

Les Syrphidae (Diptera) revisités L'héritage du passé

Henri G. Dirickx

Muséum d'histoire naturelle, Département d'Entomologie, C.P. 6463, CH-1211 Genève, Suisse (e-mail: henri.dirickx@ville-ge.ch)

Abstract

The Syrphidae are a fairly well-known group of Brachyceran flies to which much attention has been given by professional dipterists and amateurs alike. The family has nearly 6000 recent known species and it is anticipated that many more will still be discovered, especially in the Southern Hemisphere. It would seem that general agreement has been reached on the higher-level systematics but the generic and species levels are still in a state of flux. As for most Dipteran families, the biology of adult Syrphidae is still relatively poorly known and the early stages of most tropical species remain undiscovered. Geologically, the first Syrphid was reported from the Late Cretaceous. In comparison to many other Brachyceran families, the fossil record for the Tertiary is relatively important, surpassed only by the Empididae and the Dolichopodidae. The present note is intended to give an overview of the present status of our knowledge about the paleontological record of the Syrphidae. After an brief introductory chapter on the main characteristics of the family, a review will be given of the general issues related to the study of the legacy of the past, including reference to the contributions of paleoclimatology and paleobotany. Next, a description of the major Lagerstätten, with comments on the most interesting species, is provided. Finally, a tentative synthesis of the available data is offered as well as some qualitative and quantitative conclusions.

Keywords: Diptera, Syrphidae, fossils, paleontology, review.

1. Introduction

Parmi le grand ordre des Diptères, la famille des Syrphidae occupe une place particulière à plus d'un titre. Avec près de 6000 espèces décrites, elle se situe au quatrième rang du sous-ordre des Brachycères, après les Tachinidae (8000), les Asilidae (6440) et les Dolichopodidae (6200) (ZIEGLER, 2003). Les adultes de la grande majorité des Syrphes visitent assidûment les fleurs et contribuent ainsi activement à la fécondation des plantes entomophiles. Ils se nourrissent principalement de nectar et de pollen ainsi que, plus rarement, du miellat de pucerons. Par contraste avec le mode d'alimentation très uniforme des adultes, les larves font preuve d'une diversité remarquable dans le choix de leur

nourriture. Certains groupes sont zoophages, tandis que d'autres ont des larves phytophages, détritivores ou se nourrissant de matières organiques en décomposition.

Depuis près de deux siècles, les Syrphes ont eu la faveur des naturalistes, qu'ils aient été amateurs ou professionnels, comme en témoigne une littérature très abondante. Leur livrée en général brillamment colorée, mise en valeur lorsqu'ils butinent les fleurs, ainsi que les traits du comportement en vol ont dû captiver l'attention des naturalistes dès le 18^e siècle. Le nombre de Syrphes décrits par LINNAEUS (1758) témoigne de la connaissance qu'avaient déjà les anciens auteurs de ces mouches. Cet intérêt s'est maintenu au cours des deux siècles qui ont suivi, au point que les Syrphes sont réputés figurer

parmi les Diptères les mieux connus.

Les quelque six mille espèces qui peuplent actuellement la Terre se sont différenciées pendant les temps géologiques au gré des vicissitudes tectoniques et paléoclimatiques ayant abouti au monde tel que nous le connaissons. Cette évolution a laissé des traces sous la forme de fossiles plus ou moins bien conservés et dont l'étude fournit des enseignements ponctuels sur le parcours évolutif de la famille depuis son origine présumée, à la fin du Mésozoïque. La présente note sera consacrée à un bref survol des principales archives paléontologiques ayant livré des Syrphidae, en parallèle avec un résumé de l'évolution des éléments paléoclimatologiques et paléobotaniques. Elle fera appel à quelques analyses inspirées des méthodes, principalement statistiques, utilisées notamment en paléobiologie pour tester la qualité du registre fossile des Syrphidae. L'interprétation des résultats des analyses auxquelles référence est faite ci-dessus appelle une certaine prudence. Certes, si le nombre d'échantillons de Syrphes fossiles peut paraître raisonnable par rapport à celui de la plupart des autres familles de Diptères, il est néanmoins tout à fait insuffisant pour justifier l'application de certaines méthodes utilisées en paléobiologie. Parmi ces approches figurent, entre autres, l'analyse des cohortes ou l'évaluation de la longévité des taxons spécifiques au moyen des intervalles entre la première apparition (FAD) et l'extinction phylétique (LAD). La première exige une base de données bien plus importante que celle dont nous disposons, tandis que la seconde n'est pas applicable aux Syrphes, aucune espèce n'ayant été trouvée dans plus d'un seul site fossilifère. Nous n'avons pas eu connaissance, par ailleurs, de tentatives visant à établir une estimation des taux de spéciation et d'extinction des lignées évolutives au cours du temps. Il faut noter aussi que les biais taphonomiques propres aux différents types de conservation des échantillons (dépôts sédimentaires, engluement dans les résines) conduisent à émettre des réserves sur la comparaison valable des gisements et, en particulier, pour la reconstitution des biocénoses fossiles contemporaines.

Malgré les limitations énumérées ci-dessus, l'étude des Diptères Syrphidae nous a néanmoins semblé comme suffisamment avancée pour justifier un essai de synthèse. Dans cette note, nous nous proposons, en introduction, de commenter brièvement quelques particularités de

la famille. Ensuite, les archives fossiles seront examinées sous plusieurs éclairages: (1) l'incidence des processus taphonomiques sur la préservation des échantillons, (2) l'identification et la datation des taxons fossiles, et (3) les techniques récentes d'étude du matériel, y compris celle de l'ultrastructure cellulaire, ainsi que des paléocommunautés. Ces quelques considérations méthodologiques sont suivies d'un bref aperçu de la paléoclimatologie et de la paléobotanique au cours du Tertiaire destiné à situer les conditions environnementales au cours de l'évolution de la famille des Syrphidae. Enfin, la suite de cet essai sera entièrement dévolue à l'analyse des archives paléontologiques découvertes à ce jour et aux enseignements encore provisoires qui s'en dégagent.

Souvent, le simple fait de résumer le résultat des études menées dans un domaine donné conduit à mettre en évidence les lacunes dans les connaissances accumulées et à suggérer des recherches futures pour les combler. Nous espérons que cette contribution, consacrée à la famille des Diptères Syrphidae, puisse à son tour ouvrir de nouvelles pistes de recherche.

2. Considérations générales sur les Syrphidae

Les Syrphidae sont l'une des familles les plus diversifiées parmi les Diptères Brachycères. Leurs représentants peuplent en grand nombre la plupart des milieux naturels où ils se signalent tant par leur habitus que par plusieurs particularités du comportement. L'apparence générale des Syrphes témoigne d'une grande variété de couleurs et d'une ornementation composée de dessins divers. Le thorax et l'abdomen peuvent être revêtus de bandes ou de taches jaunes ou orange, contrastant avec le tégument brun ou noir. D'autres espèces, au contraire, affichent une couleur uniformément noire sans éclat tandis qu'un troisième groupe se signale par des reflets cuivrés ou métalliques, nuancés de vert ou de bleu, généralement chatoyants. Ces disparités déjà marquées sont mises en évidence et renforcées par la silhouette générale des différentes espèces qui varie d'un profil très élancé à une forme ramassée ou trapue. Un troisième élément accentuant encore la diversité des taxons de la famille est la taille qui varie de 3 à 35 mm.

Sur le plan des traits liés au comportement, les Syrphes se distinguent par leurs étonnantes capacités de vol. Les évolutions aériennes

comportent des vols stationnaires où l'individu se maintient immobile à quelques mètres du sol pendant une certaine durée pour effectuer ensuite de brusques crochets imprévisibles. Ces manœuvres, qui correspondent en général à des vols nuptiaux ont souvent lieu en groupes, produisant un bourdonnement caractéristique nettement perceptible même à distance. Bien que toutes les espèces ne pratiquent pas ces acrobaties aériennes, elles représentent néanmoins une marque distinctive de la plupart des Syrphes.

Les clades actuels de la famille des Syrphidae sont dotés d'un éclectisme remarquable quant aux adaptations fonctionnelles tant chez l'adulte que chez les stades pré-imaginaux. Cette diversité écologique se traduit notamment par la multiplicité des guildes trophiques auxquelles appartiennent les larves et par la variété des biotopes souvent très spécialisés, abritant les différents taxons. L'extrapolation de ces particularités aux espèces fossiles ou clades de rang supérieur correspondants admet implicitement leur constance au cours du temps. Pour transposer aux archives fossiles des relations étroites observées entre les Syrphes et leur environnement abiotique et biotique, incluant en particulier la multiplicité des régimes alimentaires des larves (prédatrices, endo-phytophages, détritivores, xylophages) et des adultes, ainsi que la répartition spatiale des habitats occupés, on a souvent fait appel au principe de l'uniformitarisme (ou actualisme). Une alternative consiste à utiliser une méthode probabiliste d'inférence phylogénétique proposée par NEL (1997). L'auteur établit notamment un parallèle avec le modèle du Mutual Climate Range (MCR), auquel nous avons fait allusion dans la discussion des fossiles de Florissant (section 4.2.3.), et précise également des applications possibles en paléoclimatologie.

Comme pour la majorité des familles de Diptères, les stades pré-imaginaux de la plupart des espèces de Syrphidae demeurent inconnus. Malgré quelques rares observations anciennes dont certaines remontent à la fin du 19^e siècle, peu de larves ont été décrites et la biologie et l'écologie des premiers états n'ont fait l'objet que d'études occasionnelles, limitées surtout à la faune holarctique et au sous-continent Indien. En Europe, ROTHERAY (1993) estimait le nombre de larves connues à 14% de la faune tandis qu'une évaluation analogue pour le continent Sud-Américain conduisait THOMPSON (1972) à suggérer un chiffre de 1%. Depuis près de deux

décennies, un effort considérable a été entrepris pour promouvoir la recherche sur la morphologie et la biologie larvaires et pour préciser leur contribution à la systématique et à l'évolution des Syrphidae (ROTHERAY, 1997; ROTHERAY & GILBERT, 1999; STUKE, 2000; MAZÁNEK *et al.*, 2001). Il faut noter cependant que la quasi-totalité de ces recherches concernent la région Paléarctique. Les stades pré-imaginaux des Syrphidae pantropicaux demeurent, en pratique, totalement inconnus. Les premières contributions qui y ont été consacrées sont presque toutes récentes (GRECO, 1995, 1998; ROTHERAY *et al.*, 2000; KITCHING, 2001; ROTHERAY, 2003; PÉREZ-BAÑÓN *et al.*, 2003).

Au niveau mondial, le total des espèces recensées s'élèverait à 5330 en 196 genres (KATZOURAKIS *et al.*, 2001) ou à 5905 en 293 (THOMPSON, 2008). La répartition de la famille est cosmopolite, à l'exclusion du continent antarctique et de quelques îles océaniques isolées. Depuis le premier inventaire moderne des Diptères de l'Amérique du Nord (STONE *et al.*, 1965), des catalogues similaires ont été publiés pour les cinq autres grandes régions zoogéographiques. Ces divers documents permettent d'établir un dénombrement provisoire de la distribution géographique du nombre de genres et d'espèces de Syrphes recensés dans le monde. Il faut noter que des publications plus récentes apportent des éléments utiles pour une actualisation de plusieurs de ces Catalogues. Le tableau 1 résume la répartition des genres et des espèces de Syrphes recensés dans le monde.

Tableau 1. Aperçu du nombre de genres et d'espèces de Syrphidae reconnus dans les grandes régions biogéographiques, basé sur les inventaires les plus récents dont nous avons eu connaissance.

Région	Genres	Espèces	Référence
PAL	101	1764	Thompson & Rotheray (1998)
NEA	97	903	Arnett (2000)
AFR	43	565 ¹	Whittington (2003)
ORI	84	771	Knutson, Thompson & Vockeroth (1975)
NEO	93	1565 ²	Thompson (1999)
AUS	53	345	Thompson & Vockeroth (1989)

¹ A majorer de 25 nouveaux taxons décrits depuis 2003.

² A ce chiffre s'ajoutent 243 taxons prévus mais pas encore décrits.

On notera que les régions les plus diversifiées en Syrphidae sont la région Paléarctique et la région Néotropicale. En ce qui concerne la première, les recherches systématiques et faunistiques assidues menées depuis deux siècles, ont certainement contribué à une meilleure connaissance de la faune, en particulier celle de l'Europe. Les récoltes abondantes de matériel par plusieurs générations de diptéristes ont permis des études comparatives détaillées des caractères morphologiques externes, ainsi que la prise en compte de la structure des genitalia, principalement des mâles. De très nombreuses espèces cryptiques ont ainsi été dénombrées et décrites. En Amérique du Sud, le tableau est différent: on y constate un foisonnement de formes arborant un habitus très varié mais limitées à quelques ensembles très homogènes particulièrement riches en espèces. Plus de 50% de la faune des Syrphes appartient en effet à quatre genres endémiques du Nouveau Monde (*Copestylum*, *Ocyptamus*, *Palpada* et *Toxomerus*). Jusqu'à présent, ces groupes comprenant chacun plusieurs centaines d'espèces, souvent décrites sur un nombre restreint d'individus, n'ont pas fait l'objet de révisions globales susceptibles de clarifier leur statut taxonomique selon des critères modernes. Les limites des genres demeurent relativement imprécises et le nombre d'espèces incluses varie au gré des auteurs.

3. Aperçu des archives fossiles

3.1. Le message paléontologique

Les archives fossiles ne constituent qu'un échantillon infime de la vie du passé. En réalité, la richesse biologique des époques géologiques révolues était infiniment supérieure aux inventaires établis par les paléontologues pour la plupart des groupes d'animaux. La probabilité pour un individu ayant vécu jadis, d'avoir été préservé et retrouvé de nos jours, est en effet proche de zéro. Si la diversité des fossiles actuellement connus peut néanmoins paraître importante, elle reflète simplement l'extraordinaire foisonnement de la vie dans tous les milieux terrestres et aquatiques au cours des âges.

Des conditions favorables à la conservation de restes d'insectes ont dû être réalisées à toutes les époques géologiques. Certaines associations entre groupes biologiques spécifiques et habitats

appropriés favorisent la préservation des échantillons. Bien que dotés d'une cuticule plus ou moins résistante, suivant les ordres, les insectes paraissent moins prédisposés à résister aux aléas taphonomiques que les bivalves et les vertébrés disposant respectivement d'une coquille calcitique et de structures osseuses. En outre, ils sont, dans leur grande majorité, terrestres et n'ont donc qu'une probabilité moindre d'être incorporés dans une série sédimentaire. L'ensemble de ces conditions limitatives ainsi que le nombre restreint de paléontologues expliquent pourquoi relativement peu de gisements mis à jour jusqu'à présent ont livré des Syrphidae fossiles. Leur découverte est d'autre part liée aux contingences des explorations paléontologiques ce qui conduit inévitablement à une répartition géographique et stratigraphique inégale des échantillons présents dans les collections.

La représentation des différents taxons supra-spécifiques des Syrphidae est hétérogène dans les archives fossiles. Les spécimens isolés et souvent fragmentaires, ne présentent que rarement les caractères qui, pris dans leur ensemble, permettent de les assigner aux tribus ou aux genres modernes. Les fossiles qui ont pu être attribués correctement appartiennent vraisemblablement aux groupes-cimes des lignées actuelles dont ils fournissent ainsi un âge minimum de divergence.

De tout temps, des quantités innombrables d'insectes, ailés ou non, ont été et sont encore piégés à la surface des plans d'eau pour s'échouer, après une durée plus ou moins longue, dans les dépôts vaseux. Les lacs où se produit une sédimentation rapide sont des milieux typiques pour la formation de fossiles sur substrat rocheux. Avant d'être enrobés dans les sédiments, les spécimens individuels sont cependant soumis aux attaques de nombreux prédateurs, conduisant à une dislocation accompagnée de processus de décomposition et d'altération de nature biologique et chimique. La diversité des communautés préservées s'en trouvera sérieusement réduite. Les insectes, par leur structure articulée et la résistance réduite des sclérites de l'exosquelette sont vulnérables à ces aléas tout comme le sont, à une échelle différente, les vertébrés. Il est intéressant de noter que les couches fossilifères finement laminées de certains sites ont néanmoins livré une faune entomologique fluvio-lacustre particulièrement bien préservée. Dans certains

cas, le feutrage de mattes microbiennes composées d'espèces filamenteuses, essentiellement des cyanobactéries, flottant à la surface des étangs et des lacs, a pu protéger les insectes des perturbations d'origine biologique et hydrodynamique en les entraînant au fond. Les écosystèmes microbiens jouent ainsi un rôle important dans la taphonomie (GALL *et al.*, 1994; GALL, 1995; SCHEBER, 1999). En ce qui concerne le gisement de Florissant, HARDING & CHANT (2000) ont mis en évidence l'action de biofilms formés de frustules de diatomées et des communautés microbiennes associées, sur la fidélité de la préservation des insectes fossiles, notamment des Diptères. L'examen au MEB a mis en évidence des exemples de préservation de la géométrie tridimensionnelle, tels que l'implantation de macrotriches costales et de microtriches alaires chez des spécimens de Diptères. De façon similaire, des concrétions formées par biominéralisation précoce pendant les premiers stades de la diagénèse dans les environnements lacustres stratifiés, peuvent contenir des organismes, en particulier des insectes, non déformés par des compressions. Le recours plus généralisé à de nouvelles techniques en paléontologie, dont plusieurs exemples sont évoqués dans cette note, pourrait sans doute apporter une contribution importante en permettant de mieux préciser l'identité et la position systématique des échantillons fossiles, particulièrement au niveau espèce et au niveau genre par la prise en compte de caractères structurels non accessibles auparavant. Leur mise en œuvre pose cependant le problème de la non-réversibilité de certains examens qui sont parfois destructifs.

En général, l'écrasement des empreintes, si fin que soit le grain du lit fossilifère, conduit à l'oblitération quasi systématique des détails structurels de l'habitus, notamment par l'absence presque complète de relief, rendant l'identification des fossiles problématique. Néanmoins, il est souvent possible d'attribuer des insectes Diptères dont les ailes sont conservées à plat, à la famille appropriée et, en pratique, c'est le recours à la nervation qui constitue le moyen le plus utilisé pour l'identification en paléontologie. Le tracé caractéristique des nervures et la disposition des cellules qu'elles délimitent contribuent dans la majorité des cas au diagnostic fidèle des spécimens appartenant à la famille des Syrphidae. Pour les fossiles du Mésozoïque et

même du Cénozoïque, l'usage exclusif des particularités de l'aile constitue, dans de nombreux cas, un expédient pouvant conduire à des erreurs importantes. D'abord, les seuls caractères alaires ne sont pas toujours suffisants pour garantir une identification sans équivoque (WEDMANN, 2000). Ensuite, l'observation du parcours des nervures est tributaire de la préservation de l'empreinte ce qui peut amener l'observateur à compléter de façon aléatoire un tracé oblitéré. Enfin, les identifications font souvent appel à des figures publiées dans la littérature, notamment celles qui accompagnent les descriptions des espèces nouvelles. Le flou, sinon l'inexactitude, de nombreuses illustrations de ce type, et l'insuffisance des diagnoses qu'elles sont censées clarifier, augmentent le risque d'erreur dans l'attribution d'un spécimen à un taxon déterminé. Ces incohérences ont été soulignées à plusieurs reprises dans la littérature paléontologique (OBENBERGER, 1957; HENNIG, 1981; GRIMALDI, 2001; AMORIM DE SOUZA & SILVA, 2002).

A ces difficultés, liées principalement aux impondérables de la taphonomie, s'ajoutent des éléments propres à l'étude du matériel mis à jour au cours des fouilles paléontologiques. La première apparition d'un taxon dans le registre fossile est indicative de l'âge minimal du rameau évolutif dont il fait partie. Mais elle n'exclut toutefois pas sa présence à une époque antérieure. Au milieu du siècle dernier, l'âge des Syrphidae fossiles les plus anciens mis à jour ne remontait pas au-delà du Lutétien (Eocène moyen). Comme à cet étage plus de la moitié des tribus actuelles étaient déjà présentes, ainsi que de nombreux genres modernes, l'origine de la famille devait selon toute probabilité remonter au Mésozoïque. Par la découverte d'un Syrphé dans les résines de la Péninsule de Taimyr (Russie), l'âge minimum de la famille a en effet été repoussé à plus de ~ 83 Ma (Crétacé supérieur) (KOVALEV, 1979; ZHERIKIN & ESKOV, 1999). ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) situent l'apparition de la famille au Cénomanién, sans citer toutefois de référence précise. Une échelle temporelle, basée sur l'analyse bayésienne d'une séquence moléculaire des Brachycères au moyen du gène 28S rADN, attribue à la diversification des Syrphidae et des Schizophora un âge moyen de 87 Ma sous l'hypothèse d'un taux d'évolution variable. La fourchette de probabilité à 95% de la distribution postérieure se situe approximativement entre 148-72 BP (WIEGMANN *et al.*,

2003). A notre connaissance, aucune estimation de l'âge de divergence des taxons de la famille n'a jusqu'à présent été réalisée à partir de séquences ADN de Syrphidae au moyen de l'horloge moléculaire calibrée par des fossiles. Les recherches ayant fait l'objet de publications se sont limitées à l'ébauche de cladogrammes à partir de caractères morphologiques (adultes et larves) et de séquences des gènes mitochondrial COI et nucléaire 28S rRNA (ROTHERAY & GILBERT, 1999; STÄHLS *et al.*, 1999, 2003; MENGUAL *et al.*, 2008; VUJIĆ *et al.*, 2008).

Il faut noter encore que de nombreux fossiles, provenant de l'un ou l'autre site spécifique auquel s'intéressait particulièrement un auteur, ont été décrits par ce dernier dans des groupes en dehors de sa spécialité entraînant une marge d'appréciation des caractères diagnostiques parfois problématique. Enfin, peu de révisions de familles de Diptères fossiles, basées sur l'étude du matériel disponible, y compris l'examen des types, ont été entreprises. La plupart des publications se contentent de présenter un résumé des diagnoses antérieures ou une copie textuelle des descriptions originales. Ces réserves viennent d'être soulignées également pour d'autres groupes systématiques (ENGEL, 2002).

