

# Les insectes actuels témoins des passés de l'Afrique : essai sur l'origine et la singularité de l'entomofaune de la région afrotropicale

PHILIPPE LE GALL<sup>(1)</sup>, JEAN-FRANÇOIS SILVAIN<sup>(1)</sup>, ANDRÉ NEL<sup>(2)</sup> & DANIEL LACHAISE<sup>†</sup>

<sup>(1)</sup>IRD, UR 072, Laboratoire Evolution, Génomes, Spéciation, Avenue de la Terrasse Bât. 13 BP1, F-91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France

<sup>(2)</sup> CNRS UMR 7205, CP 50, Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France

† Décédé le 2 juillet 2006

**Abstract. The extant insects witnessing the pasts of Africa: essay on the origin and singularity of the Afrotropical entomofauna.** This essay on the evolutionary history of the Afrotropical insects puts together the systematic and the evolution of many groups of insects with the large features of the geological, palaeobiogeographic and palaeoenvironmental history of the African continent. It is carried out starting from a synthetic approach, which endeavours to analyse some broad outlines of the origin of the diversity of entomological faunas of this area.

The general history of the insects on a world scale is rather well-known thanks to the fossils and began around 400 Myr ago with the first recognized insect fossils. On the African continent, fossil insects remain relatively rare, or little studied, outside several deposits in Southern Africa, which show a high entomological diversity. The first known fossil traces in Africa go back to the Permian (250–290 Myr) from Madagascar (Orthoptera) and South Africa, with the Whitehill Formation (Coleoptera: Permocupedidae). The first African record of a modern-like fauna is Triassic (Molteno site: 200–250 Myr). Modern lineages truly diversified during the Cretaceous (Orapa site: 89–93 Myr). Despite the importance of these sites they are not truly representatives of the evolution of African insect faunas, in particular during the Tertiary period, when the African fauna acquired its originality. The Coleoptera: Scarabaeoidea came from Jurassic lineages but they mainly evolved during the Cenozoic with a crucial phase during the lower Oligocene for the coprophagous species due to the rapid radiation of the herbivorous mammals. Unfortunately, very few fossil Scarabaeoidea have been described from Africa.

Africa draws its specificity, as a biogeographic area, from the breakup of the Gondwanaland at the Cretaceous times. Did the old geographical continuity between the continents of the southern hemisphere have an influence on the extant faunas of these areas and in particular of the Afrotropical region? The taxa that present disjunct distributions on several parts of the southern continents are generally qualified Gondwanian. They have remarkable rates of endemism and one does not know a current representative to them out of the southern areas of the Southern hemisphere continents. However, the fossils suggest that these disjunct distributions could have been the results of processes of post-gondwanian extinctions rather than of the maintenance of original endemisms. The Mantophasmatodea, which are today endemics to Southern Africa, are known from the Eocene Baltic amber and the Middle Jurassic of China. It would be thus more judicious to use for these organisms the epithet of Mesozoic instead of Gondwanian taxa. Trans-Thethys exchanges between Africa and the Laurasian continent are well documented for the Vertebrates and for some insect taxa.

One of the key periods of the splitting of Gondwana is the final separation of the African and South American continents at the beginning of the late Cretaceous at about 95 Myr ago. However Africa shares few living taxa with the American continent and the origin of these common elements seems very diverse. It is first of all necessary to draw aside the species which profited from human transport. It is the case of various pests and some of their antagonists. Then, some genera common to Africa and Americas could be recognized, like *Schistocerca* (Orthoptera) or *Mallodon* (Coleoptera). The origin of the genus *Schistocerca* took place in the Old World and it strongly diversified in South and Central America after a recent event of transatlantic migration, fortuitous and doubtless single. The most attended way of passage was the strait of Behring, but it imposed on taxa a capacity with adaptation to the cool or cold climates which reigned in this area after the Miocene. It did not allow the migration of number of warm intertropical taxa. The disjunctions in the chorologies of the genera or the families illustrate the oldness of some taxa. Examples are observed particularly in the Orthoptera: Charilaidae, some Diptera: Bombyliidae and the tribe Fideliini (Hymenoptera: Megachilidae).

The great biogeographic areas of the Afrotropical region were set up during the great biological events that modelled the floras and faunas from the Cretaceous to the Neogene. The end of the Cretaceous is supposed to be marked by a major biological crisis but this did not affect the insect families to a significant degree. The great changes at the family level in insects and the angiosperms occurred much earlier, at the beginning of the late Cretaceous (Cenomanian-Turonian). Many plant

or animal taxa disappear, while a new angiosperm flora and its associated fauna developed. Later, during the Neogene, the African continent was the theatre of an explosion of biological forms adapted to graminaceous environments in relation with climate changes.

Another key period for the Afrotropical insect fauna is the restoration of the contact between the African tectonic plate and the Eurasian plate in Miocene at about 17 Myr, or earlier at the end of the Oligocene. Three biogeographic regions of the Old world, the Palaearctic, Oriental and Afrotropical regions shared many taxa at various times of their history. The setting in physical contact of the Eurasian and African plates reinforced the interchanges between these areas. The high level of exchange did not prohibit the maintenance of a strong endemism. Southern Africa is characterised by a remarkable endemic fauna. If some of these endemic taxa correspond perfectly to the so-called Gondwanian relicts, geographical isolation contributed to the originality of the local evolutionary processes, processes which could have been accelerated by particular ecological conditions, viz. the cases of the Tenebrionidae and some Scarabaeidae endemic to the Namib Desert.

The intertropical area of the continent was the melting pot of the evolution of forest faunas. The more or less continuous forest belt of the Paleogene experienced a long story of fragmentation and rebuilding from the Miocene until today which, by-effect, contributed to divide the forest phylla into multiple species and populations. The systematic of the recent forest insect genera is the result of this chaotic history. The mountains of the Afrotropical region also played a determining role in the structuring of insects faunas. The entomofaunas of sub-Saharan mountains appear less diversified than the one observed in the Eastern and Neotropical regions, but it clearly indicates complex affinities and old migrations between the large current faunistic blocks like the East African and the Guineo-Congolese areas. The sub-mountain forests of the Miocene volcanoes of the Volcanic Line of Cameroon, as the pre-Miocene granitic mountains of the Eastern Arc in Tanzania functioned like "continental islands" during at least 10 million years. They generated a great number of endemic forms. The Volcanic Line of Cameroon played a very important role in the structuring, the circulation, and in the isolation of the faunistic components, not only the mountainous one, but especially of the species adapted to mid-altitudes which especially developed in Eastern Africa following the raising of the East and the Centre of Africa.

The role of the African Rift is still difficult to appreciate. The faunistic studies are very generally restricted to sub-regional analyses or remain simply descriptive. Except the analyses of the mountain faunas, few syntheses compare the Western and Eastern African regions. The complexity of the evolutionary forces at work, global rising of the Eastern Region, recent volcanicity, presence of old mountainous chains, drying of the climate in the East and maintenance of large forests blocks in the West, complicates the analysis of the message contained in today faunas. This is a research field full with promises on the condition that it will be extended beyond the single role of the Rift.

All the elements presented here show that the entomofauna of the Afrotropical region is a composite assemblage of old, young, and incipient species that illustrate the diversity of the evolutionary stories which proceeded in this area. Through their diversity, the insects are an incomparable model for the study of the terrestrial ecosystems and the knowledge accumulated by taxonomic and faunistic work offers a vast field of investigation to be explored thanks to the modern tools of biology.

**Résumé.** Cet essai sur l'histoire évolutive des insectes dans la région afrotropicale met en rapport la systématique et l'évolution de nombreux groupes d'insectes avec les grands traits de l'histoire géologique, paléobiogéographique et paléoclimatique du continent africain. Il est réalisé à partir d'une approche synthétique qui s'efforce d'analyser quelques grandes lignes de l'origine de la diversité des faunes entomologiques de cette région.

Si l'histoire générale des insectes à l'échelle du globe est assez bien connue grâce aux fossiles, ces derniers restent relativement rares, ou peu étudiés, sur le continent africain malgré la richesse entomologique de plusieurs gisements d'Afrique australe. Les premières traces fossiles connues en Afrique remontent au Permien (Madagascar et Afrique du sud, Formation de Whitehill : 250-290 Ma), une faune de type plus moderne est connu du Trias supérieur (gisement de Molteno : 200-250 Ma) et se diversifie véritablement au Crétacé (gisement d'Orapa : 89-93 Ma). L'importance de ces gisements ne permet cependant pas de se représenter l'évolution des faunes d'insectes africains, en particulier entre le Trias et le Crétacé et au long du Cénozoïque. Or, c'est à cette époque que la faune africaine acquiert l'essentiel de son originalité actuelle. Le point originel de la région afrotropicale se situe à l'éclatement du Gondwana, qui se traduit entre autres par la séparation définitive des continents africain et sud-américain au début du Crétacé supérieur vers 95 Ma. Mais si l'Afrique tire sa spécificité, comme région biogéographique, de l'éclatement du Gondwana, la question se pose de savoir quelle a pu être l'influence de l'ancienne continuité géographique entre les continents de l'hémisphère sud sur les faunes actuelles de ces régions et notamment de la région afrotropicale. Les taxons qui présentent des répartitions disjointes sur plusieurs éléments des continents austraux sont ainsi généralement qualifiés de gondwaniens. Ils présentent des taux remarquables d'endémisme. On ne leur connaît pas de représentant actuel hors des régions australes des continents de l'hémisphère Sud. Pourtant, les fossiles suggèrent que ces distributions disjointes seraient le résultat d'un processus d'extinction post-gondwanien plutôt que du maintien d'un endémisme originel. Il serait alors plus judicieux d'utiliser à leur propos la dénomination de taxons mésozoïques en lieu et place de taxons gondwaniens.

L'Amérique du Sud et l'Afrique constituent deux ensembles comparables et ayant partagé une histoire commune avant la scission du Gondwana. L'Afrique partage peu de taxons actuels avec le continent américain et l'origine des éléments communs apparaît comme très diverse. Il faut tout d'abord écarter

les espèces qui ont bénéficié d'un transport humain. C'est le cas de divers insectes ravageurs et de certains de leurs antagonistes. On reconnaît aussi quelques genres communs à l'Afrique et aux Amériques, comme *Schistocerca* (Orthoptères) ou *Mallodon* (Coléoptères). Le genre *Schistocerca* originaire de l'Ancien Monde s'est fortement développé en Amérique du Sud et en Amérique centrale suite à un événement de migration trans-atlantique récent, fortuit et très certainement unique. La voie de passage la plus fréquentée a été le détroit de Behring, mais elle a imposé aux taxons une capacité d'adaptation aux climats tempérés à froids qui régnaient dans cette région à partir du Miocène et n'a pas permis le passage à nombre de taxons de climats chauds intertropicaux. L'ancienneté de certains taxons s'illustre par l'existence de disjonctions dans les chorologies des genres ou des familles. Des exemples s'observent tout particulièrement chez les Orthoptera: Charilaidae, chez certains Diptera: Bombyliidae et des Hymenoptera: Megachilidae de la tribu des Fideliini.

Les grands ensembles biogéographiques de la région afrotropicale se sont mis en place au cours d'événements biologiques catastrophiques ou non (crises de la diversité, etc.) qui ont modelé les flores et les faunes du Crétacé au Néogène. La fin du Crétacé est supposée marquée par une crise biologique majeure, mais celle-ci n'a apparemment pas affectés les familles d'insectes de façon significative. Les grands changements au niveau familial chez ceux-ci et chez les angiospermes se sont produits bien plus tôt, au milieu du Crétacé (Albien-Turonien). De nombreux groupes végétaux ou animaux disparaissent, tandis que se développe une nouvelle flore dominée par les Angiospermes et les faunes associées. Au Néogène le continent africain est le théâtre d'une explosion des formes biologiques adaptées aux environnements dominés par les graminées liés aux changements climatiques qui interviennent à cette époque.

Une autre période clé pour la faune entomologique éthiopienne est la restauration du contact entre la plaque tectonique africaine et la plaque eurasiatique au Miocène vers 17 Ma, voire avant, vers la fin de l'Oligocène. Trois régions biogéographiques de l'Ancien Monde, les régions paléarctique, orientale et éthiopienne partagent à divers moments de leur histoire de nombreux taxons. La mise en contact physique des plaques eurasiatique et africaine renforce les passages entre ces régions.

Les échanges, nombreux, n'interdisent pas le maintien d'un fort endémisme. L'Afrique australe se caractérise ainsi par une faune d'insectes endémiques très remarquable. Si quelques-uns de ces rameaux correspondent parfaitement à ce que l'on peut appeler des reliques gondwaniennes, l'isolement géographique a contribué à l'originalité des processus évolutifs locaux, processus qui auraient pu être accélérés par les conditions écologiques particulières comme cela a été démontré pour les Tenebrionidae et certains Scarabaeidae du désert du Namib.

La région intertropicale du continent a été le creuset de l'évolution des faunes forestières. L'immense massif forestier supposé plus ou moins continu au Paléogène a connu dès le Miocène et jusqu'à aujourd'hui une longue histoire de morcellement et de reconstruction qui, par contrecoup, a contribué à diviser les nombreuses lignées forestières en espèces et populations multiples. La systématique des genres actuels d'insectes forestiers est le reflet de cette histoire chaotique.

Les montagnes de la région éthiopienne ont aussi joué un rôle déterminant dans la structuration des faunes d'insectes. Comparée aux faunes d'altitude des régions orientale et néotropicale, l'entomofaune d'altitude est relativement pauvre en Afrique sub-saharienne, mais elle indique clairement des affinités complexes et des migrations anciennes entre les grands blocs faunistiques actuels. Les forêts submontagnardes volcaniques miocènes de la Ligne Volcanique du Cameroun, comme les montagnes granitiques pré-miocènes de l'Arc Oriental, chaîne de montagne qui s'étire des collines de Taita (Kenya) au Makambako Gap en Tanzanie, ont fonctionné comme des « îles continentales » pendant au moins 10 millions d'années. Elles ont généré un grand nombre de formes endémiques. La Ligne Volcanique du Cameroun a joué un rôle structurant très important aussi bien dans la circulation que dans l'isolement des éléments faunistiques, non seulement montagnards, mais surtout des espèces adaptées aux altitudes moyennes qui se sont particulièrement développées en Afrique orientale à la suite du relèvement de l'Est et du Centre de l'Afrique.

Le rôle du Rift africain est encore difficile à apprécier. Les études faunistiques sont très généralement restreintes à des analyses sous-régionales ou restent simplement descriptives. Hormis l'analyse des faunes montagnardes, peu de synthèses comparent les régions ouest et est africaines. La complexité des forces évolutives à l'œuvre, soulèvement global de la région orientale, volcanisme récent, présence de chaînes montagneuses anciens, assèchements du climat à l'Est et maintien de grands massifs forestiers à l'Ouest, complique l'analyse du message contenu dans les faunes actuelles. On dispose là d'un chantier de recherches plein de promesses à condition de l'étendre au-delà du simple rôle du Rift.

Tous les éléments présentés ici démontrent que l'entomofaune de la région éthiopienne est un assemblage composite d'espèces anciennes, d'espèces jeunes et d'espèces naissantes qui illustrent la diversité des histoires évolutives qui se sont déroulées dans cette région. À travers leur diversité, les insectes sont un modèle incomparable pour l'étude des écosystèmes terrestres et les connaissances accumulées par les travaux taxonomiques et faunistiques offrent un vaste champ d'investigation à explorer grâce aux outils modernes de la biologie.

**Keywords:** Biogeography, Insecta, Africa, fossil, Gondwana, Mesozoic.

## Introduction

Dans la durée évolutive, une espèce n'est jamais « acquise ». Provenant de l'évolution d'espèces « ancestrales », les espèces d'un temps donné s'adaptent constamment aux transformations de leur environnement. Aussi, chaque peuplement d'insectes d'une région biogéographique peut en théorie être composé d'un assemblage d'espèces d'âges différents issues de rameaux plus ou moins anciens. Si c'est le cas, à l'échelle d'une région biogéographique, un peuplement d'insectes reflète une cascade d'événements passés plus ou moins éloignés dans le temps.

De son côté, la classification reflète, ou devrait logiquement refléter, les grands événements évolutifs. Les nœuds des arbres phylogénétiques ne sont pas des artifices des reconstructions moléculaires ou morphologiques. Si les phylogénies sont congruentes et reposent, au-delà des homoplasies, sur une diversité suffisante de marqueurs ou de données morphologiques, elles devraient traduire l'histoire évolutive des populations et pas seulement l'histoire particulière de tel ou tel gène ou de tout autre jeu de caractères. Elles devraient refléter des événements biologiques qui trouvent souvent eux-mêmes leur origine dans des événements géologiques ou climatiques. Nous cherchons à comprendre ici ce dont témoigne l'arborescence des clades monophylétiques en termes de biogéographie historique. Nous voulons insister sur le fait que la classification des insectes afrotropicaux est intrinsèquement liée à l'histoire de l'Afrique. La fragmentation du Gondwana, la continuité et la discontinuité des forêts submontagnardes de la Ligne Volcanique du Cameroun ou de l'Arc Oriental ou encore l'aridification du Namib ou du Rift sont en arrière plan de tel ou tel nœud d'arbres phylogénétiques consensus.

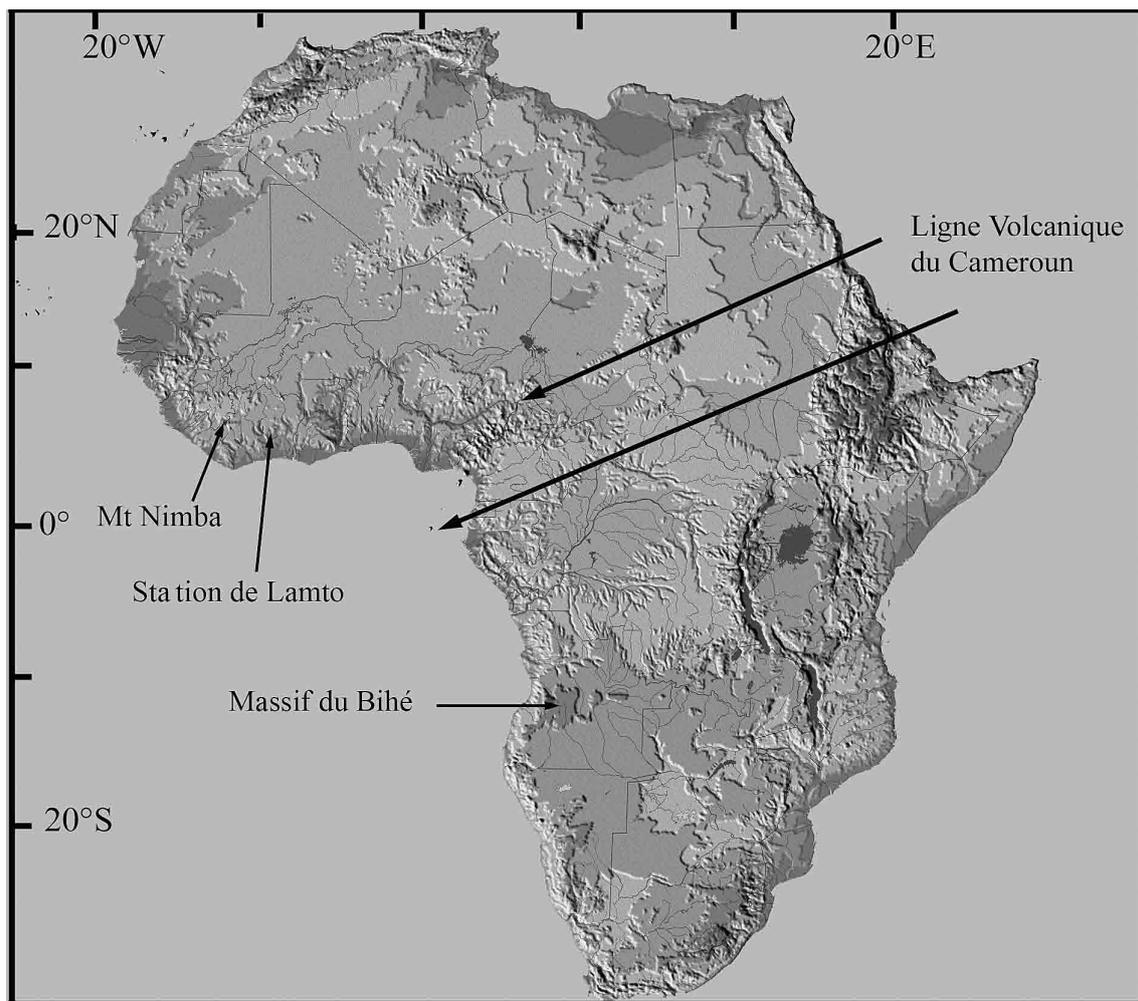
L'idée directrice de notre approche est de démontrer que la singularité de l'entomofaune éthiopienne vient de ce que la cascade des événements historiques dont elle résulte n'a pas été complètement estompée, et l'a été moins encore que dans les régions holarctiques. La différence fondamentale entre cette entomofaune éthiopienne et, par exemple, l'entomofaune paléarctique tient précisément, nous semble-t-il, dans le fait que la première rassemble des espèces issues de spéciations d'âges extrêmement dissemblables, alors que la seconde est composée d'espèces qui ont probablement des âges relativement peu différents, même si de nombreuses lignées holarctiques peuvent être très anciennes (souvent Miocène, Oligocène, voire Eocène inférieur, 50 Ma). Ainsi, de nombreux genres de Chironomidae européens sont connus de l'ambre éocène basal de

France (Doitteau & Nel 2007). En effet, l'expansion glaciaire et les sévères oscillations paléoclimatiques du Pléistocène ont fortement réduit les peuplements d'insectes de la région paléarctique ne laissant subsister que de petits îlots refuges (Ashworth 1997 ; Hewitt 2001), tout en favorisant l'expansion de groupes particuliers déjà présents dans le Nord de l'Europe. Une grande partie de sa biodiversité actuelle est ainsi issue de spéciations qui remontent aux dernières périodes glaciaires et à la période de recolonisation postglaciaire qui s'est ensuivie à partir de refuges glaciaires (Butlin & Hewitt 1985 ; Hewitt 1999 ; Gomez-Zurita *et al.* 2000 ; Ritchie *et al.* 2001). La récente emprise glaciaire a été un phénomène intense, étendu dans l'espace, mais relativement délimité dans le temps évolutif. Disons, d'une façon schématique, qu'elle a eu pour conséquence un effet de synchronisation de l'âge moyen des espèces paléarctiques qui ont survécu. Le continent africain n'a pas été épargné par les phases glaciaires, mais leur impact a été tamponné et circonscrit. Les régressions et les transgressions de la forêt dense humide éthiopienne ont certes eu lieu (Maley 1996) ; les forêts de montagne ont de toute évidence vu leurs limites d'altitude osciller tout au long du Pléistocène (Coetzee 1964 ; Maley 1987), mais le « fond » de l'entomofaune éthiopienne ne semble pas avoir été menacé de la même façon que dans l'hémisphère nord. Les refuges intertropicaux (Livingstone 1982 ; Mayr & O'Hara 1986 ; Maley 1989 ; Colyn 1987, 1991 ; Quérrouil *et al.* 2003) ne sont pas analogues aux refuges glaciaires. Ils sont plus vastes et ont fonctionné beaucoup plus longtemps et de façon plus récurrente. Par ailleurs, les zones inter-refuges étaient infiniment moins inhospitalières dans la zone intertropicale que dans la zone glaciaire paléarctique. Si nombre des témoins du passé ont été balayés par l'immensité glaciaire en zone paléarctique, ceux de la zone éthiopienne ont pour l'essentiel traversé le temps. Plus que cela, le Pléistocène africain n'a cessé d'être le théâtre de vagues de spéciation. Il en a résulté un mélange d'espèces d'âges différents.

