli (3); Modified into a thick plate which is higher than upper toruli margin (4); Absent, scrobal depression continuous between antennae (5)

5 Location of the antennal toruli: Toruli located at or above the level of the lower eye margin (0) (Fig.21, 22); toruli located below the level of the lower eye margin (1)

6 Frons: Flat, slightly convex or concave (0) (Fig.22); produced into two strong horns (1)

- 7 Labrum habitus:** base of the labrum covered by the interior clypeal margin (0); base of the labrum completely exposed and contiguous with anterior clypeal margin (1)
- 8 Base of the mandibles:** covered by the genal margin (0); exposed (1)
- 9 Genal carina:** absent (0); present (1)
- 10 Hypostomal bridge and genal bridge:** Genal bridge absent, hypostomal bridge distinct, hypostomal carina continuous around occipital foramen (0); Genal bridge present, converging below occipital foramen and narrowly uniting in the middle (1); genal bridge present, postgenae converging below the occipital foramen, hypostomal bridge slightly exposed (2); genal bridge absent, hypostomal bridge distinct, and hypostomal carina continuous with a distinct carina around occipital foramen (3); Genal bridge completely covering the hypostomal bridge (4)
- 11 Notauli:** present (0); absent (1)
- 12 Prepectus:** absent (0) (Fig.23); present (1)
- 13 Size and shape of the prepectus:** large and triangular sclerite, ventromedially broad (0); small, less than 2X as long as broad, ventromedially narrow (1); Reduced to a thin sclerite, difficult to see externally (2); intermediate size sclerite, more than 2X as long as broad, ventromedially narrow (3)
- 14 Mesonotal spiracle:** Covered by postero-lateral margin of pronotum (0); exposed (1)
- 15 Mesopleural wing process:** at least partly exposed (0) (Fig.23); completely covered by tegula (1)
- 16 Relative size and shape of the tegula:** not expended, second axilla of the wing exposed (0); both ventrally and posteriorly expended, oval, second axilla completely covered (1) (Fig.23); ventrally expended, second axilla of the wing exposed (2); reduced, second axilla exposed and enlarged (3)
- 17 Orientation of the area between anterior margin of the femoral depression and epicnemial carina in relation to sagittal plane:** parallel (0); perpendicular (1)
- 18 Parascutal and axillar carinae:** converging and extending towards the dorsum before meeting at transscutal articulation (0); converging to meet at transscutal articulation

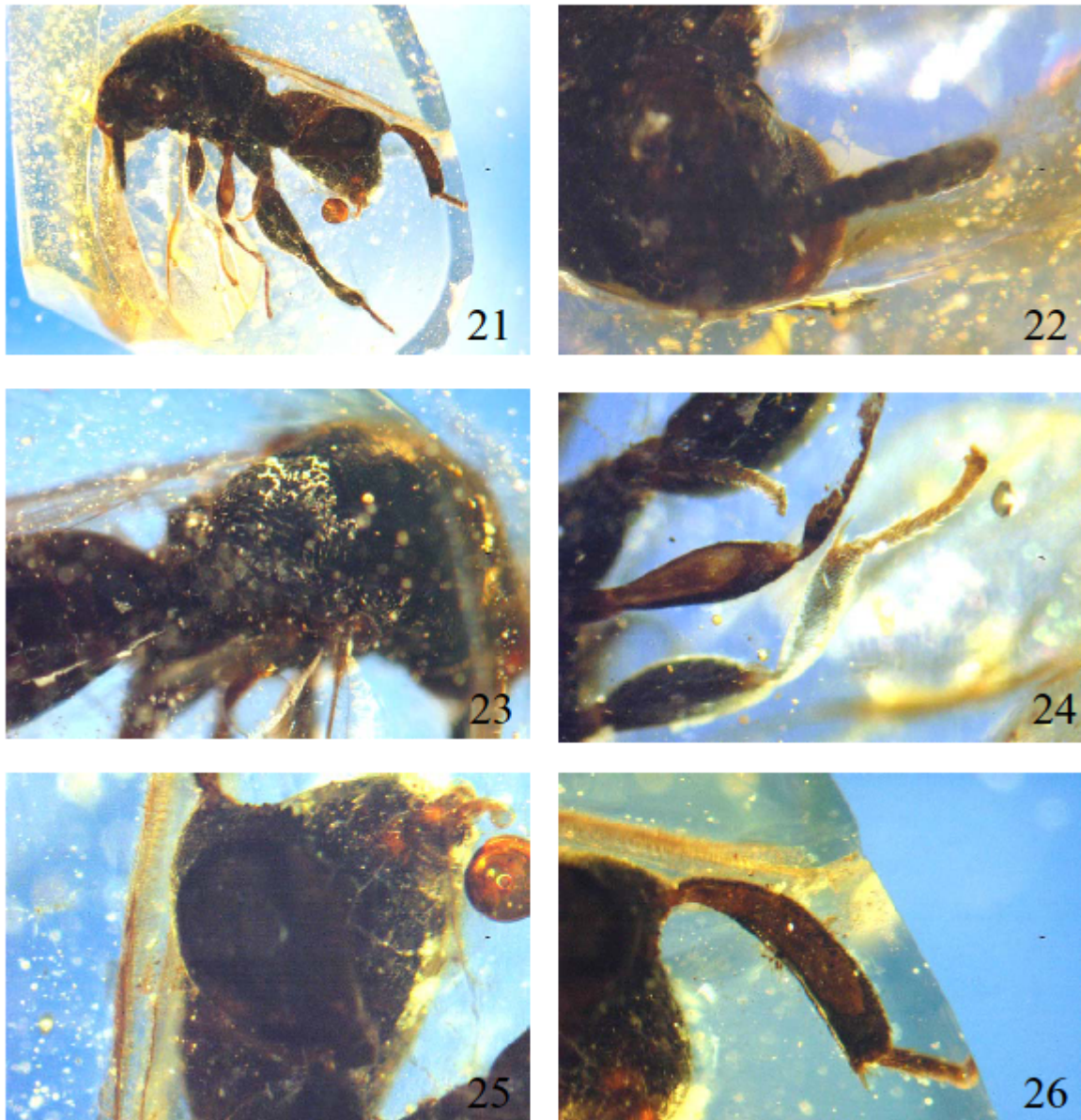
- 19 Axillular carinae:** absent (0) present (1)
- 20 Frenal area of the scutellum:** not marked by a carina (0); marked by a faint carina or margins of foveolae (1); distinctly marked by a carina (2)
- 21 Propodeum:** angulate in relation to scutellum (0); straight in relation to scutellum (1); anteriorly straight and steeply sloping posteriorly (2); medially depressed and vertical with lateral projections (3)
- 22 spiracle of the propodeum:** small and rounded (0); elongate and transversely (1); longitudinally oriented (2); reduced (3); sunken into propodeum (4); lateral margin modified to a lamina which characteristically extends posteriad (5)
- 23 Apical margin of the foretibia:** without horizontally directed stout spur or elongation (0) (Fig.24); with horizontally directed stout spur (1); without horizontally directed spur but distinctly expanded giving the appearance of a spur (2)
- 24 Hind coxa:** not distinctly enlarged (0); enlarged with flat inner surface (1); enlarged with convex inner surface (2)
- 25 Hind femur:** normal (not enlarged and toothed) (0); enlarged and toothed (1) (Fig.21, 25)
- 26 Apex of the hind tibia:** truncate at right angle (0); diagonally truncate, ventral corner at acute angle but not elongated into a spine (1) (Fig. 26); diagonally truncate and elongated into a spine (2); diagonally truncate with outer spur incorporated into a spine (3)
- 27 Hind tibial spurs:** two spurs present (0) (Fig.21, 26); single stout spur present (1); spurs absent (2); single weak spur present (3)
- 28 Elongated tooth-like process on hind tibial claws:** absent (0); present (1)
- 29 Posteriorly directed tuft of spines, on the front ventral margin of the forewing, near the distal end of the costal cell:** absent (0); present (1)
- 30 Length of marginal vein in relation to submarginal vein:** marginal vein short, submarginal vein more than two times as long as marginal vein (0) (Fig.27); marginal vein as long as submarginal vein, if shorter than submarginal vein less than two times the length of the marginal vein (1)