Au Mésozoïque et au Tertiaire, la mosaïque des provinces faunistiques et floristiques basées sur la notion de biozones, n'était pas identique au découpage biogéographique du monde actuel. Au cours des temps géologiques, les événements tectoniques et paléoclimatiques ont conduit à des échanges fauniques intercontinentaux à grande échelle, induites par les scénarios paléogéographiques. Il s'en suit que la répartition des taxons s'est sans cesse modifiée. L'identification et la classification des fossiles Tertiaires (et à plus forte raison des plus anciens) exigent donc la prise en compte de la faune mondiale. Jusqu'au milieu du 20^e siècle, cet impératif ne fut pas toujours respecté par les paléontologistes explorant généralement des gisements fossilifères isolés et peu informés des travaux publiés ou en cours ailleurs.

A l'opposé des lithofaciès lacustres ou fluviales de nature et d'origine très diverse, dont le message paléontologique est tributaire de nombreuses conditions de fossilisation sélective, les résines ont subies un processus taphonomique physique et chimique beaucoup plus simple et uniforme. Les insectes de l'ambre sont, dans la plupart des cas, parfaitement identifiables surtout avec les techniques modernes utilisées pour leur

étude (RÖDER, 1980; SZADZIEWSKI, 1988; GRIMALDI, 1993; RÖSCHMANN & MOHRIG, 1995; PEÑALVER, 1996; HAENNI & PERRENOUD, 1998; NASCIBENE & SILVERSTEIN, 2000; PODENAS, 2003). Ils fournissent, en particulier, des éléments pour la comparaison avec les faunes actuelles et des indications sur les tendances évolutives au niveau supraspécifique. La prise en compte des inclusions dans les études cladistiques est cependant encore très limitée malgré la précision des détails morphologiques et anatomiques, en particulier des genitalia, qu'ils permettent de mettre en évidence.

Certains insectes ont eu une probabilité plus grande d'être conservés dans les exsudations, soit statistiquement par leur plus grande abondance numérique dans les écosystèmes contemporains des forêts de l'ambre, soit par suite de facteurs comportementaux ou biotiques liés aux différentes phases du cycle de développement, soit encore par le biais de l'échantillonnage qui favorise surtout le piégeage des organismes de petite taille. Il est essentiel d'identifier au mieux les éléments qui ont privilégié le piégeage préférentiel de certains insectes dans la résine afin d'explicitier les relations entre leur abondance dans les échantillons et celle dans les écosystèmes.

Traditionnellement, les hypothèses concernant les paléobiotopes terrestres et les paléobio-cénoses associées sont basées sur les reconstructions à partir de données stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques au sens large. Ces méthodes sont toutefois sujettes à de nombreuses incertitudes directes ou indirectes, et ne fournissent au mieux que des indications qualitatives ce qui limite leur intérêt pour l'évaluation des communautés fossiles tant animales que végétales. Une approche innovante a récemment été présentée par COIFFARD *et al.* (2004), complétée et affinée plus récemment (COIFFARD *et al.*, 2008). Elle constitue une application à la paléobotanique de l'approche initialement proposée en synécologie par NEL *et al.* (1998). L'étude paléo-synécologique de flores fossiles y est abordée par la méthode de parcimonie de Wagner appliquée aux liens entre les paléobio-cénoses (listes floristiques) et les paléobiotopes correspondants de l'Albien et du Cénomaniens (Crétacé moyen), définis à partir de données sédimentologiques. La méthode a permis l'élaboration d'arbres consensus reflétant un bon accord des couches sédimentaires avec la structure des communautés

végétales. Son application en paléontologie mériterait d'être examinée.

L'ensemble des éléments limitatifs énumérés brièvement dans les paragraphes précédents expliquent et justifient la méfiance souvent exprimée à l'égard des conclusions basées sur l'étude des fossiles, en particulier leur prise en compte conjointement avec les taxons modernes dans l'élaboration de cladogrammes.

3.2. Paléoclimatologie

Les paramètres paléoclimatiques étant inaccessibles à toute mesure directe, leur évaluation est nécessairement basée sur des sources de substitution. Parmi ces dernières, le référentiel principal utilisé est l'histoire des océans. Les microfossiles, tels les foraminifères planctoniques et benthiques et les diatomées y ont occupé une place de premier plan. Les biostratigraphies marines classiques ont cependant leur limite de validité quand on se rapproche des côtes. Par ailleurs, les meilleures divisions continentales basées principalement sur les vertébrés fossiles, concernent surtout les régions terrestres éloignées de la mer. La liaison avec la chronologie marine est souvent lacunaire. Elle fait appel, notamment, aux dinoflagellés et aux pollens qui sont, dans les zones de transition, souvent bien représentés. Plus récemment les isotopes de plusieurs corps simples, en particulier l'oxygène et le carbone se sont avérés être des indicateurs physiques plus précis qui, complétés par d'autres datations radiométriques ($^{39}\text{Ar}/^{40}\text{Ar}$, p.e.) et par les enseignements de la magnétostratigraphie, ont beaucoup contribué à affiner l'échelle pour le Cénozoïque. Les isotopes de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) fournissent respectivement une évaluation de la paléotempérature des eaux marines et du volume des calottes glaciaires, et des indications relatives à la nature des perturbations globales du cycle du carbone et de ses conséquences notamment sur la circulation générale des eaux profondes océaniques (SAVIN, 1975; BOCHERENS *et al.*, 1994).

L'image générale qui se dégage de la reconstruction des climats, principalement à partir du milieu marin et de leur intégration dans le canevas chronostratigraphique terrestre, est celle d'une dynamique climatique très active au moins depuis la limite K/T. D'un environnement global chaud à effet de serre ("Green house"), les températures ont évolué, par une succession de paliers transitoires et d'événements ponctuels

souvent abrupts, vers la période froide du Pléistocène/Holocène avec un fort englacement des pôles ("Ice house").

Trois tendances paléoclimatiques majeures se dégagent d'après l'échelle temporelle qui les caractérise. En premier lieu, une évolution globale à long terme traduit le passage d'un monde de "Green House" à un climat de "Ice House". Elle est sous-jacente à une série d'oscillations reflétant des épisodes de réchauffement et de refroidissement de durée et d'intensité variable qui se superposent à la tendance générale. Les détails de ces phases climatiques ont été résumés par ZACHOS *et al.* (2001). En troisième lieu, les recherches ont mis en évidence des anomalies climatiques de faible amplitude, dont la durée est comprise entre 10^3 et 10^5 années. Au Pléistocène, l'alternance des cycles glaciaires/interglaciaires se succédant à ce rythme était connue de longue date. Des événements d'une ampleur analogue ont été identifiés aussi à des époques bien antérieures. Des fluctuations positives du rapport $\text{O}^{18}/\text{O}^{16}$ ont été enregistrées au cours du Tertiaire conduisant à un refroidissement généralisé de la Terre. Au début de l'Oligocène, une digression positive rapide et brutale de $\delta^{18}\text{O}$ témoigne de la chute importante de la température des océans en profondeur, et les premières glaciations antarctiques apparaissent. Cet événement fut suivi d'un renouvellement majeur, principalement chez les mammifères, connu depuis le début du 20^e siècle et désigné sous le nom de Grande Coupure (STEHLIN, 1909).

Enfin, un facteur abiotique contribuant à conditionner la température à la surface de la terre, est la teneur en dioxyde de carbone (pCO_2), considéré comme un agent ayant joué un rôle actif dans les mécanismes qui ont modelé les climats du passé.

3.3. Paléobotanique

La corrélation étroite observée entre les types de la végétation et le climat d'une région a retenu depuis longtemps l'attention des botanistes. Dès le début du 20^e siècle, BAILEY & SINNOTT (1915, 1916), avaient observé que certains caractères foliaires des angiospermes variaient en fonction des conditions climatiques du milieu. Ainsi, les feuilles à bord entier sont typiques des climats tropicaux tandis que les limbes foliaires dentés dominant dans les régions tempérées. Ces constatations, élaborées plus en détail par

d'autres botanistes, furent appliquées par la suite aux flores fossiles pour tenter des reconstructions paléoclimatiques (WILF, 1997; REICH *et al.*, 1999; GREENWOOD, 2005; ROYER *et al.*, 2005).

La méthode la plus utilisée pour reconstruire la nature probable des paléoclimats et des paléoenvironnements au Cénozoïque à partir des flores fossiles est celle de l'analogue moderne dite "du plus proche parent vivant". Son principe est basé sur la comparaison des échantillons fossiles avec des taxons actuels ayant des traits morphologiques similaires ou identiques, en particulier l'architecture foliaire (nervation, taille, forme du limbe et type de découpe, folioles, pétiole). On admet que les profils écologiques des espèces fossiles, traduisant leur tolérance vis-à-vis des facteurs environnementaux sont semblables à ceux de leur plus proche parent vivant. A l'aide de fonctions de transfert, une surface de réponse peut être définie pour chaque végétal par rapport aux paramètres climatiques. Des analyses multivariées, notamment les techniques d'ordination, permettront d'évaluer les valeurs moyennes et l'amplitude des variations de la température et des précipitations présumées du paléoenvironnement.

La méthode du plus proche parent vivant ou "méthode floristique" a fait l'objet de récentes critiques et a été qualifiée comme mal fondée par WOLFE (1994). Cet auteur a développé lui-même une méthode d'analyse, CLAMP (Climate-Leave Analysis Multivariate Program), dans le but d'évaluer plus précisément les paléoclimats tertiaires à partir d'assemblages fossiles.

On notera encore que MOSBRUGGER & UTESCHER (1997) ont revalidé la méthode floristique sous le vocable de "approche de coexistence" (CA). Elle repose sur l'hypothèse de base que les besoins environnementaux des plantes Tertiaires étaient identiques aux exigences de celles que l'on estime être leurs plus proches parents actuels. Sur cette prémisse on attribue à chacun de ces derniers une plage de tolérances par rapport à un nombre de facteurs climatiques. Ces intervalles, déduits de la répartition des taxons pris en compte, seront ensuite transposés aux flores fossiles. L'ensemble des valeurs limites des divers paramètres permettra de déterminer un intervalle de coexistence pour la flore fossile considérée.

Les quelques méthodes citées, dont la liste n'est pas exhaustive, sont basées sur l'analyse quantitative de la physiologie foliaire. On

trouvera une analyse comparative de plusieurs techniques appliquées à la flore fossile de l'Europe dans les récentes contributions de UHL (2006) et de UHL *et al.* (2006, 2007).

3.4. Conclusions

Pour conclure ce chapitre consacré aux archives fossiles, nous avons résumé, à partir de sources diverses, sur la figure 1, les éléments principaux qui ont jalonné l'histoire géologique et paléoclimatique pendant le Cénozoïque. Le fil conducteur qui conditionna les gradients de l'évolution biologique fut en premier lieu la variation de la température, aussi bien des océans que terrestre. Depuis l'avènement des analyses au moyen des isotopes de l'oxygène et du carbone, la reconstruction des courbes de paléotempératures a permis d'affiner considérablement l'interprétation de l'histoire de la Terre (ZACHOS *et al.*, 2001; BILLUPS & SCHRAGE, 2002). Nous avons fait figurer sur la figure 1 la courbe indicatrice des fluctuations de $\delta^{18}\text{O}$ qui, à un facteur d'échelle près, est homothétique au tracé de la température. Quelques événements clés ayant façonné, directement ou indirectement, le monde actuel sur les plans géologique, climatique et paléobiologique, ont été reportés sur le tableau. Ce dernier contient enfin, l'énumération de tous les sites où des Syrphidae fossiles ont été mis à jour.

4. Les Syrphidae fossiles

4.1. Historique

Un total de 3125 espèces de Diptères fossiles ont été recensées (EVENHUIS, 1994) ce qui correspond à environ 3% du nombre de taxons actuels. Cette proportion varie beaucoup d'après les sous-ordres: elle est de 1% pour les Brachycères alors qu'elle atteint 5% pour les Nématocères. Les fluctuations sont encore plus marquées au niveau des familles. Les Bibionidae constituent un cas extrême avec 344 espèces fossiles pour environ 1000 taxons recensés actuellement (ZIEGLER, 2003). La famille des Syrphidae fait partie, avec les Empididae, les Dolichopodidae et les Phoridae, des Brachycères les mieux représentés dans les échantillons des faunes paléontologiques (EVENHUIS, 1994). Jusqu'à présent, 106 Syrphides fossiles ont été reconnus, dont 86 furent nommés comme espèces, soit près de 1,5% des taxons peuplant actuellement le monde. Ils se répartissent en 39

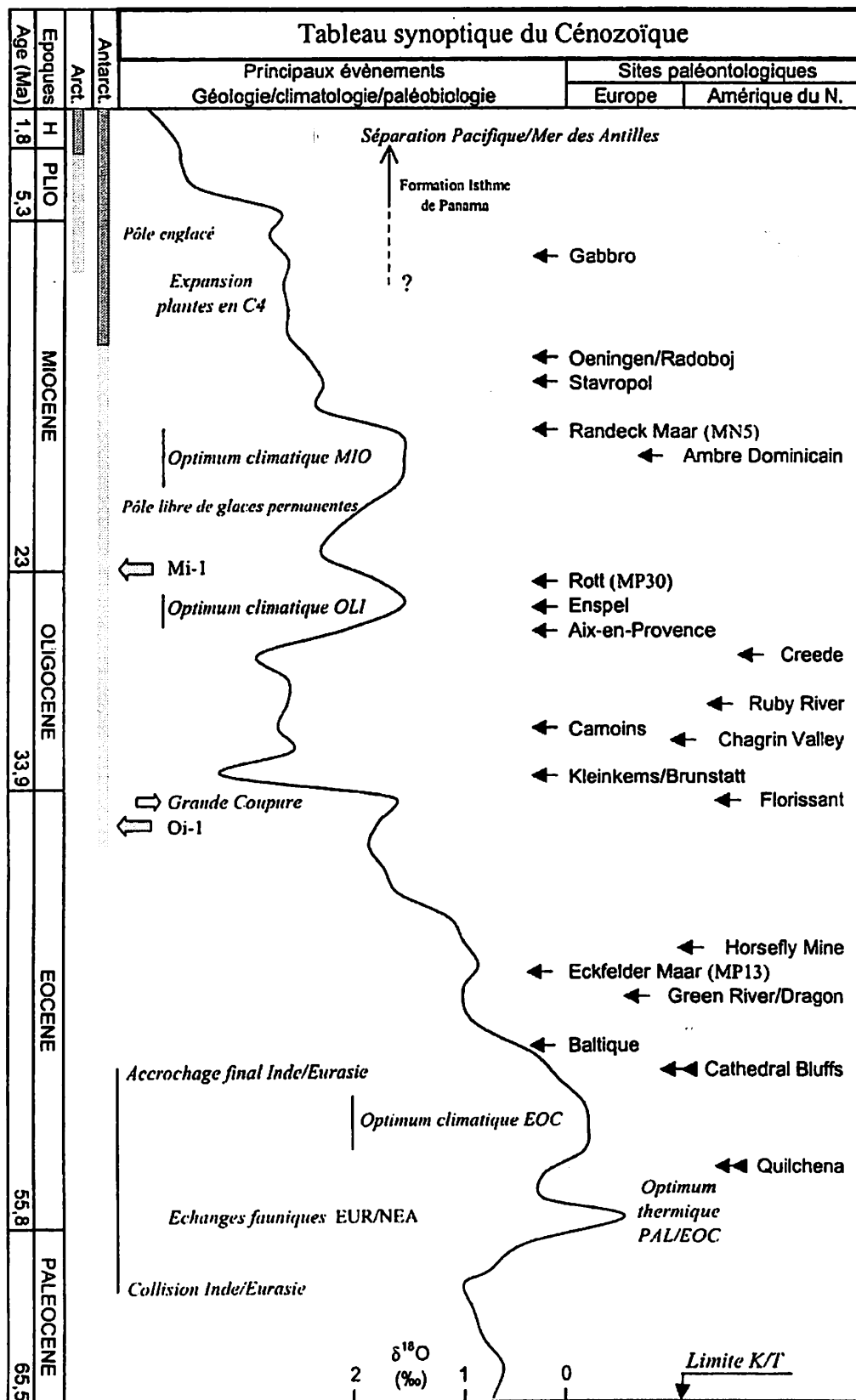


Figure 1. Tableau synoptique des événements majeurs ayant marqué le Cénozoïque. Les changements de $\delta^{18}\text{O}$ reflètent à la fois les variations de température et le volume des glaces. Une courbe de $\delta^{18}\text{O}$ est représentée sur la figure. Echelle paléochronologique d'après GRADSTEIN *et al.* (2005). Plusieurs épisodes climatiques, géologiques et paléobiologiques importants sont indiqués. La partie droite de la figure situe l'ensemble des sites fossilifères ayant livré des Syrophidae fossiles avec leur âge estimé (voir tableau 2). Les données sont adaptées de nombreuses sources, citées dans cette note.

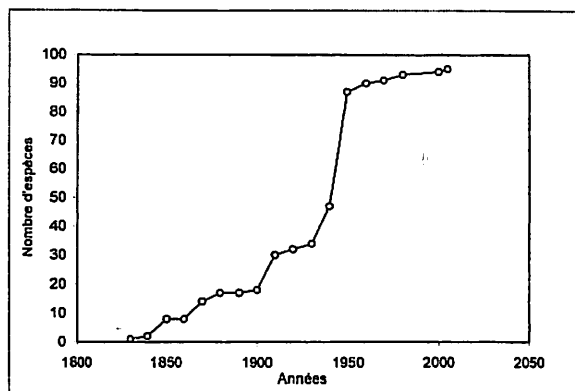


Figure 2. Evolution historique de la description des Syrphidae fossiles. Graphique du nombre de nouvelles espèces décrites par décennie. On notera l'accroissement très important dans la période 1940-1950 à la suite de la révision de HULL (1945) ainsi que le ralentissement flagrant pendant les 50 années écoulées depuis cette date.

genres, dont 18 sont éteints. Parmi les taxons cités dans la littérature, 11 sont identifiés seulement au niveau de la famille et 9 à celui du genre. L'inventaire des formes fossiles s'établit donc à 95 taxons attribués au niveau spécifique, dont 9 non encore décrits. Nous avons attribué à chacun des deux spécimens de *Quilchena* signalés par ARCHIBALD & MATHEWES (2000) ainsi qu'aux 5 empreintes de Enspel (WEDMANN, 2000) le statut d'espèce. L'historique des descriptions des Syrphes fossiles depuis le début du 19^e siècle est représenté à la figure 2.

La première référence à un Syrphe fossile est due à DE SERRES (1829) qui releva la présence d'une espèce attribuée au genre *Microdon* dans les marnes Oligocènes d'Aix-en-Provence. Elle ne fut ni décrite ni illustrée par son découvreur. Tout en précisant que le type n'avait pas pu être localisé, HULL (1945) considéra néanmoins l'attribution de cet unique spécimen à *Microdon* comme plausible compte tenu des particularités bien marquées de ce genre. Huit ans plus tard, *Helophilus primarius* GERMAR, 1837 fut décrit de l'Oligocène supérieur des environs de Bonn. La description ne permettant pas de caractériser l'espèce et le type n'ayant pas été retrouvé, HULL (1945) la considéra comme *incertae sedis*. Ce point de vue est confirmé par KOTTHOFF & SCHMID (2005) qui font remarquer qu'en l'absence de la moitié distale des ailes, il n'est pas possible d'attribuer avec certitude le spécimen aux Syrphidae.

Au milieu du 19^e siècle, plusieurs naturalistes se sont intéressés à l'étude des insectes découverts au cours des prospections

paléontologiques dans différents pays d'Europe. Pendant cette période, neuf espèces de Syrphidae furent décrites de Oeningen, Radoboj et Rott (HEER, 1849, 1864). Une communication générale prévue initialement comme préliminaire à un travail sur les Diptères de l'ambre de la Baltique fut publiée LOEW (1850). Ce travail ne fut toutefois jamais complété. Il y mentionna, parmi d'autres genres, sept Syrphidae, dont une *Volucella* qu'il ne décrivit cependant pas. HULL (1945) a émis l'hypothèse qu'il puisse s'agir du taxon qu'il établit lui-même sous le nom de *Ptilocephala volucelloides* (= *Praeptilocephala* EVENHUIS, 1994, n.n.). L'échantillon contenant l'unique exemplaire de *Volucella* n'ayant pas été retrouvé parmi le matériel de Loew déposé au British Museum (Natural History) à Londres, il n'est cependant pas possible de s'assurer de cette identité présumée. Les problèmes posés par la faune des Diptères de l'ambre, d'où 101 genres étaient déjà identifiés à l'époque, furent discutés de façon générale par LOEW (1861). A la fin du siècle, MEUNIER (1899) réexamina les fossiles étudiés par Loew, en apportant en particulier quelques précisions sur leur attribution générique probable: deux Syrphes appartiendraient au genre *Palaeoascia*, un spécimen à *Syrphus* et un quatrième peut-être à *Xylota*. L'auteur ne publia cependant aucune description formelle.

En 1877, SCUDDER inaugura ses recherches sur les insectes fossiles de l'Amérique du Nord, qu'il poursuivit jusqu'en 1890, date à laquelle il publia une bibliographie des espèces décrites jusqu'alors, suivie un an plus tard d'un catalogue mondial des insectes fossiles connus (SCUDDER, 1890, 1891). Il nomma lui-même trois Syrphidae. Par la suite, COCKERELL s'attacha notamment à l'examen des échantillons mis à jour dans les argiles schisteuses de Florissant et de Green River d'où il décrivit sept Syrphes entre 1909 et 1931.