Malgré cela, la région éthiopienne est considérée comme la moins riche en espèce des zones intertropicales (Amadon 1973 ; Thorne 1973 ; Robbins & Opler 1997). Cette situation résulterait d'une histoire géographique moins diverse au plan topographique (Mc Key & Davidson 1993) et à des taux d'extinction plus importants (Raven & Axelrod 1974 ; Goldblatt 1993a ; Livingstone 1993) que ce qui est observé dans d'autres régions intertropicales, comme la région néotropicale. Toutefois, l'Afrique est peuplée par une faune entomologique originale et riche en formes : plus de 100.000 espèces ont été décrites de ce continent (Miller & Rongo 2001). La chorologie de

la plupart des familles africaines d'insectes est encore très mal connue. Seuls quelques groupes intensément collectés et intéressant de nombreux entomologistes (essentiellement des familles de Lepidoptera et de Coleoptera, dans une moindre mesure quelques familles de Diptera) ou qui ont un intérêt économique certain (Orthoptera: Acridoidea, Hymenoptera: Myrmecoidea) fournissent matière à réflexion sur la distribution actuelle des insectes africains. À cette disparité des collectes s'ajoute la faiblesse des moyens humains disponibles pour étudier la systématique des insectes comparée à l'extrême diversité de cette classe. Pour un grand nombre de groupes, les récoltes restent anecdotiques ou localisées à quelques sites d'études. La faune entomologique de la station d'écologie de Lamto (fig. 1) est particulièrement bien connue par les collectes des nombreux chercheurs qui s'y sont

succédé de 1961 à nos jours et qui ont publié une masse considérable de données sur la composition et l'écologie des peuplements végétaux et animaux (voir le site Internet <http://lamto.free.fr>). Cette observation se répète pour quelques localités ou régions à travers l'Afrique, comme, l'ensemble Rwanda-Burundi (MRAC 1955a, 1955b, 1956, 1957), les parcs nationaux de la République Démocratique du Congo (publications des périodes 1954–1968, 1953–1968, 1937–1959, 1937–1952, 1951–1967 : liste in IRSN 2006), l'Arc Oriental en Tanzanie (Lovett & Wasser 1993), ou le Mont Nimba (fig. 1) aux confins de la Guinée, du Libéria et de la Côte d'Ivoire (Lamotte & Roy 2003). L'approche biogéographique des insectes à l'échelle du continent africain n'est pas facilitée par ces lacunes et par la grande dispersion des publications. La grande majorité des auteurs a surtout privilégié la



**Figure 1**  
Localisation de localités d'Afrique de l'Ouest citées dans le texte.

Tableau 1. Evénements entomologiques remarquables en Afrique : relation avec les événements géologiques et paléoclimatiques majeurs.

Ere	Périodes	Age Ma	Evénements géologiques	Evénements entomologiques	Evénements entomologiques au niveau mondial	Références	
IV	Holocène	0,010	Transgression postglaciaire. Individualisation des îles de Bioko et des Seychelles	Spéciations insulaires. Isolement des populations		Rohling <i>et al.</i> 1998	
		0,018	Phase hyperaride au N et NE de l'Afrique			Grove 1993	
	Pléistocène	0,050					
		0,260			Spéciation de <i>Drosophila mauritiana</i>		Kliman <i>et al.</i> 2001
		0,400	São Tomé couverte de forêts submontagnardes	Spéciation de <i>Drosophila santomea</i>			Cariou <i>et al.</i> 2001
		0,600	La dynamique du système dunaire du Namib crée les conditions favorables à la spéciation	différenciation des espèces les plus jeunes de <i>Scarabaeus</i> du sous-genre <i>Pachysoma</i> et des <i>Tenebrionidae</i>			Sole <i>et al.</i> 2005 ; Penrith 1979
		1	Surrection du Kilimandjaro	Quelques insectes fossiles peu étudiés			Griffiths 1993
			Copal de Madagascar, du Togo, du Gabon, du Congo				
		2,6	Désert du Namib	diversification des <i>Scarabaeus</i> du sous-genre <i>Pachysoma</i>			Sole <i>et al.</i> 2005
		2,5-3	Phase majeure d'aridification du Rift				Bonnefille 1983 ; Cane & Molnar 2001
2,9	Désert du Namib	Apparition du genre <i>Neopachysoma</i>			Sole <i>et al.</i> 2005		
3	Désert du Namib	Apparition des <i>Scarabaeus</i> du sous-genre <i>Pachysoma</i>			Sole <i>et al.</i> 2005		
5	Ambre du Kenya	Fossile de <i>Propalpicus</i> (Coléop. Propalpicidae) proche des <i>Propalpicus</i> actuels; Afrique occ./centrale ; Seychelles, Madagascar ; régions orientale et australasienne				Krinsky W.L. 1985	
III	Miocène		Phase post-Miocène du Namib	Diversification des <i>Thysanoures</i> <i>Lepismatidae</i> du Namib		Ward & Corbett 1990	
		15	Surrection de la Ligne Volcanique du Cameroun (phase de volcanisme maximale synchrone)	Apparition du sous-groupe <i>Drosophila melanogaster</i> en Afrique	Extinctions progressives des faunes chaudes en Europe, se poursuivant au Pliocène et Pléistocène	Lachaise & Silvain 2002	
	Miocène		Origine du désert du Namib (Pickford & Senut 1999)				
		17	Contact de la plaque africaine avec la plaque eurasiatique	Vaste radiation secondaire des bousiers scarabaeïnes qui débute en Afrique			Cambefort 1991 ; Davis <i>et al.</i> 2002
			Miocène du Kenya	Entomofaune fossile riche mais non étudiée			Paulian 1976 ; Thackray 1994
	17,5	Formations herbeuses fossiles sur le Mt Elgon, Kenya					
	23	Oligocène terminal d'Aix en Provence et d'Armissan dans l'Aude	Fossiles européens de <i>Zygotera</i> du genre <i>Sapho</i> , « ancêtres » des représentants actuels du genre <i>Sapho</i> du Togo			Dumont <i>et al.</i> 2005	
	Oligocène	23	L'Afrique toujours isolée				
			Origine du désert du Namib (Zinderen Bakker 1975)				
	Eocène	30	Oligocène d'Europe a donné les plus anciennes <i>Apis</i> dont descendent les <i>Apis</i> africains actuels			Entomofaunes très proches de l'actuel, mais biogéographie très différente de l'actuel, avec persistance de faunes chaudes en Europe et Amérique du Nord	Engel 1999 ; Nel <i>et al.</i> 1999
46		Oligocène du Kenya Dépôts lacustres de Mahenge, District de Singida Tanzanie	Quelques rares insectes Insectes fossiles, peu étudiés		Entomofaunes modernes, mais climats en général nettement chauds quoique se dégradant progressivement au cours du Tertiaire	Harrison <i>et al.</i> 2000 ; Jacobs & Hereindeen 2004	

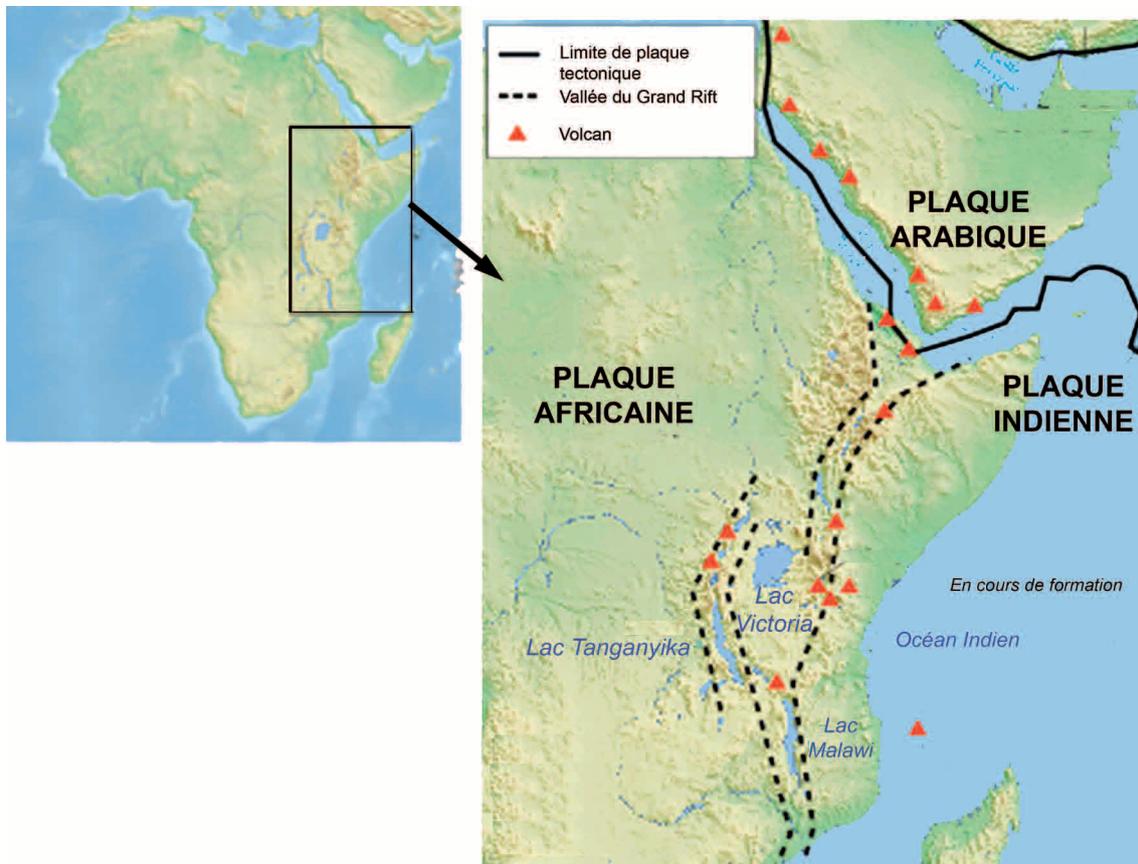
Paléocène Crise K-T	55					Aucune extinction remarquable, au moins au niveau familial	Whalley 1988 ; Jarzembowski 1989 ; Labandeira & Sepkoski 1993 ; Nel 2005
	60						
II	65	Crétacé de Tunisie, du Maroc, de Libye		Des entomofaunes fossiles probablement riches mais non collectées			
	80			Mycetophilidea Keroplatidae Macrocerini couvrant principalement les fragments du Gondwana			Matile 1990
	80			Apparition des systèmes mutualistes <i>Ficus-Agoonidae</i> (date min)			Machado <i>et al.</i> 2001
	89-93	Gisement d'Orapa, Botswana.		Diversité d'Hyménoptères fossiles, plus anciens Myrmicinae ?		Apoidea en cours de diversification	Brother & Rasnitsyn 2003 ; Dlussky <i>et al.</i> 2004
	95	Fin de la fragmentation du Gondwana		Vicariance des genres afrotropicaux et néotropicaux		Mise en place des familles actuelles d'insectes - extinction massive de nombreuses lignées jurassiques ou triassiques, en relation avec la mise en place des flores d'angiospermes	Sereno <i>et al.</i> 2004 ; Grimaldi & Engel 2005 ; Nel 2005
	97					Premiers Formicidae	Nel <i>et al.</i> 2004f
	100	Cénomaniens de l'ouest de la France		Premier fossile connu de Mycetophilidea Keroplatidae à rapprocher des lignées afro-néotropicales actuelles			
	100 ?	Angola		Une larve de Coléoptère aquatique Coptoclavidae		Premiers Isoptera, Vespoidea sociaux, premiers Mantodea	Teixeira 1975
	100	Inférence moléculaire		Apparition des systèmes mutualistes <i>Ficus-Agoonidae</i> (date max)		Premier Apoidea	Machado <i>et al.</i> 2001 ; Poinar & Danforth 2006
	150	Isolément de Madagascar		Insectes fossiles à Madagascar, non collectés et peu étudiés			
Jurassique	170-145	Début de l'éclatement du Gondwana. Isolément de Madagascar		Evènements de vicariance au niveau des familles et des genres d'insectes			
	187	Gisements d'Allemagne et du Luxembourg		Dyriscoidae: Ladyridae à rapprocher des Hydradephaga: Aspidyridae actuels, Afrique du Sud et Chine		Premiers Lepidoptera, Hymenoptera parasitoïdes	Ponomarenko 1992 ; Ribera <i>et al.</i> 2002
	220-225	Formation de Molteno, bassin du Karoo, Afrique du Sud		300 espèces d'insectes fossiles recensés		Premiers Hymenoptera, Heteroptera, Thysanoptera	Riek 1974b, 1976c ; Scott <i>et al.</i> 2004
Trias	250-200	Afrique australe Karoo, Madagascar		Apparition de la faune entomologique de type moderne, notamment au Gondwana		Premiers Diptera	Evenhuis 1994
							Ref. ?
Limite P-T	250-290	Formation de Whitehill, Province du Natal		Coléoptères			Geertsema & van den Heever 1996
	P1	Permocupedidae Afrique du Sud		Premières nymphes connues d'insectes aquatiques (pour l'Afrique)		Premiers Coleoptera, Neuroptera	Kukalova 1969 ; Wootton 1981 ; Lubkin & Engel 2005 ; Ponomarenko 2004
I	Permien					Premiers Pterygota, premiers Holometabola	Engel & Grimaldi 2004
		396-407	Vieux grès rouges de Rhynie, Aberdeenshire, Ecosse			Premiers hexapodes fossiles <i>Rhyniognatha birsi</i> , <i>Rhyniella praecursor</i>	
Carbonifère supérieur Dévonien	434	Inférence moléculaire				Origine théorique des hexapodes	Deuve 2001
Silurien							

description des types de répartition (Le Gall 1986 ; Nonveiller 1996 ; Pesenko & Pauly 2005). Carcasson (1964) fut l'un des premiers chercheurs à décrire et expliquer la distribution d'insectes, des Lepidoptera Rhopalocera, en référence aux données disponibles sur les paléoenvironnements. Cette approche a été ensuite rarement utilisée de façon aussi complète, la majorité des auteurs suggérant seulement de telles relations entre les distributions et l'histoire des environnements. Depuis cet auteur, les connaissances sur les paléoenvironnements ont considérablement progressé, même si de nombreuses inconnues persistent.

Quelle peut être l'ampleur de la variation de la durée de vie évolutive de différentes espèces d'insectes contemporaines d'une région biogéographique donnée ? Existe-t-il dans le présent des espèces anciennes par opposition à des espèces jeunes, c'est-à-dire des espèces n'ayant pas ou ayant très peu évolué depuis leur origine opposée à des espèces ayant pour origine un événement très récent ? Existe-t-il des espèces très jeunes ? Jusqu'à quel point ? Ce sont là plusieurs

des questions auxquelles il convient de répondre.

Comprendre l'état présent de la faune des insectes dans une région biogéographique donnée, ici la région éthiopienne, à la lumière de l'histoire passée, c'est donner une dimension historique à la diversité biologique et donc comprendre sa genèse. L'histoire de l'environnement africain est une histoire de pulsations : transgressions et régressions des forêts, expansion et confinement des faunes. Et, plus que pour toute autre région biogéographique, la région éthiopienne se prête remarquablement bien à tester certaines hypothèses relatives à la dynamique de la biodiversité dans le temps et dans l'espace. À la lumière de quelques exemples notoires et représentatifs de la biogéographie historique de taxons choisis au sein de certaines familles d'insectes dans des ordres différents, nous voulons souligner le fait que la biodiversité doit être appréhendée comme fondamentalement dynamique. La biodiversité n'est pas un « état stable » mais un processus permanent de remise en cause. Notre démarche vise à comprendre la dynamique de la diversification et de la circulation des



**Figure 2**  
Carte du Rift africain (d'après Chorowicz 2005).

faunes et des flores dans le contexte changeant de la fragmentation ou de la coalescence des régions et des milieux de l'Afrique subsaharienne.

Dans cette perspective, nous avons retenu grossièrement quatre échelles de temps (quatre séries de pas évolutifs), à savoir: 1. Les témoins du Gondwana ; 2. La mise en place des grandes composantes de la faune entomologique au Crétacé supérieur/Tertiaire ; 3. Les corridors montagneux Plio-Pléistocènes ; 4. Les spéciations récentes du Pléistocène tardif. Nous avons sélectionné aussi un certain nombre de questions, notamment les suivantes : Existe-t-il dans la faune actuelle des descendants de rameaux incontestablement gondwaniens ? Cette faune partage-t-elle davantage d'éléments avec la faune orientale ou avec la faune néotropicale ? Qu'elle est l'importance et la signification des genres endémiques d'insectes dans la région éthiopienne ? Les taxons à distribution géographique morcelée, qu'il s'agisse de familles, de genres ou d'espèces, sont-ils nécessairement des taxons paléoendémiques anciens ? Pourquoi l'entomofaune de l'Afrique australe renferme-t-elle autant de taxons endémiques ? À quand remonte la mise en place des communautés d'insectes afrotropicaux liés aux environnements riches en graminées ? La faune entomologique actuelle plaide-t-elle en faveur de la continuité ou de la discontinuité de la forêt intertropicale au Miocène et au Pliocène ? Un corridor montagneux transafricain est-ouest grossièrement parallèle aux latitudes a-t-il joué un rôle de pont à certaines périodes du Pléistocène ? Les montagnes du Rift (fig. 2) et de l'Asir dans le sud-ouest de la péninsule Arabique ont-elles joué le rôle de corridor froid mettant en connexion les régions afrotropicale et paléarctique ? L'aridification extrême de la zone saharienne et de l'Afrique de l'Est vers 17 ka BP a-t-elle affecté la faune entomologique de façon appréciable ?

La présente étude exclut la faune entomologique de Madagascar qui, du fait de ses affinités multiples, indo-australiennes et afrotropicales, a une histoire propre laquelle a été longuement traitée au cours de colloques (Lourenço 1996 ; Vachon 1953), à travers les très nombreuses faunes publiées dans la collection « Faunes de Madagascar » et dans de très nombreuses publications (Noyes & Prinsloo 1998 ; Jamet *et al.* 1999 ; Betsch *et al.* 2000 ; Lecoq 2000 ; Gibon 2006 ; Gibon & Randriamasimanana 2007 ; Le Goff *et al.* 2007).

### Les Fossiles

L'approche biogéographique peut s'adosser aussi bien à l'étude des taxons fossiles qu'à celle des taxons

récents et de leurs relations phylogénétiques. Les fossiles d'insectes permettent de tracer les très grandes lignes de l'évolution des insectes (tab.1), mais leur rareté sur une grande partie du continent africain limite leur utilisation en biogéographie. L'histoire passée des Hexapodes, et plus spécifiquement des insectes, est dans ses grandes lignes relativement bien connue (Grimaldi 2001 ; Nel 2002 ; Grimaldi & Engel 2005). Rappelons que le plus ancien fossile d'insecte connu à l'échelle du globe remonte au Dévonien entre 396 et 407 Ma (Engel & Grimaldi 2004) et que les inférences moléculaires situent l'origine des Hexapodes dans le Silurien entre 408 et 438 Ma (Deuve 2001). La chronologie des périodes géologiques citées dans le texte est précisée dans le tableau 1. En Afrique, les plus anciens fossiles actuellement connus sont datés du Permien autour de 250-290 Ma, soit quelque 100 à 150 millions d'années plus tard. Il s'agit essentiellement de fossiles d'Orthoptères malgaches (Paulian 1965) et de Coléoptères Permocupedidae de la Formation de Whitehill dans la province du Natal, en Afrique du Sud (Riek 1973, 1974a, 1976a,b ; Visser 1992 ; Geertsema & van den Heever 1996 ; Ponomarenko 2004).