31 Location of marginal vein in relation to anterior wing margin: at the anterior margin of the forewing (0) (Fig.27); away from the anterior margin of the forewing (1)

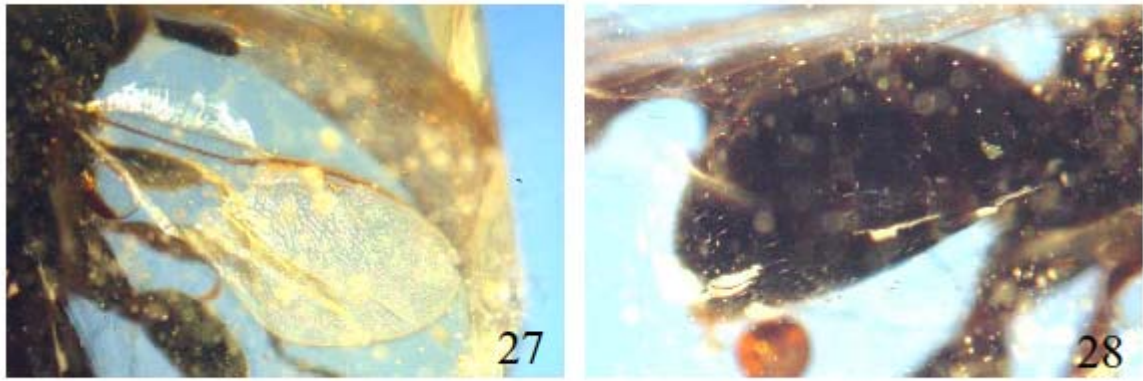
32 Vertical nebulous vein on hind wing: absent (0); present (1)

33 petiole structure: anterior condyle distinct, petiole ventrally membranous (0); petiole entirely sclerotized, tranverse or slightly elongated, and anterior ventral margin of petiole body extended into the propodeum, anterior articulation not separate from the body (1); anterior condyle separate from the body of the petiole ventrally, anterior ventral margin of the petiole body expanded outside the propodeum (2); anterior condyle distinctly separated from the petiole body by a lamella, petiole body variously elongated (3); anterior condyle united with the extended anterior ventral surface of the petiole body, lamella absent (4); anterior condyle separated from petiole which is distinct dorsally and ventrally, posterior ventral margin not distinctly separated from sternum of metasoma (5); anterior condyle distinctly separated from the body only dorsally, anterior ventral margin of the petiole body about the propodeal foramen (6)

34 Syntergum: fusion line between eighth and ninth tergite completely covered by the posterior margin of the seventh tergite (0); roof-like, posterior dorsal edge of eighth tergite not fused to ninth tergite (1); not roof-like, postero dorsal edge of eighth tergite fused to ninth tergite and line of fusion exposed (2)



Figures 21-26 : 21. Vue ventro-latérale de *species B*. Photo : N. Brasero ; 22. Vue fronto-latérale de la tête de *species B*. Photo : N. Brasero ; 23. Vue fronto-latérale du mesosome de *species B*. Photo : N. Brasero ; 24. Pattes antérieures et médianes de *species B*. Photo : N. Brasero ; 25. Métafémur de *species B*. Photo : N. Brasero ; 26. Métatibia de *species B*. Photo : N. Brasero.



Figures 27-28 : 27. Aile antérieure de *species B*. Photo : N. Brasero ; 28. Vue latérale de l'abdomen de *species B*. Photo : N. Brasero.

4.3.2.3. Analyse phylogénétique

La version 4.0d100 du logiciel PAUP (Swofford, 2002) a été utilisée pour la recherche d'arbres suivant une procédure de maximum de parcimonie (MP). La procédure de « recherche heuristique » a été choisie avec l'option TBR (Tree-Bisection-Reconnection) comme algorithme de recombinaison. Seuls les meilleurs arbres ont été retenus et résumés dans un arbre de consensus par un consensus à la majorité 50%. Dans cette analyse les données manquantes sont remplacées par des points d'interrogation.

De plus les valeurs de bootstrap des différentes branches ont été calculées (10000 répliques, recherche heuristique).

5. Résultats

5.1. Insects from the Early Eocene amber of Oise (France): diversity and palaeontological significance

Un article a été rédigé en collaboration avec André Nel du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) et Denis Michez de l'Université de Mons-Hainaut (UMH).

Cet article traite de la diversité entomologique déjà décrite dans l'ambre de l'Oise, 17 ordres d'insectes subdivisés en 49 familles ont été recensés (annexe 7).

5.2. Eurytomidae

5.2.1. Description

Systematic paleontology

Order: Hymenoptera Linnaeus, 1758

Superfamily: Chalcidoidea, Latreille 1817

Family: Eurytomidae, Walker, 1832

Sub-family: sub-family A Brasero, subf. nov.

Type genus: *genus A* Brasero, gen. nov.

Diagnosis: The combination of a narrow and acuminate metanotum and a groove in the metafemur distinguish the fossil from the other sub-family of Eurytomidae.

Genus: *genus A* Brasero, gen. nov.

Type species: *species A* Brasero, gen. nov. sp. nov.

Etymology: to be continued

Diagnosis: As for the sub-family

Species: *Species A* Brasero, sp. nov.

Etymology: to be continued

Holotype: Female specimen PA 2416, mounted in Canada Balsam, deposited in the "Laboratoire de paléontologie", Natural History Museum of Paris. The letter PA for Paris Basin, the following number is the ordinal number in the collection.

Locality deposit: Le Quesnoy, Chevreière, region of Creil, Oise department, north of France.

Geological age: Lowermost Eocene, Sparnacian, level MP7 of the mammal fauna of Dormaal (Nel *et al.*, 1999)

Diagnosis: As for the genus

Description: Female. Wasp of small size, black body only 3.2 mm long.

Head: Subglobular, width in dorsal view, a little more than mesosoma; pilosity of head not visible; face finely sculptured; antennal scrobes impressed and higher than broad; maximum diameter of eye in side view 3.4x malar space; antennal formula 11173 (1 scape, 1 pedicelle, 7 preclaval segments, clava 3-segmented); relative length and width of antennal segments: scape 30:10; pedicel 10:7; anneli 2:5; F1 10:7; F2 7:10; F3 7:11; F4 7:11; F5 7:10; F6 7:10; F7 7:10; clava 20:12.

Mesosoma: Collum reticulate; dorsum of pronotum reticulate; lateral panel of pronotum reticulate. Mesoscutum reticulate with sparse setae, mesosoma longer than width; scutellum reticulate with larger scattered subrounded pits, less long than mesoscutum (50:55); apex of metanotum narrow and acuminate. Prepectus not large, reticulate. Metatibia with 2 apical spurs. Fore wing length 2.67x its width, little speculum present, costal cell with ventral and dorsal setae, marginal vein not thickened towards its distal ends. Relative lengths of fore wing veins, sub-marginal vein= 77; marginal vein= 40; post-marginal vein= 35; stigmal vein= 13.

Metasoma: Length 1.04x length of mesosoma; petiole less longer than hind coxa, reticulate; tergites reticulate with sparse pubescence. Epipygium subdivide into two parts; ovipositor not exerted.

5.2.2. Phylogénie

L'analyse heuristique en maximum de parcimonie (MP) nous donne un arbre le plus parcimonieux (97 caractères informatifs, TL= 308, CI= 0,5817, RI= 0,4183).