Dans la dernière décennie du 19^e siècle, on assiste à un regain d'intérêt pour l'étude des inclusions dans l'ambre qui s'est poursuivi pendant près de quarante ans. En ce qui concerne les Syrphes, qui firent plutôt figure de parents pauvres pendant cette période d'activité intense, seulement huit espèces nouvelles furent décrites de l'ambre entre 1902 et 1910. A titre de comparaison, on notera que Meunier nomma, rien que pour les années 1907 et 1908, 49 taxons inédits de Dolichopodidae provenant du même milieu. Cette disparité pourrait être attribuée à la biologie et au comportement des espèces

favorisant le piégeage dans les exsudats de résine.

L'étude des lignites Oligocènes de Rott, en Rhénanie, initiée par VON HEYDEN (1859) dès la deuxième moitié du 19^e siècle, fut reprise par STATZ (1940) qui, sur la base d'une importante collection personnelle, ajouta 49 espèces de Brachycères, comprenant sept espèces de Syrphidae représentées par des adultes et 30 pupes attribuées à *Eristalis*. Quelques contributions additionnelles couvrant la première moitié du 20^e siècle, portèrent le nombre de Syrphidae connus des gisements fossilifères de l'Europe et de l'Amérique du Nord à 48 en 1944.

Une importante révision de l'ensemble du matériel historique disponible, complétée par l'examen de plusieurs collections non encore étudiées, fut publiée par HULL (1945). L'auteur rapporta qu'il avait vu la grande majorité des espèces du continent Nord-Américain, déposées dans trois institutions scientifiques: Museum of Comparative Zoology, Harvard, American Museum of Natural History, New York et University of Colorado Museum, Boulder. Cette étude détaillée lui permit d'établir cinq nouveaux genres et de décrire 13 espèces inédites de Florissant et de Dragon. En ce qui concerne l'Europe, relativement peu de types de Syrphes fossiles conservés comme empreintes sédimentaires ont toutefois pu être localisés et seulement deux parmi eux ont été étudiés à Londres et à Oxford. Pour les inclusions dans l'ambre de la Baltique, HULL (1945) a eu la possibilité d'examiner les importantes collections du Geologisch-Paläontologisches Institut und Bernsteinsammlung der Albertus-Universität zu Königsberg (Kaliningrad), du Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Berlin et du Preussische Geologische Landesanstalt (Berlin) et du British Museum (Natural History) (Londres) qui ont révélé la présence de neuf genres inédits et de 25 espèces nouvelles. Les descriptions, basées en grande partie sur les spécimens examinés par l'auteur, sont en général passablement détaillées et elles représentent un progrès certain dans la connaissance de la morphologie des espèces fossiles et leur attribution à des groupes supra-spécifiques. L'examen des échantillons ayant été fait par un même auteur, les critères d'appréciation sont censés être uniformes et la valeur accordée aux caractères individuels en principe univoque. Toutefois, bien que F.M. HULL (publications de 1922-1974) fut un

spécialiste des Syrphidae, ayant consacré de nombreuses recherches à la faune moderne, il semble avoir souscrit assez souvent et sans suffisamment d'esprit critique au jugement des auteurs anciens. Il s'en suit que ses attributions aux genres et aux sous-familles (actuellement tribus) utilisent des caractères dont la validité diagnostique est à présent mise en doute ou contestée. Dans une révision systématique à l'échelle mondiale des Syrphidae, englobant à la fois les espèces actuelles et fossiles, HULL (1949) a mis à jour son étude de 1945 en présentant notamment un tableau comparatif des sous-familles fossiles reconnues et leur répartition par horizon géologique.

Depuis la révision de HULL (1945), la faune des Syrphes fossiles s'est peu enrichie: entre 1949 et 1973, cinq nouveaux taxons seulement furent nommés. Par la suite, POINAR & POINAR (1999) mentionnèrent encore la présence du genre *Copestylum* dans l'ambre Dominicain et ARCHIBALD & MATHEWES (2000) firent connaître deux spécimens de Syrphidae de l'Eocène inférieur à Quilchena, sans toutefois les attribuer à l'une ou l'autre tribu de la famille. Récemment, une nouvelle espèce fut décrite dans le genre *Helophilus* par KOTTHOFF & SCHMID (2005). L'unique spécimen ♀ provient des dépôts sédimentaires du Randeck Maar, attribué à la fin du Burdigalien (Miocène inférieur) daté de la zone mammalienne MN5 (HEIZMANN, 1983). En outre, un Syrphe appartenant probablement à la sous-famille des Syrphinae fut signalé du Eckfelder Maar (WAPPLER, 2003) ainsi que cinq spécimens non identifiés plus précisément de Enspel (WEDMANN, 2000), localités situées à l'ouest de l'Allemagne. Deux contributions méritent encore une mention particulière: la première concerne la découverte en Russie d'un échantillon daté du Crétacé supérieur qui représente le plus ancien témoin connu de la famille (KOVALEV, 1979). La deuxième publication constitue la description d'un Syrphe inclus dans l'ambre de la Baltique dont la diagnose se distingue par une précision encore jamais atteinte dans la littérature paléontologique antérieure. L'auteur appliqua pour la première fois, les méthodes d'analyse modernes ce qui, compte tenu de la perte inévitable d'une partie de l'information, a conduit à une description pratiquement identique à celles utilisées pour les formes actuelles (RÖDER, 1980). Depuis cette date, d'autres recherches concernant des Diptères fossiles



Figure 3. Carte de l'Europe occidentale avec indication des gisements fossilifères contenant des Syrphidae. La zone en grisé est la région de la Baltique avec comme point de repère Kaliningrad. Un total de 37 espèces ont été décrites de l'ensemble de ces gisements.

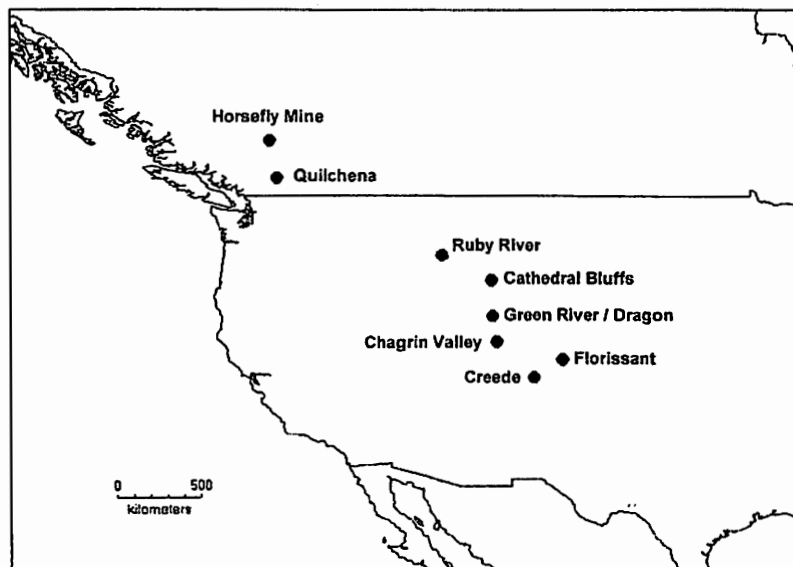


Figure 4. Carte du NW de l'Amérique du Nord situant les sites fossilifères contenant des Syrphidae au Canada et aux Etats-Unis. Ces gisements ont livré 29 taxons spécifiques.

furent menées avec le même souci du détail. Parmi celles-ci, SZADZIEWSKI (1988) publia une révision des Ceratopogonidae de l'ambre de la Baltique, tandis que l'étude des Sciaridae de Bitterfeld et des Limoniidae de la Baltique fut abordée sur des bases identiques (MOHRIG & RÖSCHMANN, 1994; RÖSCHMANN & MOHRIG, 1995; PODENAS, 2003). Ces travaux font appel, en particulier, à la structure des genitalia $\sigma\sigma$ pour caractériser les espèces.

Il convient de mentionner encore quelques publications à caractère général, comprenant des inventaires de Diptères fossiles. Un catalogue

mondial, complété par une bibliographie exhaustive, des restes d'animaux préservés dans les résines fossiles, fut établi par KEILBACH (1982). La partie consacrée aux Diptères comprend 389 espèces de Brachycères, dont 34 Syrphidae (+ 5 "variétés"). Par la suite, SPAHR (1985) y apporta des compléments et des corrections. Quelques années plus tard apparut le volume 4, consacré aux Hexapodes, du *Treatise on Invertebrate Paleontology* (CARPENTER, 1992). Pour les Syrphidae, cet ouvrage énumère un total de 31 genres connus à l'état fossile, dont

Tableau 2. Liste des 25 sites d'où des Syrphes fossiles ont été signalés. Dans 6 de ces gisements, les restes découverts n'ont pas pu être identifiés en-deça du niveau de la famille. Le tableau mentionne également le statut (éteint/actuel) et l'âge géologique. Abréviations utilisées: pays: code ISO à deux éléments; statut: A=actuel, F=éteint; époques: Cre=Crétacé, Eoc=Eocène, Oli=Oligocène, Mio=Miocène.

Reg.	Localité	Province/Etat	Pays	Genres	Statut	Esp.	Epoque	Etage	Age
NEA	Quilchena	British Columbia	CA	?	?	?	Eoc inf.	Yprésien	53
	Cathedral Bluffs	Colorado/Wyoming	US	1	A	1	Eoc moy	Lutétien	48
	Dragon	Utah	US	2	F	2	Eoc moy	Lutétien	45
	Green River	Wyoming/Colorado/Utah	US	3	A	5	Eoc moy	Lutétien	45
	Horsefly Mine	British Columbia	CA	?	?	?	Eoc moy	Lutétien	43
	Florissant	Colorado	US	11	F/A	16	Eoc sup	Priabonien	35
	Chagrin Valley	Colorado	US	1	A	1	Oli inf.	Rupélien	32
	Ruby River Basin	Montana	US	3	F/A	3	Oli inf	Rupélien	30
	Creede	Colorado	US	1	A	1	Oli sup	Chattien	27
PAL	Ugolyak River	Taimyr	RU	?	?	?	Cre sup	Campanien	83
	Ambre de la Baltique	Région de la Baltique	PL	19	F/A	37	Eoc moy	Lutétien	47
	Ambre de Bitterfeld	Sachsen	DE	?	?	?	Eoc moy	Lutétien	47
	Eckfelder Maar	Rheinland-Pfalz	DE	?	?	?	Eoc moy	Lutétien	44
	Kleinkems	Baden-Württemberg	DE	1	A	1	Eoc sup	Priabonien	34
	Brunstatt	Haut-Rhin	FR	1	A	1	Eoc sup	Priabonien	34
	Les Carnoins	Bouches-du-Rhône	FR	1	A	1	Oli inf	Rupélien	31
	Aix-en-Provence	Bouches-du-Rhône	FR	5	A	5	Oli sup	Chattien	27
	Enspel	Rheinland-Pfalz	DE	?	?	?	Oli sup	Chattien	24
	Rott	Nordrhein-Westfalen	DE	10	A	11	Oli sup	Chattien	24
	Randeck Maar	Baden-Württemberg	DE	1	A	1	Mio inf.	Burdigalien	17
	Stavropol	Stavropol'skiy Kray	RU	1	A	1	Mio moy	Serravallien	13
	Oeningen	Baden-Württemberg	DE	2	A	3	Mio moy	Serravallien	13
	Radoboj	N. de Zagreb	HR	1	A	3	Mio moy	Serravallien	13
	Gabbro	Toscane	IT	1	A	1	Mio sup	Tortonien	8
	NEO	Ambre Dominicain	Région NE d'Hispaniola	DO	1	A	1	Mio inf	Burdigalien

16 sont éteints. Enfin, une compilation complète de tous les Diptères fossiles fut publiée par EVENHUIS (1994) suivant la même présentation que les Catalogues déjà parus, consacrés aux faunes des Diptères actuels des grandes régions zoogéographiques du monde. Afin de faciliter le repérage des gisements recelant des Syrphes fossiles, les figures 3 et 4 situent les sites fossilifères, respectivement en Europe et en Amérique du Nord. Nous n'y avons reporté que les gisements ayant livré des Syrphes signalés dans la littérature.

Depuis plus d'un demi-siècle, la paléontologie a connu de nombreuses avancées, grâce à une précision accrue de la chronostratigraphie et des méthodes de datation radiométriques. De nouveaux développements en paléoclimatologie et en paléobotanique ainsi que l'émergence de méthodologies innovantes ont conduit à de nouvelles approches en paléobiologie. L'étude des Syrphidae fossiles a toutefois peu bénéficié de ces orientations alternatives et de leur application pratique.

4.2. Les gisements fossilifères

Les sites fossilifères ayant révélé la présence

de Syrphes, sont peu nombreux. On dénombre seulement 25 gisements dont 9 sont Néarctiques, 15 sont Paléarctiques et un seul appartient à la région Néotropical. Les spécimens qui nous sont connus proviennent pour 40% d'inclusions dans les résines fossiles, principalement l'ambre de la Baltique. Les autres Syrphidae répertoriés dans les archives paléontologiques appartiennent à des lithofaciès d'origine en général lacustre ou fluviale. L'état de conservation des fossiles, surtout des empreintes, est très variable. Dans certains cas il est exceptionnel (Konserwat-Lagerstätten) mais de façon générale, des phénomènes mécaniques de surface et des processus taphonomiques chimiques ont entraîné une altération plus ou moins profonde des spécimens. Malgré ces restrictions, il semble que la plupart des échantillons connus aient généralement été attribués de manière satisfaisante aux taxons du niveau supra-générique. Nous évoquerons cependant dans la discussion des sites individuels, plusieurs identifications dont l'exactitude nous semble pouvoir être mise en doute.

Un effort particulier a été fait pour situer au mieux les différents gisements sur l'échelle chronostratigraphique. A trois exceptions près,

Tableau 3. Énumération des 39 genres avec, pour chacun d'eux, les Étages où des fossiles ont été mis à jour. La première apparition est figurée en gris foncé, alors que les nouvelles trouvailles successives apparaissent en gris plus clair sur le tableau. Les abréviations F et A dans la troisième colonne correspondent au genres fossiles et actuels. L'échelle géochronologique est celle de GRADSTEIN *et al.* (2005). Les abréviations des étages sont celles figurant dans GRADSTEIN & OGG (1996).

			QUA	PLIOC	Mes	Tor	Srv	Lan	Bur	Aql	Cht	Rup	Prb	Br	Lut	Ypr	
CHE	Archalia	F															
	Archisyrrhus	F															
	Cheiliosia	A															
	Cheiliosialepta	F															
	Protoringia	F															
	Rhingia	A															
CHR	Cacogaster	F															
	Orthonevra	A															
	Myolepta	A															
	Palaeoascia	F															
	Palaeosphegina	F															
	Pseudosphegina	F															
	Sphegina	A															
	Spheginascia	F															
ERI	Eristalis	A															
	Helophilus	A															
	Palaeoenstalis	F															
EUM	Liomyodia	F															
	Merodon	A															
	Palaeopipiza	F															
MIL	Criorhina	A															
	Eoxylota	F															
	Megaxylota	F															
	Spilomyia	A															
	Temnostoma	A															
	Tropidia	A															
	Xylotosyrphus	F															
VOL	Copestylum	A															
	Praeptilocephala	F															
	Volucella	A															
MEL	Platycheirus	A															
PIP	Pipiza	A															
	Pseudopipiza	F															
SYR	Asarkina	A															
	Epistrophe	A															
	Leucozona	A															
	Protochrysotoxum	F															
	Syrphus	A															
MIC	Microdon	A															
					Mes	Tor	Srv	Lan	Bur	Aql	Cht	Rup	Prb	Br	Lut	Ypr	
			QUA	PLIOC	MIOCENE					OLIGOCENE			EOCENE				
			0	1,8	5,3						23						33,9

tous les lits fossilifères ayant jusqu'à présent livré des Syrphidae, sont étagés de Lutétien (Eocène inférieur) au Tortonien (Miocène supérieur). Pour positionner les 25 sites en question, nous avons fait appel, dans la mesure du possible, aux acquis de la stratigraphie et de la radiochronologie ainsi qu'aux résultats obtenus par l'étude d'autres groupes fossiles, en particulier les mammifères et, si nécessaire, aux

enseignements de la paléobotanique. L'échelle chronostratigraphique retenue est celle de GRADSTEIN *et al.* (2005).

Le tableau 2 illustre les traits essentiels de chacun des gisements cités dans la littérature. Il résume les principales caractéristiques géographiques et géologiques des sites fossilifères où des Syrphidae ont été identifiés. Nous y avons indiqué le nombre de genres et leur

statut (fossile ou actuel) ainsi que l'effectif des espèces correspondant. L'âge figurant dans la dernière colonne a été évalué principalement par analogie avec les résultats obtenus au moyen des datations radiométriques et isotopiques ou à partir d'éléments biostratigraphiques fournis par la paléobotanique ou les zones mammaliennes paléarctiques et néarctiques. Par suite du manque de détail taphonomique et d'une résolution stratigraphique parfois insuffisante, les dates mentionnées peuvent être entachées d'une marge d'incertitude plus ou moins importante, variable pour les différents gisements. Le tableau 3 reprend, sous forme de tableau à double entrée, l'énumération des 39 genres et les étages où des taxons fossiles ont été identifiés.

On trouvera ci-après un bref aperçu des caractères géologiques, de la paléoclimatologie et des grandes unités paysagères lors de la formation de certains de ces sites, en principe ceux où les archives paléontologiques sont les plus riches, ainsi que quelques commentaires sur les Syrphidae fossiles qui y furent découverts. En Amérique du Nord, parmi les formations fossilifères mises à jour jusqu'à présent, neuf ont livré des Syrphes. Nous avons retenu trois de ces sites pour les commentaires détaillés. En effet, sur les 29 espèces décrites de la région Néarctique, 24 proviennent de trois gisements, tous situés dans la cordillère des Montagnes Rocheuses. En Europe, 11 sites ont fourni des spécimens identifiés et décrits au moins au niveau du genre. L'ambre de la Baltique représente 57% de cette faune fossile, tandis que le reste est d'origine sédimentaire. Parmi ces derniers, nous avons retenu quatre gisements totalisant 29% des espèces. A notre connaissance, le seul Syrphe pantropical mentionné dans la littérature est un *Copestylum* (Volucellini), signalé de l'ambre Dominicain (POINAR & POINAR, 1999).

4.2.1. Green River Formation

Les roches d'âge Eocène de cette formation ont été déposées à l'origine dans une série de bassins sédimentaires occupant le lit de plusieurs lacs situés aux confins des états du Wyoming, du Colorado et de l'Utah, qui se sont asséchés probablement vers 45 Ma BP. Les unités lithostratigraphiques sont des schistes kérogènes de composition variable, formés dans des milieux sédimentaires dont la répartition spatiale et la nature se sont constamment modifiées au cours

de la période de 5 à 6 Ma, attribuée à la genèse de Green River Formation (BRADLEY, 1931; STOKES, 1978). Une carte schématique de l'étendue approximative des lacs concernés a été publiée par SCHAEFFER & MANGUS (1965).

L'âge des sédiments contenant les couches fossilifères a fait l'objet de conjectures dont les résultats n'étaient pas toujours concordants. Récemment, ROEHLER (1992a, 1992b) a présenté un essai de corrélation chronostratigraphique résumé peu après dans un tableau synoptique (ROEHLER, 1993) dont il résulte que Green River Formation s'étendait essentiellement sur la période 48,5-45 BP (Eocène moyen). On notera que cette durée est inférieure à celle proposée par BRADLEY (1931).

L'étude de la flore fossile de Green River (BROWN, 1934; LEOPOLD & MACGINITIE, 1972) a permis d'évaluer les principaux types de végétation ainsi que les paramètres thermiques et pluviométriques pendant cette époque. Dans une première contribution, KNOWLTON (1923) avait souligné la nature composite des genres identifiés, la majorité étant caractéristique des régions tropicales ou subtropicales tandis qu'un nombre non négligeable d'essences étaient adaptées aux climats tempérés. Récemment, GRAHAM (1999) définit les types de la végétation à l'époque de Green River comme une savanne boisée mêlée de forêts tropicales sèches à basse altitude (300 m.) et des forêts à feuilles caduques sur les reliefs (1300 m.). La température moyenne annuelle et la hauteur des précipitations sont estimées à $T_a \sim 20^\circ\text{C}$ et $P_a \sim 1500$ mm. (ROEHLER, 1993) tandis que WING & GREENWOOD (1993) ont proposé une valeur de $T_a = 15,2^\circ\text{C}$ à partir de l'analyse du limbe foliaire. Ils caractérisent le milieu comme une forêt notophylle à feuilles persistantes, la végétation attestant aussi la présence de palmiers intolérants aux gelées.

Le nombre d'insectes décrits de Green River vers 1920 s'élevait à 279 espèces, dont beaucoup de Diptères pouvant être assimilés à des genres actuels (COCKERELL, 1920). Plus récemment, WILSON (1978) relève, parmi les insectes fossiles signalés du site, la présence de 83 familles, dont 23 appartenant à l'ordre des Diptères. Les Syrphes décrits de Green River sont au nombre de cinq, attribués par leurs auteurs respectivement aux genres *Cheilosia* (2), *Syrphus* (2) et *Milesia* (1).

Le type σ de *Milesia quadrata* SCUDDER, 1878, a été réexaminé par HULL (1945) qui

transféra le taxon dans le genre *Asarkina*: la figure (pl.2, fig.D) rappelle en effet de façon frappante l'abdomen des espèces actuellement attribuées à *Asarkina*. A notre époque, ce genre a une répartition pantropicale dans l'Ancien Monde, une seule espèce, *A. porcina* (COQUILLET, 1898) pénétrant marginalement dans la région paléarctique. Le climat subtropical à tropical de l'Eocène moyen pourrait sans doute expliquer sa présence en Amérique du Nord.