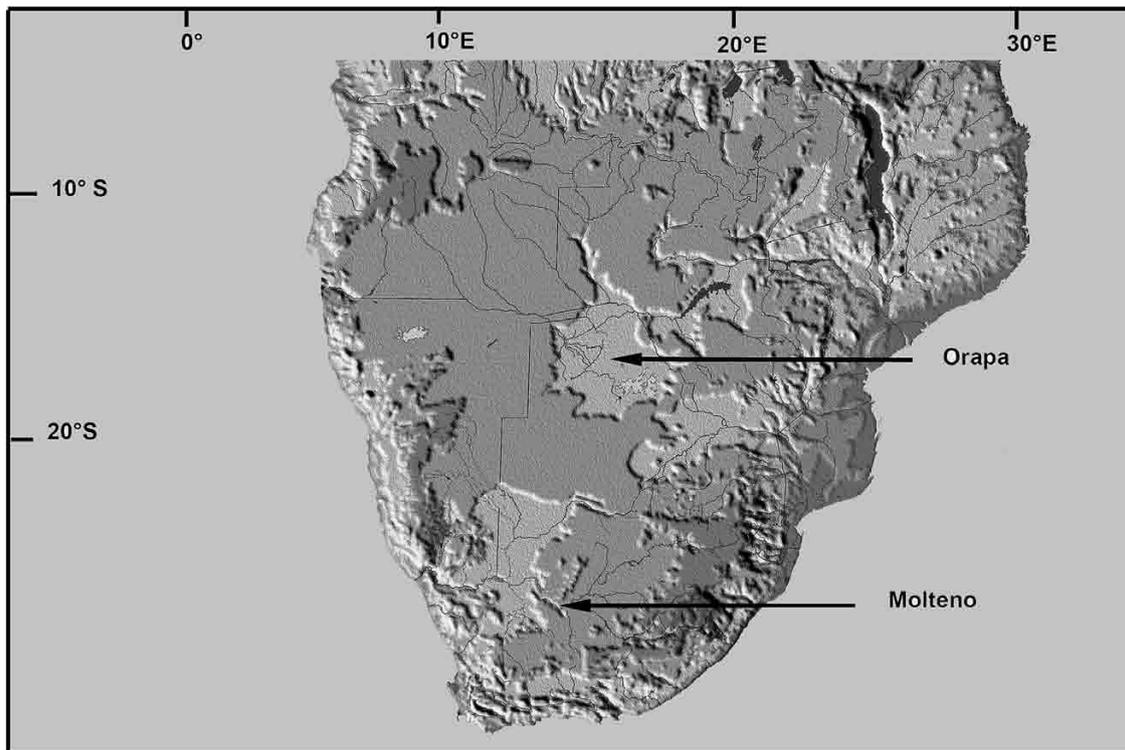
C'est pourtant au Trias que la faune entomologique moderne aurait véritablement commencé à se diversifier en Afrique comme ailleurs (Gall *et al.* 1998 ; Grimaldi & Engel 2005). L'entomofaune africaine du Trias supérieur est partiellement connue grâce à l'analyse des dépôts du Carnien de la formation de Molteno dans le bassin du Karoo de la province du Cap (Cairncross *et al.* 1995), où quelque 300 espèces d'insectes fossiles ont été recensées (Riek 1974b, 1976c ; Scott *et al.* 2004). Les insectes fossiles sont essentiellement conservés dans des roches déposées en milieu lacustre, principalement des sédiments argilo-calcaires ou de cinérites, mais aussi de diatomites à partir du Cénozoïque, des résines (ambres et copals) à partir du Crétacé inférieur (Nel 1991 ; Harrison *et al.* 2001 ; Jacobs & Herendeen 2004). Sur la base de ces restes fossiles, les paléoentomologistes et les phylogénéticiens s'accordent à admettre au niveau mondial que les faunes d'insectes ont connu un renouvellement au Jurassique puis principalement au Crétacé. Au milieu de cette dernière période, on observe des extinctions massives et un important remplacement des faunes d'insectes parallèlement à la radiation des Angiospermes. C'est en effet au Crétacé entre 115 et 90 Ma que se rencontrent les plus anciens fossiles connus de la majorité des familles actuelles d'insectes (Grimaldi & Engel 2005 ; Nel 2005 ; Nel *et al.* 2005). Malheureusement, les données publiées sur les insectes fossiles de ces périodes critiques sont très rares et peu représentées sur le continent africain, sauf en de très rares gisements (Schlüter & Kohring

2008). Le gisement d'Orapa au Botswana (fig. 3), daté du Crétacé supérieur (Turonien, circa 90 Ma) (McKay & Rayner 1986) fait figure d'exception. Il a livré, en particulier, une grande diversité d'Hyménoptères (Brother & Rasnitsyn 2003) dont le plus ancien fossile connu de fourmi pouvant appartenir à la sous-famille des Myrmicinae (Dlussky *et al.* 2004 ; Archibald *et al.* 2006). Rappelons que les plus anciennes fourmis connues proviennent des ambres de Birmanie et de France, datés de l'Albien terminal (100 Ma) (Nel *et al.* 2004 ; Engel & Grimaldi 2005). L'épanouissement des groupes issus de cette phase évolutive importante se déroule pour l'essentiel au Crétacé supérieur et au Cénozoïque. Ainsi, les Coleoptera: Scarabaeoidea dérivent d'anciennes lignées qui remontent au Jurassique inférieur vers 180–200 Ma (Cambefort 1991 ; Krell 2006). Ils ont évolué pour l'essentiel durant le Cénozoïque, avec peut-être une phase essentielle pour ces bousiers à l'Oligocène inférieur vers 35 Ma consécutive à la radiation des mammifères herbivores, même si le registre fossile des Scarabaeoidea demeure bien incomplet pour le début du Cénozoïque (Cambefort 1991). Chez les Thysanura: Lepismatidae, certains rameaux remonteraient à un proto-désert du

Namib à la fin du Crétacé (Irish 1990), bien que le désert du Namib, tel qu'on le connaît aujourd'hui, ne serait pas plus vieux que le Miocène moyen ce qui le situerait vers 15 Ma (Pickford & Senut 1999).

Ajoutons que de nombreux autres gisements existent sur le continent africain (Permien, Trias, Jurassique supérieur de Madagascar ; Crétacé de Tunisie, d'Angola et d'Égypte (Teixeira 1975 ; Schlüter & Hartung 1982 ; Nel *et al.* 1998) ; Oligocène de Libye et du Maroc ; Miocène du Kenya (Pickford comm. pers.) ; ambre Crétacé terminal du Nigéria, copals pléistocène et pliocène malgaches, d'Afrique de l'est (Abdullah 1964 ; Krinsky 1985 ; Schlüter & Gnielinski 1986 ; Sands 1987 ; Verschuren 1997), du Togo, du Gabon, du Congo (Colette 1936), mais ils ne sont encore que très peu étudiés.

Les reconstructions phylogénétiques, utilisant des caractères morphologiques ou moléculaires, nous permettent de retracer l'évolution de différents groupes d'insectes sur une échelle de temps très étendue. Mais, là encore des fossiles bien datés afin de calibrer ces arbres phylogénétiques font souvent défaut ou n'ont pas encore été étudiés. Les études phylogéographiques nous permettent, quant à elles, de retracer l'histoire



**Figure 3**

Localisation des gisements fossilifères riches en insectes en Afrique australe : **a**, Orapa, Crétacé supérieur du Botswana ; **b**, Formation de Molteno, Trias supérieur (Carnien) d'Afrique du Sud où quelque 300 espèces d'insectes fossiles ont été recensés.

des populations d'espèces particulières selon les marqueurs moléculaires (Emerson *et al.* 1999 ; Kliman *et al.* 2000 ; Lachaise *et al.* 2000 ; Cariou *et al.* 2001 ; Maczkowiak & Da Lage 2006 ; Sezonlin *et al.* 2006). Malheureusement, très peu d'études concernent l'Afrique, surtout ses invertébrés. Seuls 10 articles parmi les 246 publiés dans la revue *Molecular Ecology* dans la section « Phylogeography, speciation and hybridization » entre janvier 2001 et juin 2004 traitent de la faune africaine, et aucun ne concerne les insectes afrotropicaux (Sezonlin *et al.* 2006). Depuis, quelques travaux, centrés sur ou incluant des taxons africains, ont montré l'intérêt des marqueurs moléculaires pour améliorer nos connaissances en taxonomie, avec par exemple l'analyse phylogénétique concernant les genres *Chrysoritis* (Lepidoptera: Lycaenidae) (Rand *et al.* 2000), *Leptopilina* (Allemand *et al.* 2004), *Danaus* (Lepidoptera: Nymphalidae) (Smith *et al.* 2005), *Manga* (Lepidoptera: Noctuidae) (Moyal & Le Ru 2006), mais aussi pour retracer l'origine des lignées, dans le cas, par exemple, des *Papilio* du groupe *demodocus* (Zakharov *et al.* 2004). Quelques rares études sont consacrées à des analyses phylogénétiques de groupes de niveau familial (Ribeira *et al.* 2007).

### **L'origine : les traces du gondwana sont-elles perceptibles à travers les insectes ?**

Le continent africain trouve son origine dans la scission du supercontinent Gondwana vers le milieu du Crétacé (Smith *et al.* 1994 ; Grunow 1999 ; Sereno *et al.* 2004). L'existence de cet ensemble unique, qui rassemblait les masses continentales qui constituent actuellement l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Antarctique, l'Inde, Madagascar et l'Australie, et son éclatement à partir de la fin du Jurassique (170–145 Ma) ont marqué durablement les faunes de l'hémisphère Sud (Halffter 1974). La distribution actuelle des groupes endémiques de cette région, comme les Marsupiaux ou les Ratites, est généralement considérée comme l'aboutissement d'événements de vicariance qui ont fait suite à cette désagrégation qui s'est achevée avec la séparation complète de l'Australie et de l'Antarctique il y a 40 Ma. Cette hypothèse et le rôle d'événements de dispersion postérieurs à l'isolement de l'Afrique sont largement discutés par Sanmartin & Ronquist (2004). Il apparaît que l'originalité de la faune africaine provient pour ses grandes composantes de son évolution tout au long du Cénozoïque. Cette période est marquée par une succession de phases de transgressions et de régressions marines qui ont laissé de nombreux dépôts sédimentaires à travers le monde. En Afrique, ces dépôts, bien que moins abondants qu'en Europe,

par exemple, existent toutefois dans différents bassins, comme le bassin Maastrichtien-Eocène du Togo (Johnson *et al.* 2000) ou Miocène-Holocène du bassin de Congo (Wiewiora *et al.* 1996). Malheureusement aucun effort de recherche et de collecte d'insectes fossiles n'a été entrepris à ce jour dans ces gisements potentiels. Ensuite, le Quaternaire voit se différencier les complexes d'espèces proches avec notamment des radiations adaptatives et de nombreux exemples de spéciation insulaire.

### **Les clades à vaste dispersion dans la zone intertropicale : lignées gondwaniennes versus lignées mésozoïques ?**

#### **Les taxons gondwaniens**

Jusqu'à la fin du Jurassique et le début du Crétacé, les terres émergées se regroupent en deux grands ensembles séparés par la Théthys : le Gondwana au sud et la Laurasia au nord. L'Afrique est le premier continent à s'individualiser totalement dès le milieu du Crétacé, il y a près de 100 Ma (Maisey 2000, Sereno *et al.* 2004). S'agissant des Vertébrés, les échanges restent possibles entre l'Afrique et la Laurasia, au niveau de l'actuelle Europe, dès le Crétacé puis tout au long du Paléocène et de l'Eocène à travers des voies de migrations trans-Théthys (Gheerbrant & Rage 2006).

Les insectes, dont la majorité des ordres existaient déjà au Jurassique avant la scission du Gondwana, sont des candidats de choix pour discuter de la validité et des limites de ce qu'il est généralement convenu d'appeler « les espèces gondwaniennes ». Par ce qualificatif, nous entendons des taxons actuels dont l'histoire évolutive est strictement liée à la fragmentation de l'ancien continent du Gondwana au Crétacé-Cénozoïque. Cela signifie que l'histoire évolutive de ces rameaux conservateurs a pu être totalement autochtone et s'étaler sur plus de 100 millions d'années.

Le cosmopolitisme des espèces ou des genres varie beaucoup suivant les taxons. Certaines familles présentent une forte différenciation entre les régions biogéographiques et les genres cosmopolites y sont peu ou pas représentés. C'est le cas des Coleoptera: Scarabaeoidea (Krajcik 1998, 1999, Scholtz & Endrody-Younga 1994) ou des Orthoptera: Acridoidea (Dirsh 1965). D'autres ont contraire se caractérisent par le caractère cosmopolite de nombreux genres. Ainsi, 16,7 % des genres de Diptera: Sciaroidea sont présents sur tous les continents (Bechev 1999). Le cas du genre *Zorotypus*, riche de 32 espèces qui constituent l'ordre des Zoraptera, reste très particulier. Ce genre se trouve en effet dans toutes les zones intertropicales du monde et même sur de nombreuses îles, comme les îles

Samoa (Engel & Grimaldi 2002a ; Engel 2003). Cette distribution reflète une origine très ancienne illustrée par les fossiles de l'ambre de Myanmar datant de la fin du Crétacé inférieur (Albien supérieur) (Engel & Grimaldi 2002b). Les Zoraptera se sont maintenus en conservant nombres de leurs caractères « ancestraux ».

Les témoins potentiels d'une origine typiquement gondwanienne sont les insectes appartenant à des familles ou taxons sub-familiaux distribués actuellement de manière disjointe uniquement sur les continents austraux ou les grandes îles australes: Amérique du sud, Afrique australe, Australie, Nouvelle Zélande, Nouvelle Calédonie, etc. (Sequeira & Farrell 2001). Parmi ceux-ci, on trouve des Diptera: Drosophilidae. Sept genres obéissent à ce critère (Lachaise *comm. pers.*): deux ne sont connus que des régions éthiopienne et orientale (*Dichaetophora* et *Paraleucophenga*) (Lachaise *et al.* 1996 ; Tsacas 2000), cinq autres (*Dettopsomyia*, *Hypselothyrea*, *Lissocephala*, *Microdrosophila*, *Neotanygastrella*) ne sont rapportés que de ces deux régions et de la région Australasienne (Harry *et al.* 1996). Chez les Diptera, d'autres exemples sont fournis par les Mycetophiloidea: Keroplatidae (Matile 1990) ou les Coleoptera: Cetoniinae Schizorrhini (Krajcik 1999) lesquels vivent en Afrique Australe, à Madagascar et dans la région australienne. Les Lepidoptera: Micropterigidae de la lignée des *Sabatinca* ont une aire de répartition très vaste mais divisée en petits territoires : Est et Ouest de l'Amérique du Nord, Equateur, Amérique du Sud tempérée, Afrique du Sud (Holloway & Nielsen 1999). Les Cecidosidae sont répartis en Afrique du Sud, Nouvelle-Zélande et Amérique du Sud (Holloway & Nielsen 1999). Des Hymenoptera peuvent aussi présenter ce type de distribution et il est probable que le nombre d'exemples augmentera avec l'étude des milieux des régions australes (Valerio *et al.* 2005). L'analyse en biogéographie historique des Scarabaeinae coprophages réalisée par Davis *et al.* (2002) décrit précisément les caractéristiques d'un groupe gondwanien composé par les Dichotomiini et les Canthoniini.

### Les taxons mésozoïques

Mais il peut se produire que certains de ces groupes, anciennement considérés comme gondwaniens, s'avèrent être, à la lumière des découvertes paléontologiques, des reliques de clades ayant eu une aire de distribution beaucoup plus large dans le passé. La notion de clade gondwanien fait alors place à celle de lignée mésozoïque, car des fossiles de plus en plus nombreux illustrent l'étendue de la distribution à la fin du Mésozoïque de ces lignées anciennement supposées gondwaniennes. Ainsi, la famille des Isoptera:

Mastotermitidae dont la distribution actuelle est restreinte au Nord de l'Australie était répandue sur un beaucoup plus vaste territoire qui englobait au Crétacé et au Paléogène les continents européens et asiatiques actuels avec en plus les Amériques au Cénozoïque (Nel & Paicheler 1993). De même, les Hymenoptera: Scolebythidae dont les espèces actuelles habitent l'Afrique du Sud, Madagascar, le Brésil et l'Australie ont été découverts dans les ambres du Crétacé inférieur au Liban, et de l'Eocène balte et français (Lacau *et al.* 2000). Les Chiasognathinae (Coleoptera: Lucanidae) sont très généralement considérés comme des insectes à distribution gondwanienne, avec des espèces présentes dans l'extrême sud du continent américain et en Australie. Pourtant, un fossile décrit des calcaires lacustres de l'Eocène moyen de Messel (Allemagne) a pu être rapporté à cette famille (Chalumeau & Brochier 2001). Si des représentants des grandes familles de Coleoptera aquatiques Hydradephaga comme les Dytiscidae (4000 espèces), ou les Gyrinidae (1000 espèces) peuvent se trouver dans la plupart des cours d'eau ou des eaux stagnantes sur l'ensemble du monde, ce n'est pas le cas d'une nouvelle famille, les Aspitytidae, décrite récemment sur la base de critères morphologiques et moléculaires (Ribera *et al.* 2002). Elle constitue le groupe sœur de l'ensemble Dytiscidae + Hygrobiidae. Elle est représentée par deux espèces d'un même genre, *Aspidytes*, trouvées dans des régions aussi éloignées et disjointes que la Province du Cap en Afrique du Sud et dans la Province de Shaanxi en Chine (Ribera *et al.* 2002 ; Balke *et al.* 2003). Or, une forte similitude existe entre ces représentants de la famille des Aspitytidae et une famille de Coléoptères dytiscoides fossiles, les Liadytidae Ponomarenko 1977, connus du Jurassique (Toarcien, 187 Ma) et du Crétacé (Albien, 97 Ma) (Labandeira 1994 ; Ribera *et al.* 2002).

Les fossiles ne sont pas seuls à modifier notre vision souvent restrictive des domaines de distribution. La description récente du nouvel ordre Mantophasmatodea (Klass *et al.* 2002 ; Zompro *et al.* 2002) apporte un éclairage complémentaire à ce problème, même si la réalité de ce taxon en tant qu'ordre inédit a été controversée. Les Mantophasmatodea étaient tout d'abord connus de l'ambre Eocène de la Baltique (Arillo *et al.* 1997 ; Zompro 2001). Plusieurs espèces actuelles, distribuées au Sud du continent africain (Namibie, Afrique du Sud, Tanzanie) ont été récemment décrites (Picker *et al.* 2002 ; Klass *et al.* 2003, Zompro *et al.* 2003). Enfin cet ordre vient d'être reconnu dans le Jurassique moyen de Chine (Huang *et al.* 2008). L'endémisme observé, actuellement, chez des insectes des continents méridionaux, peut aussi bien être le résultat d'une origine gondwanienne, ou bien d'un

processus d'extinction ayant affecté le reste de l'aire de répartition d'un clade mésozoïque et même tout simplement, d'un biais d'échantillonnage.

### Quels liens entre les faunes d'Afrique et d'Amérique intertropicale ?

La parenté entre les insectes de l'Ancien et du Nouveau Monde, et plus particulièrement entre les espèces éthiopiennes et néotropicales, est un sujet qui est resté relativement peu abordé comparativement aux plantes et aux vertébrés (voir la couverture de ces sujets dans Goldblatt 1993b) jusqu'à l'avènement des analyses phylogénétiques moléculaires qui ouvre de nouvelles perspectives sur la datation des taxons et des clades. Mais, si les faunes des deux régions sont bien différentes, quelques genres d'insectes se partagent entre l'Ancien et le Nouveau Monde, tandis que d'autres ont une répartition pantropicale.

#### Les anthropiques

Il convient tout d'abord de distinguer les espèces disséminées par l'homme, de celles dont la distribution correspond à des événements antérieurs à la dispersion des populations humaines et de leurs cortèges de « commensaux ». L'introduction en Afrique de plantes originaires du continent américain, manioc, maïs, etc. (Chastanet 1998) s'est traduite par le déplacement géographique d'un certain nombre d'insectes. Certaines espèces introduites ont acquis sur le continent africain un statut de ravageurs de première importance (Herren & Neuenschwander 1991) : cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*, Grand Capucin du maïs, *Prostephanus truncatus*. Suite à l'introduction accidentelle des insectes ravageurs, on a assisté à l'introduction volontaire d'insectes parasitoïdes en vue

de limiter les populations des premiers (Neuenschwander & Markham 2001). Certaines introductions d'insectes phytophages n'ont pas débouché sur l'invasion des cultures ou des milieux par les espèces introduites, mais par l'installation très localisée de populations africaines des espèces transportées. Ainsi, quelques espèces de Cerambycidae ont été introduites dans les îles du Golfe de Guinée (Tavakilian & Teocchi 1997), très probablement avec les boutures de manioc transportées par les marchands portugais en vue de l'introduction de cette plante dans les îles. Ces espèces sont restées confinées jusqu'aujourd'hui dans ces îles où elles font partie de l'entomofaune locale. Les échanges dans le sens Afrique vers l'Amérique ont aussi existé, bien qu'ils soient plus rares. Il faut dire que les transports de matériel végétal, support des insectes transportés, se sont effectués presque uniquement de l'Amérique vers l'Afrique. Le cas du Cerambycidae *Phryneta verrucosa* (Drury) a été récemment mis en évidence par Sudre et Teocchi (2003). Cet insecte, originaire de l'île d'Annobon a été introduit à la Barbade, d'où l'espèce a été décrite (fig. 4). L'auteur de l'espèce signale d'ailleurs à l'époque son origine africaine probable et la situe en Afrique méridionale.

#### Les non anthropiques

Pour les taxons non disséminés par l'homme, deux hypothèses concurrentes décrivant l'origine des lignées s'imposent à l'esprit : - la distribution actuelle peut refléter une origine gondwanienne, les taxons actuels dérivent alors d'une évolution locale sur chacun des deux continents. Ces lignées ont alors divergé avant ou après la scission des grands blocs actuels ; - la distribution actuelle peut au contraire résulter de

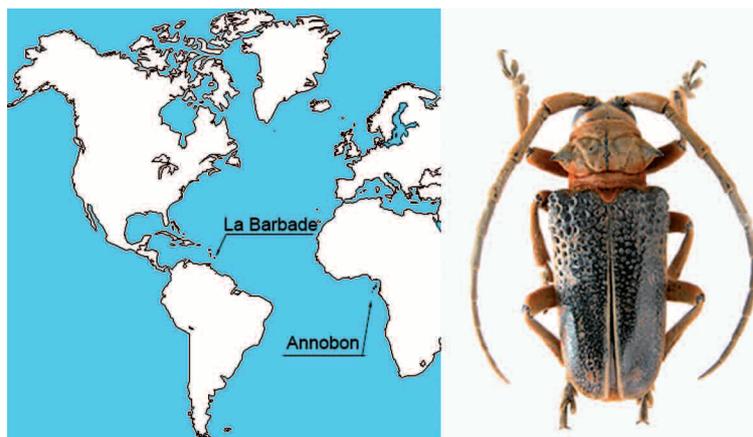


Figure 4 Habitats et distribution de *Phryneta verrucosa*, espèce africaine de Cerambycidae originaire de l'île d'Annobon, introduite à la Barbade avant le 17<sup>ème</sup> siècle.

l'expansion récente intercontinentale d'un taxon dont l'histoire préalable était cantonnée à un des deux continents.

Chez les insectes, les taxons d'origine gondwanienne partagés par les régions néo- et paléotropicales sont peu étudiés sur l'ensemble des ordres. Il existe cependant quelques exceptions notoires. Ainsi, chez les Diptera: Keroplatidae, Matile (1990) a montré que les représentants des principales lignées de Keroplatini étaient largement en place sur les éléments du Gondwana, voire pour certains également sur certains éléments de la Laurasie. Parmi ces lignées, certaines sont qualifiées d'afro-néotropicales (Matile 1990). Parmi elles on compte des lignées du genre *Keroplatus* dont la distribution s'étend sur une grande partie des continents africain et sud-américain. Le groupe *Heteropterna*, qui rassemble les genres *Heteropterna* et *Ctenoceridion*, est purement gondwanien au Crétacé moyen. C'est aussi l'époque où par exemple le genre *Hikanoptilon* se trouve d'ores et déjà confiné à la seule Afrique et les genres *Neoceroplatus* et *Placoceratias* à la seule Amérique du Sud.