L'arbre consensus de parcimonie (consensus majority-rule 50%) est représenté sur la figure suivante (Fig. 29)

Bootstrap consensus tree

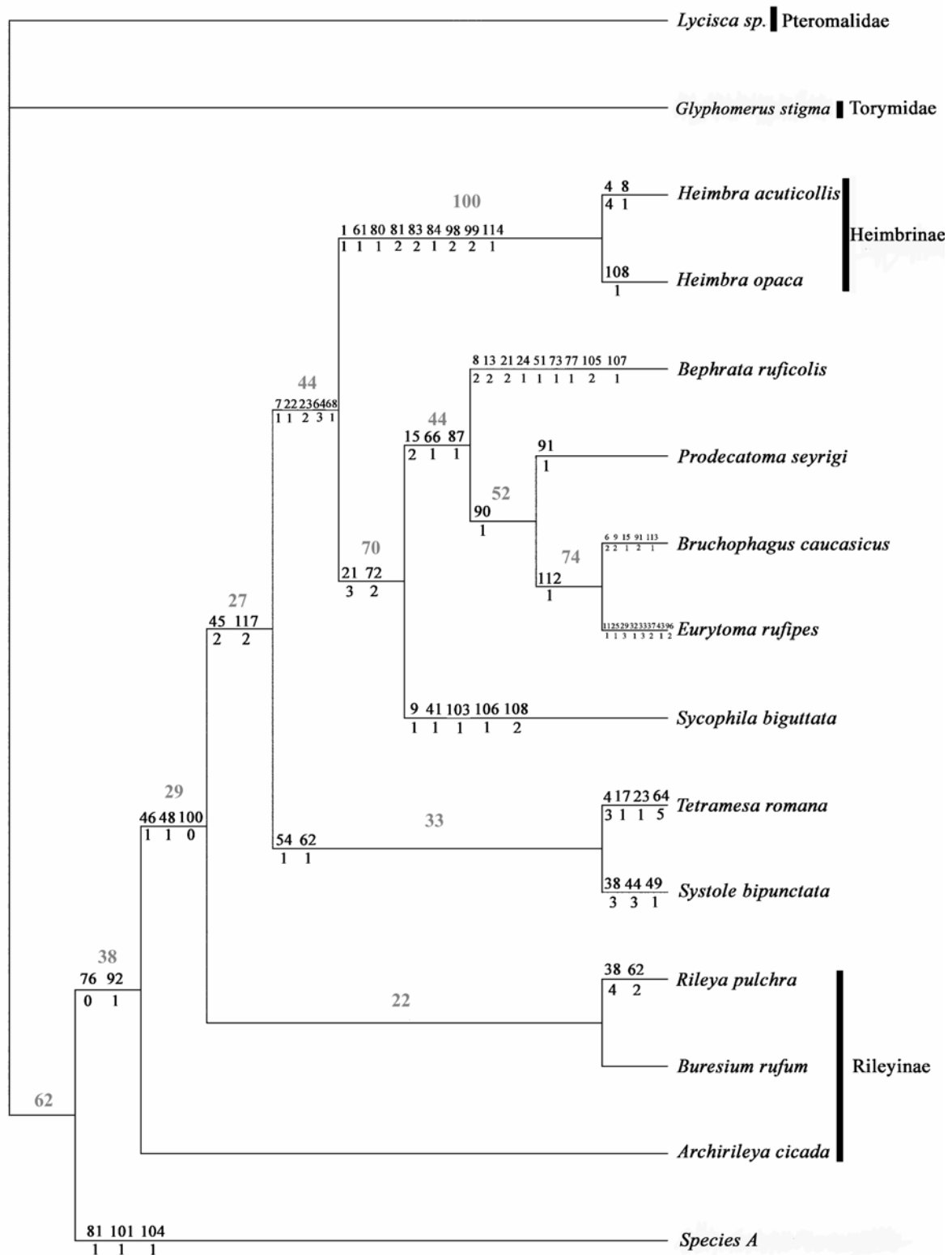


Figure 29 : Meilleur arbre après une analyse de maximum de parcimonie (13 taxa ingroup et 2 taxa outgroup). Les valeurs de bootstrap sont reprises au-dessus des branches. Les apomorphies supportant les branches sont également inscrites.

Les outgroups (Pteromalidae et Torymidae) n'interfèrent pas avec les taxons constituant la famille des Eurytomidae et le spécimen fossile.

Cependant nous pouvons remarquer que la phylogénie n'est pas très robuste: en effet, la famille des Eurytomidae mais également les sous-familles à l'intérieur de celle-ci sont supportées par des bootstrap dépassant rarement 75. Les 3 sous-familles (Heimbrinae, Rileyinae et Eurytominae) des Eurytomidae sont cependant réunies mais très mal supportées.

Quant au spécimen fossile, caractérisé par de nombreux caractères plésiomorphiques de la famille des Eurytomidae tels que la présence de 13 segments antennaires dont 7 segments funiculaires, la présence d'une carène séparant le tergite 7 du tergite 8, il est inclus dans la famille des Eurytomidae par un bootstrap de 62 mais n'est intégré dans aucune des sous-familles.

Species A ne peut être inclus dans la sous-famille des Heimbrinae de part l'absence d'applatissage dorso-ventrale de la tête (caractère 1), l'absence d'un long bouclier ventral au niveau du mesopleure (caractère 81) mais, également, l'absence sur le procoxa d'une carène oblique (caractère 98).

Il ne peut pas être inclus dans la sous-famille des Rileyinae à cause de la présence d'une fosse non couverte par la tegula au niveau du mesopleure (caractère 76), la présence d'une suture complète séparant la metapleure du propodeum (caractère 92) ainsi qu'un anellus (premier article du flagomère) aussi long que large (caractère 48).

Finalement, il n'est pas inclus dans la sous-famille des Eurytominae de part la présence sur l'épipygium d'une séparation distincte entre les tergites 8 et 9 (caractère 117).

Species A apparaît comme ancestral à l'ensemble des sous-familles des Eurytomidae et se caractérise par la petite taille du bouclier ventral au niveau du mesopleure (caractère 81), les pro- et métafémur élargit (caractère 101), ainsi que la longueur des basitarses très longue, plus longue que l'ensemble des tarses qui suivent (caractère 104).

5.3. Chalcididae

5.3.1. Description

Systematic paleontology

Order: Hymenoptera Linnaeus, 1758

Superfamily: Chalcidoidea, Latreille 1817

Family: Chalcididae, Walker 1832

Sub-family: sub-family B Brasero, subfam. nov.

Type genus: *genus B* Brasero, gen. nov.

Diagnosis: The presence of 1 median great teeth and six minute teeth in the ventral margin of metafemur and the absent of the prepectus distinguish the fossil from the other sub-families.

Genus: *genus B* Brasero, gen. nov.

Type species: *species B* Brasero, gen. nov. sp. nov.

Etymology: to be continued

Diagnosis: As for the sub-family.

Species: *Species B* Brasero, sp. nov.

Etymology: to be continued

Holotype: Male specimen PA 2310, mounted in Canada Balsam, deposited in the "Laboratoire de paléontologie", Natural History Museum of Paris. The letter PA for Paris Basin, the following number is the ordinal number in the collection.

Locality deposit: Le Quesnoy, Chevrrière, region of Creil, Oise department, north of France.

Geological age: Lowermost Eocene, Sparnacian, level MP7 of the mammal fauna of Dormaal (Nel *et al.*, 1999)

Diagnosis: As for the genus

Description: Male. Wasp of small size, body only 2.88 mm long, probably black with moderately dense white pilosity.

Head: Frons and lower face with moderately dense pilosity; lower face weakly reticulate; scrobe not so impressed; maximum diameter of eye in side view 3.8x malar space. Antennal formula 119 (1 scape, 1 pedicel, 9 funicular segments), short and stocky, insertion of antenna just above the lower margin of eyes. Relative length and width of antennal segments: ?; ?; F1 12:10; F2 9:10; F3 8:11; F4 9:11; F5 8:11; F6 8:11; F7 8:11; F8 8:11; F9 7:10.

Mesosoma: Dorsum of pronotum reticulate; lateral panel of pronotum reticulate with dense pilosity. Mesoscutum reticulate wider than long, scutellum reticulate with dense pilosity, apex of scutellum weakly acuminate; propodeum with lateral carinae. Prepectus very short, not visible. Surface of metafemur densely covered by short white pubescence, ventral margin with 1 median great teeth and six minute teeth, metatibia with 2 apical spurs. Fore wing length 2.5x its width, costal cell with ventral and long dorsal setae, marginal vein not thickened towards its distal ends. Relative lengths of fore wing veins, sub-marginal vein= 98; marginal vein= 35; post-marginal vein= 42; stigmal vein= 10.