L'espèce *Syrphus hendersoni* JAMES, 1932 fut décrite d'après un abdomen isolé de sexe indéterminé. Les macules des tergites étant similaires à celles de certains *Scaeva* ou *Dasy-syrphus* actuels, le transfert de l'espèce dans un autre genre se justifierait probablement. Dans sa révision, HULL (1945) souligna du reste la ressemblance avec l'espèce ouest-américaine *Dasy-syrphus amalopsis* (OSTEN SACKEN, 1875).

De l'examen de l'holotype (probablement un ♂) de *Cheilosia ampla* SCUDDER, 1878, il apparaît que: (1) le mésonotum est dépourvu de macrochètes, (2) le tibia postérieur est fortement arqué, et (3) toutes les pattes (fémurs ?) portent une double rangée de spinules bien visibles (HULL, 1945). Ces particularités ne correspondent pas au profil habituel du genre *Cheilosia*. L'espèce *Cheilosia scudderi* COCKRELL & LEVEQUE, 1931, connue par 2♀♀, se distingue de tous ses congénères fossiles par la présence de taches claires sur les tergites II et III, caractère exceptionnel dans le genre, présent seulement chez quelques rares espèces actuelles.

4.2.2. Ruby River Basin

Des empreintes de nombreux insectes fossiles ont été découvertes dans les argiles schisteuses de Ruby River Basin, dans le SW du Montana, associées à une flore variée et bien étudiée. Les sédiments d'origine lacustre sont finement laminés et constitués de cendres volcaniques et de particules clastiques terrigènes apportées par l'érosion des reliefs environnants.

La datation des paléoflores du cours supérieur de Ruby River Basin est longtemps restée incertaine. Initialement, l'origine des cortèges floristiques mis à jour dans les faciès lacustres était attribuée à l'Oligocène supérieur. Des études géologiques et biostratigraphiques plus récentes ont abouti à la conclusion que les fossiles dateraient plus probablement du Rupélien (Oligocène inférieur, Whitneyan NALMA zone) soit de 30,8–29,2 BP (WING,

1987).

La végétation de Ruby River Basin se composait d'une mosaïque de forêts mixtes de conifères et de feuillus accompagnées de formations buissonnantes et, à basse altitude, d'une couverture de chaparral (maquis). L'analyse comparative des flores de Ruby River Basin et de Florissant, a montré que sur 82 espèces identifiées, près de 40% étaient communes aux deux gisements (BECKER, 1961). La température annuelle moyenne, estimée par la méthode CLAMP, était de 11-12°C, l'écart entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid étant de 16°C.

La faune entomologique de Ruby River Basin était probablement très riche, si l'on en juge par le chiffre de 1000 spécimens annoncé par BECKER (1961). Parmi les Diptères, il mentionne un seul exemplaire de Syrphé qui est "recognized by its head with frontal projections" ce qui évoque certains genres des Cerioidini (*Monoceromyia*, *Ceriana*) ou l'un ou l'autre taxon des Milesiini dont les antennes sont implantées sur une apophyse frontale (*Somula*, *Stilbosoma*). A notre connaissance, ce spécimen n'a pas fait l'objet d'une description. En 1948, une collection d'insectes fossiles fut rassemblée dans Ruby River Basin (Petersen Creek) par la University of Michigan. D'après HULL (1960), une grande partie de ce matériel est mal préservé et dépourvu des caractères essentiels à une diagnose satisfaisante. Parmi les 38 spécimens de Diptères présents, il décrivit cependant les deux premiers Syrphidae de cette formation dans les genres *Archisyrphus* (1♂) et *Syrphus* (1♂). En ce qui concerne *Syrphus petrographicus* HULL, 1960, la description mentionne "locality not given; presumably from Ruby Basin". Dans l'introduction, l'auteur indique cependant que la provenance du spécimen était Florissant, au Colorado. Dans la diagnose de *Archisyrphus opacus*, HULL mentionne que l'abdomen n'a que 4 tergites visibles, ce qui classe l'espèce parmi les Eristalinae. Par la suite, un troisième spécimen, provenant des récoltes de Becker aux environs de Alder, fut encore nommé (LEWIS, 1973). L'auteur attribua cette espèce au genre *Tropidia*, notamment par la présence d'une carène faciale et du fémur postérieur épaissi.

4.2.3. Florissant

Au cours de l'Eocène, le site de Florissant, situé au centre du Colorado, était constitué d'un

lit fluvial entouré de chaînes montagneuses comprenant plusieurs zones volcaniques. A la suite d'une série d'éruptions entraînant des torrents de boues, la vallée fut en partie comblée par des roches pyroclastiques et un lac se forma (MCLEROY & ANDERSON, 1966). Les sédiments lacustres accumulés dans le lac de Florissant comportent outre des séquences de diatomite et de matières sapropéliques, des couches de cendres volcaniques siliceuses, favorables à la conservation des insectes (MOE, 2005). L'épaisseur des couches fossilifères est estimée à une dizaine de mètres (GREGORY & CHASE, 1992) ce qui correspondrait à une durée ne dépassant pas 5000 ans sur la base du taux moyen d'accumulation des diverses strates (MCLEROY & ANDERSON, 1966).

L'âge attribué aux riches sédiments volcanoclastiques du lac de Florissant est un exemple des ajustements apportés par les méthodes de datation développées depuis trois décennies. Les auteurs ayant étudié les insectes et les macrorestes végétaux de cette Lagerstätte pendant la première moitié du 20^e siècle, avaient situé sa formation tour à tour au début du Tertiaire, à l'Oligocène inférieur ou encore au Miocène (COCKERELL, 1906; KNOWLTON, 1916; HULL, 1945; MACGINITIE, 1953). Ces datations, essentiellement biochronologiques, ont été révisées par la suite grâce à une meilleure corrélation des unités zonales biostratigraphiques avec les résultats obtenus par la radiochronologie et la magnétochronologie. Des recherches récentes ont suggéré un âge $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ compris entre 36,7 BP et 34,1 BP (MCINTOSH *et al.*, 1992; SCHORN, 1998). La base de l'Oligocène étant actuellement placée dans une fourchette comprise entre 34 BP et 33,4 BP (SWISHER & PROTHERO, 1990), le site de Florissant appartient donc à la fin du Priabonien.

La paléoflore de Florissant, étudiée par MACGINITIE (1953), était composée vraisemblablement d'une ripisylve dense le long de la rivière et sur les rives du lac. Aux altitudes plus élevées, des forêts sclérophylles plus sèches mélangées de savannes arborées étaient présentes.

Le climat local à la fin de l'Eocène a fait l'objet de plusieurs tentatives d'évaluation, principalement à partir des données paléobotaniques. Le paléoenvironnement de Florissant correspondrait, dans son ensemble, au type de climat mésotherme/microtherme caractérisé par une saison estivale pluvieuse et un hiver sec.

L'application de la technique CLAMP conduit à une évaluation de T_a de $10,7 \pm 1,5^\circ\text{C}$ (GREGORY & CHASE, 1992) ou de $10,8^\circ\text{C}$ (WOLFE, 1994), alors que les méthodes floristiques et physiognomiques la situent dans une fourchette de 13°C à 16°C (MACGINITIE, 1953)

La méthode du Mutual Climate Range (MCR) (ATKINSON *et al.*, 1987), basée sur l'extrapolation des tolérances écologiques d'un ensemble d'insectes actuels à des échantillons fossiles, a récemment été appliquée aux Diptères de Florissant pour reconstituer le paléoenvironnement (MOE & SMITH, 2005). Le principe fondamental consiste à admettre que si les tolérances climatiques d'une espèce moderne sont connues, ses populations fossiles vivaient sous des conditions paléoclimatiques similaires. Si plusieurs espèces fossiles sont retrouvées ensemble, les facteurs environnementaux du site sont supposés être ceux propres à l'intersection des intervalles individuels. La méthode fut initialement développée pour évaluer les températures saisonnières en Grande-Bretagne depuis la fin du dernier cycle glaciaire du Quaternaire à partir des subfossiles de Coléoptères. Aucune espèce actuelle de Diptère n'étant connue du site de Florissant, MOE & SMITH (2005) ont eu recours aux profils écologiques des genres. Ils justifient cette approche par l'assertion que leurs tolérances climatiques sont compatibles avec celles des espèces qui les composent. L'examen des échantillons des Diptères du lac de Florissant suggère, pour les Syrphidae, un climat tempéré à subtropical ($T_a = 12-16^\circ\text{C}$) ce qui correspond à certains résultats obtenus en paléobotanique. Les conclusions de l'étude suggèrent par ailleurs que le lit fluvial était situé à une altitude modérée confirmant ainsi plusieurs estimations précédentes. Par contraste, les travaux de GREGORY & CHASE (1992) et de WOLFE (1994) basés sur l'application de l'analyse multivariée CLAMP situent la paléoaltitude de Florissant entre 2300-2500 m., ce qui correspond au niveau actuel.

L'exploration paléontologique de la Lagerstätte de Florissant a livré à l'heure actuelle, 31 spécimens publiés de Syrphes comprenant 16 espèces réparties dans 11 genres dont 3 ne sont connus que de ce site tandis que 5 autres ayant survécu jusqu'à la période actuelle y apparaissent pour la première fois. Parmi l'ensemble des individus reconnus, 14 sont attribués à *Syrphus willistoni* COCKERELL, 1909,

espèce caractérisée par des taches largement séparées au milieu de l'abdomen. Les trois genres propres à Florissant furent tous établis par HULL (1945) qui en attribua deux aux Cheilosiinae (*Archalia*, *Cacogaster*) en supputant leur affinité avec les Myoleptini. Pour le troisième, *Protochrysotoxum sphinx* HULL, 1945, l'auteur mentionne dans la diagnose du genre que chez l'unique spécimen "the head is wanting", alors que le texte relatif à l'espèce donne néanmoins des détails sur la tête. Parmi les caractères alaires figure la mention que R_{4+5} est non courbée dans la cellule r_5 , contrairement aux espèces actuelles de *Chrysotoxum*. Il subsiste donc un doute sur l'identité de ce fossile. Parmi les trois *Cheilosia* de Florissant, la seule description satisfaisante est celle de *Cheilosia hecate* HULL, 1945: elle est suffisamment détaillée pour justifier l'attribution générique entre autres par la mention des ourlets enflés de la face le long des yeux. En ce qui concerne *Cheilosia miocenica* COCKERELL, 1909, la nervation semble proche de celle de *Protorhingia* HULL, 1945, décrite de l'ambre de la Baltique, par la forte courbure de R_{4+5} vers le bas qui rejoint la costa bien au-delà de l'extrémité de l'aile. La description de la troisième espèce, *Cheilosia sepultura* COCKERELL, 1917, se limite à une comparaison sommaire avec la précédente.

Quant au genre *Cacogaster*, attribué aux Cheilosiinae, il fut inclus par la suite dans la tribu des Rhingini par HULL (1949) au même titre que *Archalia*. Pour ce dernier, on notera que la description de l'espèce-type mentionne explicitement la présence de cinq segments abdominaux visibles et d'un hypopyge très développé. Selon les critères actuels, ce caractère incite à classer le taxon parmi les Syrphinae (SHATALKIN, 1975; VOCKEROTH & THOMPSON, 1987). Il faut noter cependant que dans la diagnose du genre, l'auteur indique que la partie apicale renflée de l'abdomen "is probably a male hypopygium" ce qui conduit à émettre des doutes sur l'attribution du sexe. Le profil particulier de la tête de *Archalia femorata* HULL, 1945 ainsi que les fémurs postérieurs fortement renflés et sétuleux à la base rendent d'ailleurs malaisé toute comparaison avec un genre des Syrphinae. Dans la description de *Cacogaster novamaculata* HULL, 1945 qualifie l'espèce de "a very peculiar form", présentant un habitus intermédiaire entre *Syrphus* et *Rhingia*, ce qui ne permet pas de situer le taxon.

Les autres Syrphes décrits de Florissant se

répartissent dans les genres suivants: *Rhingia* (1), *Orthonevra* (1), *Sphegina* (1), *Pipiza* (1), *Leucozonia* (1) et *Syrphus* (4).

4.2.4. Rott

Au NW de la République Fédérale d'Allemagne, le bassin inférieur du Rhin couvre un vaste territoire sédimentaire formé pendant la transgression de la Mer du Nord au cours de l'Oligocène. D'importantes couches de lignite s'y sont déposées dont plusieurs ont livré des échantillons fossiles. Le retrait de la mer à l'Oligocène supérieur et au Pliocène a donné lieu à la mise en place du système tributaire actuel du Rhin. Les terrils de l'exploitation minière de Rott ont permis de récolter une importante macroflore, des pollens et de nombreux insectes et vertébrés. Le lieu d'extraction se situe sur la pente nord du Siebengebirge, à l'est de Bonn et à proximité de la limite du bassin rhénan inférieur.

Les couches fossilifères sont constituées de schistes pyrobitumineux. Les premiers sédiments sont d'origine lacustre, sans fossiles et correspondent à un environnement oligotrophe, tandis que les couches suivantes sont formées de laminites bitumineuses et ont été déposées en milieu eutrophe, riche en sapropèles et renfermant la majorité des fossiles. La partie supérieure comprend principalement des sables et des argiles annonçant l'assèchement du lac de Rott.

La datation des fossiles de Rott a été établie au moyen des micromammifères, principalement les rongeurs, et l'ensemble de la formation fut attribué à la zone MP30 (25–24 BP) (MÖRS, 1996). En appliquant la méthode de co-existence à une flore fossile composée de feuilles de 28 espèces, UTESCHER *et al.* (2000), établissent un âge probable de 24 Ma.

La méthode physionomique ainsi que CLAMP ont été appliquées aux paléoflores de Rott pour évaluer la température annuelle moyenne. Les résultats indiquent une température probable de l'ordre de $T_a=11,8^\circ\text{C}$ sur la base des caractères foliaires (WILF, 1997). Le climat et la végétation du NW de la République Fédérale d'Allemagne, en particulier du bassin rhénan inférieur, y compris le site de Rott, ont également fait l'objet de récentes recherches par les auteurs de la méthode dite "coexistence approach" (voir section 3.3.). Les résultats suggèrent une valeur de $T_a=16,5-20^\circ\text{C}$ et $T_{\text{max}}=26-28^\circ\text{C}$, soit un climat relativement chaud. Un récent examen critique des diverses méthodes utilisées (physionomiques,

CLAMP, co-existence) a montré qu'elles n'étaient ni comparables, ni toujours fiables. KOWALSKI & DILCHER (2003) ayant procédé à une évaluation comparative des résultats obtenus précédemment, proposent un ajustement à apporter aux estimations ce qui conduit à une valeur de $T_p=14,3^{\circ}\text{C}$.

La paléoflore de Rott marque le début d'un remaniement important dans le couvert végétal de l'Europe centrale qui évolue vers une physionomie de type Néogène, comprenant déjà beaucoup d'espèces ayant joué un rôle plus important dès le Miocène moyen.

L'état de conservation des fossiles est en général très satisfaisant et permet d'observer les ommatidies, la nervation et les microtriches des ailes ainsi que le détail de la pilosité. Comme la grande majorité des insectes de l'Oligocène, les Syrphes de Rott ont tous été attribués à des genres actuels. Parmi les 12 taxons nommés, trois sont assignés au niveau générique seulement. STATZ (1940) mentionne en outre une trentaine de pupes qu'il cite comme "*Eristalis*" sp. sur la base de vestiges des crochets mandibulaires et du squelette céphalo-pharyngien larvaire. Parmi les taxons connus, 3 furent décrits au 19^e siècle par VON HEYDEN (1870), tandis que les autres sont le fruit de fouilles menées pendant plus de vingt ans par STATZ (1940). Par suite de l'interruption des contacts entre l'Europe et l'Amérique du Nord de 1940 à 1945, HULL (1945) n'a vraisemblablement pas eu connaissance des recherches menées à Rott et du travail de STATZ (1940) auquel il n'est donc pas fait référence dans sa révision.

L'examen des descriptions suggère quelques commentaires. Le premier Syrphé nommé du site est *Helophilus ? primarius* GERMAR (1837) (localité-type "Bonn"). Ce taxon n'étant pas identifiable ni par la description ni par les illustrations et le type n'ayant pas été localisé, il fut exclu de la famille des Syrphidae par HULL (1945) et considéré comme *incertae sedis*, statut récemment confirmé par KOTTHOFF & SCHMID (2005). Une espèce est décrite par STATZ (1940) sous le nom de *Chilosia (=Cheilosia) picata*. Il s'agit d'un ♂, au tégument entièrement noir dont la diagnose repose en majeure partie sur les caractères de la nervation. Cette dernière ne s'écarte pas du tracé habituel des *Cheilosia*, à l'exception des nervures transverses apicale et sub-apicale qui sont coudées et arquées (STATZ, 1940, pl.XXI, fig.27). Par ailleurs, l'auteur

précise que l'abdomen a "fünf Segmente" ce qui, selon les conceptions actuelles, classe l'espèce parmi les Syrphinae.

Un spécimen est attribué à *Tropidia* sur la base d'une seule aile: si la comparaison de l'illustration (pl.XXVI, fig.78) avec les espèces actuelles du genre ne contredit pas cette identification, elle ne permet cependant pas de conclure formellement à sa validité. L'une des particularités invoquées, la présence de soies le long de la nervure costale, ne constitue d'ailleurs pas un caractère exclusif du genre *Tropidia* mais se retrouve chez de nombreux autres taxons. Notons encore que STATZ (1940) a décrit *Epistrophe kastenholzi* de Rott, en mentionnant dans la diagnose "Augen behaart", ce qui justifierait peut-être son transfert dans un genre différent (*Dasysyrphus*, *Betasyrphus* ?). Parmi les autres taxons décrits par STATZ (1940) figurent trois spécimens attribués à des genres actuels facilement reconnaissables. Les diagnoses de *Myolepta*, *Spilomyia* et *Temnostoma* présentent les caractères, principalement alaires, des formes modernes.

4.2.5. Radoboj

Le site de Radoboj, en Croatie, faisait partie du bassin de Styrie (Paratethys centrale) et les principales couches fossilifères ont été mises à jour aux environs de Zagreb. Il s'agit de roches argileuses, accompagnées de marnes schisteuses qui ont révélé une riche flore et une faune composée d'insectes et de nombreux organismes d'origine marine. La datation repose sur la présence d'une faune mammalienne de *Hyotherium* dont l'âge se situe, dans la partie croate du bassin, au Serravalien.

La flore fut considérée comme tropicale à subtropicale, notamment par la présence de palmiers, mais d'après les données récentes de la paléobotanique, il est probable qu'elle se composait de forêts à feuilles caduques mêlées à une laurisylve peu importante. L'essence dominante était *Fagus* sp. mais *Liquidambar* sp. et des Taxodiaceae étaient également présents ainsi qu'une riche végétation des bas-marais (MAI, 1995). Vers la fin du Badenien (MN 7+8), daté dans le domaine de la Paratethys centrale de ~ 13 Ma (STEINIGER & WESSELY, 2000), une mutation floristique se dessina, suite au refroidissement du climat et les éléments tempérés assumèrent un rôle dominant. D'après PANTIC (1992) la communauté fossile se serait

formée lors d'une phase à climat humide, sur une île de la Paratethys à relief peu élevé.

Trois Syrphidae fossiles ont été découverts dans le site de Radoboj, tous décrits par HEER (1849) dans le genre *Syrphus*. Dans une contribution à la faune des insectes fossiles de Hongrie, PONGRÁCZ (1928) examina deux spécimens déposés respectivement au British Museum (Natural History) à Londres et au Geologischen Bundesanstalt à Vienne qu'il attribua à *S. haidingeri* HEER et à *S. infumatus* HEER. En ce qui concerne le taxon *S. infumatus*, il fut transféré au genre *Platycheirus* sur la base d'une forte ressemblance supposée avec les représentants néarctiques actuels, en particulier les caractères alaires. La comparaison de la fig.53 (PONGRÁCZ, 1928) avec le dessin original de HEER (1849, pl.XVII, fig.14) montre toutefois des divergences considérables. Il paraît donc que la similitude avec *Platycheirus* est pour le moins douteuse et ne mérite pas d'être prise en considération. Cette conclusion s'applique aux quatre taxons (3 de Radoboj et 1 de Oeningen) transférés par PONGRÁCZ (1928) à *Platycheirus*. Il faut encore signaler *S. freyeri* Heer dont l'écusson est qualifié de noir brillant dans la diagnose originale ce qui exclut le genre *Syrphus*. La description fait d'ailleurs référence aux espèces *Melanostoma scalare* et *Platycheirus sexnotatus* (= *scutatus*) qui font partie actuellement des Melanostomatini. Pour autant que le matériel original soit encore existant, un réexamen devrait permettre de clarifier la situation.

4.2.6. Ambre de la Baltique

L'ambre de la Baltique, connu depuis le Néolithique, s'est répandu très tôt dans toute l'Europe, par les circuits commerciaux qui se sont mis en place depuis plusieurs millénaires. A l'origine, son utilisation couvrait la fabrication d'objets décoratifs et la bijouterie. Ce n'est que par la suite que l'intérêt scientifique des inclusions dans la résine fut reconnu et de nombreuses collections ont été constituées. A l'Eocène moyen, sous un climat chaud et humide, le nord de l'Europe était couvert de forêts de montagne constituées d'une végétation très riche, en majeure partie tropicale et subtropicale mais comprenant également de nombreuses espèces caractéristiques d'un climat tempéré tel que nous le connaissons actuellement. Ces forêts devaient être inondées ou

parcourues par un réseau dense de cours d'eau, sinon la résine tombant des arbres producteurs aurait été oxydée et décomposée. L'ambre se dégrade en effet au contact de l'air et ne se conserve que dans un milieu anoxique. Les gouttes et blocs d'ambre furent transportés par les fleuves jusqu'à un bras de mer occupant le sillon Baltique depuis la mer du Nord actuelle pour finir en Ukraine. Les inondations les déposaient dans les deltas. La plus importante couche était celle du Samland (Russie) dans l'ancienne Prusse orientale (environs de Kaliningrad). Ces sédiments, désignés par "Blaue Erde" (par référence à leur teinte) sont les plus riches en pépites de résine.