Un autre exemple remarquable est fourni par les Scarabaeoidea: Cetoniinae, la tribu des Gymnetini a une répartition couvrant toutes les zones intertropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde (Krajcik 1998). Elle est particulièrement bien diversifiée en région néotropicale et au Sud des Etats-Unis avec 27 genres, alors que la région indo-australienne ne possède qu'un seul genre et l'Afrique quatre. Le genre africain *Stethodesma* est suffisamment proche des genres américains *Gymnetis* et *Gymnetosoma* pour que certains auteurs les aient mis en synonymie (Antoine 2001). Les Gymnetini trouvent très probablement leur origine sur le Gondwana, certains éléments ayant colonisé l'Australie et l'Afrique quand ces masses continentales étaient encore en connexion. Les genres américains ont connu une plus forte diversification, car ils ont été soumis à une concurrence/compétition moins forte que les espèces ayant colonisé les régions indo-australienne

et africaine.

D'autres exemples de taxons d'origine gondwanienne, partagés entre l'Amérique du Sud et l'Afrique sont connus dans divers ordres. Les Fideleini, Hymenoptera commentés plus loin, ont ainsi deux espèces américaines et 10 en Afrique ((Whitehead & Eardley 2003). La voie de migration récente la plus efficace a résulté de l'émersion du détroit de Behring qui a permis le passage de nombreuses lignées entre les régions est-paléarctique et orientale et le Nouveau Monde. Ce passage est largement documenté et discuté de l'Asie vers l'Amérique. Ces invasions successives ont modelé les faunes néarctique et néotropicale (Repenning 1967 ; Lindroth 1971 ; Halffter 1987 ; Webb *et al.* 1995 ; Gaimari & Erwin 2000 ; Stone & Cook 2002 ; Dohlen *et al.* 2003 ; Barker *et al.* 2004 ; Cook *et al.* 2004). Chez certains Hymenoptera, ce scénario est corroboré par des analyses phylogéniques. Ainsi, on pense actuellement que le passage vers l'Amérique du genre *Halictus* (Hymenoptera: Halictidae), originaire de l'Ancien Monde, est le résultat de deux invasions distinctes (Michener 1979 ; Danforth *et al.* 1999). Le genre *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae) est répandu sur tous les continents et plus particulièrement dans les régions intertropicales et subtropicales. L'analyse phylogénétique moléculaire de Leys *et al.* (2000) privilégie un scénario basé sur des événements récents au détriment d'une vicariance ancienne de type Gondwana. L'analyse des Pseudomyrmecinae révèle de même une séparation de deux clades, le clade *Pseudomyrmex/Myrcidris* dans le Nouveau Monde et le clade *Tetraponera* endémique à l'Ancien Monde (Ward & Donnie 2005). Cette situation résulterait d'une diversification au Paléocène dans l'Ancien Monde préliminaire à la dispersion vers le Nouveau Monde. Dans cet exemple, les analyses phylogénétiques et les datations, même si elles restent imprécises, rejettent l'hypothèse de diversification des taxons avant la scission du Gondwana. A l'opposé, Ball & Sphelley (2005) proposent un scénario mettant en jeu une

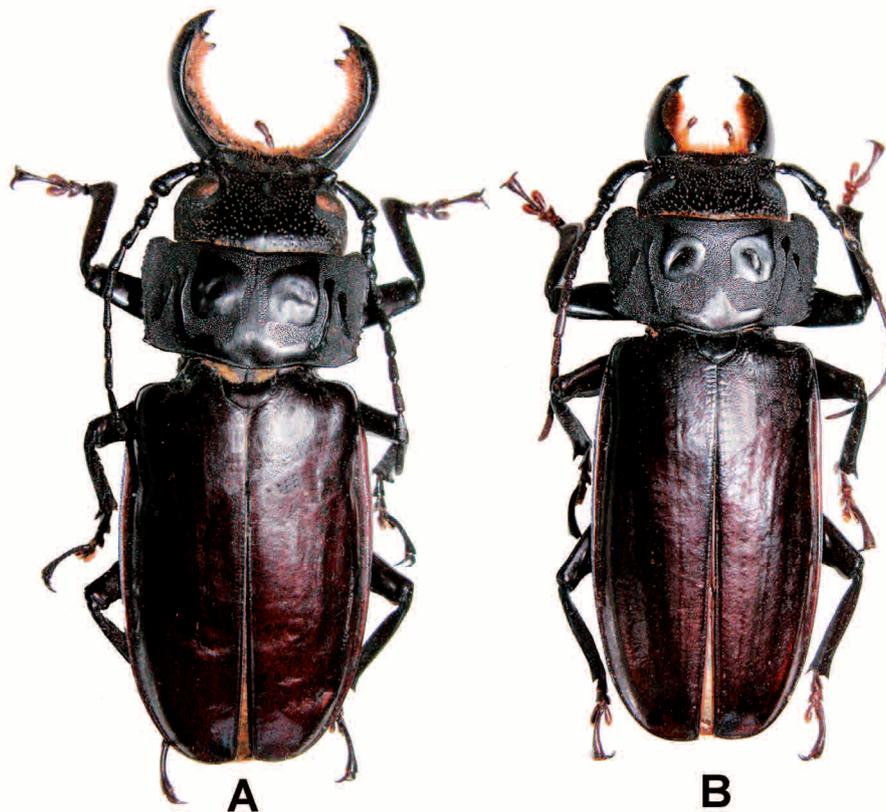


Figure 5  
Habitus de *Schistocerca americana* espèce du Nouveau Monde (Orthoptera, Acrididae).

diversification pré-Cénozoïque pour expliquer la distribution actuelle (régions orientale, éthiopienne et néotropicale) des Carabidae: Melaenini.

Dans quelques genres présents en Amérique du Sud et en Afrique, on ne dispose d'aucune espèce faisant le lien dans la région orientale. C'est le cas, par exemple du genre *Schistocerca* chez les Orthoptera: Acrididae (Amedegnato 1993). Ce genre comprend une seule espèce dans l'Ancien Monde, *S. gregaria* (Forsk. 1775), appelée communément Criquet pèlerin (fig. 5). Ce criquet habite, à l'état solitaire, les zones désertiques africaines et eurasiatiques de l'hémisphère Nord et envahit une bonne partie de la région intertropicale nord à l'état grégaire. En revanche, le genre est représenté dans le Nouveau Monde par un nombre élevé d'espèces dont certaines, qui sont aussi des ravageurs importants, possèdent le même polymorphisme phasaire que *S. gregaria* (Dirsh 1974). Malgré les capacités migratoires très importantes de ces insectes, *S. gregaria* reste confinée à l'Ancien Monde, alors que des individus atteignent les côtes atlantiques

du côté américain lors des grandes invasions. *Schistocerca* fait partie d'un ensemble très diversifié dans l'Ancien Monde (Dirsh 1965) et les espèces américaines ont des caractères évolués qui n'apparaissent pas chez *S. gregaria*. Les espèces du Nouveau Monde, qui inclut le genre *Halmenus*, endémique au Galapagos, forment un groupe monophylétique apparenté à *S. gregaria*. L'hypothèse d'une migration, en un événement unique, de l'Afrique vers le continent américain, suivie d'une grande diversification du genre est soutenue par une étude de phylogénie moléculaire récente (Lovejoy *et al.* 2006). Le genre *Mallodon* (fig. 6) (Cerambycidae: Prioninae) possède de même une espèce africaine subsaharienne, *M. downesii* Hope 1843 (Gilmour 1956) et 7 ou 11 espèces, suivant les auteurs, dans la zone néotropicale (Monné & Hovore 2002 ; Tavakilian 2006). L'espèce *M. downesii* est très largement répandue en Afrique sub-saharienne et elle est fréquente dans la plupart des milieux arborés. Sa présence en Afrique est très vraisemblablement antérieure aux transferts d'espèces générés par les échanges entre les deux



**Figure 6**

Exemples d'espèces du genre *Mallodon* (Cerambycidae : Prioninae). A : *M. downesii* Hope 1843, espèce africaine, ici un exemplaire du Bénin ; B : *M. spinibarbis*, espèce néotropicale, ici un exemplaire de Guyane.

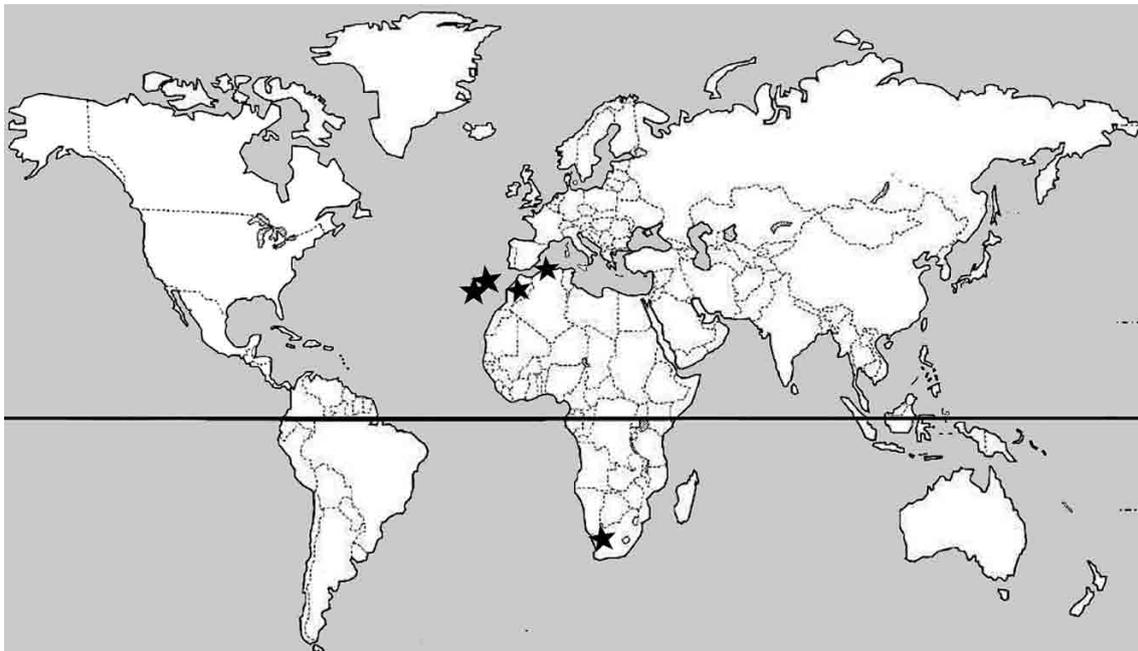
continents. Peu d'espèces de Cerambycidae ont été transférées par l'homme en Afrique, à l'encontre de ce qui se passe sur d'autres continents en particulier depuis les années 1990 avec l'introduction en Amérique et en Europe d'*Anoplophora glabripennis* (Cavey *et al.* 1998 ; Mc Leod *et al.* 2002 ; Delvare *et al.* 2004 ; Townsend *et al.* 2004). Les quelques exemples se limitent à des espèces introduites dans les îles du golfe de Guinée et les espèces impliquées n'ont pas essaimé hors de ces îles. De plus, si les adultes de *Schistocerca* sont capables de se déplacer sur de longues distances, il n'en est pas de même pour ceux de *Mallodon*, beaucoup moins bons volateurs. Dans ce cas, l'hypothèse d'un transfert postérieur à la scission des continents africains et sud-américains est peu probable. L'hypothèse selon laquelle l'émergence du genre *Mallodon* serait antérieure à la division entre l'Amérique du Sud et l'Afrique est donc à explorer tout particulièrement, bien que celle alternative de la présence au Cénozoïque de ce genre dans les régions néarctiques et paléarctiques ne soit pas à exclure. Les Cerambycidae fossiles de ces zones sont particulièrement sous-étudiés.

Ces deux exemples sont très troublants. Dans les deux cas, il s'agit d'espèces appartenant à des taxons relativement anciens, mais leurs histoires sont probablement très différentes. Le passage direct de l'Afrique vers l'Amérique ou vice-versa, après la séparation des deux continents, a été un événement

rare jusqu'à l'avènement du commerce maritime transatlantique.

### Quelle est l'origine des distributions disjointes ?

Ce que nous avons vu à l'échelle intercontinentale est aussi observable sur le continent africain. Un certain nombre de familles ou de genres possèdent des espèces réparties dans des régions séparées par un large hiatus. Ces familles sont des taxons anciens dont la vaste distribution originelle s'est trouvée morcelée par les événements géologiques, climatiques et biologiques en des ensembles disparates. La famille des Diptera: Mythicomyiidae (Zaitzev 1991), souvent considérée comme une sous-famille des Bombyliidae (Yeates 1994), en est un excellent exemple. Cette famille est ancienne et a une répartition actuelle très éclatée. Une espèce fossile est connue du Jurassique (Evenhuis 1994), d'autres de l'Eocène basal de France (Nel 2006). En Afrique, elle est représentée par des espèces distribuées: 1) sur le pourtour méditerranéen et dans les îles Canaries et du Cap-Vert, 2) En Afrique Australe (Hull 1973) (fig. 7). On ne connaît pas d'espèce vivante dans les régions intermédiaires. Une telle distribution disjointe comprenant des espèces présentes au Nord du Sahara et un ensemble austral souvent confiné à la zone climatique afro-tempérée australe, n'est pas une exception chez les Bombyliidae. On la retrouve chez les Heterotropinae, les Phthiriinae, les Usiinae,

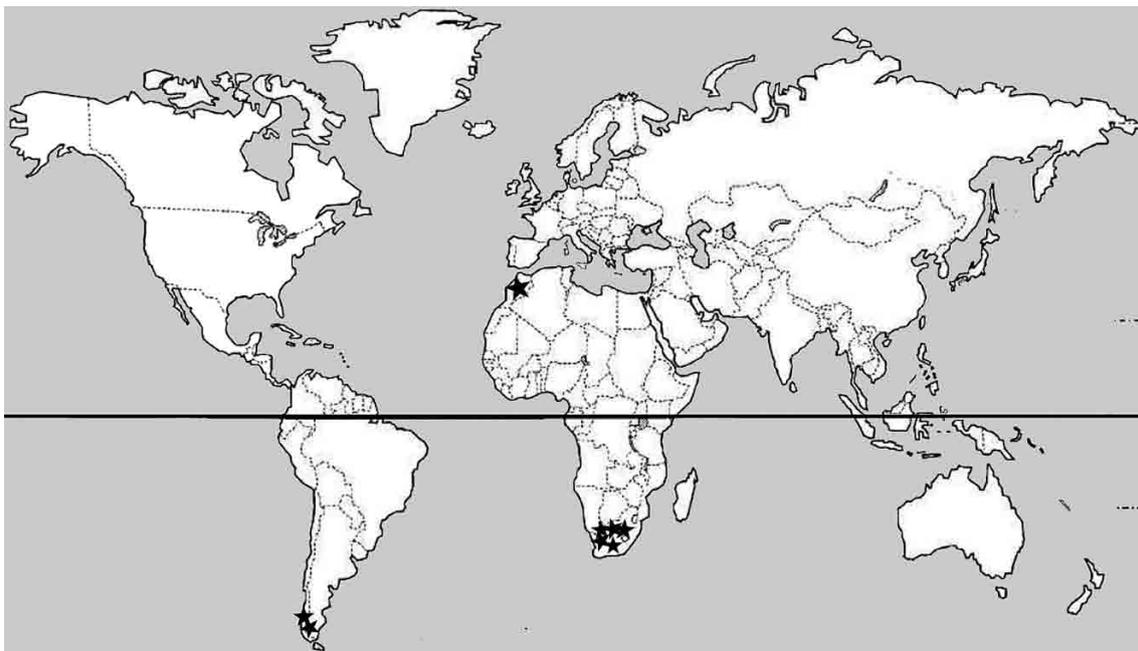


**Figure 7**  
Distribution disjointe des espèces actuelles de Bombyliidae Mythicomyiinae (Diptères : Brachycères).

les Platypyginae. Ce type de distribution est aussi connu chez certains Lepidoptera. Les Lasiocampidae: Chondrosteginae sont ainsi localisés en Afrique du Nord, dans les Péninsules ibérique et arabe, et aussi en Afrique du Sud (Lemaire & Minet 1999). On notera, enfin, le cas remarquable des Charilaidae, petite famille d'Orthoptera Acridomorpha regroupant cinq espèces appartenant à quatre genres, trois répartis en Afrique du Sud et un genre monotypique *Pamphagodes* en Afrique du Nord, au Maroc (Dirsh 1965). Les Fideliini (Hymenoptera: Megachilidae) présentent une distribution disjointe intéressante (fig. 8). Cette tribu est représentée en Afrique par le genre *Fidelia* (Whitehead & Eardley, 2003) avec neuf espèces en Afrique australe et une au Maroc, et sur le continent américain par le genre *Neofidelia* avec deux espèces au Chili. Une phylogénie basée sur des caractères morphologiques (Engel 2002, 2004) confirme la monophylie de cette tribu. L'espèce nord-africaine, *Fidelia (Fideliana) ulrikei* Warncke 1980 est très proche de l'espèce australe *F. braunsiana* Friese 1905. La distance considérable qui sépare aujourd'hui ces deux espèces, plus de 4500 km, s'expliquerait par une rétraction très importante de l'aire de distribution originelle de la tribu, accompagnée d'une phase d'extinction qui a touché l'ensemble de la région éthiopienne subsaharienne en dehors de la zone australe. Cette hypothèse peut être étendue

à l'ensemble des taxons à distribution disjointe éparpillée entre l'Afrique du Nord et l'Afrique australe. L'extinction des taxons intermédiaires dans la zone intertropicale pourrait être la conséquence: 1) d'un changement climatique important auquel ces taxons n'auraient pas pu s'adapter; 2) du développement dans cette région d'un vaste ensemble de nouveaux taxons très compétitifs issus d'une évolution intra-africaine ou de l'invasion de cette région par des taxons d'origine extra-africaine, notamment orientale. L'ensemble de ces phénomènes a certainement agi de façon concomitante, le résultat est que beaucoup de taxons anciens se sont maintenus dans des niches spécialisées où ils ont résisté à la compétition et ont poursuivi leur propre évolution.

Au nord du Sahara, le Maroc a joué un rôle de refuge important pour les éléments faunistiques anciennement distribués en Afrique et aujourd'hui limités aux extrêmes Nord et Sud de ce continent. En effet, que ce soit chez les Charilaidae, ou chez les Fideliini, les taxons nord-africains sont présents uniquement dans ce pays, en particulier dans le Souss et l'Anti-Atlas (aire de l'Arganier, *Argania spinosa*). Le statut de refuge de cette zone est dû à l'existence de chaînes montagneuses comme l'Atlas et à sa position à l'extrême ouest de l'Afrique du Nord, à la limite occidentale de la progression de la faune méditerranéenne.



**Figure 8**  
Distribution disjointe des représentants de la tribu des Fideliini (Hymenoptera : Megachilidae) à vaste répartition originelle.

## La mise en place des grands ensembles biogéographiques

### Les crises biologiques du Crétacé au Néogène en Afrique

Le Cénozoïque et ses bouleversements géologiques modèlent les faunes africaines et président à la mise en place des ensembles de taxons que l'on observe actuellement. Les tribus ou genres qui ont perduré depuis l'époque du paléo-continent du Gondwana sont peu nombreux. Cependant, le haut degré d'endémisme régional aux niveaux du genre ou de la tribu de certains rameaux de bousiers Scarabaeinae révèle des types de distribution qui pourraient trouver leur origine dans la vicariance causée au Mésozoïque final par la fragmentation, déjà bien avancée, du Gondwana autour de 94 Ma (Montreuil 1998 ; Davis *et al.* 2002). La limite Crétacé/Paléocène correspond à une période d'extinction qui touche de nombreux groupes d'organismes mais pas tous. L'impact de cet événement sur la diversité des insectes est diversement apprécié. La diversité au niveau familial ne semble pas avoir été affectée par cet événement (Whalley 1988 ; Jarzembowski 1989 ; Labandeira & Sepkoski 1993 ; Nel 2005). La forte diversité des espèces au sein d'une même famille a peut-être permis la survie de quelques taxons (plus résistants, généralistes ?) qui ont ainsi assuré la permanence de ces familles pendant ces événements drastiques (Nel *comm. pers.*). Selon Labandeira *et al.* (2002), la diversité des traces d'insectes herbivores sur les végétaux, observables sur les fossiles, aurait très fortement diminué autour de cette époque, mais ces résultats sont encore très partiels puisque limités à une série géologique du centre de l'Amérique du Nord et basés sur des traces dont l'origine peut être discutée.

### La diversification des flores actuelles et les insectes

Le premier Angiosperme fossile connu est âgé de 135 millions d'années. Les Angiospermes se diversifient dès le Crétacé inférieur (Friis & Crepet 1987 ; Crane *et al.* 1995, Crepet 1995, 2000 ; Judd *et al.* 2002). En Afrique, le passage Maastrichtien-Paléocène correspond à la disparition quasi-complète des Gymnospermes (Maley 1996). Seules quelques espèces ont survécu jusqu'à aujourd'hui parmi lesquelles des plantes très particulières comme *Welwithschia mirabilis* ou les *Podocarpus*. La flore actuelle se met en place graduellement au cours du Cénozoïque (Boltenhagen *et al.* 1985). Sur le continent africain, la flore tertiaire est encore mal connue du fait du petit nombre de gisements fossiles découverts et étudiés (Herendeen & Jacobs 2000). Au Nord du continent, des gisements de bois (Dupéron-Laudoueneix & Dupéron 1995), et

d'empreintes de feuilles fossiles en Libye, en Egypte, en Tanzanie (Herendeen & Jacobs 2000) ont permis de mieux l'appréhender. Ces gisements documentent des flores depuis l'Eocène inférieur (- 50 Ma) jusqu'au Miocène inférieur (- 20 Ma). A ceux-ci s'ajoutent des analyses sporopolliniques issus de sondages pétroliers (El Sabrouty 1984 ; Guinet *et al.* 1987) de la même période dans la même région. Les éléments décrits de ces gisements appartiennent à des cortèges floristiques caractéristiques des forêts denses humides. Au Tertiaire, les milieux du Nord de l'Afrique devaient donc s'étager de la forêt dense près des côtes à des savanes humides à l'intérieur des terres. Durant le Paléocène et l'Eocène inférieur et moyen, les assemblages polliniques contiennent de nombreux taxons fort différents des actuels (Salard-Cheboldaëff 1981). Puis, à l'Eocène supérieur, des genres actuels commencent à apparaître. C'est le cas de nombreux genres de plantes encore importants actuellement, comme *Acacia*, *Pentaclethra*, *Calpocalyx*, chez les Mimosaceae (Guinet & Sallard-Cheboldaëff 1975). Des pollens d'espèces typiques des forêts sempervirentes apparaissent, en particulier les Caesalpiniaceae à pollen strié (*Afzelia*, *Brachystegia*), de même que des genres tels que *Combretum* ou *Terminalia*. Ce renouvellement floristique s'accompagne d'un profond remaniement des faunes entomologiques. De nombreux groupes d'insectes apparaissent, ou se diversifient, à la suite de ces taxons végétaux. L'évolution des insectes phytophages modernes apparaît intimement liée à celle des plantes qu'ils utilisent, notamment à travers la pollinisation (Faegri & van der Pijl 1979 ; Crepet 1983 ; Crepet & Friis 1987 ; Barth 1991 ; Crepet *et al.* 1991 ; Crepet & Nixon 1998). Le concept de co-évolution entre les plantes et les insectes est à l'origine de nombreuses discussions (Ehrlich & Raven 1964 ; Janzen 1980 ; Berenbaum & Zangerl 1998 ; Farrell & Mitter 1998 ; Farrell 2001 ; Tchuengem *et al.* 2004). La diversification conjointe des plantes et de leurs consommateurs semble pouvoir expliquer le succès des grands groupes d'endoptérygotes phytophages (Farrell 1998 ; Grimaldi 1999). Les endoptérygotes sont apparus au carbonifère moyen et ont mis tout le Permien et jusqu'au début du Trias pour s'imposer. Il semble qu'il a fallu que s'éteignent les groupes concurrents plus anciens pour que les endoptérygotes s'affirment et se diversifient (Nel *et al.* 2007). A la faveur des changements globaux d'écosystèmes du milieu du Crétacé, Les groupes d'insectes phytophages « modernes » s'imposent et remplacent les groupes plus anciens à travers la concurrence et les interactions avec les plantes. Ces changements considérables dans les communautés vivantes expliquent en partie la rareté et la localisation des taxons reliques du Gondwana.