Metasoma: Length 1,03x length of mesosoma, petiole less longer than hind coxa, tergites smooth with sparse pubescence, first and second terga not fused.

5.3.2. Phylogénie

L'analyse heuristique en maximum de parcimonie (MP) nous donne 3 arbres aussi parcimonieux les uns que les autres (26 caractères informatifs, TL= 74, CI= 0,7838, RI= 0,2162).

L'arbre consensus de parcimonie (consensus majority-rule 50%) est représenté sur la figure suivante (Fig. 30)

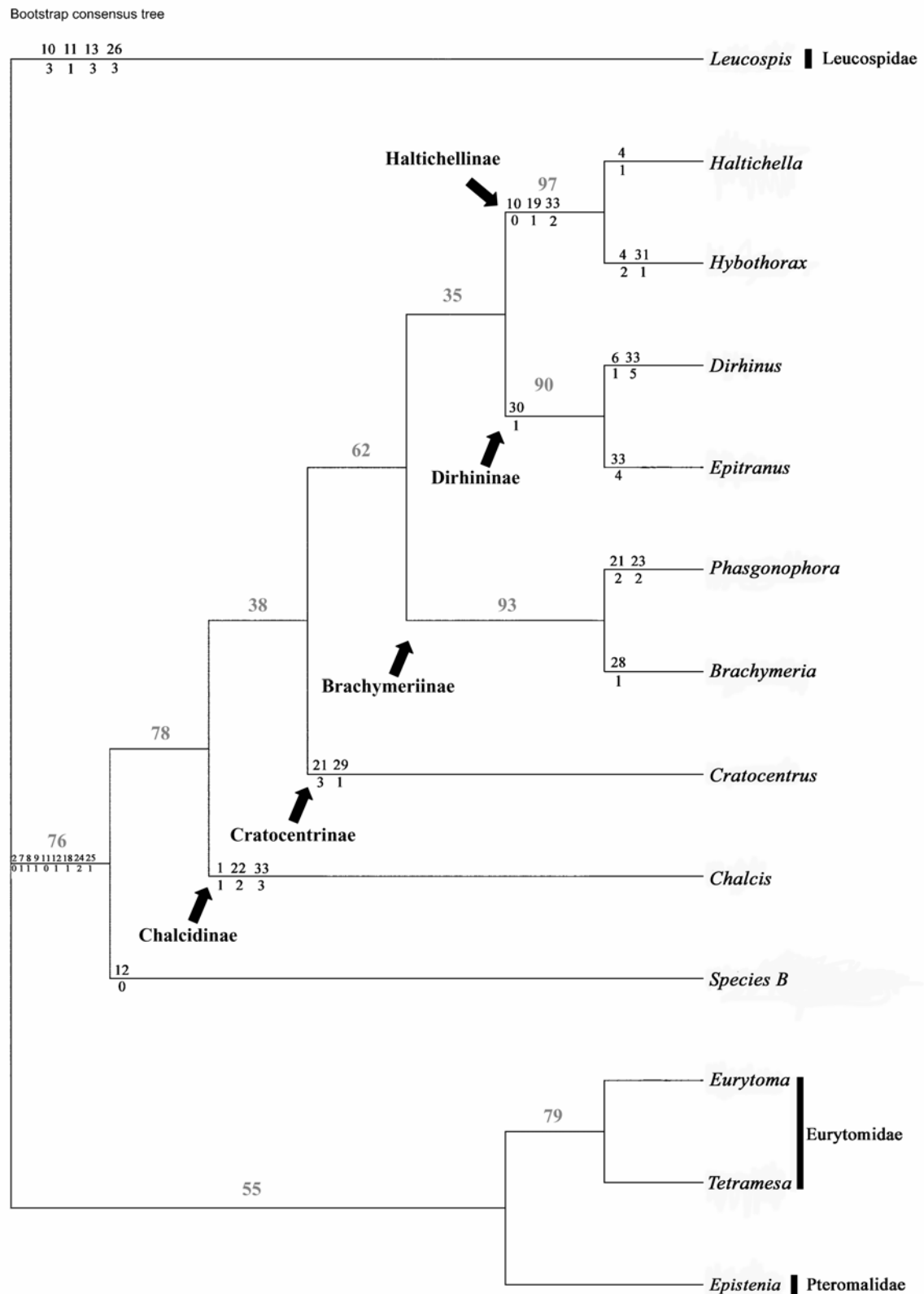


Figure 30 : Arbre enraciné étudié. Arbre de consensus à la majorité 50% sur les 3 arbres de maximum de parcimonie (9 taxa ingroup et 4 taxa outgroup). Les valeurs de bootstrap sont reprises au-dessus des branches. Les apomorphies supportant les branches sont également inscrites.

Les outgroups (Eurytomidae, Leucospidae et Pteromalidae) n'interfèrent pas avec les taxons constituant la famille des Chalcididae et le spécimen fossile. Les branches séparant ces différentes familles sont supportées par des valeurs de bootstrap supérieures à 75.

Dans la famille des Chalcididae, les différentes sous-familles se séparent également assez bien: celle des Haltichellinae (*Haltichella* et *Hybothorax*) est supportée par un bootstrap de 97, celle des Dirhininae (*Dirhinus* et *Epitranus*) est supportée par un bootstrap de 90, celle des Brachymeriinae (*Phasgonophora* et *Brachymeria*) est supportée par un bootstrap de 93, celle des Chalcididae (*Chalcis*) est supportée par un bootstrap de 78, par contre celle des Cratocentrinae (*Cratocentrus*) est supportée par un bootstrap de 38.

Quant au spécimen fossile il est inclus dans la famille des Chalcididae par un bootstrap de 76, mais n'est intégré dans aucune des sous-familles.

Species B est inclus dans la famille des chalcididae par la présence de notauli (caractère 11), d'une hanche postérieure élargie à surface convexe (caractère 24) mais, aussi, par un fémur postérieur élargit et denté sur la face ventrale (caractère 25).

Species B ne peut être inclus dans la sous-famille des Haltichellinae de part l'absence de carène axillulaire (caractère 19).

Il ne peut être inclus dans la sous-famille des Dirhininae à cause de la structure de la veine marginale sur l'aile antérieur (caractère 30). La veine marginale est aussi longue que la veine sub-marginale chez les Dirhininae, au contraire de *Species B* où la veine marginale est plus courte.

Il n'est pas inclus dans la sous-famille des Brachymeriinae de part l'absence d'épine ou d'élongation sur la marge apicale du tibia antérieur (caractère 23).

Species B n'est pas non plus inclus dans la famille des Cratocentrinae de part l'absence d'un amas de soie sur la marge ventrale de l'aile antérieure à proximité de la partie distale de la cellule costale (caractère 29).

Finalement, il n'est pas inclus dans la sous-famille des Chalcidinae à cause de la structure supra-clypeal qui est érigée horizontalement (caractère 1) chez cette sous-famille alors qu'elle ne l'est pas chez le spécimen fossile.

Species B apparaît comme ancestral à l'ensemble des sous-familles des Chalcididae et se caractérise par la réduction extrême du prepectus (caractère 12) qui est la seule apomorphie du spécimen fossile.

6. Discussion

6.1. Systématique des deux Chalcidoidea

6.1.1. Position phylogénétique de *species A* subf. nov. gen. nov. sp. nov.

Si nous considérons *species A* comme faisant partie de la famille des Eurytomidae, il apparaît comme frère de l'ensemble des sous-familles des Eurytomidae par la petite taille du bouclier ventral au niveau du mesopleure, les pro- et métafémur allongés et élargis ainsi que la longueur des basitarses très longue, plus longue que l'ensemble des tarses qui suivent. Mais il se caractérise également par la présence de caractères propres tels que le metanotum se terminant en pointe et le sillon sur le métafémur.

Cependant, les Eurytomidae ne sont probablement pas un groupe monophylétique (Lotfalizadeh, 2007), ce qui a été démontré par d'autres études moléculaires (Campbell *et al.* 2000, Chen *et al.* 2004). Les Heimbrinae et les Eurytominae constituent un groupe monophylétique, mais les Rileyinae constituent un groupe polyphylétique. Dans cette hypothèse, *species A* devrait être considérée comme une famille à part entière.