La localisation géographique précise des régions productrices aussi bien que la datation de l'ambre posent des problèmes non encore résolus. En ce qui concerne les forêts où poussait l'espèce (ou les espèces) dont la résine a englué les insectes et autres organismes fossiles, il n'est pas possible de situer leur position paléogéographique, sinon de façon très générale. Tous les auteurs modernes se sont accordés à désigner comme source majeure le bouclier scandinave. Les nombreux remaniements dont ont fait l'objet les échantillons individuels et le fait que l'identité de l'essence végétale ayant produit la résine demeure incertaine, rendent illusoire toute tentative de retenir une région précise qui, de surcroît, n'est pas forcément unique. Tout au plus peut-on affirmer que dans la majorité des cas, l'âge réel des inclusions est plus grand que celui des sédiments où il est découvert. En ce qui concerne la datation, plusieurs hypothèses ont été avancées. La période totale du dépôt de l'ambre a été estimée de 55-35 Ma (LARSSON, 1978; SCHLEE & GLÖCKNER, 1978). WEITSCHAT & WICHARD (1998) estiment la durée de formation à 10 Ma. Une étude récente de datation radiométrique K-Ar lui attribue un âge de 44,1 Ma (RITZKOWSKI, 1997).

La flore des forêts de la Baltique a reçu l'attention de nombreux botanistes qui ont révisé ± 150 des espèces décrites. Il ressort de ces études que près d'un quart des taxons a actuellement une répartition tropicale tandis que le solde était formé de forêts de feuillus parmi lesquels l'on reconnaît principalement des Hêtraies-Chênaies mais qui comportaient aussi de nombreux palmiers. Deux hypothèses pour expliquer la présence d'éléments tempérés dans un milieu subtropical ont été avancées: (1) la

majorité de la faune et de la flore suggérant des conditions subtropicales, les éléments tempérés auraient été confinés à des territoires situés aux altitudes les plus élevées; (2) au cours de la longue période de la formation des résines fossiles, une péjoration du climat aurait entraîné une succession d'inclusions, partant d'éléments subtropicaux pour aboutir à des dépôts d'origine tempérée (LARSSON, 1978; POINAR, 1993).

La nature de la source botanique qui a produit les énormes quantités de résine qui est à l'origine de l'ambre de la Baltique a fait l'objet de nombreuses controverses. L'hypothèse actuellement la plus probable semble favoriser une essence semblable soit à *Agathis* (Araucariaceae), soit à *Pseudolarix* (Pinaceae) mais les arguments avancés ne permettent pas de conclure définitivement (LANGENHEIM, 2003).

Les Syrphidae connus de l'ambre sont au nombre de 37 espèces, répartis en 19 genres. Dans la suite, nous présenterons quelques commentaires, non exhaustifs, inspirés de l'analyse des descriptions des taxons individuels. HULL (1945) a décrit 25 nouvelles espèces de l'ambre de la Baltique, basées en majeure partie sur l'examen des collections du Geologisch-Paläontologisches Institut und Bernstein-sammlung der Albertus-Universität zu Königsberg (actuellement Kaliningrad). Parmi ces taxons figure une espèce de Vollucellini, attribuée à un nouveau genre *Ptilocephala* (= *Praeptilocephala* n.n.). La lecture attentive de la description révèle la présence d'un nombre important de caractères considérés comme diagnostiques de *Graptomyza*. Parmi ces derniers on retiendra en premier lieu le scutellum pourvu d'une dépression ovale, garnie de macrochètes. Par ailleurs, le profil de la tête (HULL, 1945, pl.6, fig.31) évoque *Graptomyza*, et peut être comparé à celui de *G. pallidnota* WHITTINGTON (1992, fig.16). Enfin, la présence de macrochètes notopleurales ainsi que sur la marge postérieure du scutellum correspondent également aux particularités de *Graptomyza*. Pour autant que le matériel n'ait pas été détruit pendant la deuxième guerre mondiale, un nouvel examen du fossile permettrait sans doute d'apporter des précisions.

Deux *Myolepta* avaient été décrits pendant la première moitié du 20^e siècle, *M. luhei* COCKERELL, 1910 et *M. elisabethae* STATZ, 1940. HULL (1945) y ajouta quatre espèces ainsi que deux genres monotypiques considérés comme très voisins: *Sericolepta* et *Arctolepta*.

Ces deux derniers furent cités par EVENHUIS (1994) comme sous-genres de *Myolepta*. Les diagnoses des deux nouveaux genres contiennent certains caractères appartenant aux *Myolepta* actuelles: (1) face de la ♀ concave, sans calus facial, (2) fémurs épaissis et munis de dentelures sur la face ventrale, principalement vers l'apex, (3) longueur du premier flagellomère égal ou légèrement supérieur à sa largeur. Malgré ces concordances, on note également des points où *Sericolepta* et *Arctolepta* se différencient entre eux et par rapport aux genres actuels. Ainsi, le premier taxon aurait le premier flagellomère orbiculaire avec l'arista pubescent, le scutellum et les calus post-alaires munis de nombreuses soies raides sur la marge postérieure et les ailes plus courtes que l'abdomen. Quant à *Arctolepta* le premier flagellomère est plus long que large, le scutellum muni que de quelques rares cils et les ailes très longues, dépassant nettement l'abdomen et enfin la nervure transverse apicale est très sinueuse. Les figures de HULL (1945) montrent que chez les deux genres qu'il décrit, les nervures transverses subapicale et apicale ont un rameau nettement marqué, contrairement aux taxons modernes. Dans la description du groupe des *Myolepta*, aucune allusion n'est faite aux cils sur la nervure radiale (jusqu'à sa bifurcation) ni à la pilosité éventuelle de la face. Ces quelques remarques nous incitent à considérer les genres *Arctolepta* et *Sericolepta* comme fondés. Le recours à la catégorie nomenclaturale du sous-genre, bien que prévue par le Code, pose souvent de sérieux problèmes en néontologie par suite des insuffisances de la taxonomie. Pour autant que l'on en reconnaisse l'utilité, leur extension au domaine paléontologique nous semble cependant pour le moins prématurée pour des groupes comme les Syrphidae, où le nombre de fossiles est fort réduit et l'appréciation du degré de variation des morpho-espèces demeure encore hors de portée. On notera encore que *Sericolepta maculata* HULL, 1945 fut considérée comme appartenant aux Xylotini par HIPPA (1978). Cet auteur suggère la même affiliation pour *Myolepta andreii* HULL, 1945 basée sur la forme de la tête et la nervation.

Dans sa révision, HULL (1945) décrit encore 6 nouveaux genres dont 5 sont inclus avec les Cheilosinae, le sixième étant attribué aux Eumerinae. Les diagnoses et les illustrations qui les accompagnent, suggèrent quelques commentaires. Le genre *Pseudopipiza*, cité d'abord comme sous-genre mais défini dans le texte

comme genre à part entière comprend deux espèces: le type, *P. antiqua* HULL, montrant les caractères essentiels du genre *Pipiza* de la faune moderne et l'espèce *P. europa* HULL, divergente par plusieurs particularités. L'illustration de l'aile donnée par HULL (1945, pl.13, fig.121) montre notamment que chez cette dernière l'angle entre la transverse apicale et R_{4+5} est pratiquement droit ce qui rappelle le genre *Pipizella*. La face de *antiqua* est densément couverte de pilosité argentée, comme les espèces modernes *Pipiza signata* MEIGEN, 1822 et *P. noctiluca* (L., 1758) mais le profil de la tête est très différent, en particulier par la saillie de la partie inférieure de la face et de l'épistome. L'ensemble contraste avec *P. europa* où la pilosité de la face est clairsemée et l'épistome n'est pas saillant. On ne peut pas exclure, par ailleurs, que le taxon décrit comme *P. antiqua* soit voisin des *Trichopsomyia* actuels, mais le caractère diagnostique, soit la pilosité du pro-anepisternum, n'a pas été pris en considération, pour autant qu'il soit accessible à l'observation.

Le genre *Palaeopipiza* est classé par HULL (1945) parmi les Eumerinae pour les raisons suivantes: (1) vu de profil, les antennes sont implantées au milieu de la tête, (2) la face, concave est ornée d'une pilosité blanche clairsemée, (3) le premier flagellomère est plus ou moins quadratique, et (4) la nervation est jugée similaire. L'illustration de l'aile de *Palaeopipiza xenos* HULL, 1945, ne montre cependant aucune ressemblance avec les Eumerini modernes, en particulier le tracé caractéristique de la médiane transverse apicale: cette dernière rejoint R_{4+5} sous un angle aigu, exactement comme chez *Pipiza* et n'est pas coudée.

Parmi les six genres auxquels il a été fait référence plus haut, quatre ont été rattachés au groupe comprenant les *Neoascia* et les *Sphegina* (Chrysogasterini) de la faune actuelle. HULL (1945) décrit les taxons *Palaeoascia*, *Palaeosphegina*, *Pseudosphegina* et *Spheginascia*, tous attribués aux Cheilosiniinae. Les deux premiers genres furent jugés très voisins, tous deux étant pourvus de macrochètes ("very strong bristles") sur la marge du scutellum et garnis d'une rangée d'épines sur sa face inférieure du fémur postérieur. Les $\sigma\sigma$ de tous les genres sont holoptiques, à l'exception de *Pseudosphegina* qui est légèrement dichoptique mais présente les autres caractéristiques mentionnées ci-dessus. HULL (1945) a pu étudier un important matériel des taxons *Palaeoascia* et

Palaeosphegina, comprenant près de 100 individus. En ce qui concerne le deuxième genre, l'auteur insista tout particulièrement sur son instabilité phénotypique, en particulier à propos de l'espèce *Palaeosphegina elegantula* MEUNIER, 1904 dont il avait étudié de nombreux spécimens σ et φ . La variation est perçue principalement dans le profil du scutellum et la nervation de l'aile. On notera encore que parmi les quatre genres faisant partie du groupe, tous ont la face tuberculée chez le σ . Malgré les ressemblances avec le genre moderne *Sphegina* (aile, abdomen, patte), HULL (1945) rejeta cependant toute filiation entre le genre fossile et l'actuel sur la base du seul holoptisme de *Palaeosphegina*. Si l'on s'en tient aux caractères structurels, la présence de macrochètes sur le scutellum éloigne les quatre formes de la Baltique du genre actuel *Neoascia*. La conclusion qui s'impose est que les descriptions ne sont pas suffisamment détaillées pour permettre une comparaison valable des quatre genres proposés. Au point de vue de la biodiversité, on soulignera que l'ambre de la Baltique a livré un nombre important d'exemplaires de quelques taxons: *Palaeoascia* (2), *Palaeosphegina* (1) et *Spheginascia* (1) totalisent 116 spécimens (σ et φ). Compte tenu du paléoenvironnement présumé des forêts où les insectes furent englués dans la résine, l'abondance de ces genres est parfaitement crédible. Il s'agissait d'espèces de petite taille, mesurant 3,5–8 mm (HULL, 1945) ce qui correspond à la taille des *Sphegina* (4–8 mm) et des *Neoascia* (3,5–6 mm) actuelles (THOMPSON & TORP PEDERSEN, 1986; VERLINDEN, 1994). Par ailleurs, les larves des espèces modernes de *Sphegina* se développent dans les coulées de sève et sous l'écorce imprégnée d'eau de diverses essences forestières (HARTLEY, 1961; ROTHERAY, 1993; SPEIGHT *et al.*, 2001, 2006), micro-habitats qui devaient être abondamment représentés dans les forêts de l'ambre de la Baltique. Il n'est donc pas exclu que les descendants de ces clades de l'Eocène aient pu appartenir au groupe-cime des Spheginina actuels.

Le genre *Megaxylota*, décrit par HULL (1945), fut placé par son auteur parmi les Xylotinae. La plupart des caractères diagnostiques qui lui furent attribués correspondent, ou sont en effet voisins de ceux des Xylotini, mais HIPPA (1978) a fait remarquer que d'après la description originale et les illustrations jointes, la

conformation du fémur postérieur et le tracé particulier de la nervure R_{2+3} ne justifient pas l'inclusion de *Megaxylota* parmi cette tribu.

5. Résultats

5.1. Remarques préliminaires

Les restes des Syrphes mis à jour dans les couches sédimentaires fossilisées permettent dans la grande majorité des cas de reconnaître les caractères diagnostiques de la nervation pour une attribution correcte au niveau de la famille. Pour la distinction entre les sous-familles, l'observation de la pilosité (ou son absence) du postpronotum, ainsi que le recouvrement plus ou moins important des calus huméraux par la partie postérieure de la tête est souvent plus incertaine. En ce qui concerne les $\sigma\sigma$, le nombre de tergites visibles constitue un caractère généralement fiable qui mérite d'être corroboré par d'autres traits, tel le tracé des nervures. Quant à l'identification des tribus actuellement reconnues, elle s'appuie en majeure partie sur la nervation, sur des caractéristiques de la tête, notamment la conformation des antennes et le profil de la face et sur des modifications structurelles de certaines parties du corps (pattes, abdomen). L'observation et l'appréciation des traits significatifs correspondants seront conditionnées principalement par l'intégrité et l'état de préservation de l'échantillon ainsi qu'en fonction de sa position par rapport au substratum. Les inclusions dans l'ambre autorisent bien entendu une analyse beaucoup plus fine des particularités morphologiques déterminantes pour l'identification.

Il faut souligner aussi que les larves et les pupes fossiles de Syrphidae demeurent pratiquement inconnues. Dans une note sur les microfossiles des schistes pyrobitumineux de Green River, BRADLEY (1931) nota l'abondance de larves de cinq familles de Diptères dont les Syrphes. Il ne donna cependant aucune indication sur leur identité probable, se contentant d'observer que "the larvae of this family live in putrefying vegetable matter" (ce qui n'est valable que pour les groupes phytosaprophages et constitue donc une généralisation inexacte). STATZ (1940) mentionna la présence de 30 nymphes attribuées à "*Eristalis*" sp. dans les lignites de Rott en précisant que les restes des crochets mandibulaires et du squelette céphalopharyngien demeuraient visibles. Plus

tard, une larve de *Microdon* fut encore signalée, sans précisions, de l'ambre de la Baltique (WEIDNER, 1952).

Toutes les descriptions des Syrphidae fossiles sont antérieures à l'introduction de l'approche phylogénétique moderne, basée sur la méthodologie cladistique. Par le passé, les taxons étaient définis de façon exclusivement typologique et l'attribution d'un spécimen fossile résultait, la plupart du temps, d'une ressemblance générale, évaluée par l'auteur à partir des genres et les espèces qui lui étaient familiers. Nous avons déjà fait référence aux imprécisions pouvant entâcher les descriptions faites par les paléontologistes non spécialistes de la taxonomie du groupe étudié. Il est difficile, sinon impossible de comparer de façon satisfaisante les descriptions de beaucoup de Syrphes découverts dans les gisements fossilifères, avec les représentants de la faune actuelle. Généralement, on constate que, même pour les échantillons bien conservés, les auteurs anciens se sont contentés de descriptions passe-partout, ne mettant que rarement en évidence les traits considérés actuellement comme diagnostiques pour le genre ou la tribu. La majorité des fossiles, à l'exception des inclusions dans l'ambre, ne permettent d'ailleurs d'observer qu'un nombre restreint de caractères morphologiques, variable d'après l'état de conservation de l'échantillon. Les structures internes, comme les genitalia, demeurent en principe toujours inaccessibles.

Le recours à la catégorie taxonomique de l'espèce pour l'analyse des faunes fossiles est, de façon générale, limité par plusieurs considérations:

(1) Les échantillons sont répartis de façon aléatoire dans l'espace et dans le temps et ne permettent que rarement de se faire une idée, même approximative, de la biodiversité du groupe étudié et de son évolution dans le temps. Parmi les 19 sites fossilifères dont sont connus des Syrphidae identifiés au niveau du genre, 11 ne contiennent qu'un ou deux taxons spécifiques (tabl. 2).

(2) L'immense majorité des échantillons mis à jour, ne comportent que quelques individus attribuables à une même espèce: pour les Syrphidae, leur nombre varie de 1 à 3 pour 90 des 95 espèces recensées, les exceptions étant *Palaeoascia atrata* (8 spécimens), *P. uniappendiculata* (51), *Palaeospegina elegantula* (37), *Speginascia biappendiculata*

(20) et *Syrphus willistoni* (14). On notera que sauf pour ce dernier taxon, provenant de Florissant, il s'agit d'inclusions dans l'ambre de la Baltique.

(3) Les traits préservés ne permettent pas toujours d'intégrer les chronoespèces fossiles de façon satisfaisante parmi les taxons existants, surtout si les caractères diagnostiques de ces derniers sont cryptiques ou, à plus forte raison, concernent des structures internes comme les genitalia, qui ne sont conservés et visibles que chez de rares spécimens inclus dans des résines fossiles. Malgré le nombre de Syrphes décrits de l'ambre de la Baltique, soit 40% des espèces connues, aucune étude n'a encore été consacrée aux genitalia contrairement à d'autres familles, comme les Sciaridae et les Ceratopogonidae.

(4) Aucune des espèces de Syrphes fossiles citées dans la littérature, n'a été mentionnée d'un site autre que le gisement originel. Deux facteurs principaux peuvent expliquer cette unicité géographique et temporelle des échantillons: (1) le caractère partiel et souvent déformé des empreintes d'insectes fossiles limite la reconnaissance des similitudes diagnostiques avec des taxons déjà connus, rendant leur identification comparative difficile, (2) la durée de vie d'une espèce est réduite à l'échelle géologique; comme les intervalles de temps séparant les principaux gisements fossilifères où des Syrphes ont été identifiés sont en général nettement supérieurs à cette longévité, le renouvellement progressif du pool des espèces par extinction et par anagénèse empêchera logiquement la pérennité diachronique des taxons.

La dynamique des milieux terrestres, a contribué à conditionner le taux de renouvellement des taxons, avec comme corollaire une durée de vie inégale des espèces, mais toujours courte à l'échelle géologique. L'estimation des durées de vie varie d'après les auteurs et les groupes taxonomiques considérés. Pour les insectes, les taux de renouvellement spécifiques cités dans la littérature sont évalués 1 à 2 Ma (STANLEY, 1979), >2 Ma (STANLEY, 1985) et 5 Ma (MÜLLER-MOTZFELD, 1984), pouvant même atteindre jusqu'à 7 Ma (KRZEMIŃSKA & KRZEMIŃSKI, 1992). La durée moyenne de vie des espèces est, selon toute vraisemblance, variable d'après le groupe systématique dont elles font partie.

Notons qu'en remontant la hiérarchie taxonomique on constate que chez les insectes

les catégories du niveau famille présentent des taux de renouvellement très faibles tout au long du Cénozoïque. Plus de 80% des familles d'insectes vivants sont connues comme fossiles au Crétacé moyen. En outre, vers le milieu du Tertiaire, près de 60% des genres peuplant les régions du monde actuel étaient présents ainsi que plusieurs espèces morphologiquement très voisines des formes contemporaines (CARPENTER & BURNHAM, 1985).

Tableau 4. Extrait de la révision de HULL (1949) montrant la ventilation des 72 espèces reconnues par cet auteur parmi les sous-familles (actuellement tribus) aux grandes Epoques du Tertiaire (Eocène, Oligocène, Miocène). Il n'est pas évident de déduire ce chiffre de la monographie de HULL (1945) où, outre la description de quatre "variétés", plusieurs taxons étaient considérés comme *incertae sedis*.

	Syrphinae	Chrysotoxinae ¹	Cheilosinae	Eumerinae	Eristalinae	Volucellinae	Xylotinae ²	Total
EOC	4		2		2		1	9
OLI	3		30	2	3	1	1	40
MIO	12	1	9		1			23
Total	19	1	41	2	6	1	2	72
Notes	¹ Actuellement inclus dans la tribu des Syrphini ² Souvent inclus dans les Eristalini (=Milesiini)							

5.2. Composition et structure de la faune fossile

Dans sa révision mondiale de la famille, HULL (1949) a présenté un tableau des Syrphidae fossiles dont nous reproduisons un extrait (tabl. 4). Les 72 espèces mentionnées par l'auteur étaient réparties dans 7 sous-familles (actuellement considérées comme tribus) parmi lesquelles les Cheilosinae et les Syrphinae détenaient 85% des taxons. Curieusement, la sous-famille des Microdontinae ne figure pas dans le tableau dès lors que HULL (1945) eut reconnu la validité de l'unique spécimen fossile mentionné d'Aix-en-Provence. On notera la faible proportion des espèces datées de l'Eocène et la prédominance de celles provenant de l'Oligocène. Les modifications apportées à l'échelle chronostratigraphique depuis la publication du travail de HULL (1949) et la précision accrue des méthodes actuelles de datation conduisent à une nouvelle interprétation

Tableau 5. Ventilation des 95 taxons nommés par sous-famille et par époque d'après les données de la présente étude. Le tableau comprend toutes les espèces décrites, sauf les taxons explicitement exclus de la famille par HULL (1945). La répartition des taxons parmi les différentes tribus sera sans doute sujette à ajustements en fonction de révisions ultérieures du matériel.

	SYR	PIP	MEL	CHE	CHR	EUM	ERI	MIL	VOL	MIC	Total
EOC	12	3	1	15	22	2	1	5	2		63
OLI	1		1	4			3	1		1	11
MIO	6	1	4	1	1	1	3	3	1		21
Total	19	4	6	20	23	3	7	9	3	1	95

des témoins fossiles décrits jusqu'à présent. Le tableau 5 résume la distribution, par époque géologique, du nombre d'espèces dans chacune des trois sous-familles auxquelles des Syrphes fossiles ont été attribués, après actualisation des données relatives aux gisements fossilifères. Une première comparaison rapide avec le relevé de HULL (1949) fait apparaître une différence fondamentale dans la répartition des taxons fossiles dans le temps. Ce remaniement important est motivé surtout par un élément historique. Les progrès accomplis depuis cinquante ans ont profondément modifié notre approche du passé et des témoins qu'il nous a laissés. De nouvelles techniques d'analyse ainsi que les résultats des campagnes de forages du DSDP (Deep Sea Drilling Project, 1968-1974) et du ODP (Ocean Drilling Project, 1985-2003) ont grandement contribué à l'intégration de l'échelle chronostratigraphique et la paléobiochronologie, principalement par le recours aux isotopes stables de l'oxygène et du carbone (SHACKLETON, 1986; WEST *et al.*, 2006).