### La mise en place des écosystèmes de type savane

Une partie importante du continent africain est couverte de «savanes» (Riou 1995), écosystèmes ouverts qui abritent une faune spécialisée très importante. Ces savanes sont constituées en grande partie de Poacées. Ces plantes ont probablement émergé en Asie du Sud-est. Les plus anciennes graminées connues à l'état fossile proviennent de l'albien supérieur de Myanmar (Poinar 2004). Les communautés savanicoles, telles qu'on les connaît aujourd'hui, ont probablement commencé à se constituer au Paléocène et étaient bien établies dès le milieu de l'Oligocène (Clayton 1981). Durant cette période, le climat s'est globalement refroidi depuis la phase chaude de la période Crétacé-Paléogène vers le climat froid du Néogène (Frakes *et al.* 1992). Ces changements climatiques ont favorisé l'épanouissement des Angiospermes herbacées modernes (Wolfe 1978 ; Wing & Tiffney 1987 ; Graham 1999). Les événements majeurs qui ont remanié profondément les milieux de l'Hémisphère Nord sont la fermeture de la Méditerranée et la collision entre la plaque indienne et la plaque eurasiatique. Ce dernier événement a entraîné la surrection de la chaîne himalayenne. Des conditions climatiques favorables, liées au refroidissement global du climat, ont favorisé l'extension de ces milieux, extension qui a débouché, en Afrique, sur les vastes ensembles faunistiques de mammifères herbivores qui caractérisent communément les savanes africaines (Kingdon 1997). De même, un nombre important d'insectes a colonisé ces milieux savanicoles, tout particulièrement en Afrique. Le système défensif développé par les graminées contre les herbivores et la relative homogénéité morphologique de ce groupe botanique ne se prête guère a priori à la spécialisation trophique de ces herbivores (Le Gall 1989 ; Iserrn-Vallverdu 1995). Malgré tout, d'importantes radiations évolutives ont suivi l'adaptation des insectes au milieu graminicole, radiations liées à la spéciation géographique et aux modes de vie et de camouflage des consommateurs, comme chez les acridiens et les Lepidoptera: Noctuidae. Ceci est particulièrement visible chez les Orthoptera: Acridoidea (Le Gall 1989 ; Popov & Fishpool 1992), les Lepidoptera: Satyrinae (Miller 1968 ; Condamin 1973 ; Monteiro & Pierce 2001). Les savanes n'ont pas modelé que les consommateurs de graminées, car elles sont constituées autant de Dicotylédones, dont de nombreux arbres, que de Poacées. Nombre d'insectes phytophages non graminivores, prédateurs (Lecordier & Pollet 1971 ; Lecordier 1972 ; Lamotte & Lecordier 1980), parasitoïdes, floricoles (Tchuenguem *et al.* 2002,

2004), ont colonisé ces savanes. Mitchell *et al.* (2006) lient l'origine des «Noctuidae trifines» à leur passage sur les Angiospermes herbacées au début du Tertiaire. Les Trifines auraient ensuite profité du succès écologique considérable des herbacées pour se diversifier et connaître une forte expansion géographique.

La radiation évolutive des mammifères herbivores, si remarquable en Afrique, s'est accompagnée d'une explosion des formes d'insectes consommateurs de leurs déjections faisant de la zone afrotropicale la région la plus riche en genres de Scarabaeinae coprophages (Davis *et al.* 2002). Ces auteurs considèrent que la diversification des Coleoptera coprophages est probablement contemporaine de l'accroissement de taille des mammifères de la tribu des Bovini à la fin du Miocène (Maglio 1978).

Le refroidissement du climat se poursuit au Miocène. Son impact remarquable sur les faunes marines du Sud de l'Europe s'observe aussi dans la mise en place du système forestier à *Podocarpus* en Afrique. Ce refroidissement intervient à partir de -17 Ma, au moment de la fermeture de la Tethys (Axelrod & Raven 1978 ; Lovett 1993). Le Pliocène marque encore plus cette évolution après une phase de réchauffement au Pliocène Moyen (Marlow *et al.* 2000). La fin du Tertiaire et le début du Quaternaire correspondent à une phase d'extension importante des calottes glaciaires de l'hémisphère nord vers -2,9 à -2 Ma. Deux hypothèses tentent d'expliquer ce changement global du climat. Elles n'ont pas exactement les mêmes implications pour le continent africain. La première fait intervenir la fermeture de l'isthme de Panama qui aurait entraîné des changements importants de courants marins dans l'Atlantique Nord. L'autre, plus récente (Cane & Molnar 2001), s'appuie sur le mouvement de la Nouvelle-Guinée qui aurait eu pour conséquence de favoriser des courants marins en provenance du Pacifique Nord au détriment des courants préexistants originaires du Pacifique Sud et donc plus chauds. Cela aurait entraîné un refroidissement de l'Océan Indien et donc un assèchement de la partie Est de l'Afrique.

Tous ces événements qui tendent vers des climats plus froids et plus secs induisent une forte modification des flores et des faunes. Les éléments anciens changent ou disparaissent dans les processus d'adaptation aux nouveaux climats et aux nouvelles ressources. Le Tertiaire et ses changements apparaissent comme une formidable machine évolutive qui va favoriser l'émergence de genres d'insectes qui vont se répandre à travers le continent.

## La rupture d'isolement : le contact entre les plaques eurasiatiques et africaines

### Ancienneté de l'isolement africain

L'ancienneté et la continuité de l'isolement expliquent en partie l'endémisme de certaines régions biogéographiques (Myers *et al.* 2000). Les grandes îles isolées depuis longtemps montrent des taux importants d'endémisme, ceci est particulièrement bien illustré par Madagascar (Wilmé *et al.* 2006), la Nouvelle-Calédonie (Najt & Grandcolas 2002), la Nouvelle-Zélande (Parsons 2006). L'Afrique qui s'est individualisée à la fin du Crétacé demeure relativement isolée des autres continents jusqu'au Miocène moyen. Elle entre de nouveau en contact avec une autre masse continentale à la fin de l'Oligocène et au Néogène à l'aboutissement d'une lente dérive de la plaque africaine tout au long du Cénozoïque (McKenzie 1972 ; McQuarrie *et al.* 2003, Gheerbrant & Rage 2006).

### Echanges entre les faunes africaines et eurasiatiques

A partir du Miocène, un lien physique unit donc l'Afrique et l'Asie (Potts & Behrensmeyer 1993). Les échanges de faunes ont été nombreux dans les deux sens. Cette vaste zone de contact aurait permis le passage de très nombreux éléments faunistiques, en particulier de Mammifères, de l'Asie vers l'Afrique (Thomas 1985 ; Cox & Moore, 1993 ; Javier *et al.* 1999) ou encore de l'Eurasie vers l'Afrique. Des échanges se sont sans doute effectués par le Moyen-Orient mais aussi par l'Espagne et l'Italie. Chez les insectes, un cas remarquable est fourni par les Isoptera: Macrotermitinae, actuellement africains et indiens, et qui étaient répandus en France au Miocène supérieur (Nel & Paicheler 1993). On connaît des mammifères proches des oryctéropes, dont les descendants actuels sont des consommateurs exclusifs de termites africains, qui sont connus du Miocène de Turquie (De Bonis *et al.* 1994). C'est aussi probablement à cette époque que les Zygoptera: Calopterygidae du genre *Sapho*, connus de la faune actuelle du Togo, ont pu passer de l'Eurasie à l'Afrique ; la présence de ce genre est en effet attestée dès l'Oligocène terminal d'Aix-en-Provence et d'Armissan dans l'Aude (Nel 1987 ; Nel & Paicheler 1992 ; Dumont *et al.* 2005). C'est aussi l'époque où le rameau oriental de drosophiles pénètre en Afrique. Il donne naissance une quinzaine de millions d'années plus tard à *Drosophila melanogaster* et à ses huit espèces affines (Lachaise *et al.* 1988, 2004 ; Lachaise & Silvain 2004).

Dans la direction opposée (de l'Afrique à l'Eurasie), c'est l'époque où nombre de mammifères placentaires et notamment les singes Catarhiniens Cercopithécoides et Hominoïdes se répandent en Eurasie depuis l'Afrique (Gheerbrant 1990 ; Thomas & Senut 1999). C'est encore le moment où, chez les insectes, se produit une vaste radiation des bousiers scarabéinés (Davis *et al.* 2002), radiation qui débute vraisemblablement en Afrique d'où seraient originaires de nombreux genres à répartition intertropicale afro-asiatique (Scholtz & Chown 1995 ; Forgie *et al.* 2005 ; Forgie *et al.* 2006).

L'origine des lignées des régions tempérées et intertropicales en Afrique et dans la région Eurasiatique est probablement plus diverse et l'Europe actuelle a pu jouer un rôle important. Ainsi, les plus anciennes *Apis* (Hymenoptera: Apidae) proviennent de l'Oligocène de France et d'Allemagne, alors que les espèces actuelles vivent presque toutes en Asie du Sud-Est, tandis que la seule *Apis mellifera* existe en Europe et en Afrique (Engel 1999 ; Nel *et al.* 1999). L'existence d'échanges faunistiques majeurs est attestée par le partage important, en dehors des groupes présents avant la cassure du Gondwana, de taxons, en particulier du rang « genre », entre la région éthiopienne et la région orientale. Ce passage est bien documenté par l'analyse du genre *Braunsapis* (Xylocopinae), dont les espèces asiatiques et australiennes seraient issues d'un ancêtre commun originaire d'Afrique (Schwarz *et al.* 2004).

L'environnement écologique de cette vaste zone de contact a fortement influencé les échanges. Les genres à extension éthiopienne et eurasiatique sont ainsi généralement liés aux milieux ouverts. Ce processus d'échange faunistique a joué un grand rôle dans l'évolution des groupes adaptés au régime graminicole. De nombreux taxons graminicoles se répartissent entre les milieux intertropicaux d'Afrique et d'Asie. C'est ce que l'on observe chez les genres d'acridiens comme *Gastrimargus* (Ritchie 1982), *Heteracris* (Grunshaw 1991), *Oxya* (Hollis 1971) ou chez certains genres de Noctuidae foreurs de tiges de graminées, comme le genre *Sesamia* (Poole 1989 ; Moyal 2006) Cette distribution partagée ne s'observe pas chez les genres forestiers. Ainsi, les quelques genres graminicoles étroitement adaptés aux forêts tropicales africaines restent confinés à ce continent. Leur répartition est généralement centrée autour du bloc forestier guinéo-congolais. Le genre *Bicyclus* (Nymphalidae) (fig. 9), genre graminicole forestier a connu une spéciation intense en Afrique (Condamin 1973 ; Monteiro & Pierce 2001), mais y est resté localisé. Ces papillons ont des capacités de dispersion limitées en grande partie par leur étroite adaptation aux milieux forestiers. Leur dispersion s'est donc limitée au continent africain, contrairement à

celle de nombreux autres genres de Nymphalidae très bien représentés en Afrique et en Asie, comme les genres *Junonia*, *Charaxes* et *Neptis*, les deux derniers genres aussi présents en Europe actuellement, et connus dans le registre fossile (un *Neptis* non décrit de l'Oligocène du Bassin de Marseille, Bigot, comm. pers.). Chez les Lepidoptera, l'abondance et la diversité des taxons partagés entre l'Asie et l'Afrique est certainement due aux capacités de dispersion élevées de ces insectes. Mais, les échanges entre les deux régions concernent la majeure partie des ordres d'insectes. Les exemples sont nombreux chez les Coleoptera. Ainsi, chez les Scarabaeoidea: Melolonthinae, la majorité des espèces de *Schizomichini* sont endémiques à l'Afrique subsaharienne, tandis que quelques-unes sont présentes dans la Péninsule arabe et l'extrême ouest de la région orientale. La famille des Lygaeidae (Hemiptera) illustre bien ce lien fort entre les faunes afrotropicales et les faunes orientales. Ceci est tout particulièrement vrai pour les Lygaeidae d'Afrique de l'Ouest (Slatter 1964 ; Hamid & Slater 1978) dont certains sont fortement apparentés avec des espèces indo-asiatiques.

#### Radiations adaptatives des insectes des *Ficus*

Les multiples radiations adaptatives des entomofaunes sycophiles sur les *Ficus* afrotropicaux représentent un autre exemple très particulier de spéciations en cascade (Kerdelhué *et al.* 2000 ; Kjellberg *et al.* 2005). Il existe plus d'une centaine de tels systèmes mutualistes dans la région éthiopienne, Madagascar non compris (Rasplus *et al.* 1993) Si la plupart des familles (Agaonidae et Eurytomidae) et des sous-familles (Pteromalidae: Otitesellinae et Sycoryctinae, Torymidae: Sycophaginae) de chalcidiens sycophiles ont une distribution pantropicale, certaines autres (Pteromalidae: Sycoecinae et Torymidae: Epichrysomallinae) ont une distribution paléotropicale et australasienne (Rasplus *et al.* 1993 ; van Noort & Rasplus 1997). L'âge des systèmes mutualistes Agaonidae-*Ficus* est estimé à quelque 80-100 Ma (Machado *et al.* 2001) et les échanges des entomofaunes sycophiles n'ont cessé depuis d'être le reflet de l'histoire des connexions continentales entre ces régions biogéographiques. Comme la plupart de ces chalcidiens sycophiles sont spécifiques d'un figuier donné (Cook & Rasplus 2003), l'endémisme de ces espèces est à l'image du haut degré d'endémisme de leurs figuiers hôtes.

Chez les Drosophilidae, un genre comme *Hypselothyrea*, bien différencié dans la région orientale et relativement peu différencié, mais présent, dans la région éthiopienne, illustrerait le passage d'un genre de Diptère de la première région biogéographique à

la seconde (Chassagnard *et al.* 1998). Cependant, le genre paléotropical *Lissocephala*, dont les affinités avec d'autres genres orientaux portent à croire qu'il est d'origine orientale, s'est davantage différencié dans la région éthiopienne, à la faveur là encore d'une radiation adaptative sur les sycones des Moracées du genre *Ficus*, que dans la région d'origine (Lachaise *et al.* 1982 ; Harry *et al.* 1996, 1998). Ainsi, suivant leur plasticité écologique et leur compétitivité, les taxons orientaux se disséminent vers l'Afrique et vice-versa ou bien sont fortement concurrencés par de nouveaux arrivants. Cet échange à double sens va modifier profondément les faunes des deux ensembles.

#### L'endémisme en Afrique

##### L'endémisme en région éthiopienne

Si, comme on l'a vu précédemment, la région éthiopienne partage un certain nombre de taxons avec les autres régions biogéographiques, une part très importante de sa faune y est endémique. Le taux d'endémisme au sein d'un ordre est fonction de l'ancienneté et des capacités physiques (aptitude au vol, par exemple) et écologiques de dispersion de ses espèces.

Les Hemimerina, sous-ordre très particulier des Dermaptera (Giles 1963 ; Popham 1985) offrent un exemple remarquable d'endémisme. Ils ne comprennent qu'un seul genre, *Hemimera* constitué de 10 espèces, toutes endémiques à l'Afrique. Ces espèces sont toutes des ectoparasites exclusifs des rongeurs du genre *Cricetomys*. La spécificité parasitaire



**Figure 9**  
Habitus de *Bicyclus* (verso), genre de Lépidoptères Nymphalidae, spécialisé sur les graminées forestières et fortement différencié dans le massif forestier guinéo-congolais.

stricte accompagnée d'une très forte différenciation morphologique est certainement à l'origine de cet endémisme très particulier.

Chez les Lepidoptera, l'endémisme des genres est généralement réduit sauf chez quelques sous-familles. On observe un nombre important de genres présents sur l'ensemble de l'Ancien Monde, ou de la zone intertropicale de cette région: *Charaxes*, *Kallima*, *Acherontia*, *Cyrestis Neptis* (Ackery *et al.* 1995). Quelques genres ont même une distribution très étendue dans la plupart des régions biogéographiques: *Papilio*, *Danaus*, ainsi que de très nombreux Noctuidae comme *Spodoptera*. Au contraire, dans certaines familles ou sous-familles, tous ou presque tous les genres sont endémiques au continent africain. Ainsi, chez les Drepanidae, Lepidoptera à fortes affinités forestières, tous les genres d'Oretinae sont endémiques à l'Afrique (Watson 1965 ; 1967). Parmi celles-ci, seules deux espèces, proches parentes d'espèces malgaches, sont représentées en Afrique Australe. Par ailleurs, les Drepaninae ne sont représentés en Afrique que par trois espèces du genre *Callidrepana*, genre présent aussi en Asie. Les trois espèces de *Callidrepana* sont toutes localisées au massif forestier congolais. Chez les Lépidoptères, en particulier dans les groupes ayant une biologie très liée au milieu forestier dense (*Cymothoe*, *Bebearia*, *Amauris*, *Temnora*, *Phylloxiphia*, *Amauris*, *Cymothoe*) les genres sont endémiques à l'Afrique, voire au bloc forestier guinéo-congolais et à ses marges orientales: genre *Euphaedra* (Hecq 1976a, b). Chez les Drosophilidae, il n'existe qu'un seul genre, *Jeannelopsis*, endémique à la région éthiopienne, en l'occurrence à l'Afrique orientale et australe (Séguy 1938 ; Tsacas 1990 ; Lachaise *comm. pers.*). Avec seulement trois ou peut-être quatre espèces, ce genre *Jeannelopsis*, pauvre en espèces et unique genre endémique, laisserait penser que les Drosophilidae ne s'est implantée en Afrique que bien plus tard que nombre de familles de Coléoptères et Lépidoptères. Cependant, l'argument pourrait s'avérer fallacieux si lors d'une révision globale de la famille des drosophiles les taxons considérés jusqu'à présent par exemple comme des groupes d'espèces devaient être rehaussés au niveau du genre, ce qui est envisageable. L'impossibilité théorique de reconnaître une quelconque homologie de la notion de genre d'une famille à l'autre ou d'un ordre à l'autre, conduit à considérer l'analyse comparative de l'endémisme des niveaux supra-spécifique des différentes familles d'insectes avec beaucoup de prudence.

### L'endémisme en Afrique australe

La partie australe du continent renferme un nombre important de taxons endémiques. La faune australe,

qui a occupé une aire beaucoup plus importante que celle qu'elle habite aujourd'hui, s'est donc adaptée à des climats arides ou semi-arides. Cette aridité des milieux au sud de l'Equateur a probablement limité la pénétration des taxons d'origine est africaine ce qui a autorisé le maintien de faunes très anciennes dont les descendants se rencontrent encore actuellement en Afrique du Sud. Chez les Acridomorpha, la famille des Lathiceridae et la sous-famille des Acrididae: Lithidiinae y sont endémiques. On peut citer, parmi de nombreux autres Coléoptères, les genres *Colophon* et *Oonotus* chez les Lucanidae (Scholtz & Endrödy-Younga 1994), *Prototrupes* et *Namibiotrupes*, chez les Geotrupidae (Endrödy-Younga 1985 ; Endrödy-Younga 1993 ; Bartolozzi & Werner 2004), *Manticora* chez les Cicindelidae (Werner 2000a), *Ichnestoma*, *Meridioclitia*, *Xiphoscelis*, *Ichmostomiella*, *Protoclita*, *Odontorrhina*, *Trichostetha*, chez les Cetoniidae (Holm & Marais 1992). Les plus remarquables de ces endémiques vivent actuellement dans les régions désertiques ou steppiques ou encore en altitude comme les *Colophon*, Coléoptères Lucanidae de l'extrême Sud africain (Endrödy-Younga 1988). Mais, la faune sud-africaine est aussi riche en endémiques, répandus dans l'ensemble de ses biotopes. Ces taxons endémiques à l'Afrique australe se remarquent souvent par le nombre élevé des espèces qui les composent: 12 chez les *Ichnestoma* (fig. 10), 120 chez les *Dromica* (Cicindelidae).