6.1.2. Position phylogénétique de *species B* subf. nov. gen. nov. sp. nov.

Les Chalcididae constituent bien un groupe monophylétique (Wijesekara, 1997), avec comme sous-famille basale celle des Chalcidinae.

Après avoir intégré *species B* dans la phylogénie de Wijesekara (1997), les Chalcididae apparaissent toujours comme monophylétiques. Cependant, le fossile apparaît comme frère à l'ensemble des autres sous-familles des Chalcididae et se caractérise par la réduction extrême du prepectus.

Ainsi, la nouvelle sous-famille sub-family B figure à présent comme sous-famille basale de la famille des Chalcididae.

6.2. Diversification des Chalcidoidea

Le Climat régnant à l'Eocène inférieur était de type sub-tropical (Grimaldi & Engel 2005) ce qui correspond à la distribution contemporaine de ces deux familles. En effet, les Eurytomidae et les Chalcididae possèdent une distribution assez large à travers le monde, mais cependant, plus diversifiées pour les Chalcididae sous les tropiques (Goulet *et al.* 1993).

Auparavant, les plus vieux fossiles décrits d'Eurytomidae et de Chalcididae dataient respectivement de l'Oligocène (Scudder 1878) et de l'Oligocène inférieur (Heer 1865). Notre découverte, datée de l'Eocène inférieur, repousse de plus ou moins 20 millions d'années l'apparition avérée des ces familles.

Vu la grande diversité du nombre de familles décrites du Tertiaire, il semble que l'énorme diversité actuelle du groupe se soit mise en place fin Crétacé, début Tertiaire en même temps que la diversification de leurs hôtes (Grimaldi & Engel 2005) elle même liée à la diversification des plantes à fleurs.

6.3. Importance de l'ambre de l'Oise

Avec 49 familles enregistrées et 79 espèces décrites (Brasero *et al.* 2009), le gisement de l'Oise est l'un des plus important et des plus diversifié au monde avec celui de la Baltique et du New-Jersey. De plus, l'ambre de l'Oise est exceptionnel car il couvre une période vierge de toutes autres découvertes d'ambre. Ainsi, la découverte de nouveaux taxa dans ce gisement est d'un grand intérêt phylogénétique et nous permet une meilleure compréhension de la diversité passée.

7. Bibliographie

- ASHMEAD W.H. (1904):** Classification of the Chalcid flies or the superfamiliy Chalcidoidea, with descriptions of new species in the Carnegie Museum, collected in South America by Hebert H. Smith - *Memoirs of the Carnegie Museum* 1 (4): 225-551
- BOUCEK Z. & NOYES J. (1987):** Rotoitidae, a curious new family of Chalcidoidea (Hymenoptera) from New Zealand - *Systematic Entomology* 12 (4): 407-412
- BOUCEK Z. (1988):** Australian Chalcidoidea (Hymenoptera): Revision of Genera of Fourteen Families with a Reclassification of Species - *C.A.B. International, Wallingford, UK*: 832pp.
- BRASERO N., NEL A. & MICHEZ D. (2009):** Insects from the Early Eocene amber of Oise (France): diversity and palaeontological significance - *Denisia* 26: 41-52
- BRISCHKE D. (1886):** Die Hymenoptera des Bersteins - *Naturforschende Gesellschaft in Danzig* 6 : 278-279
- BRUES C.T. (1910):** The parasitic Hymenoptera of the Tertiary of Florissant, Colorado - *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 54 : 125 pp.
- BRUES C.T. (1923):** Some new fossil parasitic Hymenoptera from Baltic Amber - *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 58 : 327-346
- BURKS B.D. (1978):** Families Pteromalidae, Eurytomidae, Chalcididae, Leucospidae, Eucharitidae, Eupelmidae, Eulophidae (etc.) in Krombein, K.V., Hurd, P.D., Smith, D.S. & Burs, B.D. & al. - *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. 1. Symphyta and Apocryta (Parasitica). Washington D.C. : 769-889, 967-1043
- CAMPBELL A., HERATY J., RASPLUS J.-Y., CHAN K., STEFFAN-CAMPBELL J. & BADCOCK C. (2000):** Molecular systematic of the Chalcidoidea using 28S-rDNA. In: *Biodiversity and Biology Control*. Canberra: CSIRO Publishing : 59-73
- CHEN Y., XIAO H., FU J. & HUANG D.-W. (2004):** A molecular phylogeny of eurytomid wasps inferred by DNA sequence data f 28S, 18S, 16S, and COI genes - *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31 : 300-307
- COCKERELL T.D.A. (1907):** Some fossil arthropods from Florissant, Colorado - *Bulletin of the American Museum of Natural History* 23 : 605-615

- COWAN D.P. (1979):** The function of enlarged hind legs in oviposition and aggression by *Chalcis canadensis* (Hymenoptera: Chalcididae) - *Great Lakes Entomologist* 12: 133-136
- DALMAN J.W. (1825):** Om Insekter inneslutna i Kopal, jemte beskrifning pa nagra deribland förekommande nya släkten och arter - *Vetenskaps Akademy of Handlingbar* 46 : 375-410
- DARLING D.C. (1996):** A New Species of Spalangiopelta (Hymenoptera; Pteromlidae; Ceinae) from Dominican Amber: Phylogenetic and Biogeographic Implications - *Journal of Kansas Entomological Society* 69 (4): 248-259
- DAVIS S.R. & ENGEL M.S. (2008):** A new species of *Ceratosolen* from the Philippines (Hymenoptera: Agaonidae) - *Genus* 19 (2): 307-312
- DE FRANCESCHI D. & DE PLOËG G. (2003):** Origine de l'ambre des faciès sparnaciens (Eocène inférieur) du bassin de Paris : le bois de l'arbre producteur - *Geodiversitas* 25 (4): 663-647
- DE FRANCESCHI D., DEJAX J. & DE PLOËG G. (2000):** Extraction du pollen inclus dans l'ambre [Sparnacien du Quesnoy (Oise), bassin de Paris]: vers une nouvelle spécialité de la paléo-palynologie - *Sciences de la Terre et des planètes* 330 : 227-233
- DOUTT R.L. (1973):** The genus polynemoidea Girault - *Pan-Pacific Entomologist* 49 : 215-220
- EARLY J.W. (2000):** Fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae and Torymidae) in New Zealand - *New Zealand Entomologist* 23: 27-32
- ENGEL M.S. (2002):** The first leucospid wasp from the fossil record (Hymenoptera: Leucospidae) - *Journal of Natural History* 36 : 435-441
- FÖRSTER A. (1856):** Hymenopterologische Studien. 2. Heft. *Chalcididae und Proctotrupii* - 152 pp.
- FÖRSTER A. (1891):** Die Insekten des plattigen Steinmergels von Brunnstatt - *Abhandlungen zur geologischen. Specialkarte von Elsass-Lothringen*
- GATES M. (2008a):** Species Revision and Generic Systematics of World Rileyinae - *University of California Press Publications in Entomology* 127 : 342 pp.
- GATES M. (2008b):** Description of *Khamoul*, gen. n. (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eurytomidae), with a hypothesis of its phylogenetic placement - *Zootaxa* 1898 1-33