Ces remarques concernent les espèces de Syrphidae fossiles reconnues dans les archives paléontologiques étudiées à ce jour. A l'échelle géologique, ce niveau de la hiérarchie taxonomique a cependant une durée très éphémère et nous avons du reste déjà souligné qu'aucune espèce n'a été retrouvée en dehors de son gisement d'origine. L'étude des organismes fossiles de l'Eon Phanérozoïque menée à partir de bases de données parfois importantes a montré une corrélation globalement significative entre la diversité spécifique et celle de rang supérieur (SEPKOSKI *et al.*, 1981; FOOTE, 1996; LEE, 1997). Cette relation semble s'appliquer également à la faune et à la flore néontologique (WILLIAMS & GASTON, 1994; ANDERSEN, 1995; BALMFORD *et al.*, 1996; LA FERLA *et al.*, 2002). Ces résultats justifient l'utilisation d'unités taxonomiques inclusives lorsque les effectifs des

éléments de base sont insuffisants, tant qualitativement que quantitativement. La plupart des recherches menées jusqu'à présent en paléobiologie et en paléoécologie se sont ainsi concentrées sur les niveaux genre et famille (RAUP, 1979; SEPKOSKI *et al.*, 1981; RAUP & SEPKOSKI, 1986; FARA, 2000). Elles ont apporté un nouvel éclairage sur la mesure de la biodiversité au cours des âges, les perspectives évolutives des fossiles et la compréhension des mécanismes de la diagénèse. Le recours aux taxons de rang supérieur pour l'étude des taux de diversification des archives paléontologiques ne leur accorde cependant pas nécessairement une notion ontologique. Ils ne seront utilisés qu'en qualité de substituts, permettant de pallier en partie aux lacunes dans l'échantillonnage des espèces fossiles.

Le tableau 6 reprend, pour chacune des trois sous-familles des Syrphidae, le nombre de genres dénombrés dans les sites fossilifères aux époques Eocène, Oligocène et Miocène. A titre indicatif, nous y avons fait figurer les chiffres correspondants relatifs à la période actuelle, tels que nous les avons établis dans le cadre de cette étude. Pour tous les taxons pérennes ayant des descendants dans la faune moderne, nous avons admis le principe de continuité: ils sont donc inclus dans le décompte de chacune des époques postérieures à leur première apparition.

Tableau 6. Répartition des genres fossiles répertoriés dans les trois sous-familles, d'après les Epoque. La dernière ligne correspond au nombre approximatif des genres actuels obtenu par l'intégration des inventaires récents.

Epoques	SYR	ERI	MIC	Total
EOC	7	23	-	30
OLI	5	11	1	17
MIO	6	14	1	21
Actuelle	55	135	18	208

L'examen de la composition et des caractéristiques de la faune mise à jour dans les archives paléontologiques, permet de formuler quelques réflexions:

(1) le premier étage de l'Eocène ayant livré des Syrphes fossiles nommés, est le Lutétien qui compte des représentants de 8 tribus, où les Cheilosini et les Chrysogasterini dominent avec 28 espèces dans 8 genres. La concentration des archives fossiles au Lutétien, soit un total de 42 espèces dans 22 genres, est due principalement aux inclusions dans l'ambre de la Baltique. Cette circonstance, favorable à l'intégrité et à la qualité de la conservation des échantillons, permet d'accorder une fiabilité accrue aux identifications surtout lorsqu'il s'agit de descriptions plus anciennes qui sont au nombre d'une dizaine et remontent au début du 20^e siècle. La faune de l'Eocène a laissé des traces jusqu'à l'époque actuelle, treize genres ayant survécu depuis lors (voir tabl. 3). Le statut des genres encore présents à l'heure actuelle, nécessitera vraisemblablement quelques ajustements taxonomiques à l'occasion de la révision des collections historiques encore existantes et du matériel dormant, jamais étudié.

(2) la présence de 80% de l'ensemble des dix tribus dénombrées comme fossiles à 20 Ma après la limite K/T sous-tend l'hypothèse que l'origine de la famille des Syrphidae remonte au moins à la fin du Crétacé, ce que confirme l'unique fossile signalé d'Ugolyak (Taimyr) (ZHERIKIN & ESKOV, 1999). Elle corrobore par ailleurs la présomption que les extinctions ayant fait suite à l'événement K/T n'ont probablement pas eu d'impact majeur sur les Syrphes qui, comme d'autres insectes, ont mieux résisté aux bouleversements biotiques, notamment à la réduction présumée majeure de la production primaire et la perturbation des biocénoses végétales (BUFFETAUT, 1984; JOHNSON & HICKEY, 1990; SHEEHAN *et al.*, 1996; NICHOLS & JOHNSON, 2008). Parmi les 19 genres dénombrés au Lutétien, 13 ont été attribués à des tribus dont les larves appartiennent à des guildes détritatives ou inféodées aux matières organiques en décomposition et donc moins sensibles au déclin de la mégaflore (SHEEHAN & HANSEN, 1986; WOLFE & UPCHURCH, 1987; LABANDEIRA *et al.*, 2002).

(3) les inclusions dans l'ambre de la Baltique, comprennent 37 espèces décrites en 19 genres dont 12 sont éteints. Parmi ces derniers, plusieurs taxons présentent une association de caractères

(génériques et/ou spécifiques) que l'on ne retrouve pas chez les représentants actuels des groupes les plus proches. Ainsi, le genre fossile *Palaeosphegina* est très voisin de *Sphegina*, dont il partage tous les traits essentiels à deux exceptions près: le ♂ est holoptique et la face est tuberculée dans les deux sexes. D'autres exemples pourraient être cités. Une révision de ces groupes apparemment atypiques, complétée par l'examen des nombreuses collections accumulées depuis un siècle et n'ayant jamais fait l'objet d'une étude, serait indispensable en vue d'analyser les implications taxonomiques et phylogénétiques des modifications constatées. Le statut des caractères pseudo-aberrants par rapport à ceux des formes actuelles est d'ailleurs un élément critique pour l'identification des groupes-cîmes et la prise en compte de fossiles dans les cladogrammes;

(4) sur un total de 63 espèces décrites de l'Eocène, 36 furent attribuées par leurs auteurs à des genres actuels. Cette proportion élevée est sans doute révélatrice de la propension des paléontologistes du 19^e et du début du 20^e siècle à intégrer les taxons fossiles nouvellement découverts parmi ceux qui leur étaient familiers et appartenaient à des groupes supra-spécifiques jugés bien caractérisés et facilement identifiables. Si pour certains genres, on ne peut pas exclure a priori une stabilité temporelle sur de longues périodes, il paraît néanmoins plausible qu'un réexamen des échantillons encore disponibles conduise à des attributions génériques différentes. Entre 1854 et 1960, quatorze espèces du genre *Syrphus* ont été nommées. A la suite de la révision de HULL (1945), trois de ces taxons (dont l'unique échantillon de l'ambre de la Baltique) ont été considérés comme *incertae sedis* par cet auteur. Parmi les 11 espèces de *Syrphus* fossiles actuellement reconnues, plusieurs groupes peuvent être distingués d'après le dessin de l'habitus. En ce qui concerne l'abdomen, certaines descriptions font état de taches isolées latérales sur les tergites (*willistoni*, *lithaphidis*, *freyeri*), tandis que d'autres mentionnent des bandes jaunes, interrompues ou non au milieu (*aphidopsidis*, *platychiralis*, *eocenicus*). Le profil de l'abdomen des divers taxons varie de élancé à trapu d'après les auteurs mais ces appréciations peuvent toutefois être le résultat de déformations pendant le processus taphonomique. Pour les autres taxons plurispécifiques, des remarques analogues peuvent être faites: ainsi les caractères

mentionnés dans les descriptions originales ne permettent pas de situer sans équivoque les 10 taxons attribués à *Cheilosia* ni les sept *Myolepta*. Selon les critères modernes, certains de ces taxons seraient donc probablement à affecter à des genres différents. Dès le milieu du 20^e siècle, HULL (1945) avait d'ailleurs clairement perçu ces difficultés d'identification et de classement des fossiles dont il avait fait la révision.

(5) En abordant cette synthèse, nous avons projeté de compléter l'examen de l'héritage des Syrphidae fossiles par une brève analyse quantitative des tendances du développement de la famille au cours du temps. La lecture critique des archives paléontologiques a cependant démontré que les conditions pour mener à terme un tel exercice n'étaient pas encore réunies. Bien que les Syrphes figurent parmi les trois familles des Brachycères disposant du plus grand nombre de taxons fossiles, l'échantillonnage est encore largement incomplet. D'autre part, sur un total de 86 espèces nommées, 82 furent décrites antérieurement à 1950, soit avant les travaux ayant abouti au cadre de référence taxonomique actuel de la famille. Enfin, depuis la monographie de HULL (1945) aucune révision, même partielle, ne nous est connue. L'examen des descriptions originales montre néanmoins que la grande majorité des taxons furent attribués correctement à la famille et leur classement parmi les trois sous-familles actuellement reconnues n'offre, à quelques exceptions près, pas de difficultés essentielles. Il ressort également de cette revue que sur un total de 39 genres, 25 sont monospécifiques tandis que 8 autres ne comprennent pas plus de 3 espèces. Les rectifications proposées par HIPPA (1978) et dans cette note, concernent en majeure partie des transferts potentiels limités au niveau des tribus et des genres. La lecture du tableau 6 montre que la répartition du nombre de genres parmi les deux principales sous-familles a très peu varié depuis l'Eocène. On relève seulement que la proportion des Syrphinae connus était plus faible au Lutétien. Cette disparité résulte principalement de la présence de la faune de l'ambre de la Baltique où les prédateurs étaient apparemment moins bien représentés. Une comparaison avec la répartition actuelle des sous-familles confirme les taux obtenus pour le passé, exception faite pour les Microdontinae dont la part a considérablement augmentée. Il faut toutefois relever que ces quelques commentaires sont fondés sur un échantillonnage fossile incontestablement insuffisant pour justifier des

conclusions définitives.

(6) Comme toutes les familles d'insectes actuels, les Syrphidae ont parcouru, depuis leur origine, une trajectoire évolutive conditionnée notamment par les scénarios diastrophiques et paléoclimatiques au cours du Cénozoïque. Ces événements ont eu un impact sur la structure et la distribution des biomes à la surface des continents qui ont conduit à un remodelage continu de la nature, de la répartition et de la fréquence des taxons. La biodiversité peut être mesurée de plusieurs façons, aucune d'entre elles n'ayant une prééminence absolue. Elle est taxonomique (richesse en espèces) ou écologique, mesurée notamment par le nombre de guildes trophiques ou par leurs effectifs. Afin d'éprouver la possibilité de mesurer la diversité écologique, nous avons effectué une comparaison entre les paléocommunautés de l'ambre de la Baltique et l'ensemble des gisements sédimentaires. A cet effet, chacun des genres a été doté d'un statut trophique pour ses larves. Cette attribution est basée sur l'analogie supposée avec les taxons actuels pour les 21 genres ayant survécu jusqu'à présent. Pour les genres éteints, nous avons évalué leur appartenance aux tribus pour juger de la guildes trophique appropriée. Seuls quelques taxons dont les affinités furent jugées par trop incertaines n'ont pas été pris en compte (*Archisyrphus*, *Archalia*, *Cacogaster*, *Liomyodia*, *Megaxylota*, *Praeptilocephala* et *Protochrysotoxum*). En ce qui concerne les espèces, leur nombre a été ajusté pour tenir compte des taxons considérés comme *incertae sedis* par HULL (1945) et des modifications taxonomiques suggérées par Hippa (1978) ainsi que dans la présente étude. Ces adaptations ont conduit à un effectif de 76 espèces dont 28 proviennent de l'ambre de la Baltique et 48 de gisements sédimentaires. Pour l'imputation aux guildes trophiques nous avons retenu les catégories suivantes: phytophages, prédateurs, détritivores et (sapro)-xylophages (ROTHERAY, 1993; SPEIGHT, 2006). Le nombre d'espèces dans chaque genre a ensuite été réparti entre les inclusions dans l'ambre de la Baltique et dans les empreintes des roches sédimentaires. Le tableau ainsi obtenu fut soumis au test du χ^2 ce qui a conduit à un taux global de $\alpha < 0,05$, montrant que les populations des forêts de la Baltique différaient statistiquement de celles des environnements probablement plus ouverts, ayant accumulés les sédiments d'origine lacustre ou fluviale. Pour préciser la contribution de

chacune des guildes, une partition du tableau croisé a été réalisée. Les résultats sont les suivants:

phytophages/détritivores	$\alpha=0,707$
phytophages/détritivores/ sapro-xylophages	$\alpha=0,548$
phytophages/détritivores/sapro-xylophages/ prédateurs	$\alpha=0,002$

On constate que seule la troisième partition est significative au seuil $<0,01$. Par contre, l'adjonction aux phytophages des détritivores et des sapro-xylophages suggère que, pour les Syrphes, il n'y a pas d'association entre ces guildes trophiques et les biocénoses concernées. Ces résultats semblent donc confirmer que les paléoenvironnements des dépôts fluvio-lacustres se distinguaient sans doute considérablement des forêts de l'ambre de la Baltique. Malgré le fait que les effectifs à la base de l'analyse soient relativement modestes et les conditions de piégeage et les processus taphonomiques étaient de nature différente dans les roches sédimentaires et dans les résines (MARTÍNEZ-DELCLÓS *et al.*, 2004), les enseignements de la comparaison nous paraissent néanmoins valables.

5.3. Courbes Lyelliennes

Le pourcentage Lyellien d'un assemblage fossile correspond à la proportion des taxons qui le composent, ayant survécu jusqu'à l'époque actuelle. Ce taux peut être représenté graphiquement en fonction de l'âge géologique des faunes considérées: le tracé des courbes illustre la décroissance du nombre de taxons modernes lorsque l'on remonte dans le temps. La méthode est fondée sur l'hypothèse que les échantillons pris en compte sont chacun statistiquement représentatifs de la composition faunique à l'époque où le gisement s'est formé. Les courbes obtenues à partir de plusieurs échantillons paléontologiques datés aussi précisément que possible par des méthodes indépendantes fournissent une estimation approchée de la longévité taxonomique des groupes étudiés et permettent d'évaluer la variation des taux d'extinction, soit entre taxons de groupes différents, soit régionalement. La demi-vie des groupes taxonomiques étudiés correspond à l'âge auquel la moitié exactement a survécu jusqu'à l'époque récente. La relation liant cette valeur et la longévité taxonomique a fait l'objet de nombreuses spéculations, résumées notamment

par GILLESPIE & RICKLEFS (1979), PEASE (1987) et LEVINTON & FARRIS (1987). Par rapport à la technique qui consiste à déterminer la durée de vie à partir des dates de première et de dernière apparition d'un taxon dans une série stratifiée, la méthode Lyellienne est souvent plus fiable et plus facile à appliquer (LABANDEIRA & SEPKOSKI, 1993). Pour les Syrphidae il s'agit de la seule approche possible, aucune donnée relative aux intervalles séparant l'apparition et l'extinction d'un taxon fossile quelconque n'étant disponible.

Les courbes Lyelliennes ont été utilisées pour l'étude de la durée de vie notamment des bivalves et des gastéropodes du Japon et de la Californie (STANLEY *et al.*, 1980; STANLEY, 1985) ainsi que des mammifères Pliopliocènes d'Europe (STANLEY, 1979). Comme l'âge de ces faunes ne remonte pas au-delà de 15 Ma et qu'une partie d'entre elles comprend des organismes marins dont la longévité est bien supérieure à celle des insectes, les taxons retenus étaient du niveau espèce. La fidélité des résultats obtenus au moyen des courbes Lyelliennes dépendra de toute évidence du nombre de faunes et de leurs effectifs. En ce qui concerne les Syrphidae, les données dont nous disposons sont assez modestes à cet égard. Nous avons néanmoins établi un graphique provisoire des pourcentages Lyelliens pour 8 faunes comprenant chacune de 4 à 19 genres. L'importance des intervalles de temps séparant les échantillons étudiés vis-à-vis du renouvellement spécifique rapide ($\sim 2\text{Ma}$), nous incite à utiliser les genres. Malgré l'information clairsemée qui lui sert de support, le pourcentage Lyellien reflète bien une variation régulière en fonction de l'âge des gisements. De 37% au Lutétien, la proportion des genres ayant survécu jusqu'à présent atteint 100% entre le Chattien et l'Aquitainien. Les rares Syrphidae fossiles connus provenant d'époques plus reculées (Eocène inférieur, Crétacé supérieur), n'ont pas encore été décrits et leur rareté ne permettrait de toutes façons pas de les prendre en considération pour préciser le tracé du graphique. Si une relation entre le pourcentage Lyellien et l'âge des faunes est évident, le nombre réduit des échantillons et de leurs effectifs n'autorisent cependant pas de conclusions précises relatives à la cette dynamique au cours du temps. L'hypothèse d'une relation linéaire ($r = -0,95$, soit $\alpha < 0,01$) ne permet pas d'extrapolation vers les tranches d'âge plus anciennes. Nous y avons donc

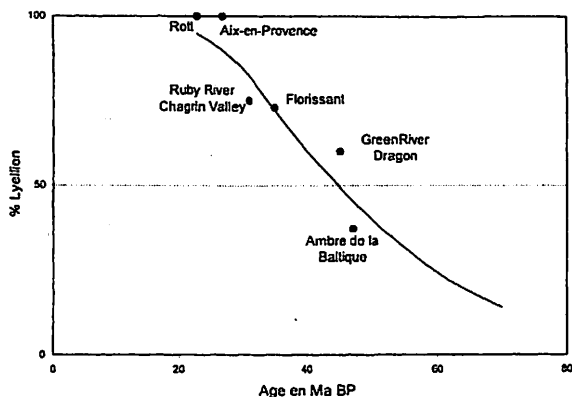


Figure 5. Courbe Lyellienne des genres pour les 8 sites les plus importants. Approximation logistique par algorithme de Marquart. La demi-vie est de ± 45 Ma.

substitué une approche logistique pour tenir compte de la décroissance probable de la pente dans les temps plus éloignés. L'ajustement a été obtenu par le maximum de vraisemblance, calculé par l'algorithme de Marquardt (fig. 5).

Les pourcentages Lyelliens peuvent encore contribuer à évaluer la longévité moyenne des taxons. Nous avons déjà rappelé la notion de demi-vie qui peut être représentée conventionnellement par T_{50} . La durée de vie correspondante sera notée $D=k.T_{50}$ où k est un facteur qui dépend du modèle retenu (PEASE, 1987). Si l'on admet que le taux d'extinction est constant et suit une distribution de Poisson, $k=1,44$ ce qui correspond à une durée de vie moyenne de l'ordre de ± 60 Ma pour les genres de la famille des Syrphidae.

5.4. Sériation

Les techniques de la sériation, connues de longue date en archéologie, sont utilisées en paléontologie pour ordonner les couches fossilifères dans une séquence temporelle basée sur les témoins du passé qui y sont présents. La mise en œuvre fait intervenir des méthodes numériques qui interprètent tout échantillon fossile d'un site donné comme une collection de taxons ayant vécu dans un certain biome et à la même époque. Chacun de ces trois éléments est, par essence, sujet à variation introduisant un terme d'erreur plus ou moins important. Ainsi, le nombre de taxons préservés ne correspond qu'à une part variable de la biodiversité réelle et la couverture spatiale et temporelle des échantillons est souvent aléatoire. La sériation est basée sur l'analyse d'une matrice présences/absences où les lignes et les colonnes correspondent aux taxons et aux sites. Un algorithme simple permet

Genres	TOR	SRV	BUR	CHT	RUP	PRB	LUT
Copestylum							
Helophilus							
Microdon							
Spilomyia							
Platycheirus							
Epistrophe							
Temnostoma							
Merodon							
Syrphus							
Eristalis							
Archisyrphus							
Rhingia							
Tropidia							
Myolepta							
Cheilosia							
Pipiza							
Archalia							
Cacogaster							
Sphegina							
Leucozonia							
Protochrysotoxum							
Orhonevra							
Asarkina							
Pseudosphegina							
Pseudopipiza							
Cheilosialepta							
Praeptilocephala							
Liomyodia							
Protoringia							
Palaeosphegina							
Megaxylota							
Spheginascia							
Eoxylota							
Volucella							
Xylotosyrphus							
Palaeoascia							
Palaeoeristalis							
Criorhina							
Palaeopipiza							

Figure 6. Sériation des 39 genres de Syrphidae fossiles.

L'application d'une contrainte stratigraphique a forcé les colonnes à respecter l'ordre chronologique des Etages. Le critère d'association obtenu par simulation de Monte Carlo est de $C=0,879$.

de grouper les présences le long de la diagonale de la matrice. Cette concentration est mesurée par un index dont la valeur est l'unité lorsque la sériation est parfaite. La technique a été appliquée à la matrice des données comprenant les présences/absences des 39 genres fossiles dans chacun des 7 étages géologiques où des Syrphes ont été reconnus. Nous avons fait usage de la contrainte stratigraphique ce qui revient à tenir compte de l'échelle géochronologique,

imposant ainsi à chacun des sites une séquence temporelle dans la matrice finale (BROWER & KILE, 1988; HAMMER *et al.*, 2001).