L'originalité de la faune australe africaine pose le problème de son origine: reliques d'une faune gondwanienne ancestrale ayant survécu là grâce à l'isolement? évolution locale protégée par une barrière biogéographique forte? évolution accélérée liée aux conditions écologiques très particulières? Les recherches sur la géologie et les paléoenvironnements de cette région apportent des éléments de réponse, même si les conditions géologiques, et en particulier le manque de gisements lacustres, rendent difficiles les approches paléoenvironnementales (Meadows 2001). Au Tertiaire, le déséquilibre climatique entre les deux hémisphères crée des situations très contrastées entre le Nord de l'Afrique, où s'installe dès l'Oligocène un climat chaud humide, et le Sud du continent qui subit des climats souvent très secs. De la fin du Crétacé à la fin du Néogène, l'Afrique Australe est marquée par le dépôt d'un vaste ensemble sableux centré sur le Kalahari. Ces sables se déposent jusque dans le bassin du Congo, surtout durant le Néogène, où ils forment l'horizon des sables Batékés (De Ploey *et al.* 1968 ; Wright 1978). Ce dépôt important de sables traduit l'existence de climats de types arides à semi-arides qui persistent tout au long du Tertiaire et donc surtout au

cours du Néogène. Les paléoclimats de l'Holocène sont présentés dans diverses synthèses régionales (Deacon & Lancaster, 1988 ; Shaw & Thomas 1996 ; Partridge *et al.* 1997 ; Meadows & Baxter 1999 ; Partridge *et al.* 1999 ; Thomas & Shaw 2002). Le sud du continent n'a pas connu les phases d'extension des forêts humides décrites pour l'hémisphère Nord, même si des périodes plus humides sont intervenues entre 50 000 et 20 000 BP et de nouveau entre 17 000 et 12 000 BP. L'extension importante des climats arides et semi-arides et leur persistance jusqu'à aujourd'hui expliquent en grande partie le fort endémisme et le maintien d'éléments floristiques et faunistiques très anciens dans la Province Australe. Ces observations confortent l'hypothèse d'un fort apport d'éléments d'origine gondwanienne dans la diversité des taxons d'Afrique Australe.

### Le désert du Namib

L'histoire du désert du Namib apporte un peu plus de complexité. Longtemps considéré comme prenant son origine au Crétacé, des recherches récentes suggèrent que le Namib daterait du Miocène (Pickford & Senut 1999). Cette nouvelle datation modifie la perception des phénomènes évolutifs dans la région. Il semblerait alors que l'adaptation à cet environnement très particulier et hostile ait été un événement récent suivi d'une forte radiation évolutive favorisée par une pression de sélection très sévère et une variabilité génétique accrue dans cet environnement désertique (Pickford & Senut 1999 ; Sole *et al.* 2005). La faune de Lepismatidae (Thysanura) du Namib est associée à la phase post-Miocène, alors que cette lignée ancienne date du Crétacé terminal (Ward & Corbett 1990). Chez les Coléoptères, les *Scarabaeus* du sous-genre *Pachysoma* sont probablement apparus dans le désert du Namib il y a moins de trois millions d'années, et les différentes espèces de ce sous-genre se sont diversifiées entre 2,65 et deux millions d'années. Certaines espèces, «très jeunes», auraient moins de 600 000 ans (Sole *et al.* 2005). La spéciation intense observée dans le désert du Namib a probablement été favorisée par la dynamique du système dunaire. De nombreuses dunes se trouvent isolées du système principal depuis le Sud de la Namibie jusqu'au Nord du Cap (Koch 1962). Ces dunes sont soumises à des mouvements de l'ordre de 10 à 100 m par an (Penrith 1979 ; Prendini 2001). Endrödy-Younga (1982) a montré que le déplacement concernait non seulement les dunes, mais aussi les faunes de ténébrions associées. Cette particularité est certainement à l'origine de phénomènes de vicariance chez les taxons aptères que sont les *Scarabaeus* (*Pachysoma*), de même que chez de nombreux Tenebrionidae (Penrith 1979). Endrödy-Younga

(1978) nomme ce phénomène «Pocket speciation».

### Les forêts barrières entre Afrique australe et zone intertropicale

À la fin du Tertiaire, les forêts occupent très probablement une large bande au nord du continent. Elles sont bordées dans l'actuelle région saharienne par des forêts sèches et des savanes et, au sud, par une région sèche, savanicole ou steppique. Avec le début des cycles glaciaires, la forêt se recentre sur les ensembles guinéens et congolais, la région saharienne s'assèche. La mise en place de l'actuel équateur climatique entraîne aussi un repli des milieux arides vers le sud. La continuité du massif forestier à la fin du Tertiaire crée les conditions d'existence de deux ensembles bien différents de types d'insectes des milieux arides ou savanicoles. C'est ainsi qu'on observe des genres dont la diversité spécifique est centrée sur le bassin congolais et le nord et le nord-est de ce bassin, s'opposant à des genres largement centrés sur la région australe. Ceci s'observe particulièrement



Figure 10  
Habitus d'*Ichnestoma cuspidata* (Fabricius 1787).

chez les Cicindelidae (Werner 2000a, 2000 b), où on distingue : - des genres à diversification congolaise ou péri-congolaise: *Ropaloteres*, *Hipparidium* (les espèces de ce genre sont adaptées à la vie forestière), *Cylindera*, *Cratochaera*, *Myriochile*, *Euryarthron* ; - des genres à diversification australe: *Mantichora*, *Dromica*. Ces genres, surtout *Dromica*, qui compte 129 espèces, ont connu une spéciation très intense liée à leur aptérisme.

Les voies de passage entre les deux régions congolaise et australe existent, tout particulièrement le long de la côte de l'Océan Indien. Du côté occidental, la barrière importante formée par les zones forestières denses, le fleuve Congo, les zones d'altitude d'Angola puis les régions désertiques du Kalahari ont empêché tout transfert. Les genres de la région australe se sont peu étendus vers le nord-ouest, à l'inverse des genres à répartition péri-forestière de la cuvette congolaise qui pénètrent dans la région australe. En effet, ces genres présentent très généralement quelques espèces à vaste répartition qui atteignent le sud du continent, ou bien des espèces endémiques à la région australe.

Par contre la distribution géographique de certains taxons marquants de la faune australe s'étend parfois jusqu'en Afrique de l'Est. Les Orthoptera: Pneumoridae sont constitués de 17 espèces vivant en Afrique australe dont trois remontent vers la région des Grands lacs (Dirsh 1965). Chez les Melolonthinae, on observe des genres endémiques à la distribution restreinte, comme les *Rhabdophilis* localisés à la partie Est de la république d'Afrique du Sud et au Sud du Mozambique (Harrison 2004), mais aussi des genres plus largement distribués dans la région. C'est le cas du genre *Schizonicha* riche de plus de 300 espèces dont 117 sont endémiques à l'Afrique australe (Pope 1960).

## Unicité et dislocation des forêts africaines

### Les forêts africaines : une histoire complexe d'extensions et de rétractions

Pendant le Paléogène et jusqu'au début du Miocène, on considère généralement que le centre du continent était couvert par une forêt dense humide continue de l'Ouest vers l'Est (Axelrod & Raven 1978). L'observation de formations herbeuses fossiles sur le Mont Elgon à -17,5 Ma relativise cette vision d'un ensemble tout à fait continu (Pickford 2002). De Jong et Congdon (1993) estiment que la distribution actuelle des Lépidoptères montagnards d'Afrique orientale ne fournit aucune preuve d'un tel massif forestier continu. La continuité ou la quasi-continuité des forêts du Tertiaire explique en grande partie la relative homogénéité des taxons forestiers de rang supérieur (famille).

On assiste à la fin du Miocène (5 Ma) à une expansion des savanes, concomitantes de l'apparition du Sahara. L'extension de ces savanes correspond à un phénomène très général d'aridité accrue qui touche aussi l'Asie et l'Amérique du Nord (Cerling *et al.* 1997). Cet assèchement est bien documenté par l'analyse des gastéropodes fossiles du Miocène du Kenya (Pickford 1995). Pendant les quatre derniers millions d'années le climat de l'Afrique intertropicale oscille entre périodes humides et sèches déterminées par l'évolution du climat global (Gasse 2006).

L'assèchement du climat à la fin du Miocène correspond à une phase de rétraction des forêts. Des rétractions forestières analogues marquent les phases glaciaires au Quaternaire, tandis que les périodes entre les phases de poussée des calottes glaciaires correspondent à des moments de reconquête forestière (Maley 1996 ; Dupont *et al.* 2000). Un cycle complexe de phases humides et chaudes, où les forêts atteignent leur expansion maximale, alternant avec des phases sèches et plus ou moins froides modèle la distribution des espèces, aussi bien forestières que savaniques, par un jeu d'expansion et de rétraction des populations.

L'impact des cycles glaciaires reste encore assez peu documenté pour le Quaternaire ancien, mais de très nombreux travaux, issus de l'analyse des sédiments lacustres, ou des carottes sédimentaires océaniques obtenues lors des recherches pétrolières, analysent les paléoclimats entre aujourd'hui et il y a 150 000 ans en Afrique de l'Ouest (Maley & Brenac 1987 ; Maley 1987 ; 1989, 1991 ; Maley *et al.* 1990 ; Giresse *et al.* 1994 ; Jahns *et al.* 1998 ; Dupont *et al.* 2000) et en Afrique de l'Est et centrale (Beuning *et al.* 1997 ; Bonnefille & Chalié 2000 ; Abel & Holzmann 2000 ; Pachur & Hoelzmann 2000 ; Russel *et al.* 2003). La dynamique contrastée des forêts et des milieux herbacés explique partiellement la grande diversité des espèces présentes et le fort endémisme des taxons forestiers non seulement au niveau des grandes sous-régions afrotropicales, mais aussi au sein des ensembles comme le massif guinéo-congolais ou l'arc forestier oriental. Les refuges forestiers (Aubrèville 1949 ; Hamilton 1976) ont été plus divers que ce que retient l'hypothèse classique. Et, pour les insectes (Le Gall *et al.* 2002), comme pour les mammifères (Colyn 1987, 1991 ; Deleporte & Colyn 1999 ; Quérrouil *et al.* 2003), il faut certainement retenir le rôle important des zones refuges liées au réseau hydrique dans la spéciation des espèces des forêts planitiaires. Les tentatives de datation des événements à l'aide d'horloges moléculaires sont encore rares et soumises à la relative imprécision de ce type de datation. Toutefois, des études, comme le travail de Monteiro *et al.* (2001) concernant les

*Bicyclus*, accréditent l'hypothèse d'une émergence des grands genres d'insectes pendant le Miocène (il y a 10 à 20 Ma), émergence suivie d'une première vague de spéciations qui aboutit aux groupes d'espèces actuels. Ces groupes d'espèces se seraient alors diversifiés au Pliocène et durant le Quaternaire, de -5 Ma à aujourd'hui. Les cycles de changements climatiques du Quaternaire auraient donc morcelé des ensembles préexistants. La couverture taxonomique des études moléculaires, tout particulièrement en Afrique, reste toutefois trop restreinte pour permettre de tirer des conclusions générales. La séquence d'évènements décrite ci-dessus est certainement assez répandue dans la diversification des espèces africaines, elle n'est certainement pas le seul exemple possible.

### Les insectes communs aux forêts de l'Ouest et de l'Est

Bon nombre de taxons du niveau supra-générique sont largement répandus dans le massif guinéo-congolais et dans les forêts de l'Arc Oriental. Deux hypothèses concurrentes expliquent cette situation: 1) une présence continue du taxon originel dans le massif forestier panafricain cénozoïque; 2) une expansion récente s'accompagnant souvent d'une diversification spécifique marquée.

Par contre, aux niveaux génériques et spécifiques, il y a souvent peu d'éléments communs entre les forêts de l'Est africain et celles du massif guinéo-congolais. Les genres de Nymphalidae forestiers *Euphaedra* (Hecq 1976a, 1976b, 2000), *Bebearia* (Hecq 2000) et *Euryphene* (Hecq 2002) sont très diversifiés dans les forêts du massif congolais, le sont beaucoup moins dans la région guinéenne et sont peu représentés dans l'Est de l'Afrique (Tabl.2). La diffusion des taxons forestiers est beaucoup plus efficace quand ces taxons sont capables de coloniser des milieux comme les ripisylves, les forêts semi-décidues, voire les forêts sèches. Ces types forestiers permettent le passage entre les cœurs des massifs à travers un vaste réseau réticulé de milieux boisés de taille parfois très réduite.

### L'endémisme dans les forêts d'Afrique de l'Est

Les forêts intertropicales d'Afrique de l'Est sont marquées par un endémisme très important (Myers *et al.* 2000), allié à une grande diversité d'origine et de composition de ces forêts qui se traduit par la

complexité des écorégions décrites dans cette partie de l'Afrique. Trois grands types de forêts peuvent être caractérisés dans cette partie de l'Afrique. D'ouest en est, on distingue les forêts montagneuses de l'Est africain qui sont constituées de plus de 25 unités disséminées depuis le Sud Soudan jusqu'au Nord de la Tanzanie; la région des forêts des montagnes de l'Arc Oriental qui va des Taita Hills au Kenya jusqu'au Sud Est de la Tanzanie; la mosaïque forestière côtière dite du Nord Zanzibar-Inhambane, qui a été incluse par Clarke (1998) dans une région plus importante, le centre d'endémisme Swahili ou du Sawahili-Maputuland. Le premier ensemble héberge un nombre d'endémiques peu élevé par rapport aux autres régions de la ceinture équatoriale africaine (Stattersfield *et al.* 1998; Schipper & Burgess 2001). La composition des faunes et l'origine de ces endémiques est du plus grand intérêt pour comprendre la biogéographie de la région dans son ensemble (Pocs 1998).

Les forêts de l'Arc Oriental sont beaucoup plus riches en endémiques (Rogers & Homewood 1982), parmi les plantes (Lovett & Wasser 1993; Lovett 1998) et les animaux (Roy 1997; Roy *et al.* 1997; Burgess *et al.* 1998b; Burgess *et al.* 2000; Burgess & Clarke 2000). Cette situation est très probablement le résultat d'une grande stabilité climatique (Hamilton 1982; Lovett & Wasser 1993; Fjeldså & Lovett 1997; Fjeldså. *et al.* 1997). Les forêts côtières, très menacées par les activités humaines, comptent parmi les régions les plus riches en endémiques au monde (Mittermeier. *et al.* 1998; Myers *et al.* 2000), endémiques qui ne sont pas seulement concentrés dans les zones forestières, mais se trouvent aussi dans les milieux herbacés et arbustifs environnants. Ce sont d'ailleurs les forêts sèches qui abritent les plantes endémiques les plus remarquables (Burgess *et al.* 1998a). L'endémisme observé dans cette zone relèverait plus de la conservation de taxons reliques que d'une évolution rapide, ce qui entraîne toute une série de pics localisés d'endémisme (Hawthorne 1993; Burgess *et al.* 1998; Stattersfield *et al.* 1998; Burgess & Clarke 2000).

### L'endémisme dans les forêts d'Afrique de l'ouest

A l'ouest de l'Afrique, le massif guinéo-congolais apparaît, à première vue, plus unitaire. Mais une analyse fine de la végétation (WWF 2001) et, en ce qui

**Tableau 2.** Répartition du nombre d'espèces d'*Euphaedra* dans les différentes régions forestières africaines. D'après la révision de Hecq (1976a, b).

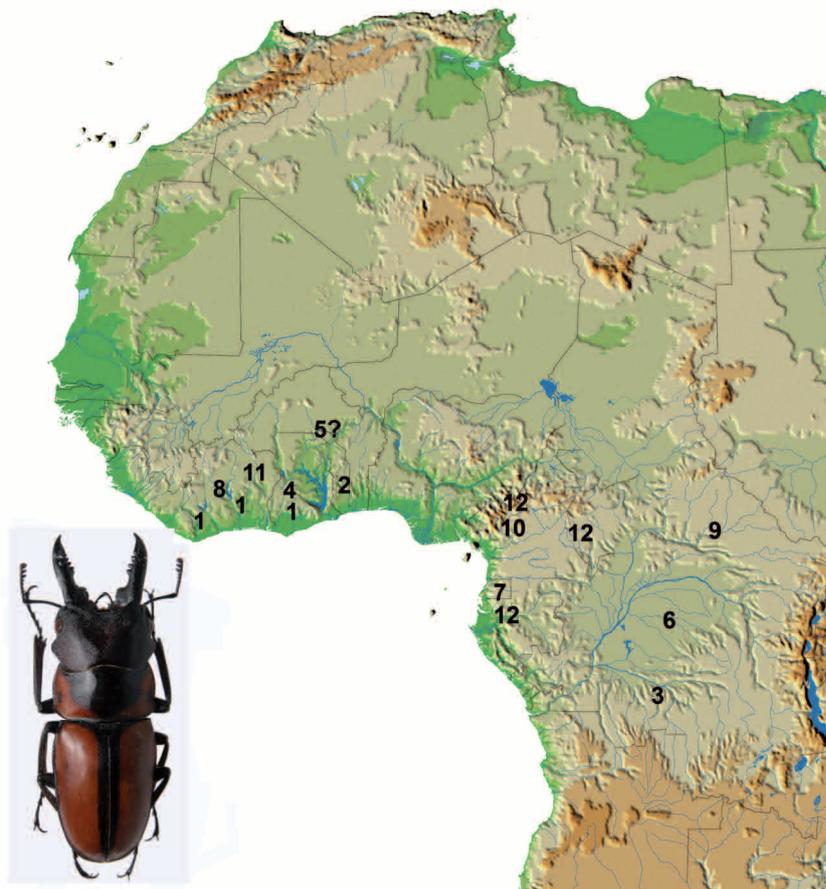
Régions	Guinéo-Congolaise	Guinéenne	Congolaise	Orientale	Total
Nombre d'espèces	53 (31%)	42 (25%)	60 (35,5%)	14 (8,5%)	169

concerne les insectes, les études taxonomiques récentes relativisent cette unité. La révision des Lucanidae du groupe *Prosopocoilus swanzianus* (Desfontaine & Moretto 2003) révèle une diversification importante qui suggère l'existence d'une multiplicité des refuges forestiers au Quaternaire (fig. 11). Chez les Cetoniidae, la révision récente de *Clastocnemis quadripunctatus* (Afzelius 1817) démontre l'existence de deux taxons (Antoine 2005), *C. quadrimaculatus* avec une distribution guinéenne et *C. distinctus* Antoine, 2005 à distribution congolaise (fig. 12). La frontière entre ces deux vicariants se situe aux environs de la Plaine d'Accra au Ghana, limite ouest de la région du Dahomey Gap (Le Gall *et al.* 2002). Notons, toutefois, que *C. quadrimaculatus* est représenté, sur les îles du Golfe de Guinée, par deux sous-espèces *C. quadrimaculatus oremansi* Antoine 2005 et *C. quadrimaculatus principis*

Antoine 2005. La majorité des taxons présents sur ces îles a de fortes affinités avec les formes continentales de la région congolaise. *Clastocnemis* serait le seul genre, à notre connaissance, dont les populations présentes sur ces îles appartiennent au taxon guinéen et non au taxon congolais, géographiquement le plus proche aujourd'hui (Antoine 2005).

### Origine des faunes afro-montagnardes

Dans la région éthiopienne, les altitudes élevées, supérieures à 2000 m, ne s'observent communément qu'en Afrique de l'Est, jusqu'à la corne de l'Afrique, dans le sud-ouest de la Péninsule Arabe, avec le massif de l'Asir (Hegazy *et al.* 1998) ; puis, à l'ouest du continent, dans la Ligne Volcanique du Cameroun (Fitton & Dunlop 1985) (fig. 1) et en Angola dans le massif du Bihé (fig. 1). L'âge et l'origine de ces



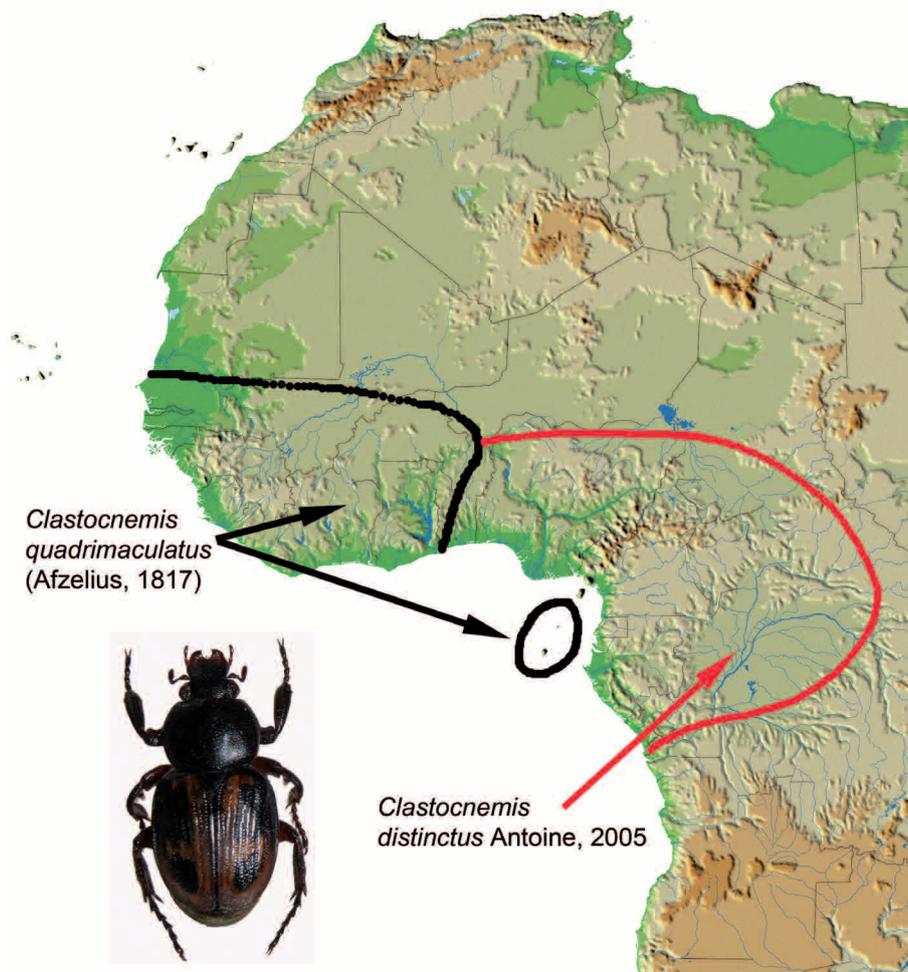
**Figure 11**

Distribution des espèces du groupe de *Prosopocoilus swanzianus*. 1, *P. perbeti* Desfontaine & Moretto ; 2, *P. felschei* (Möllenkamp) ; 3, *P. kasaiensis* Maes ; 4, *P. planeti* (Boileau) ; 5, *P. swanzianus* (Parry) ; 6, *P. alexandrae* Desfontaine & Moretto ; 7, *P. boucheri* Desfontaine & Moretto ; 8, *P. dallastei* Desfontaine & Moretto ; 9, *P. demeyeri* Desfontaine & Moretto ; 10, *P. estellae* Desfontaine & Moretto ; 11, *P. girardi* Desfontaine & Moretto ; 12, *P. huguesi* Desfontaine & Moretto.

montagnes africaines sont variables et l'on peut distinguer les massifs anciens d'âge Paléozoïque des massifs volcaniques bien plus récents datant de la fin du Cénozoïque.