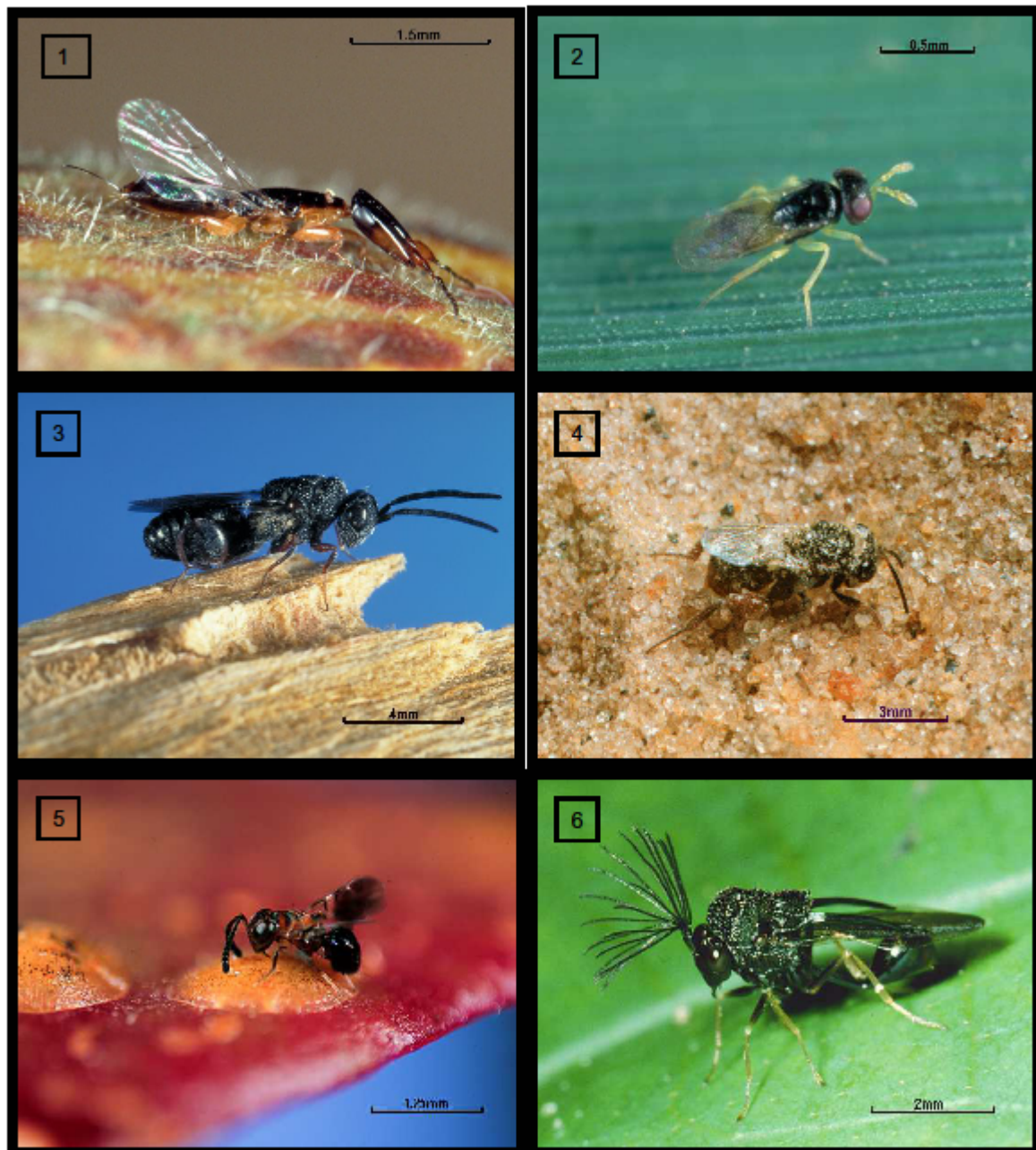
- GATES M. & HANSON P. (2006):** Familia Eurytomidae, pp. 380-387. In Hanson & Gauld [eds]. *Hymenoptera de la Region Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute* 77, 1-994
- GEIRNAERT E. (2002):** *L'ambre, Miel de Fortune et Mémoire de Vie* - Editions du Piat : 176 pp.
- GIBSON G.A.P. & HUBER J.T. (2000):** Review of the family Rotoitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with description of a new genus and species from Chile - *Journal of Natural History* 34: 2293-2314
- GIRAULT A.A. (1912):** Australian Hymenoptera: Chalcidoidea - *Memorial Museum second edition.*, No. 1
- GOULET H. & HUBER J.T. (1993):** Hymenoptera of the world: an identification guide to families - *Research Branch Agriculture Canada Publication, Ottawa* 1894/E : 65-100
- GRIMALDI D. (1996):** *Amber: window to the past* - Harry N. Abrams, Inc., Publishers, in association with the American Museum of Natural History : 1- 216 pp.
- GRIMALDI D. & ENGEL M.S. (2005):** *Evolution of the insects* - Cambridge University Press: 755 pp.
- GRISSEL E.E. (1980):** New Torymidae from Tertiary Amber of the Dominican Republic and a world list of fossil Torymids (Hymenoptera: Chalcidoidea) - *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 82 (2): 252-259
- HANDLIRSCH A. (1925):** Ueberfamilie; Chalcidoidea Ashm.(Chalcidier) - In *Schroeder, Handbuch der Entomologie* 3 : 759-772
- HARRINGTON G.J. & JARAMILLO C. (2003):** Paratropical floral extinction in the Late Paleocene-Early Eocene - *Journal of Geological Society* 164 (2): 323-332
- HEER O. (1865):** *Die Urwelt der Schweiz*. Zurich
- HELM S. (1899):** Insekteneinschlüsse in gedanit - *Naturforschende. Gessellschaft in Danzig* 10 : 33
- HERATY J. (2004):** Three new species of *Gollumiella* Hedqvist (Hymenoptera: Eucharitidae) - *Zootaxa* 497: 1-10
- HOWARD L.O. (1885-1886):** A generic synopsis of the hymenopterous family Chalcididae - *Entomologica americana* -1(1885), 197-199, 215-219; 2(1886) 33-38, 97-101

- LACROIX A. (1910):** *Minéralogie de la France* - Librairie polytechnique, C. Béranger, Paris, III 4 : 923 pp.
- LEMARCHAND F. (1997):** Les premiers insectes - *La recherche* 296 : 85
- LOTFALIZADEH H., DELVARE G. & RASPLUS J.-L. (2007):** Phylogenetic analysis of Eurytominae (Chalcidoidea: Eurytomidae) based on morphological characters - *Zoological journal of the Linnean Society* 151 (3): 441-510
- MADDISON W.P. & MADDISON D.R. (2006):** *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis*, version 2,6 (build 486).
- MEUNIER F. (1901):** Contribution à la faune des Mymaidae ou "atomes ailés" de l'ambre - *Annales de la Société scientifique de Bruxelles* 25 : 282-292
- MEUNIER F. (1904a):** Sur deux Mymaridae de l'ambre de la Baltique - *Misc. entomology*. 12 : 1-4
- MEUNIER F. (1909):** Sur deux Mymarinae du Copal récent de Madagascar et de Zanzibar (Hymenoptera) - *Bulletin de la Société Entomologique de France* : 145-149
- NEL A., DE PLOËG G., MILLET 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 - *Geological Acta* 2 (1): 3-8
- NEL A., DE PLOËG G., DEJAX J., DUTHEIL D., DE FRANCESCHI D., GHEERBRANT E., GODINOT M., HERVET S., MENIER J.-J., AUGÉ M., BIGNOT G., CAVAGNETTO C., DUFFAUD S., GAUDANT J., HUA S., JOSSANG A., DE LAPPARENT DE BROIN F., POZZI J.-P., PAICHELER J.-C., BOUCHET F. & RAGE J.-C. (1999):** Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7) : Le Quesnoy (Oise, France) - *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la terre et des planètes* 329 : 65-72
- NIKOLSKAYA M.M. (1952):** Khaltsidy fauna SSSR (Chalcids of the fauna of USSR) - *Opredel. po faune SSSR* 44 : 575 pp.
- NOYES J. (1978):** On the numbers of genera and species of Chalcidoidea (Hymenoptera) in the World - *Entomologist's Gazette* 29: 163-164
- NOYES J. (1990):** A word on chalcidoid classification - *Chalcid Forum* 13 : 6-7
- NOYES J. (2006):** Universal Chalcidoidea Database - The Natural History Museum, <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/chalcidoids/>