Le résultat de la sériation de la matrice est représenté sur la figure 6. Le critère mesurant la concentration des présences le long de la diagonale s'établit à 0,879. La position moyenne des présences dans les différents étages a été reportée sur un graphique en fonction de l'âge moyen de chacun d'eux (fig. 7). Malgré le nombre relativement réduit des Syrphes dans les résines et les dépôts sédimentaires, une corrélation paraît évidente. Toutefois, trop d'hiatus dans le registre fossile, relevés déjà par de nombreux paléontologistes, font souvent obstacle à une analyse d'ensemble précise des gradients biochronologiques.

Nous avons également comparé le résultat de la sériation avec les méthodes conventionnelles de l'analyse multivariée du tableau présences/absences, en particulier l'analyse en coordonnées principales (PCO). Le calcul a été fait sur une matrice de distances à partir de la métrique Gower. Le pourcentage d'inertie du premier axe principal est de 38,13% représentant la part de la variance totale prise en compte. La figure 8 représente la comparaison de la sériation avec le premier axe de l'analyse en coordonnées principales. Ce graphique montre une relation étroite entre les positions moyennes des étages extraites de la sériation et le premier axe principal: le coefficient de corrélation de Kendall est de $\tau=0.62$ ($p=0,05$). Quoique basé sur un nombre modique des données, cette correspondance indique que le même type de pattern des phénomènes paléobiologiques sous-jacents est mis en évidence par les deux techniques mises en œuvre.

6. Conclusions

Malgré le nombre relativement élevé de Syrphes fossiles connus, comparé à celui des autres familles de Brachycères, leur étude en est encore à ses débuts et l'intégration de nos connaissances de la faune actuelle et de celle du passé n'a pas commencée. Compte tenu des doutes entourant l'identification de nombreux taxons aux niveaux genre et espèce, il n'est pas possible, actuellement, de reconnaître avec certitude les groupements monophylétiques et d'identifier des tendances évolutives. De façon similaire, les inférences concernant la composition des communautés d'insectes fossiles

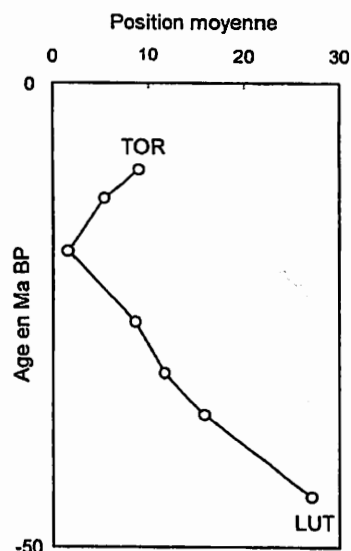


Figure 7. Position moyenne des étages retenus pour la sériation par rapport à l'âge moyen de chacun d'eux.

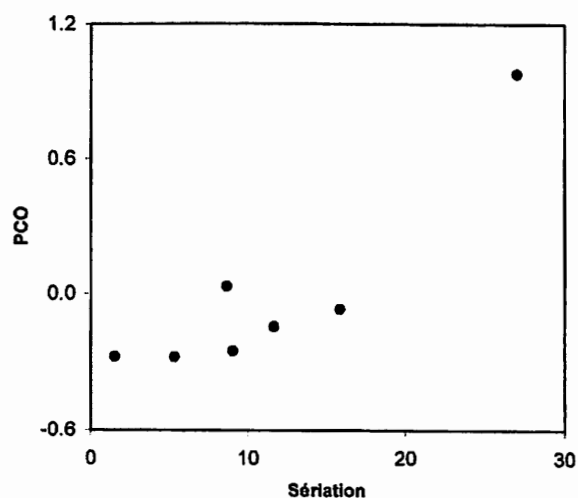


Figure 8. Comparaison du résultat de la sériation avec la valeur du premier axe d'une analyse en coordonnées principales (PCO) de la matrice genres/Etages. On notera que la corrélation entre les deux approches est très bonne ($\tau=0,62$; $p=0,05$).

et leur trajectoire au cours des temps ne peuvent être que conjecturales tout comme le rôle des Syrphes dans les écosystèmes du passé.

Si la biologie ancestrale des Syrphidae ainsi que les parcours écophysologiques des tribus et des genres depuis leur première apparition, demeurent encore inconnus, la famille qui figure au quatrième rang parmi les Brachycères pour la richesse spécifique, a montré un taux de diversification ainsi qu'une plasticité évolutive remarquables. La grande variété qui caractérise les stratégies reproductives et comportementales rend cependant difficile l'identification des

facteurs biotiques et abiotiques ayant joué un rôle catalytique dans la genèse de la faune moderne. La construction d'arbres phylogénétiques incorporant des taxons fossiles contribuerait à expliciter et à explorer des hypothèses testables. Dans cette optique, on ne peut cependant pas exclure que certains groupes monophylétiques, tout en conservant globalement les attributs caractéristiques de la lignée souche, aient acquis une silhouette écologique différente.

La prise en compte des fossiles pour établir ou préciser les étapes de l'évolution implique traditionnellement la comparaison directe des structures morphologiques et anatomiques avec ceux de leurs homologues actuels. Chez la plupart des échantillons sédimentaires, ces caractères sont toutefois souvent altérés ou oblitérés et donc difficilement utilisables en pratique. La lecture des descriptions des Syrphes fossiles montre que leur attribution générique procède souvent d'une comparaison, en général implicite, avec un taxon actuel. Plusieurs techniques nouvelles ouvrent dans ce domaine des perspectives intéressantes. Elles devraient contribuer à mettre en évidence le détail et la structure fine des éléments essentiels de la cuticule, permettant ainsi d'élargir l'éventail des caractères phénotypiques utilisables et de préciser ainsi davantage les coupes génériques. Les inclusions dans les résines conservent, quant à elles, fidèlement les détails y compris ceux des tissus internes, et constituent ainsi des témoins privilégiés du passé, susceptibles de contribuer à des études phylogénétiques. Deux techniques prometteuses ont récemment été appliquées à l'étude des insectes et des araignées de l'ambre. Il s'agit d'abord de la microscopie confocale à balayage laser qui permet d'observer des structures morphologiques à très fort grossissement et une profondeur de champ considérable. Les résultats sont comparables à ceux obtenus par le MEB pour les organismes actuels (RUST, 2004). Le deuxième procédé est la microtomographie par rayons X. Il s'agit de l'application à la paléontologie, d'une technique proche de l'imagerie médicale. Elle permet d'obtenir une représentation en trois dimensions d'un échantillon fossile mettant en évidence des détails infimes. La méthode présente par ailleurs l'avantage d'être non destructive (TAFFOREAU *et al.*, 2006; PENNEY *et al.*, 2007). LAK *et al.* (2008) ont par ailleurs suggéré un protocole d'étude de l'ambre opaque par examen microradiographique au moyen du synchrotron.

Les analyses auxquelles nous avons procédé,

pour imprécises et provisoires qu'elles soient, permettent néanmoins de suggérer quelques conclusions générales. Il est apparu qu'au niveau supra-générique, la part relative des taxons faisant partie des sous-familles des Syrphinae et des Eristalinae n'a pas varié significativement depuis l'Eocène moyen. D'autre part, sur un total de 39 genres répertoriés dans les archives paléontologiques, 21 font encore partie de la faune actuelle pour autant, bien entendu, qu'ils aient été correctement attribués. Les données disponibles sont néanmoins biaisées dans leur dimension temporelle: l'examen du tableau 3 montre que 90% des échantillons fossiles appartenant aux genres dénombrés jusqu'à présent, proviennent de l'Eocène et de l'Oligocène. Les témoins de la faune du Miocène et du Pliocène font donc pratiquement défaut. Au point de vue biologique, nous avons montré que, dès le Lutétien, les communautés habitant les forêts de l'ambre de la Baltique étaient vraisemblablement différentes de celles des milieux plus ouverts.

Dans ce contexte, l'acquisition de nouvelles informations sur les échantillons disponibles est aussi importante que la découverte de nouveaux taxons fossiles obtenus à l'occasion de campagnes de fouilles. Ces dernières devraient concerner, partout où cela s'avère possible, des territoires et des époques n'ayant pas encore fait l'objet de recherches paléontologiques. A l'exception d'une unique citation de l'ambre de la République Dominicaine, tous les échantillons de Syrphes fossiles proviennent pour 60 % de faciès sédimentaires situés dans les Montagnes Rocheuses en Amérique du Nord et en Europe et pour 40 % de l'ambre de la Baltique. Depuis une dizaine d'années, d'importants gisements d'ambre Crétacé (Turonien) provenant du New Jersey ont fait l'objet d'études, notamment par GRIMALDI *et al.* (2000). En France, plusieurs campagnes de fouille récentes ont permis la récolte d'une faune entomologique abondante et variée, encore en cours d'étude. Les principaux sites explorés sont Céreste et bois d'Asson (Oligocène moyen), Alès (Eocène supérieur) et l'ambre de l'Oise (Eocène basal) (NEL, comm. pers., 2008). En Charente Maritime, un gisement à ambre (Albien terminal) a permis de collecter déjà 44 spécimens de Brachycères (NÉRAUDEAU *et al.*, 2002). NEL *et al.* (2004) ont publié une synthèse des gisements d'ambre en France. A l'heure actuelle, l'ensemble du matériel connu se limite donc pratiquement à la région Holarctique.

Dans la zone pantropicale, l'ambre du

Myanmar qui date probablement du Turonien-Cénomaniens, a livré une riche faune d'insectes parmi lesquels les Diptères représentent 40 % (GRIMALDI *et al.*, 2002). Par ailleurs, un gisement d'âge Miocène, situé dans le bassin de l'Amazone (Tamshiyacu, Peru) a permis d'identifier, entre autres, 13 familles d'hexapodes englués dans des blocs de résine fossilisée (ANTOINE *et al.*, 2006). Jusqu'à présent aucun Syrphidae n'a cependant été signalé du matériel mis à jour dans l'ensemble des sites cités, dont la totalité n'a toutefois pas encore été étudiée.

Dans la discussion des sites individuels, nous avons signalé un certain nombre de questions qui mériteraient un nouvel examen. Les points qu'il conviendrait d'éclaircir en priorité se rapportent notamment à l'identité réelle des genres paléontologiques ainsi que leur position au sein des tribus. Cette démarche devrait s'appuyer sur un réexamen des types, pour autant qu'ils soient encore existants et localisables, dans l'optique des conceptions actuelles de la systématique des Syrphidae. De nombreux échantillons fossiles, appartenant à la famille, sont probablement détenus dans les collections paléontologiques à travers le monde sans avoir fait l'objet d'un examen quelconque. Deux publications récentes énumèrent, pour les principaux musées européens, le nombre d'Arthropodes inclus dans l'ambre (BAKER *et al.*, 2003; HAENNI, 2003). En ce qui concerne l'ambre de la Baltique, les importantes collections de Königsberg ont en grande partie été dispersées pendant la deuxième guerre mondiale. Par la suite, des spécimens ont pu être transférés à d'autres institutions parmi lesquels figureraient le Institut und Museum für Geologie und Paläontologie à Göttingen ainsi que le Museum für Naturkunde, Humboldt Universität à Berlin. Il y a plus de quarante ans, HENNIG (1965) soulignait déjà le manque d'intérêt des diptéristes de son temps pour l'étude des faunes fossiles. Cette remarque est toujours d'actualité. Nous invitons donc les taxonomistes intéressés par les avancées de la biologie évolutive à reprendre l'analyse des échantillons fossiles disponibles dans une optique plus large, incluant des aspects relatifs à la phylogénie et à la biogéographie.

8. Remerciements

L'auteur tient à remercier vivement Madame Danielle Decrouez pour ses conseils avisés sur de nombreux points concernant les aspects paléontologiques de cette note. Sa gratitude va aussi à son collègue Jean-Paul Haenni (Neuchâtel) qui a obligeamment mis à sa disposition des échantillons de

Syrphes dans l'ambre. Les remarques de plusieurs collègues ont permis d'améliorer sensiblement la présentation du manuscrit. Je tiens à remercier tout particulièrement André Nel (Paris) de ses nombreux commentaires et suggestions constructives ainsi que Lionel Cavin (Genève) et Bernhard Merz (Genève) pour des discussions.

9. Références

- AMORIM DE SOUZA D. & SILVA V. C., 2002.- How far advanced was Diptera evolution in the Pangea ? *Annales de la Société Entomologique de France*, 38: 177-200.
- ANDERSEN A. N., 1995.- Measuring more of biodiversity: genus richness as a surrogate for species richness in Australian ant fauna. *Biological Conservation*, 73: 39-43.
- ANTOINE P.-O. *et al.*, 2006.- Amber from western Amazonia reveals Neotropical diversity during the middle Miocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103: 13595-13600.
- ARCHIBALD S. B. & MATHEWES R. W., 2000.- Early Eocene insects from Quilchena, British Columbia, and their paleoclimatic implications. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1441-1462.
- ARNETT R. H., Jr., 2000.- American insects. A handbook of the insects of America North of Mexico. CRC Press, Boca Raton. XVII+1003 pp.
- ATKINSON T. C., BRIFFA K. R. & COOPE G. R., 1987.- Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature*, 325: 587-592.
- BAILEY I. W. & SINNOTT E. W., 1915.- Botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41: 831-834.
- BAILEY I. W. & SINNOTT E. W., 1916.- The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3: 24-29.
- BAKER R. A., CHMIELEWSKI W. & EVENNETT P. J., 2003.- Amber inclusions of arthropods (particularly insects and mites) in European museums - documentation and photography. *Acta zoologica cracoviensis*, 46: 399-405.
- BALMFORD A., JAYASURIYA A. H. M. & GREEN M. J. B., 1996.- Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness: II. Local applications. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 263: 1571-1575.
- BECKER H. F., 1961.- Oligocene plants from the upper Ruby River Basin, southwestern Montana. *Geological Society of America Memoir*, 82: 1-127.
- BILLUPS K. & SCHRAGE D. P., 2002.- Paleotemperatures and ice volume of the past 27 Myr revisited with paired Mg/Ca and ¹⁸O/¹⁶O measurements on benthic foraminifera. *Paleoceanography*, 17: 1-11.
- BOCHERENS H., FRIIS E. M., MARIOTTI A. & PEDERSEN K. R., 1994.- Carbon isotopic

- abundances in Mesozoic and Cenozoic fossil plants: palaeoecological implications. *Lethaia*, 26: 347-358.
- BRADLEY W. H., 1931.- Origin and microfossils of the oil shale of the Green River formation of Colorado and Utah. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 168: 1-58.
- BROWER J. C. & KILE K. M., 1988.- Seriation of an original data matrix as applied to paleoecology. *Lethaia*, 21: 79-93.
- BROWN R. W., 1934.- The recognizable species of the Green River flora. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 185-C: 45-77.
- BUFFETAUT E., 1984.- Selective extinctions and terminal Cretaceous events. *Nature*, 310: 276.
- CARPENTER F. M., 1992.- Superclass Hexapoda. In: Kaesler, R. L. (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology (R), Arthropoda 4*. Geological Society of America, Boulder. XXII+655 pp.
- CARPENTER F. M. & BURNHAM L., 1985.- The geological record of insects. *Annual review of Earth and Planetary Science*, 13: 297-314.
- COCKERELL T. D. A., 1906.- Fossil Hymenoptera from Florissant, Colorado. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College*, 50: 33-58.
- COCKERELL T. D. A., 1920.- Eocene insects from the Rocky Mountains. *Proceedings of the United States National Museum*, 57: 233-260.
- COIFFARD C., GOMEZ B., NEL A. & THÉVENARD F., 2004.- Application de la méthode de parcimonie de Wagner à l'étude synécologique de flores de l'Albien et du Cénomanién de l'Europe. *Annales de Paléontologie*, 90: 175-186.
- COIFFARD C. *et al.*, 2008.- Application of the Wagner parsimony method in fossil plant assemblages from the Cretaceous of Europe. *Review of Palaeobotany & Palynology*, 148: 1-12.
- ENGEL M. S., 2002.- Halictine bees from the Eocene-Oligocene boundary of Florissant, Colorado (Hymenoptera: Halictidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 225: 251-273.
- EVENHUIS N. L., 1994.- Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). Backhuys Publishers, Leiden. 600 pp.
- FARA E., 2000.- Diversity of Callovian-Ypresian (Middle Jurassic-Eocene) tetrapod families and selectivity of extinctions at the K/T boundary. *Geobios*, 33: 387-396.
- FOOTE M., 1996.- Perspective evolutionary patterns in the fossil record. *Evolution*, 50: 1-11.
- GALL J.-C., 1995.- Biofilms et mattes microbiennes: leur contribution à la sédimentogénèse. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, (II)321: 823-835.
- GALL J.-C., DURINGER P., KRUMBEIN W. & PAICHELER J.-C., 1994.- Impact des écosystèmes microbiens sur la sédimentation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 111: 17-28.
- GILLESPIE J. H. & RICKLEFS R. E., 1979.- A note on the estimation of species duration distributions. *Paleobiology*, 5: 60-62.
- GRADSTEIN F. M. & OGG J., 1996.- A Phanerozoic time scale. *Episodes*, 19: 3-5.
- GRADSTEIN F. M., OGG J. & SMITH A. G., (eds.). 2005.- A geologic time scale 2004. Cambridge University Press, Cambridge. 589 pp.
- GRAHAM A., 1999.- Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation, north of Mexico. Oxford University Press, New York. XVIII+350 pp.
- GRECO C. F., 1995.- Fenología y selección de hábitat de las especies de sirfidos afidofagos (Dipt.: Syrphidae) más frecuentes en cultivos cerealeros y forrajeros en la Provincia de Buenos Aires. *Entomophaga*, 40: 317-320.
- GRECO C. F., 1998.- Sirfidos afidofagos (Diptera, Syrphidae): identificación rápida a campo de estados preimaginales y lista de enemigos naturales de las especies más frecuentes en cereales y forrajes en la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Acta entomologica Chilena*, 22: 7-11.
- GREENWOOD D. R., 2005.- Leaf form and the reconstruction of past climates. *New Phytologist*, 166: 355-357.
- GREGORY K. M. & CHASE C. G., 1992.- Tectonic significance of paleobotanically estimated climate and altitude of the late Eocene erosion surface, Colorado. *Geology*, 20: 581-585.
- GRIMALDI D., 1993.- The care and study of fossiliferous amber. *Curator*, 36: 31-49.
- GRIMALDI D., 2001.- Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology*, 75: 1152-1160.
- GRIMALDI D., (ed.). 2000.- Studies of fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Backhuys, Leiden. 504 pp.
- GRIMALDI D. A., ENGEL M. S. & NASCIBENE P. C., 2002.- Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *American Novitates*, 3361: 1-71.
- HAENNI J.-P., 2003.- Fossil Diptera in Baltic amber: the collection of the Muséum d'histoire naturelle de Neuchâtel. *Acta Zoologica cracoviensis*, 46 (suppl.- Fossil Insects): 407-410.
- HAENNI J.-P. & PERRENOUD J.-B., 1998.- Annexe: la collection d'inclusions fossiles dans l'ambre du Muséum d'histoire naturelle de Neuchâtel. I. Techniques de préparation des inclusions (pp. 135-141). Ville de Neuchâtel. Bibliothèques et Musées. Neuchâtel.
- HAMMER Ø., HARPER D. A. T. & RYAN P. D., 2001.- PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4: 1-9.