La faune d'altitude reste relativement pauvre en Afrique, mais la diversité de ses origines reflète la multiplicité d'origine des massifs montagneux et de leurs peuplements. L'origine des flores et des faunes orophiles africaines a fait l'objet de diverses hypothèses. Schnell (1952), en botanique, distingue trois types de lignées orophiles forestières qu'il nomme «souches». Un premier ensemble aurait une origine antérieure à la scission du Gondwana, ce sont les souches archaeo-aequinoctiales. Un second ensemble de lignées se serait développé lors de l'érection des massifs montagneux tertiaires. Enfin, un dernier ensemble de lignées aurait

une origine forestière récente et correspondrait à une adaptation secondaire de taxons de plaine. Concernant les insectes, Jeannel (1961) distingue quatre origines différentes pour les taxons orophiles actuels: a) des lignées gondwaniennes à répartition afro-brésilienne ; b) des lignées gondwaniennes orientales ; c) des lignées sudamadienne et d) des lignées d'origine paléarctique. De nombreux exemples illustrent l'origine paléarctique de lignées d'insectes répandus dans les montagnes d'Afrique. Chez les Apoidea, les genres *Nomada* (Eardley & Schwarz 1991) et *Andrena* (Eardley 2006) illustrent bien cette tendance. La majorité des genres d'insectes aptères seraient d'origine paléarctique (Iablokoff-Khnzorian 1968 ; Brühl 1997). Bernardi (1980), étudiant le genre de Nymphalidae *Issoria*, propose a contrario une origine gondwaniennne pour ce genre dont



**Figure 12**  
Habitus et distribution des espèces sœurs vicariantes de Coléoptères Cetoniidae *Clastocnemis quadripunctatus* (Afzelius 1817) et *C. distinctus* Antoine 2005 au sein de la région guinéo-congolaise.

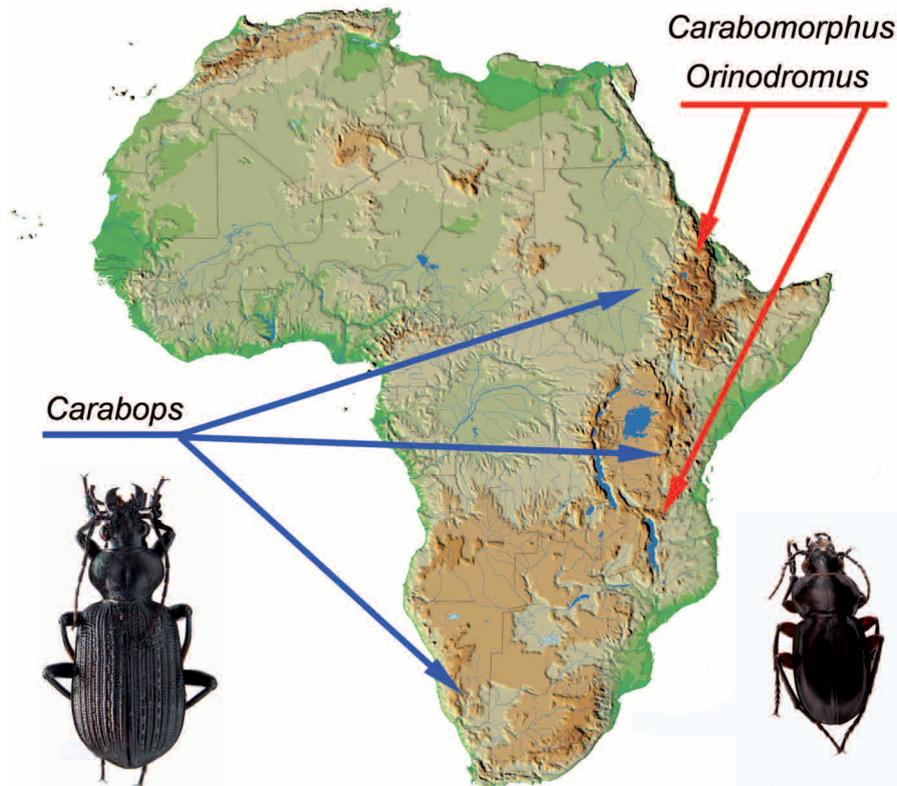
l'expansion dans la région paléarctique serait récente, la seule espèce largement répandue en Europe, en Asie et en Afrique du Nord ayant des caractères évolués au contraire des espèces africaines. Chez les Carabidae: Calosomini, les espèces d'altitudes se recrutent parmi les genres aptères *Orinodromus*, *Carabomorphus* et *Carabops* (Jeannel 1940 ; Rougemont 1976). Les deux premiers sont propres à la partie orientale de l'Afrique, Ethiopie, Kenya, Tanzanie, tandis que le troisième, présent dans la même région, comprend curieusement une espèce en Angola, *Carabops oberthueri* (Vuillet 1910) (fig. 13). Cette espèce est localisée au massif montagneux situé dans la région de Benguela, massif qui abrite le point culminant de ce pays. L'existence d'un vaste espace vide de toute autre espèce du même genre est très étonnante. On ne trouve en effet pas d'insectes de ce genre dans les massifs montagneux du Cameroun plus élevés en altitude, mais d'origine beaucoup plus récente, 13 à 15 Ma (âge isotopique des laves de la phase de volcanisme majeur sur l'ensemble de la chaîne montagneuse, Grunau *et al.* 1975 ; Lee *et al.* 1994 ; Meyers *et al.* 1998), que les massifs angolais datés eux du Crétacé supérieur-Paléogène. L'expansion

du genre *Carabops* est donc relativement ancienne et a été suivie de la disparition des espèces intermédiaires à des périodes plus récentes.

L'origine et l'ancienneté des taxons ne sont pas les seuls critères qui définissent leur distribution actuelle. L'existence de milieux d'altitude moyenne, en particulier de régions de plateaux, reliant ces hautes montagnes de façon plus ou moins discontinue a rendu possible le transfert d'espèces lors d'épisodes climatiques favorables. Les espèces ou populations de la zone afrotropicale au nord de l'équateur se structurent ainsi selon un axe reliant l'Afrique orientale au Cameroun et *in fine* à la région guinéenne. Un corridor montagneux transafricain est-ouest grossièrement parallèle aux latitudes pourrait donc avoir joué un rôle de corridor à certaines périodes du Pléistocène, une hypothèse qui reste à démontrer.

#### La Ligne Volcanique du Cameroun (LVC)

Il s'agit d'une barrière géographique séparant l'Afrique de l'ouest et la partie guinéo-congolaise de l'Afrique équatoriale. Ce chapelet de volcans orienté du nord-est au sud-ouest s'étire sur plus de 2000 km depuis



**Figure 13**  
Distribution afro-montagnarde ancienne des Coléoptères Carabidae Calosomini du genre aptère orophile *Carabomorphus* en Afrique orientale.

le plateau de l'Adamaoua au nord-ouest du Cameroun jusqu'à la plus reculée des quatre îles du Golfe de Guinée (Bioko, Príncipe, São Tomé, Annobon). Bien que les roches les plus anciennes trouvées sur São Tomé soient des grès et des argiles d'âge vraisemblablement Crétacé, les âges isotopiques de la plupart des roches volcaniques sur São Tomé, et d'une façon plus générale tout au long de la LVC, tombent dans la tranche 13-15 millions d'années (Grunau *et al.* 1975 ; Meyers *et al.* 1998). La phase de volcanisme paroxysmique aurait été plus ou moins synchrone sur l'ensemble de la LVC. Les forêts submontagnardes qui coiffent, en auréole ou en totalité, ces volcans constituent une remarquable succession d'îles « continentales » et océaniques. Ces forêts montagnardes fragmentées ont vu leur ceinture de végétation fluctuer en altitude au gré des vicissitudes climatiques tout au long du Pléistocène.

Cette LVC croise dans le Golfe de Guinée, très précisément à São Tomé, une autre « ligne » remarquable, cette fois virtuelle, l'Equateur. Les plus grands volcans se situent dans la zone continentale, comme les monts Cameroun (4095 m), Koupé, Manengouba, Lefo, Bamboutos et Okou dont les forêts submontagnardes recèlent encore, malgré la dégradation du milieu, un potentiel exceptionnel en termes de biodiversité. Or, à bien des égards, les îles du Golfe de Guinée associées aux volcans de la dorsale camerounaise évoquent par leur situation l'archipel des Hawaï qui s'est avéré un remarquable « observatoire » qui permettent d'appréhender les mécanismes générateurs de biodiversité (Cryan *et al.* 2001, Daly & Magnacca 2003). A Hawaï, pourtant, il n'y a pas de continent voisin et la différenciation d'espèces apparentées ne permet pas d'étudier les situations où une « propagule » génère par effet de fondation sur une île une nouvelle espèce à partir d'une grande population continentale fortement polymorphe. L'ensemble géographique formé par les îles du Golfe de Guinée (îles continentales se prolongeant par des îles océaniques) est exceptionnelle au niveau mondial et offre l'occasion de tester certaines hypothèses concernant les scénarios de spéciation et l'origine de la biodiversité. De la même façon, les « îles » de la LVC abritent une flore et une faune endémiques (voir la bibliographie dans Gascoigne 1993, 1996 et Viette 2001) d'un très grand intérêt scientifique (Lachaise *et al.* 2000). C'est, en particulier, un lieu idéal pour mesurer les apports respectifs de l'histoire géologique, de la paléobiogéographie et de la paléoclimatologie dans le processus de différenciation des espèces.

Curieusement, les insectes montagnards aptères sont quasi absents de la région camerounaise (Brühl 1997). En revanche, 12 espèces de Lépidoptères Rhopalocères

sont communes au Mont Cameroun et aux montagnes de l'Est de l'Afrique (Carcasson 1964). De même chez les Carabidae, les genres *Hystriochopus* et *Promegalonychus*, qui sont représentés dans les montagnes d'Afrique de l'Est par des espèces aptères, ont des espèces ailées sur le Mont Cameroun (Basilewsky 1984, 1985). De même, le genre de Coléoptères, *Compscephalus*, est commun entre les régions d'altitudes orientales et camerounaises, (fig.14).

Parmi les Drosophilidae, les *Drosophila* du groupe *dentissima* (Tsacas 1980 ; Lachaise & Chassagnard 2001) et les *Scaptomyza* du sous-genre *Euscaptomyza* (Tsacas 1972) recèlent des espèces proches, quelquefois étroitement apparentées, entre d'un côté les montagnes du Rift occidental (Ruwendzori notamment) et autres montagnes de l'Afrique orientale dont le Mont Elgon et les montagnes de l'Arc Oriental, de l'autre les montagnes de la Ligne Volcanique du Cameroun. un nouveau complexe d'espèces de drosophiles orophiles, le complexe *Drosophila megapyga*, décrit récemment, révèle une connexion ancienne entre Arc Oriental, Chaîne du Ruwendzori et Ligne Volcanique du Cameroun (Lachaise & Chassagnard 2001). *Drosophila baucipyga*, endémique à l'Arc Oriental, est un élément parmi les plus remarquables des représentants afrotropicaux du groupe oriental *Drosophila montium* (*sensu* Da Lage *et al.* 2006) : paléoendémique et témoin de l'époque où les forêts submontagnardes des anciennes montagnes cristallines de l'arc oriental ont dû être interconnectées les unes aux autres et isolées de blocs forestiers distants. Il est intéressant de noter à cet égard l'affinité étroite qui lie *D. baucipyga*, de l'Arc Oriental, à *D. megapyga*, du Ruwendzori et de la Ligne Volcanique du Cameroun, ainsi qu'à *D. eupyga* des montagnes du Cameroun, mais aussi de plus basses altitudes au Gabon (Lachaise & Chassagnard 2001).

Le peuplement de ce point culminant de l'Ouest de l'Afrique s'est probablement réalisé assez récemment, peut-être au Plio-Pléistocène, soit par l'arrivée d'éléments montagnards mobiles depuis les zones élevées d'Afrique Orientale, soit par la fragmentation des aires de distributions d'éléments plus anciens déjà présents. Ces migrations ou subdivisions et isolement de populations ont pu avoir lieu, notamment, lors des phases glaciaires extrêmes. Ces périodes furent en effet accompagnées de phases climatiques non seulement sèches mais relativement froides au cours desquelles les espèces botaniques forestières d'altitude auraient étendu leurs aires de répartition vers les régions de plaine (Dupont *et al.* 2000). Ce processus migratoire a pu être mis en évidence récemment grâce à l'analyse phylogéographique des populations du Noctuidae *Busseola fusca*. Cette espèce africaine est

largement répandue dans les cultures de maïs et de sorgho (Polasezk & Kahn 1998) et est très rare sur les plantes hôtes sauvages (le Ru *et al.* 2006). Elle est morphologiquement très homogène sur l'ensemble de son aire de répartition. Par contre, grâce aux études phylogéographiques réalisées à partir de l'analyse de marqueurs moléculaires, trois clades génétiquement distincts ont pu être définis. Deux de ces clades sont répandus en Afrique de l'Est et un en Afrique de l'Ouest. Ces trois clades ont divergé au cours du Pléistocène, suite aux bouleversements climatiques de cette époque. Au Cameroun, on retrouve une population issue de l'un des clades est africain. L'étude phylogéographique a montré dans ce cas, l'expansion vers l'Ouest des populations orientales, tandis que les populations occidentales restaient confinées à l'Ouest du Cameroun (Sezonlin *et al.* 2006a, 2006b).

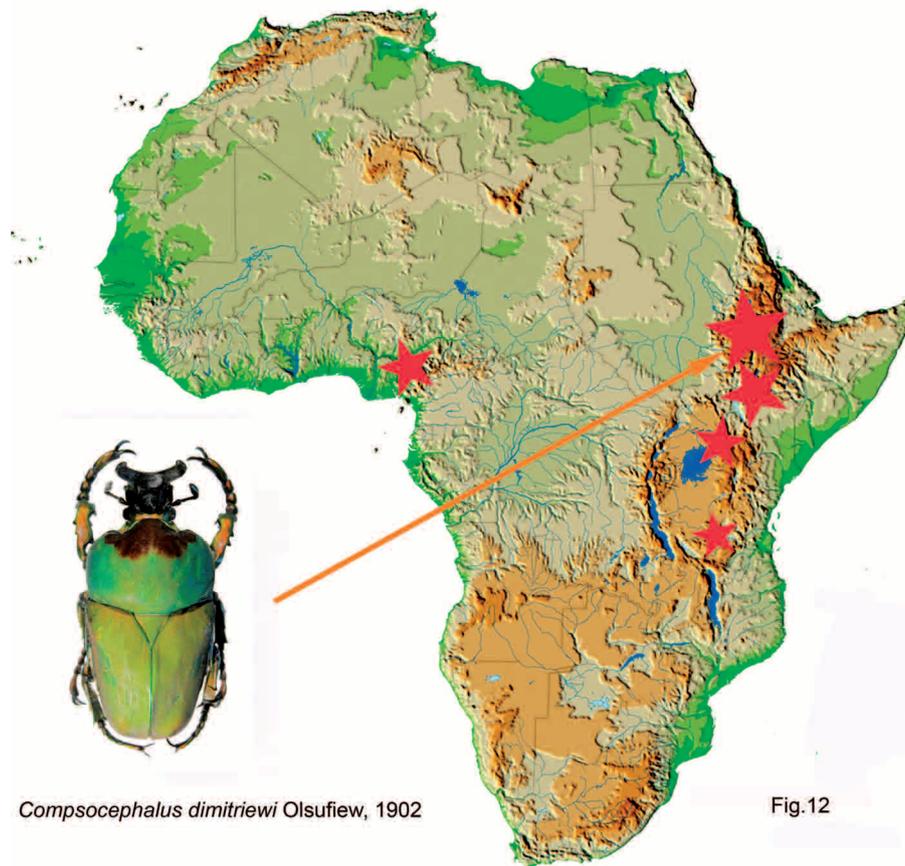
### Conclusion sur les faunes de montagne

La faune montagnarde d'Afrique a été largement

alimentée par l'arrivée de lignées d'origine paléarctiques qui ont d'abord peuplé les massifs de l'Est africain. La diversité d'âge, d'origine et d'altitudes maximales des différents massifs présents en Afrique de l'Est, leur importance en superficie par rapport aux régions de plaine, ont permis à cette région d'être le berceau de la faune montagnarde qui s'est différenciée sur le continent africain. L'apparition des massifs volcaniques à la fin du Tertiaire et tout au long du Quaternaire dans la région camerounaise ainsi que la continuité des milieux écologiques entre l'Afrique de l'Est et la région camerounaise au cours des périodes glaciaires les plus intenses ont favorisé la migration des éléments les plus mobiles entre ces deux zones.

### Le rift africain, quel impact sur les faunes d'insectes ?

Le rift africain est un ensemble de grabens (élément tectonique d'effondrement composé de compartiments limités par des failles) qui court depuis la Mer Rouge



*Compocephalus dimitriewi* Olsufiew, 1902

Fig.12

Figure 14

Distribution afro-montagnarde du genre de Coléoptère Cetoniidae *Compocephalus* dans les montagnes d'Afrique orientale et celles de la Ligne volcanique du Cameroun.

jusqu'au Mozambique et qui concourt à séparer la corne Est du reste du continent africain. Ces vallées profondes bordées par de grandes falaises sont le berceau des Grands Lacs africains: Albert, Edouard, Kivu, Victoria, Tanganyika, Malawi. Cet ensemble a constitué ce qui est souvent considéré comme une barrière biogéographique majeure, mais dont le rôle est encore peu documenté en ce qui concerne les invertébrés et notamment les insectes, car si des gisements fossilifères avec des insectes existent, ces derniers sont encore très peu étudiés (Paulian 1976 ; Thackray 1994). Le Rift n'est pas seulement une césure, c'est aussi un habitat possédant des montagnes d'une richesse biologique exceptionnelle, même si elle reste peu étudiée en dehors des travaux anciens (cf. introduction). Les forêts de montagne de l'« Albertine Rift » (Blom & Bowie 2001) hébergent quelques-uns des endémiques les plus emblématiques de l'Afrique tel que le gorille de montagne et des peuplements animaux extrêmement riches (Prigogine 1985). C'est aussi le lien entre les peuplements des montagnes d'Afrique Orientale, du Cameroun et de l'Angola (Dowsett 1986 ; Kingdon 1989).

Comprendre le rôle du Rift est délicat dans la mesure où ce phénomène a débuté il y a pas moins de 30 Ma environ et se poursuit actuellement (Chorowycz 2005). L'ouverture du Rift s'est opérée au Nord, depuis les plateaux de l'Afar et d'Ethiopie, il y a 30 Ma, plus au sud, au Kenya, il y a environ 20 Ma, puis en Tanzanie au Pliocène vers 2-4 Ma (Griffiths 1993). Les Grands Lacs eux-mêmes n'ont pas commencé à se former au même moment, tant s'en faut (Martens 1997) : Le lac Tanganyika aurait 9-12, voire 20 Ma (Tiercelin & Mondeguer 1991 ; Cohen *et al.* 1993), le lac Malawi (Nyasa) se serait mis en place entre 8,6 et 4,5 Ma. Quant au lac Victoria, il n'aurait pas plus de 750000 ans. Par ailleurs, outre l'aspect purement tectonique, le processus d'aridification a été lui aussi progressif et étalé dans le temps. Il aurait déjà été en cours, il y a 3-4 Ma (Cane & Molnar 2001) pour atteindre une phase maximale il y a 2,5 Ma sur les Hauts Plateaux éthiopiens (Bonnefille 1983). Le Lac Victoria aurait même subi une dessiccation quasi complète, il y a seulement 12400 ans (Johnson *et al.* 1996). Cette longue histoire géologique et climatique du Rift amène à raisonner cas par cas et avec prudence. De quel « Rift » parle-t-on lorsque l'on évoque une barrière géographique ? Selon les époques, le Rift en formation a été une barrière plus ou moins perméable et contournable.

### **Le Rift: une barrière discontinue et perméable**

Le Rift est en effet une barrière qui non seulement s'est mise en place graduellement mais n'a probablement

jamais été véritablement continue ni absolue. C'est aussi une barrière qui s'interrompt au sud (Griffiths 1993). On doit donc pouvoir observer la migration et le mouvement de certaines lignées autour de cet obstacle, certaines espèces pouvant le contourner par le sud. Ceci pourrait expliquer les liens originaux entre certains taxons montagnards camerounais et la faune du sud-est de l'Afrique. L'analyse phylogéographique des rongeurs de la famille des Bathyergidae révèle un schéma de ce type (Faulkes *et al.* 2004). Leur évolution se réalise, dans un premier temps, lors de la descente le long de l'Afrique orientale, avant de connaître une diversification au sud-est de l'Afrique qui est suivie d'une progression tardive en Afrique australe et centrale. Les insectes fournissent, eux aussi, des exemples de cheminement évolutif comparable. Ainsi, le genre *Capsys* (Lepidoptera: Lycaenidae) comprend 11 espèces principalement répandues à l'Est et au Sud de l'Afrique. Sept de ces espèces sont présentes au Kenya. Pourtant *C. bamendanus* Schultz, 1909, endémique au Cameroun a longtemps été considéré comme une sous-espèce de *C. disjunctus* Trimen 1895, espèce d'Afrique australe (Henning & Henning 1988). L'espèce camerounaise est morphologiquement plus proche de l'espèce australe que des nombreuses espèces du Kenya, géographiquement plus proches. Chez les Diptera: Drosophilidae, bien que le cœur de la distribution du groupe orophile *Drosophila dentissima*, endémique à la région éthiopienne, soit les montagnes d'Afrique de l'Est (Virunga, Ruwenzori, montagnes du Kenya et de Tanzanie), on connaît encore quelques rares espèces dans le sud du Rift aussi loin que les Plateaux du Nyika et de Viphya au nord du Malawi, et une ultime espèce plus au sud encore dans les escarpements orientaux du Zimbabwe et ceux du Drakensberg en Afrique du Sud, et jusqu'aux altitudes moins élevées de la péninsule du Cap (Chassagnard *et al.* 1997 ; Lachaise & Chassagnard 2001). Les montagnes du Rift ont ainsi fonctionné comme un corridor multiple, vers le sud, mais aussi le sud-ouest via le massif du Rungwe et le sud du lac Tanganyika. Nous avons vu dans le paragraphe précédent quelques exemples qui attestent de ces connexions avec les montagnes du Cameroun avec un passage éventuel par des zones de moindre altitude.