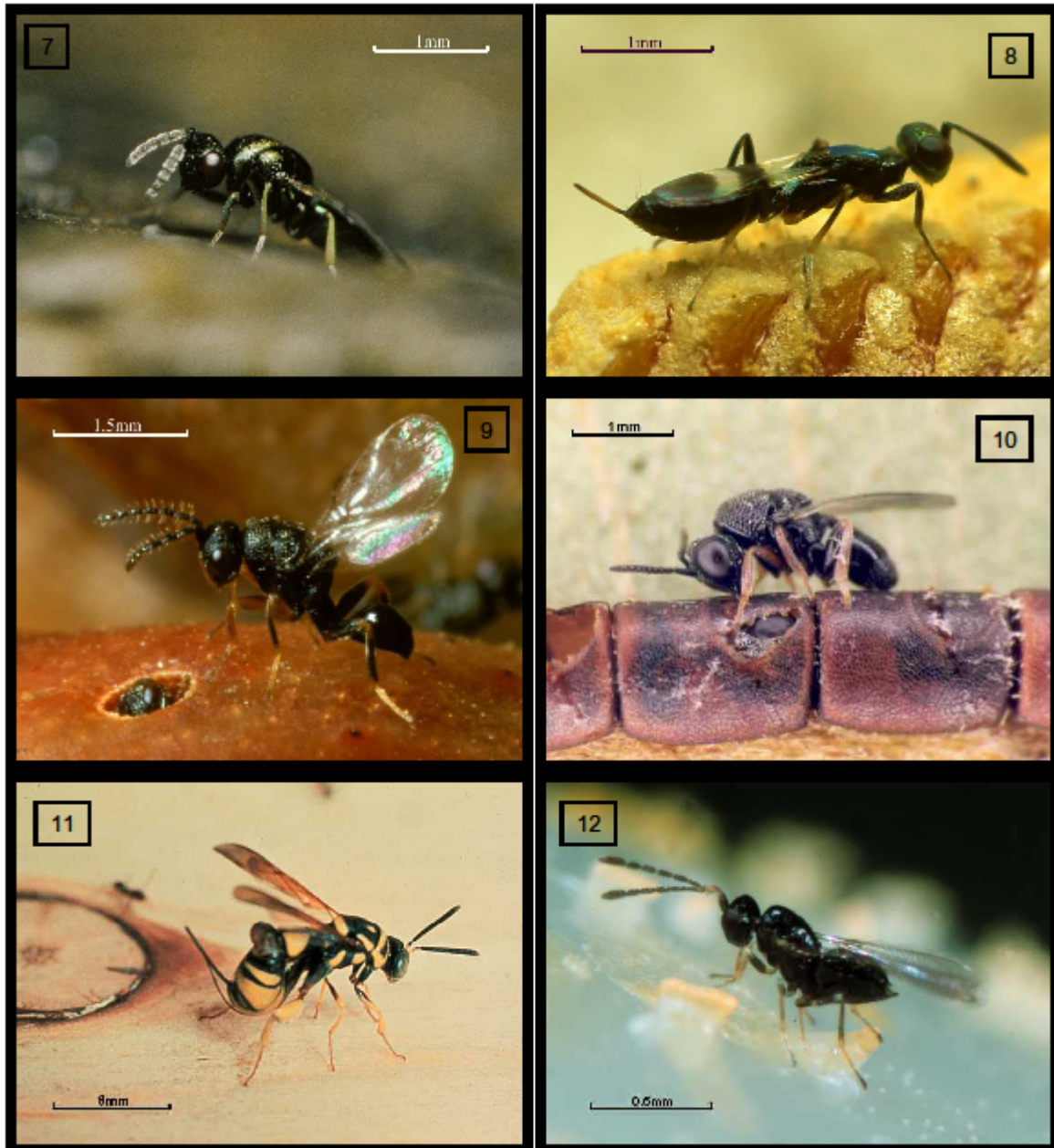
- ODE J. & STRAND M. (1995): Progeny and sex allocation decisions of the polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum* - *Journal of Animal Ecology* 64: 213-224
- PEARSON P.N., DITCHFIELD P.W., SINGANO J., HARCOURT-BROWN K.G., NICHOLAS C.J., K. O.R., SHACKLETON N.J. & HALL M.A. (2001): Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs - *Nature* (413): 481-487
- PEÑALVER E. & ENGEL M.S. (2006a): Two Wasp Families Rare in the Fossil Record (Hymenoptera): Pteromalidae and Megaspilidae from Miocene of Spain - *American Museum Novitates* 3540 : 1-12
- PEÑALVER E., ENGEL M.S. & GRIMALDI D. (2006b): Fig wasps in Dominican amber (Hymenoptera: Agaonidae) - *American Museum Novitates* 3541 : 1-16
- RASNITSYN A.P. (1964): [New Triassic Hymenoptera of Central Asia]- *Paleontologicheskij Zhurnal* (1): 88-96
- RASNITSYN A.P., BASIBUYUK H.H. & QUICKE D.L.J. (2004): A basal chalcidoid (Insecta: Hymenoptera) from the earliest Cretaceous or latest Jurassic of Mongolia - *Insects Systematics & Evolution* 35 : 123-135
- RASPLUS J.-Y., KERDELHUSE C., CLAINCHE I. & MONDOR G. (1998): Molecular phylogeny of figs wasps. Agaonidae are not monophyletic - *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 321 (6): 517-527
- RIEK E.F. (1970): Fossil history. pp. 168-186. In *The insects of Australia* - Melbourne University Press, Division of Entomology, Commonwealth Scientific and Industriarian Research Organisation, CSIRO (publ.), Camberra
- SCUDDER S.H. (1878): The fossil insects of the Green River shale - *Bulletin of the United States Geological Survey* 4 : 747-776
- SHARKEY M.J. (2007): Phylogeny and Classification of Hymenoptera - *Zootaxa* 1668: 521-548
- SWOFFORD D. (2002): *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods)*, Version 4.0, Beta Version.
- TRJAPITZIN V.A. (1963): A new hymenopteran genus from Baltic amber - *Paleontologicheskij Zhurnal* 3 : 89-95
- WESTWOOD J.O. (1840): *Synopsis of the genera of British insects*. - London 158pp.

- WIJESEKARA G.A.W. (1997):** Phylogeny of Chalcididae (insecta: Hymenoptera) and its congruence with contemporary hierarchical classification) - *Contributions of the American Entomological Institute* 29 (3): 61 pp.
- YOSHIMOTO C.M. (1975):** Cretaceous chalcidoid fossils from Canadian amber - *Canadian Entomologist* 107 : 499-528
- YOSHIMOTO C.M. (1984):** The families and subfamilies of Canadian Chalcidoid wasps. Hymenoptera: Chalcidoidea - *The insects and Arachnids of Canada* 12 : 149 pp.