- HARDINGI. C. & CHANT L. S., 2000.- Self-sedimented diatom mats as agents of exceptional fossil preservation in the Oligocene Florissant beds, Colorado, United States. *Geology*, 28: 195-198.
- HARTLEY J. C., 1961.- A taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 136: 505-573.
- HEER O., 1849.- Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Zweite Teil: Heuschrecken, Florfliegen, Aderflügler, Schmetterlinge und Fliegen. W. Engelmann, Leipzig. IV+264 pp.
- HEER O., 1864.- Die Urwelt der Schweiz. F. Schulthess, Zürich. XXIX+622 pp.
- HEIZMANN E. P. J., 1983.- Die Gattung *Caenotherium* (Caenotheriidae) in Orleanium und Astracium Süddeutschlands. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 76: 781-825.
- HENNIG W., 1965.- Die Acalyptatae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 145: 1-215.
- HENNIG W., 1981.- Insect phylogeny. John Wiley & Sons, Chichester: XXII+514 pp.
- HEYDEN C. H. G., VON. 1859.- Fossile Insekten aus der Rheinischen Braunkohle. *Palaeontographica*, A 8: 1-15.
- HEYDEN L. F. G. D., VON. 1870.- Fossile Dipteren aus der Braunkohle von Rott im Siebengebirge. *Palaeontographica*, 17: 237-266.
- HIPPA H., 1978.- Classification of Xylotini (Diptera, Syrphidae). *Acta Zoologica Fennica*, n°156: 1-153.
- HULL F. M., 1945.- A revisional study of the fossil Syrphidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 45: 251-355.
- HULL F. M., 1949.- The morphology and inter-relationship of the genera of syrphid flies, recent and fossil. *Transactions of the Zoological Society of London*, 26: 257-408.
- HULL F. M., 1960.- A new genus and four new species of fossil Diptera from Montana and Colorado. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 15: 269-279.
- JOHNSON K. R. & HICKEY L. J., 1990.- Megafloral change across the Cretaceous/Tertiary boundary in the northern Great Plains and Rocky Mountains, U.S.A. *Geological Society of America, Special Paper*, 247: 433-444.
- KATZOURAKIS A., PURVIS A., AZMEH S., ROTHERAY G. & GILBERT F., 2001.- Macroevolution of hoverflies (Diptera: Syrphidae): the effect of using higher-level taxa in studies of biodiversity, and correlates of species richness. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 219-227.
- KEILBACH R., 1982.- Bibliographie und Liste des Arten tiercher Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihren Aufbewahrungsorte. Teil 2. *Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F.*, 29: 301-491.
- KITCHING R. L., 2001.- Food webs in phytotelmata: "bottom-up" and "bottom-down" explanations for community structure. *Annual Review of Entomology*, 46: 729-760.
- KNOWLTON F. H., 1916.- Review of the fossil plants in the United States National Museum from the Florissant lake beds at Florissant, Colorado, with descriptions of new species and list of type specimens. *Proceedings of the United States National Museum*, 51: 241-297.
- KNOWLTON F. H., 1923.- Revision of the flora of the Green River formation with descriptions of new species. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 131-F: 133-182.
- KNUTSON L. V., THOMPSON F. C. & VOCKEROTH J. R., 1975.- Family Syrphidae (pp. 307-374). In: Delfinado, M. D. & Hardy, D. E. (eds). A Catalog of the Diptera of the Oriental Region. The University Press of Hawaii, Honolulu. IX+459 pp.
- KOTTHOFF U. & SCHMID U., 2005.- A new hoverfly (Insecta, Diptera: Syrphidae) from the Randeck Maar (Early Miocene, South-West Germany). *Palaeontology*, 48: 1091-1096.
- KOVALEV V. G., 1979.- Main aspects of evolution of Diptera Brachycera in the Mesozoic era (pp. 56-59). In: Skarlato, O. A. (ed.). Systematics of Diptera (Insecta). Ecological and morphological principles. Amerind Publishing Co., New Delhi. VIII+185 pp.
- KOWALSKI E. A. & DILCHER D. L., 2003.- Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100: 167-170.
- KRZEMINSKA E. & KRZEMINSKI W., 1992.- Les fantômes de l'ambre. Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel, Neuchâtel. 142 pp.
- LA FERLA B., TAPLIN J., OCKWELL D. & LOVETT J. C., 2002.- Continental scale patterns of biodiversity: can higher taxa accurately predict African plant distributions? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 138: 225-235.
- LABANDEIRA C. C. & SEPKOSKI J. J. JR., 1993.- Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261: 310-315.
- LABANDEIRA C. C., JOHNSON K. R. & WILF P., 2002.- Impact of the terminal Cretaceous event on plant-insect associations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99: 2061-2066.
- LAK M. et al., 2008.- Phase contrast X-ray synchrotron imaging: opening access to fossil inclusions in opaque amber. *Microscopy and Microanalysis*, 14: 251-259.
- LANGENHEIM J. H., 2003.- Plant resins. Chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany. Timber Press, Portland. 586 pp.
- LARSSON S. G., 1978.- Baltic amber - a palaeobiological study. *Entomograph*, 1: 1-192.
- LEE M. S. Y., 1997.- Documenting present and past

- biodiversity: conservation biology meets palaeontology. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 132-133.
- LEOPOLD E. B. & MACGINITIE H. D., 1972.- Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains (pp. 147-200). In: Graham, A. (ed.). Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America. Elsevier Publishing Co, Amsterdam. XII+278 pp.
- LEVINTON J. S. & FARRIS J. S., 1987.- On the estimation of taxonomic longevity from Lyellian curves. *Paleobiology*, 13: 479-483.
- LEWIS S. E., 1973.- A new species of fossil *Tropidia* (Diptera: Syrphidae) from the Ruby River basin (Oligocene) of southwestern Montana. *Annals of the Entomological Society of America*, 66: 487-488.
- LINNAEUS C., 1758.- Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I (ed. X). L. Salvii, Holmiae. 824 pp.
- LOEW H., 1850.- Ueber den Bernstein und die Bernsteinfauna. *Programm der Königlichen Realschule zu Meseritz*: 1-44.
- LOEW H., 1861.- Ueber die Dipterenfauna des Bernsteins. *Amtlicher Berichte über die Versammlung Deutscher Naturforscher*, 35: 88-98.
- MACGINITIE H. D., 1953.- Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. *Carnegie Institution of Washington*, Publication 599: 1-198.
- MAI D. H., 1995.- Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas - Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer, Jena. 691 pp.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS X., BRIGGS D. E. G. & PEÑALVER E., 2004.- Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203: 19-64.
- MAZÁNEK L., LÁSKA P., BIČÍK V. & NOVOTNÝ R., 2001.- Descriptions with key to the third larval stage and puparia of the genus *Epistrophe* s.str. (Diptera: Syrphidae). *Acta Universitatis Carolinae, Biologica*, 45: 115-128.
- MCINTOSH W. C., GEISSMAN J. W., CHAPIN C. E., KUNK M. J. & HENRY C. D., 1992.- Calibration of the latest Eocene-Oligocene geomagnetic polarity time scale using $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dated ignimbrites. *Geology*, 20: 459-463.
- MCLEROY C. A. & ANDERSON R. Y., 1966.- Laminations of the Oligocene Florissant lake deposits, Colorado. *Geological Society of America Bulletin*, 77: 605-618.
- MENGUAL X., STÄHLS G. & ROJO S., 2008.- First phylogeny of predatory flower flies (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) using mitochondrial COI and nuclear 28S rRNA genes: conflict and congruence with the current tribal classification. *Cladistics*, 23: 1-20.
- MEUNIER F., 1899.- Révision des Diptères fossiles types de Loew conservés au Musée Provincial de Königsberg. *Miscellanea entomologica*, 7: 169-182.
- MOE A., 2005.- The fascinating world of fossil insects: a brief look at the Florissant formation. *American Paleontologist*.
- MOE A. P. & SMITH D. M., 2005.- Using pre-Quaternary Diptera as indicators of paleoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 221: 203-214.
- MOHRIG W. & RÖSCHMANN F., 1994.- Revision der Trauermückentypen von Loew und Meunier aus dem Baltischen Bernstein (Diptera, Sciaridae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F.*, 41: 79-136.
- MÖRS T., 1996.- Die Säugetiere der oberoligozänen Fossilagerstätte Rott bei Bonn (Rheinland). *Decheniana*, 149: 205-232.
- MOSBRUGGER V. & UTESCHER T., 1997.- The coexistence approach - a method for quantitative reconstruction of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 134: 61-86.
- MÜLLER-MOTZFELD G., 1984.- Indikation und Zeitmass von Faunenveränderungen am Beispiel der Laufkäfer (Insecta, Coleoptera, Carabidae). *Biologische Rundschau*, 22: 363-378.
- NASCIMBENE P. C. & SILVERSTEIN H., 2000.- The preparation of fragile Cretaceous ambers for conservation and study of organismal inclusions (pp. 92-102). In: Grimaldi, D. (ed.). Studies of fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Backhuys, Leiden. 504 pp.
- NEL A., 1997.- The probabilistic inference of unknown data in phylogenetic analysis (pp. 305-327). In: Grandcolas, P. (ed.). The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios. Museum national d'histoire naturelle, Paris. 354 pp.
- NEL A., DE PLOËG G., MILLET J., MEUNIER J.J. & WALLER A., 2004.- The French amber: a general conspectus and the Lowermost Eocene amber deposit of Le Quesnoy in the Paris Basin. *Geologica Acta*, 2: 1-94.
- NEL A., NEL J., MASSELOT G. & THOMAS A., 1998.- An investigation into the application of the Wagner parsimony method in synecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 165-189.
- NÉRAUDEAU D. et al., 2002.- Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios*, 35: 233-240.
- NICHOLS D. J. & JOHNSON K. R., 2008.- Plants and the K-T boundary. Cambridge University Press, Cambridge. X+280 pp.
- OBENBERGER J., 1957.- Eine neue Buprestidenart aus dem baltischen Bernstein nebst Bemerkungen über einige fossile Buprestiden. *Beiträge zur Entomologie*, 7: 308-315.

- PANTIC N. K., 1992.- Über die vergessenen sarmatischen Floren Radoboj und Sused, ihre paläophytogeographische und biostratigraphische Bedeutung (pp. 205-210). In: Kovar-Eder, J. (ed.). Palaeovegetational development in Europe. Naturhistorisches Museum, Wien. 430 pp.
- PEASE C. M., 1987.- Lyellian curves and mean taxonomic durations. *Paleobiology*, 13: 484-487.
- PEÑALVER E., 1996.- Técnicas y métodos de obtención, preparación, conservación y estudio de insectos fósiles. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 16: 157-174.
- PENNEY D. et al., 2007.- First fossil Micropholcommatidae (Aranea), imaged in Eocene Paris amber using X-Ray computed tomography. *Zootaxa*, 1623: 47-53.
- PÉREZ-BAÑÓN C., ROTHERAY G., HANCOCK E. G., MARCOS-GARCIA M. A. & ZUMBADO M., 2003.- Immature stages and breeding sites of some Neotropical saprophagous syrphids (Diptera: Syrphidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96: 458-471.
- PODENAS S., 2003.- *Dactylolabis* crane flies (Diptera: Limoniidae) in Baltic amber (Eocene). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 153: 49-65.
- POINAR G. O. JR., 1993.- Insects in amber. *Annual review of Entomology*, 46: 145-159.
- POINAR G. O. JR. & POINAR R., 1999.- The amber forest. A reconstruction of a vanished world. Princeton University Press, Princeton. XVIII+239 pp.
- PONGRÁCZ A., 1928.- Die fossilen Insekten von Ungarn, mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Europäischen Insekten-Fauna. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 25: 91-194.
- RAUP D. M., 1979.- Biases in the fossil record of species and genera. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 13: 85-91.
- RAUP D. M. & SEPKOSKI J. J. JR., 1986.- Periodic extinction of families and genera. *Science*, 231: 833-836.
- REICH P. B., ELLSWORTH D. S. & WALTERS M. B., 1999.- Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955-1969.
- RITZKOWSKI S., 1997.- K-Ar Altersbestimmungen der Bernsteinführenden Sedimente des Samlandes (Paläogen, Bezirke Kaliningrad). *Metalla, Bochum*, 66: 19-23.
- RÖDER G., 1980.- Ein neue *Cheilosia*-Art aus Baltischem Bernstein mit REM-Untersuchungen rezenter Arten. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B 64: 1-18.
- ROEHLER H. W., 1992a.- Correlation, composition, areal distribution, and thickness of Eocene stratigraphic units, greater Green River basin, Wyoming, Utah, and Colorado. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 1506-E: 1-49.
- ROEHLER H. W., 1992b.- Description and correlation of Eocene rocks in stratigraphic reference sections of the Green River and Washakie basins, southwest Wyoming. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 1506-D: 1-83.
- ROEHLER H. W., 1993.- Eocene climates, depositional environments, and geography, greater Green River basin, Wyoming, Utah, and Colorado. *United States Geological Survey, Professional Paper*, 1506-F.
- RÖSCHMANN F. & MOHRIG W., 1995.- Die Trauermücken des Sächsischen Bernsteins aus dem Untermiozän von Bitterfeld/Deutschland. *Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F.*, 42: 17-54.
- ROSS A. J. & JARZEMBOWSKI E. A., 1993.- Arthropoda (Hexapoda, Insecta) (pp. 363-426). In: Benton, M. J. (ed.). The fossil record 2. Chapman & Hall, London. XVII+845 pp.
- ROTHÉRAY G. E., 1993.- Colour guide to the hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae) in Britain and Europe. *Dipterists Digest*, n°9: 1-156.
- ROTHÉRAY G. E., 1997.- Larval stages of the predatory hoverflies *Trichopsomyia flavitarsis* (Meigen), *Platycheirus melanopsis* Loew and *Parasyrphus nigrirarsis* (Zetterstedt) (Diptera: Syrphidae). *Entomologist's Gazette*, 48: 127-134.
- ROTHÉRAY G. E., 2003.- The predatory larvae of the *Nepenthosyrphus* species living in pitcher plants (Diptera, Syrphidae). *Studia Dipterologica*, 10: 219-226.
- ROTHÉRAY G. E. & GILBERT F., 1999.- Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127: 1-112.
- ROTHÉRAY G. E., ZUMBADO M., HANCOCK E. G. & THOMPSON F. C., 2000.- Remarkable aquatic predators in the genus *Ocyptamus* (Diptera, Syrphidae). *Studia Dipterologica*, 7: 385-398.
- ROYER D. L., WILF P., JANESCO D. A., KOWALSKI E. A. & DILCHER D. L., 2005.- Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92: 1141-1151.
- RUST J., 2004.- Paläobiologie fossiler Insekten. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 14: 443-446.
- SAVIN S. M., 1975.- The history of the earth's surface temperature during the last 100 million years. *Annual review of Earth and Planetary Science*, 5: 319-355.
- SCHAEFFER B. & MANGUS M., 1965.- Fossil lakes from the Eocene. *Natural History*, 74: 10-21.
- SCHIEBER J., 1999.- Microbial mats in terrigenous clastics: the challenge of identification in the rock record. *Palaios*, 14: 3-12.
- SCHLEE D. & GLÖCKNER W., 1978.- Bernstein. Bernsteine und Bernstein-Fossilien. *Stuttgarter*

- Beiträge zur Naturkunde*, C 8: 1-72.
- SCHORN H. E., 1998.- *Holodiscus lisii* (Rosaceae): a new species of ocean spray from the late Eocene Florissant Formation. *PaleoBios*, 18: 21-24.
- SCUDDER S. H., 1890.- A classed and annotated bibliography of fossil insects. *United States Geological Survey*, 69: 1-101.
- SCUDDER S. H., 1891.- Index to the known fossil insects of the world, including myriapods and arachnids. *United States Geological Survey, Bulletin*, 71: 1-744.
- SEPKOSKI J. J., JR., BAMBACH R. K., RAUP D. M. & VALENTINE J. W., 1981.- Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature*, 293: 435-437.
- SERRES P. M. T., DE. 1829.- Géognosie des terrains tertiaires du Midi de la France, ou tableau des principaux animaux invertébrés des terrains marins, Tertiaires de la France. Pomathio-Durville, Montpellier. XCII+276 pp.
- SHACKLETON N. J., 1986.- Paleogene stable isotope events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 57: 91-102.
- SHATALKIN A. I., 1975.- A taxonomic analysis of the hoverflies (Diptera, Syrphidae) 1. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 54: 164-175.
- SHEEHAN P. M. & HANSEN T. A., 1986.- Detritus feeding as a buffer to extinction at the end of the Cretaceous. *Geology*, 14: 868-870.
- SHEEHAN P. M., COOROUGH P. J. & FASTOVSKY D. E., 1996.- Biotic selectivity during the K/T and late Ordovician extinction events. *Geological Society of America, Special Paper*, 307: 477-489.
- SPAHR U., 1985.- Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbach's Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien - Ordnung Diptera. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B 111: 1-146.
- SPEIGHT M. C. D., 2006.- Species accounts of European Syrphidae (Diptera), Ferrara 2006. In: Speight, M. C. D. et al. (eds). *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*, vol.54. Syrph the Net publications, Dublin. 252 pp.
- SPEIGHT M. C. D., CASTELLA E., OBRDLIK P. & BALL S. G. 2001. *Syrph the Net on CD - The database of European Syrphidae*, Issue 1. Syrph the Net Publications, Dublin.
- STÄHLS G., HIPPA H., ROTHERAY G., MUONA J. & GILBERT F., 2003.- Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology*, 28: 433-450.
- STÄHLS G., ROTHERAY G., HIPPA H., MUONA J. & GILBERT F. 1999. On the phylogeny of hoverflies (Diptera, Syrphidae) using molecular and morphological characters, p. 1-68. In Stähls, G. (ed.), *Systematics of Syrphidae and taxonomy of Cheilosia* (Diptera): morphological and molecular evidence. Academic Dissertation-University of Helsinki.
- STANLEY S. M., 1979.- *Macroevolution. Pattern and process*. Freeman & Company, San Francisco. XI+332 pp.
- STANLEY S. M., 1985.- Rates of evolution. *Paleobiology*, 11: 13-26.
- STANLEY S. M., ADDICOTT W. O. & CHINZEI K., 1980.- Lyellian curves in paleontology: possibilities and limitations. *Geology*, 8: 422-426.
- STATZ G., 1940.- Neue Dipteren (Brachycera et Cyclorhapha) aus dem Oberoligozän von Rott. *Palaeontographica*, A 91: 120-174.
- STEHLIN H. G., 1909.- Remarques sur les faunules de mammifères des couches Eocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, (4)9: 488-520.
- STEINIGER F. F. & WESSELY G., 2000.- From the Tethyan ocean to the Paratethys sea: Oligocene to Neogene stratigraphy, paleogeography and paleobiogeography of the circum-Mediterranean region and the Oligocene to neogene basin evolution in Austria. *Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft*, 92: 95-116.
- STOKES W. L., 1978.- Transported fossil biota of the Green River formation, Utah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 25: 353-364.
- STONE A., SABROSKY C. W., WIRTH W. W., FOOTE R. & COULSON J. R., 1965.- A catalogue of the Diptera of America North of Mexico. United States Department of Agriculture, Washington D.C. IV+1696 pp.
- STUKE J.-H., 2000.- Phylogenetische Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gattung *Cheilosia* Meigen, 1822 anhand der Larvenstadien (Diptera: Syrphidae). *Studia Dipterologica*, Supplement 8: 1-118.
- SWISHER C. C., III & PROTHERO D. R., 1990.- Single-crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Eocene-Oligocene transition in North America. *Science*, 249: 760-762.
- SZADZIEWSKI R., 1988.- Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 57: 3-283.
- TAFFOREAU P. et al., 2006.- Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A*, 83: 195-202.
- THOMPSON F. C., 1972.- A contribution to a generic revision of the Neotropical Milesinae (Diptera: Syrphidae). *Archivos de Zoologia*, 23: 73-215.
- THOMPSON F. C., 1999.- A key to the genera of the flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Neotropical region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms. *Contributions on Entomology, International*, 3: 321-378.
- THOMPSON F. C. 2008.- Syrphidae. The BioSystematic Database of World Diptera. Nomenclator status statistics, version 10.5.

- <http://www.diptera.org/biosys.htm> (consulté le 12 août 2008).
- THOMPSON F. C. & ROTHERAY G., 1998.- Family Syrphidae (pp. 81-139). In: Papp, L. & Darvas, B. (eds). Contributions to a manual of Palaearctic Diptera, vol.3. Science Herald, Budapest. 880 pp.
- THOMPSON F. C. & TORP PEDERSEN E., 1986.- Synopsis of the European species of *Sphegina* Meigen (Diptera: Syrphidae). *Entomologica Scandinavica*, 17: 235-269.
- THOMPSON F. C. & VOCKEROTH J. R., 1989.- Family Syrphidae (pp. 437-458). In: Evenhuis, N. L. (ed.). Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian region. Bishop Museum, Honolulu. 1155 pp.
- UHL D., 2006.- Fossil plants as palaeoenvironmental proxies - some remarks on selected approaches. *Acta Palaeobotanica*, 46: 87-100.
- UHL D., BRUCH A., TRAIER C. & KLOTZ S., 2006.- Palaeoclimate estimates for the Middle Miocene Schrotzburg flora (S. Germany) - multi-method approach. *International Journal of Earth Science*, 95: 1071-1085.
- UHL D. *et al.*, 2007.- Cenozoic paleotemperatures and leaf physiognomy - a European perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 248: 24-31.
- UTESCHER T., MOSBRUGGER V. & ASHRAF A. R., 2000.- Terrestrial climate evolution in Northwest Germany over the last 25 million years. *Palaios*, 15: 430-449.
- VERLINDEN L., 1994.- Faune de Belgique - Syrphides (Syrphidae). Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles. 289 pp.
- VOCKEROTH J. R. & THOMPSON F. C., 1987.- Syrphidae (pp. 713-743). In: McAlpine, J. F. *et al.* (eds). Manual of Nearctic Diptera, vol.2. Agriculture Canada, Ottawa. VI+675-1332 pp.
- VUJIĆ A., STÄHLS G., ROJO S., RADENKOVIĆ S. & DIMIĆ S., 2008. - Systematics and phylogeny of the tribe Paragini (Diptera: Syrphidae) based on molecular and morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152: 507-536.
- WAPPLER T., 2003.- Die Insekten aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maars, Vulkaneifel. *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, Beiheft 27: VIII+234.
- WEDMANN S., 2000.- Die Insekten der oberoligozänen Fossilagerstätte Enspel (Westerwald, Deutschland). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, Beiheft 23: 1-154.
- WEIDNER H., 1952.- Insektenleben im Bernsteinwald. *Entomologische Zeitschrift*, 62: 62-64; 65-72; 88.
- WEITSCHAT W. & WICHARD W., 1998.- Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 256 pp.
- WEST J. B., BOWEN G. J. & CERLING T. E., 2006.- Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 408-414.
- WHITTINGTON A. E., 1992.- Revision of the Afrotropical species of *Graptomyza* Wiedemann (Diptera: Syrphidae: Volucellini). *Annals of the Natal Museum*, 33: 209-269.
- WHITTINGTON A. E., 2003.- The Afrotropical Syrphidae fauna: an assessment. *Studia Dipterologica*, 10: 579-607.
- WIEGMANN B. M., YEATES D. K. & THORNE J. L., 2003.- Time flies, a new molecular time-scale for Brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology*, 52: 745-756.
- WILF P., 1997.- When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, 23: 373-390.
- WILLIAMS P. H. & GASTON K. J., 1994.- Measuring more of biodiversity; can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation*, 67: 211-217.
- WILSON M. V. H., 1978.- Evolutionary significance of North American Paleogene insect faunas. *Quaestiones Entomologicae*, 14: 35-47.
- WING S. L., 1987.- Eocene and Oligocene floras and vegetation of the Rocky Mountains. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 748-784.
- WING S. L. & GREENWOOD D. R., 1993.- Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 341: 243-252.
- WOLFE J. A., 1994.- Tertiary climatic changes at middle latitudes of western North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108: 195-205.
- WOLFE J. A. & UPCHURCH G. R., JR., 1987.- Leaf assemblages across the Cretaceous-Tertiary boundary in the Raton Basin, New Mexico and Colorado. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 84: 5096-5100.
- ZACHOS J. C., PAGANI M. & SLOAN L., 2001.- Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.
- ZHERIKIN V. V. & ESKOV K. Y., 1999.- Mesozoic and lower Tertiary resins in former USSR. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 14: 119-131.
- ZIEGLER J., 2003.- Ordnung Diptera, Zweiflügler (Fliegen und Mücken) (pp. 756-860). In: Dathe, H. H. (ed.). Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg. XII+961 pp.