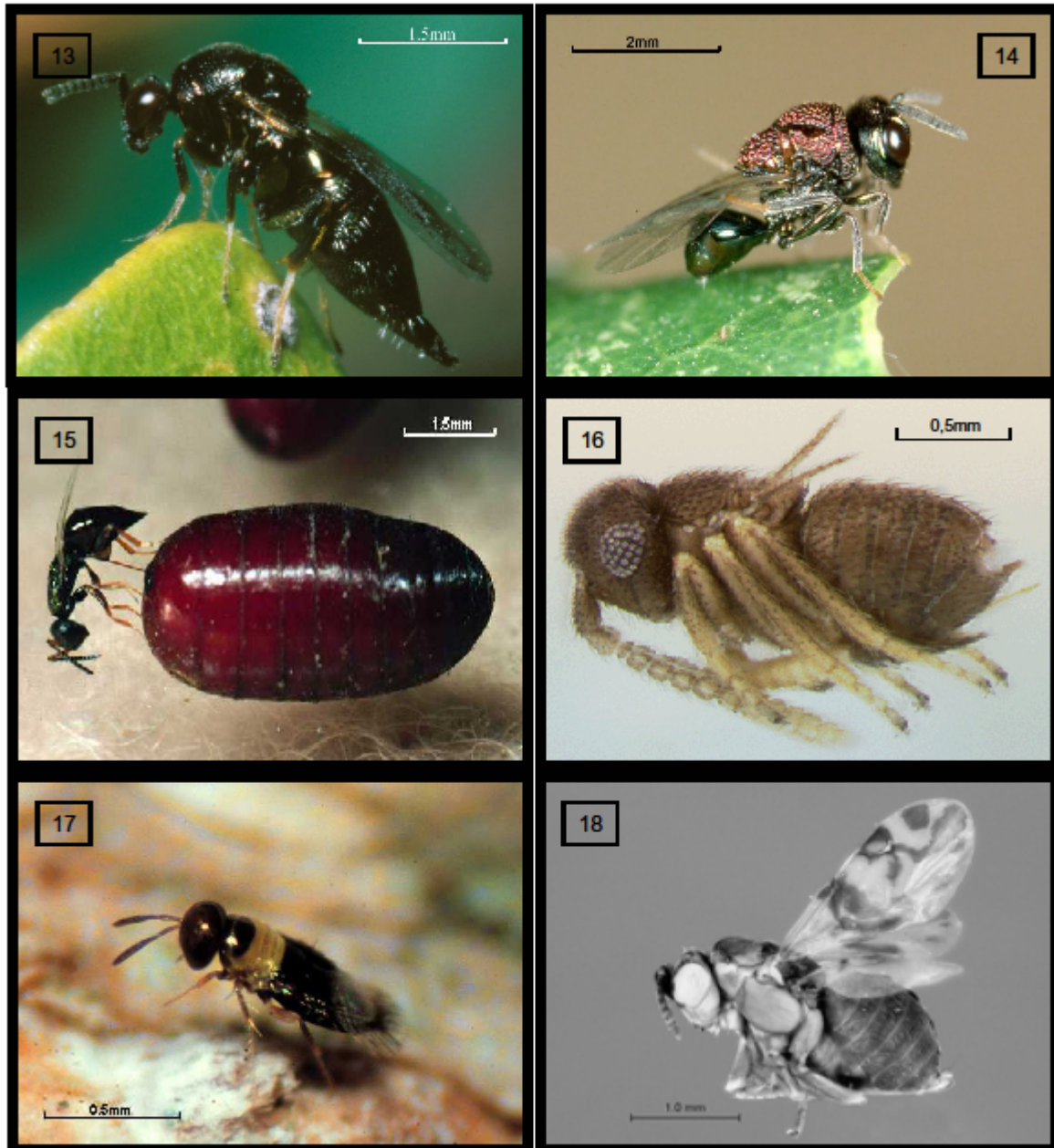
8. Annexes



Annexe 1: **1. Agaonidae** (*Pleistodontes addicotti*). Femelle sur *Ficus crassipes* (Australie). Photo J-Y Rasplus; **2. Aphelinidae** (*Aphelinus albipodus*). Femelle. Photo J. Kelly Clarck; **3. Chalcididae**, Chalcidinae (*Trigonura californica*). Femelle. Photo J. Kelly Clarck; **4. Chalcididae**, Haltichellinae (*Lasiochalcidia* sp.). Femelle cherchant son hôte (fourmillion). Photo J-Y Rasplus; **5. Encyrtidae** (*Encyrtus aurantii*). Femelle attaquant son hôte (Coccidae). Photo M. Rose; **6. Eucharitidae** (*Kapala* sp.). Mâle. Photo S. A. Marshall.



Annexe 2: **7. Eulophidae** (*Aulogymnus skianeuros*). Femelle. Photo R. William; **8. Eupelmidae** (*Eupelmus* sp.). Femelle (Afrique du Sud). Photo H. Robinson; **9. Eurytomidae**, Eurytominae (*Eurytoma oloneae*). Photo H. Robinson; **10. Eurytomidae**, Rileyinae (*Neorileya* sp.). Femelle sur œufs de *Leptoglossus stigma* (Hemiptera: Coreidae). Photo H. N. De Oliveira; **11. Leucospidae** (*Leucospis affinis*). Femelle sur le point d'introduire son ovipositeur. Photo L. Dunning; **12. Mymaridae** (*Anaples iole*). Femelle introduisant son ovipositeur. Photo M. Badgley.



Annexe 3: **13. Ormyridae** (*Ormyrus* sp.). Femelle (Afrique du Sud). Photo S. Van Noort; **14. Perilampidae** (*Perilampus aenus*). Femelle (France). Photo J-Y Rasplus; **15. Pteromalidae** (*Muscidifurax raptor*). Femelle enfonçant son ovipositeur dans une puppe de *Musca domestica* (Diptera). Photo S.A Marshall; **16. Rotoitidae**; **17. Signiphoridae** (*Chartocerus* sp.). Hyperparasite de *Pseudaulacaspis pentagona* (Hemiptera). Photo W. Klerks; **18. Tanaostigmatidae** (*Tanaostigmodes tamboyis*). Photo S. Van Noort.



Annexe 4: **19. Tetracampidae** (*Epiclerus nomocerus*). Femelle. Photo J-Y Rasplus; **20. Torymidae** (*Ecdamua macrotelus*). Femelle. Photo S. Van Noort; **21. Trichogrammatidae** (*Trichogramma pretiosum*). Femelle sur un œuf de *Trichoplusia* sp. (Lepidoptera). Photo J.R. Parva.

[illegible]

36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	73	75	76	77	78		
0	0	0	1	?	?	2	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0		
0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	0	0	2	0	0	0	2	1	3	1	1	1	1	0	0	3	1	0	0	1	0	1	1	?	?	?	?	1	1	0	1	
0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	2	0	1	0	0	2	0	0	0	2	1	3	1	1	0	1	0	0	3	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1		
0	0	4	3	2	2	3	0	1	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0		
0	0	1	1	1	0	0	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0		
0	0	1	1	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
1	1	1	2	1	0	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	3	1	0	0	0	1	0	5	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	3	3	2	2	3	0	3	?	1	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	2	3	1	0	0	0	0	1	3	0	1	?	1	0	1	0	2	1	1	0	1	1	1	
2	1	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	3	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	3	1	0	0	0	0	0	3	1	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1	
1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1
3	2	1	?	?	?	?	1	1	?	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	1	1	0	0	0	3	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	1	0	1	

79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115
0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
2	1	2	3	2	1	?	1	2	0	0	0	0	1	?	?	?	0	0	2	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0
1	1	2	3	2	1	1	1	2	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	1	0
2	0	0	0	0	0	1	0	0	4	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	?	1	2	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	1	3	?	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	?	?	?	0	0	0
2	0	0	0	0	0	1	0	0	4	1	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0
2	0	0	1	0	0	?	0	1	2	1	1	1	1	?	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	?	1	2	2	0	1	2	1	3	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
2	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	1	0	1	3	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	0	0	0
1	?	1	3	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	1	?	0	?	0

Annexe 5 : Matrice de caractères contenant les outgroups et ingroups utilisés dans l'étude phylogénétique.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
<i>Tetramesa</i> (EURYTOMIDAE)	0	0	0	5	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0		
<i>Eurytoma</i> (EURYTOMIDAE)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	
<i>Epistenia</i> (PTEROMALIDAE)	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Leucospis</i> (LEUCOSPIDAE)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	3	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Haltichella</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	
<i>Hybothorax</i>	0	0	1	2	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	
<i>Phasgonophora</i>	0	0	0	4	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	1	2	0	1	0	1	2	1	2	2	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Cratocentrus</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	1	4	0	1	2	1	0	0	1	1	0	1	3	1	1	2	1	2	2	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Brachymeria m.</i>	0	0	0	4	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	1	2	0	1	0	2	0	1	0	2	1	1	3	1	0	0	0	1	1	1	
<i>Chalcis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	2	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	2	1	2	2	0	0	0	0	0	3	0	
<i>Dirhinus</i>	0	0	0	5	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	1	2	2	0	0	1	0	0	5	0	
<i>Epitranus</i>	0	0	1	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	1	2	2	0	0	1	0	0	4	0	
<i>Palaeochalcis oisensis</i>	0	?	?	?	0	0	?	?	?	?	0	0	2	?	0	1	?	0	0	0	?	?	0	2	1	0	0	?	0	0	0	?	?	?	

Annexe 6 : Matrice de caractères contenant les outgroups et ingroups utilisés dans l'étude phylogénétique.

Annexe 7 : Insects from the Early Eocene amber of Oise (France) : diversity and palaeontological significance.