S'il est incontestable que cette immense structure géologique complexe a probablement, et de tout temps, laissé des possibilités de passage, lesquelles ont dû varier au cours du temps, le Rift n'en a pas moins joué un rôle moteur majeur dans les processus de différenciation des populations et de spéciation. L'originalité et le fort endémisme des régions est africaines se sont construits et maintenus en partie grâce à l'isolement produit par

cette cassure associée au relèvement des altitudes de l'Est africain. Les faunes forestières d'Afrique orientale se démarquent de leurs équivalents d'Afrique centrale ou occidentale par des taxons originaux et réciproquement. La complexité de l'histoire géologique de l'Est africain rend difficile toute relation directe de cause à effet d'un événement géologique avec la différenciation des taxons et l'évolution des peuplements du continent africain. L'importance de l'élevation de l'altitude de l'ensemble de la région a joué un rôle sinon plus important tout au moins égal à l'ouverture de la vallée du Rift. Les études moléculaires indiquent clairement que le rôle de la vallée du Rift dans la structuration des espèces animales s'est amplifié au cours du Quaternaire et que sa présence explique sans ambiguïté le morcellement des populations de certains insectes en deux blocs distribués de part et d'autre de ce Rift.

Un exemple remarquable suggérant un rôle de la vallée du Rift comme véritable barrière géographique (climatique) est fourni par des drosophiles du groupe *Drosophila obscura*. Ce groupe de *Drosophila* a été rendu célèbre par les très nombreuses études pionnières consacrées au polymorphisme chromosomique qui ont été à l'origine de l'essor de la biologie de l'évolution. Fondamentalement holarctique, le groupe *D. obscura* a vu se développer un rameau afro-tropical indépendant, le complexe *D. microlabis* (Tsacas *et al.* 1985 ; Cariou *et al.* 1988). Les données suivantes (Lachaise comm. pers.) suggèrent que ce rameau propre s'est développé à la faveur d'un « corridor froid arabe ». En effet, cinq espèces de ce groupe, dont quatre décrites, ont été trouvées sur les flancs des monts Elgon et Kenya au Kenya (expédition Lachaise-Cariou-Ashburner 1984). Deux d'entre-elles ont été trouvées sur le versant oriental du mont Elgon, à 2500 m d'altitude dans la forêt submontagnarde à *Diospyros abyssinica* sous la zone à *Podocarpus* (avec *D. kitumensis*) et de 2500 à 2200 m et jusqu'à l'escarpement de l'Elgeyo (avec *D. microlabis*) ; deux autres espèces ont été découvertes sur le flanc occidental du mont Kenya, à 2470 m dans la partie inférieure de la forêt de *Podocarpus* et de bambou (avec *D. carioue*, *D. kimbasi*). On est donc en présence de deux espèces de ce complexe à l'ouest de la vallée du Rift et deux autres à l'est. Les analyses morphologiques montrent que les espèces localisées d'un côté de la vallée du Rift sont plus apparentées entre elles que chacune ne l'est des autres espèces affines décrites situées de l'autre côté du Rift. Les analyses génétiques confirment l'étroite parenté des espèces *D. microlabis* et *D. kitumensis* (Cariou *et al.* 1988, Brehm *et al.* 1991, Bachmann *et al.* 1992). Elles n'ont pu être faites pour les autres espèces. Ces données suggèrent que la spéciation des ancêtres de chacun des deux couples

d'espèces affines décrites a pu résulter d'un événement de vicariance éventuellement lié à l'aridification de la vallée du Rift, mais sans l'intervention de la vallée du Rift en tant que barrière géographique (Cariou *et al.* 1988 ; Lachaise comm.pers.). Au niveau intra-spécifique, l'étude des populations d'*Anopheles*, *A. gambiae* et *A. funestus*, montre une fracture entre les populations kenyanes vivant à l'Est du Rift et les populations kenyanes de l'Ouest du Rift qui se rattachent à un ensemble combinant l'Afrique de l'Ouest et une partie de l'Afrique centrale (Lehman *et al.* 2003 ; Michel *et al.* 2005).

### Quel âge attribuer aux espèces africaines actuelles ?

Pour les biologistes de l'évolution, vouloir diviser une lignée en continue évolution en espèces dotées de noms différents est sans doute un exercice purement subjectif (Mayr 1963 ; Coyne & Orr 2004 ; Lherminier & Solignac 2005). Il n'en reste pas moins que chacun s'accorde à reconnaître l'existence à une époque donnée de discontinuités entre groupes sympatriques, même si l'isolement reproductif entre eux n'est pas toujours accompli (exemple de la zone d'altitude isolée où *Drosophila santomea* et *D. yakuba* s'hybrident, Lachaise *et al.* 2000), et même si la question reste ouverte de savoir pourquoi les organismes sexués se répartissent en entités discrètes séparées par des lacunes (Coyne & Orr 2004). Le gène ou le génome se modifient, mais ne « vieillissent pas » : « ... *L'espèce est une séquence de la lignée germinale immortelle qui peut s'interrompre mais qui ne vieillit jamais* » (Lherminier & Solignac 2005). S'il semble encore difficile de comprendre l'instant précis de l'apparition des espèces, on peut tenter d'estimer leur âge et retrouver les conditions initiales de cette émergence.

### Les espèces « jeunes »

Certains bousiers Scarabaeidae du désert du Namib constituent une parfaite illustration d'espèces jeunes dans des rameaux anciens, comme celui des Scarabaeini. Des études de phylogéographie des espèces du genre *Scarabaeus* et du sous-genre *Neopachysoma* apparus il y a environ 2,9 Ma montrent que les espèces actuelles qui le composent se sont différenciées à différentes époques entre 2 Ma et 600.000 ans (Sole *et al.* 2005). Nombre d'espèces actuelles endémiques des îles afro-tropicales pourraient aussi résulter d'événements de spéciation récents à l'échelle géologique, c'est-à-dire dans une échelle de temps de l'ordre de 1 Ma d'années, voire de 400-500 milliers d'années. C'est tout au moins ce que suggèrent plusieurs travaux mo-

léculaires dont les conclusions arrivent rigoureusement à la même conclusion: les espèces de *Drosophila* insulaires endémiques se seraient différenciées de façon contemporaine, probablement à la faveur d'effets de fondation, dans les îles de l'Océan Indien occidental (Kliman *et al.* 2000) comme aussi bien dans celles du Golfe de Guinée (Lachaise *et al.* 2000 ; Cariou *et al.* 2001 ; Coyne *et al.* 2002) il n'y a guère plus de 400-450 milliers d'années. Les espèces en question seraient donc des espèces « jeunes ». L'effet du Gondwana est loin. Selon les travaux, les marqueurs moléculaires utilisés sont différents et multiples, ce qui élimine le biais d'une histoire lié à un seul gène. Quel événement ou quel processus a pu générer cette différenciation relativement synchrone d'espèces afrotropicales d'insecte géographiquement éloignées ? La question se pose de savoir quel est le temps le plus court dans l'histoire des insectes pour la différenciation d'une vraie espèce. Il est clair depuis longtemps que ce n'est pas nécessairement l'ampleur de la divergence génétique qui fait deux espèces à partir d'une population ancestrale, la divergence génétique entre espèces morphologiquement identifiables est parfois extrêmement faible et l'événement de spéciation concerné peut ne remonter qu'à un passé très récent. Chez des drosophiles, cet événement pourrait se situer vers 283-385 milliers d'années (Kopp & Barmina 2005) ou même 260.000 ans (Kliman *et al.* 1993). Notre propre espèce *Homo sapiens*, ne se serait-elle pas différenciée dans la même région éthiopienne en moins de temps encore que les plus jeunes espèces de drosophiles afrotropicales, il y a quelque 200.000 ans seulement et le temps de spéciation des cichlides du genre *Tropheops* du lac Malawi aurait au maximum 17.000 ans et au minimum 1000 ans seulement (Won *et al.* 2005). A Hawaï, de nombreuses espèces de *Drosophila* sont non seulement endémiques à la Grande île d'Hawaï apparue il y a 700.000 ans, mais, pour certaines, à seulement quelques kipukas, îlots forestiers laissés indemnes par les coulées de lave, individualisés il a quelques milliers d'années seulement (Fontdevila & Carson 1978). Certaines espèces peuvent donc être extrêmement jeunes et c'est bien là la difficulté, la diagnose des espèces devient d'autant plus difficile que le temps depuis leur isolement reproductif est réduit. La modification des milieux par l'homme offre l'occasion d'observer ces mécanismes en pleine action. En Afrique de l'Ouest, la bruche de l'arachide, *Caryedon serratus* (Olivier, 1790), présente plusieurs races d'hôtes distinctes suivant des critères morphologiques (Sembène & Delobel 1976), génétiques (Sembène *et al.* 1998 ; Sembène & Delobel 1998) et comportementaux (Sembène & Delobel 2004). Cette capacité à produire des lignées adaptées très rapidement à un nouvel hôte démontre

l'aptitude des populations d'insectes à répondre aux changements de leur environnement. Une situation telle que celle de *C. serratus* est propice à l'éclatement de l'espèce originelle. Tout nouvel événement ayant pour effet l'accroissement des barrières entre les populations d'hôtes, comme un changement climatique qui disjoint les aires de distributions des plantes hôtes pourrait enclencher un processus de spéciation. Que devient dans ces conditions l'estimation de la richesse spécifique, des taux d'endémisme et comment apprécier en termes de biodiversité l'impact d'événements climatiques géologiques récents ? Quel impact ont pu avoir par exemple la phase hyperaride de 18 000 ans au nord et nord-est de l'Afrique, ou la période humide de la fin du Pléistocène dans le Kalahari (Lancaster 1979) ? A ce niveau la typologie s'estompe et la biodiversité s'exprime en termes de divergence phylogéographique. Quelques études pionnières ont montré tout l'intérêt des faunes africaines d'insectes dans l'étude de la spéciation. L'analyse phylogéographique des *Scarabaeus* (*Pachysoma*) du désert du Namib en est un très bel exemple où se mêlent les barrières géographiques, comme le fleuve Orange, (Sole *et al.* 2005) et la mobilité des microhabitats représentés ici par les dunes de sable (Endrödy-Younga 1982 ; Prendini 2001).

### Les espèces « anciennes »

S'il est logique d'admettre que la majorité des espèces actuelles sont issues des événements de spéciation les plus récents, disons Pléistocène ou Plio-Pléistocène, quelle proportion d'espèces de la faune entomologique afrotropicale actuelle relève de cladogenèses plus anciennes. Ici, se pose une question fondamentale : Comment reconnaît-on une espèce « ancienne » et une espèce « jeune » ? Existe-t-il seulement des espèces « anciennes » et qu'entend-t-on par là ? Une espèce n'est pas « gondwanienne » ou « mésozoïque », elle appartient à un groupe « gondwanien » ou « mésozoïque ». L'espèce peut donc être récente bien que le clade auquel elle se rattache est lui très ancien. L'inverse peut tout aussi bien être vrai : une spéciation basale dans un rameau relativement récent peut générer une espèce dite « ancienne ». Autrement dit la faune afrotropicale comprend-t-elle aujourd'hui des espèces d'insectes qui existeraient en tant que telles depuis par exemple 5 ou 10 Ma, voire plus de 20 Ma ? Par exemple, les espèces actuelles du vieux genre *Zorotypus* du vieil ordre des Zoraptères (Engel & Grimaldi 2002a ; Engel 2003) sont-elles pour autant des espèces anciennes ? La réponse n'est pas simple car même si on dispose de reconstructions phylogénétiques robustes et congruentes basées sur un ensemble de marqueurs moléculaires fiables, ces reconstructions ne reflètent que l'apparen-

tement des espèces découvertes, pas nécessairement celle des espèces existantes. Ainsi, il y a fort à parier qu'une série de reconstructions phylogénétiques des espèces de Mantophasmatodea donnerait probablement des spéciations, donc des espèces, de moins en moins anciennes à mesure que les découvertes de nouveaux taxons viendraient s'ajouter aux précédentes. En fait, c'est peut-être à ce niveau que s'explique la caractère contemporain des spéciations insulaires récentes des *Drosophila* afrotropicales du sous-groupe *melanogaster* : c'est un sous-groupe d'espèces parmi les plus étudiés au monde et il y a peu de chance que l'on soit passé à côté de spéciations plus récentes encore. Tandis que plus on recule dans le temps, plus le risque d'être passé à côté d'une espèce augmente et avec lui celui de fabriquer de faux couples d'espèces sœurs.

Un exemple crédible d'espèce ancienne existe cependant chez les Drosophilidae, il s'agit de *Drosophila lachaisei* Tsacas, 1984 (Tsacas 1984). Cette espèce afrotropicale rare a typiquement la distribution d'un paléoendémique. On la retrouve au cœur de la forêt dense humide de Taï en Côte d'Ivoire, dans la forêt de brouillard d'altitude de l'île de São Tomé dans le Golfe de Guinée, dans la forêt dense humide de Kibale dans l'ouest de l'Ouganda et dans la forêt submontagnarde de l'Est-Usambara en Tanzanie (Lachaise *comm. pers.*). Sa distribution géographique est donc à la fois ancienne, vaste et fragmentée. D'immenses lacunes existent dans son aire de distribution. Or, les reconstructions phylogénétiques la place tout à fait à la base du groupe *ananassae* auquel elle provisoirement rattaché, car elle pourrait constituer un rameau indépendant en soi (Da Lage *et al.* 2006). C'est une des espèces actuelles de *Drosophila* afrotropicales les plus anciennement enracinées que l'on connaisse. Elle est par ailleurs incontestablement très originale sur le plan morphologique par rapport à toutes les espèces afrotropicales du groupe *ananassae*. Sachant que ce groupe est incontestablement d'origine orientale, on a là peut-être affaire à l'un des rares témoins véritables d'une époque reculée, héritier des immigrants qui ont pénétré en Afrique au moment de la restauration du contact entre les plaques africaine et eurasiatique, il y a 17 Ma. Notons cependant qu'aussi ancienne qu'elle soit, elle n'en a pas cessé d'évoluer pour autant.

Les faunes fossiles d'insectes du Cénozoïque européen apportent des éléments de réflexion supplémentaires. Dans ces faunes, on trouve des taxons actuels qui sont donc présents dès le Miocène supérieur (5-10 Ma), mais pas avant. La durée de vie d'une espèce ne dépasserait pas 10 Ma. On observe, toutefois, des taxons très proches des actuels dès l'Eocène basal, en particulier dans la faune du sol et de la litière, milieu qui est resté relativement stable (Nel *et al.* 2005).

## Conclusion

### Les fossiles et la reconstruction de l'histoire des insectes africains

Les données fossiles sont actuellement peu abondantes et la majorité des espèces publiées proviennent de deux grands gisements (Orapa et Molteno, fig. 3) situés en Afrique australe. Pourtant, de nombreux gisements ont été signalés et il est probable que le potentiel est très important sur le continent africain qui reste sous-étudié de ce point de vue. Le gisement de Molteno apporte heureusement des données sur la faune africaine du Trias qui est une période clé dans l'évolution des insectes.

Des programmes de plus en plus nombreux cherchent à combler les lacunes des données fossiles par une approche phylogénétique basée sur l'analyse des caractères moléculaires. Très peu de ces travaux sont consacrés à l'Afrique malgré les quelques résultats intéressants déjà obtenus.

### L'origine gondwanienne ou mézozoïque

La scission du Gondwana en ses différents éléments a ouvert la voie à une différenciation profonde de la faune afrotropicale. L'Afrique est le premier continent à se retrouver complètement isolé. Et il le reste pendant près de 75 Ma jusqu'à l'émergence d'un couloir terrestre continu avec l'Eurasie. Cet isolement et sa durée expliquent l'endémisme marqué de nombreux groupes africains et la diversité des taxons partagés entre l'Afrique et l'Eurasie en regard du faible nombre de taxons partagés en l'Afrique et le Nouveau-Monde. En effet, c'est avec la future région européenne que les échanges de faune se révèlent les plus nombreux et les plus étendus dans le temps. Ces échanges se poursuivent en effet de la fin du Jurassique à la faune africaine actuelle se met en place à la fin du Tertiaire, au moment de profonds bouleversements géologiques et climatiques (Tableau 1). Un nombre important de taxons actuels prend son origine dans ces événements. Ils ont complété, voire supplanté, une faune ancienne dont les éléments épars sont bien illustrés par les taxons à distribution disjointe, taxons bien souvent relégués dans des niches peu accessibles comme les déserts ou les montagnes.

La mise en place du biome des savanes a initié un processus d'adaptation et de diversification qui a abouti à l'existence d'une riche faune adaptée aux graminées ou aux environnements ouverts. L'adaptation à la ressource exceptionnelle que sont les graminées et les cyperacées a débouché sur des processus de radiation adaptative qui sont à l'origine de lignées phylogénétiques homogènes riches en espèces: Acrididae Gom-

phocerinae, Acridinae chez les Orthoptères, Satyriinae, Noctuidae foreurs de graminées chez les Lépidoptères. De même que chez les Vertébrés, l'Ancien Monde et plus particulièrement les grands biomes de savanes de l'Afrique ont été très propices à l'établissement et la diversification de ces lignées adaptées aux ressources offertes par les graminées.

### L'endémisme des familles et des genres

L'endémisme, très marqué dans les rangs espèces et genres, est beaucoup plus faible au niveau familial. De nombreux échanges de faune ont eu lieu entre les populations africaines et eurasiatiques, tandis que les connexions Amérique-Asie ont permis des échanges entre l'Ancien et le Nouveau Monde. Il existe pourtant peu d'exemples de taxons de rang générique communs entre l'Afrique et l'Amérique, une fois écartées les espèces transportées par l'homme. À la fin du Tertiaire, au Pliocène, la majeure partie des genres d'insectes devait être individualisés. Le refroidissement du climat à partir du Pliocène, qui va se poursuivre durant le Quaternaire par une succession de phases glaciaires, froides et sèches et de phases interglaciaires chaudes et humides, modèle cette faune par un jeu de contraction/extension d'aires, peut-être aussi par des extinctions, qui génèrent une spéciation intense et la structuration actuelle des peuplements. À ce mécanisme, s'ajoute une diversification des espèces par adaptations à des environnements différents, tout particulièrement le long de la succession forêt humide - forêt sèche - savane.

### L'âge des espèces africaines

Tous les éléments présentés ici démontrent que l'entomofaune de la région éthiopienne est composée d'espèces d'âges extrêmement différents. C'est un assemblage composite d'espèces anciennes, d'espèces jeunes et d'espèces très récemment individualisées qui illustre la diversité des histoires évolutives qui se sont déroulées dans cette région. En termes de biologie de la conservation l'entomofaune afrotropicale a, sans doute, plus de mémoire que la faune paléarctique, même si celle-ci n'en est pas dépourvue.

L'histoire biogéographique de la région éthiopienne reste encore à écrire. La description du cadre paléoenvironnemental a beaucoup progressé et l'attention accordée actuellement aux conditions des changements climatiques globaux peut accélérer encore l'évolution de nos connaissances dans ce domaine. Par contre, les connaissances faunistiques sont encore fragmentaires et distribuées de façon très inégale à travers les différents groupes d'insectes. Pourtant, à travers leur diversité et leurs capacités d'adaptation

très élevée, les insectes sont un modèle incomparable pour l'étude des écosystèmes terrestres. Malgré leurs insuffisances actuelles, les connaissances accumulées par les travaux taxonomiques et faunistiques offrent un vaste champ d'investigation à explorer grâce aux outils modernes de la biologie.

**Remerciements.** Cet article a bénéficié de l'aide du projet ANR IFORA pour sa publication. Nous tenons à remercier les membres du laboratoire LEGS et tout particulièrement le Pr Michel Solignac pour les échanges scientifiques qui ont beaucoup contribué à l'élaboration de ce texte. Nous tenons aussi à remercier les collègues, trop nombreux pour être cités ici, et dont l'apport de connaissances a été très précieux pour documenter notre réflexion. Un grand merci à Jocelyne Guglielmi, bibliothécaire du laboratoire d'entomologie du MNHN et aux bibliothécaires de la Société Entomologique de France sans qui il aurait été difficile de réunir la documentation indispensable. Nous tenons aussi à saluer le comité de rédaction des Annales de la Société Entomologique de France et à son rédacteur en chef, Pierre Rasmont, pour leur disponibilité et leur patience face à un manuscrit aussi long et complexe que le nôtre. Enfin toutes nos pensées vont à nos amis africains, scientifiques et villageois qui depuis de longues années participent avec enthousiasme à la progression des connaissances sur les insectes de leurs pays.

### Références

- Abell P.I., Hoelzmann P. 2000.** Holocene palaeoclimates in northwestern Sudan: stable isotope studies on molluscs. *Global Planet Change* **26**: 1-12.
- Ackery P.R., Smith C.R., Vane-Wright R.I. 1995.** *Carcasson's African Butterflies: an annotated catalogue of the Papilionoidea and Hesperioidea of the Afrotropical Region*. CSIRO, East Melbourne. xi + 803 p.
- Adis J., Zompro O., Moombolah-Goagosos E., Marais E. 2003** Un nouvel ordre d'insectes. *Pour la science* **308**: 32-35.
- Allemand R., Lemaitre C., Frey F., Boulétreau M., Vavre F. 2002.** Phylogeny of six African *Leptopilina* species (Hymenoptera: Cynipoidea, Figitidae), parasitoids of *Drosophila*, with description of three new species. *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.) **38**: 319-332.
- Amadon D. 1973.** Birds of the Congo and Amazon forests: a comparison, p. 267-277 in: **Meggers B.J., Ayensu E.S., Duckworth W.D. (eds.)**, *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Amedegnato C. 1993.** African-American relationships in the Acridians (Insecta, Orthoptera), p. 59-75 in: **George W., Lavocat R. (eds.)**, *The Africa-South America connection*. Clarendon Press, Oxford.
- Antoine P. 2001.** Contribution à la connaissance des Gymnetini (Coleoptera, Cetoniidae). *Coleoptères* **7**: 113-136.
- Antoine P. 2005.** A propos de *Clasocnemis quadrimaculatus* (Afzelius, 1817) (Coleoptera, Cetoniidae, Trichiini). *Entomologia africana* **10**: 2-7.
- Arillo A., Ortuño V.M., Nel A. 1997.** Description of an enigmatic insect from Baltic amber. *Bulletin de la Société Entomologique de France* **102**: 11-14.
- Archibald S.B., Cover S.P., Moreau C.S. 2006.** Bulldog ants of the Eocene Okanagan Highlands and history of the subfamily (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Annals of the Entomological Society of America* **99**: 487-523.
- Ashworth A. 1997.** The response of beetles to Quaternary climatic changes, p. 119-128 in: **Huntley B. (ed.)**, *Past and future rapid environmental changes*. NATO ASI Series I. Springer-Verlag, Berlin.

- Aubréville A. 1949.** *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*. Société des éditions Maritimes et Coloniales, Paris, 98 p.
- Axelrod D. I., Raven P. H. 1978.** Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa, p. 77-130 in: **Werger M. J. A. van Bruggen A. C. (eds.)**, *Biogeography and ecology of southern Africa*. Junk, The Hague.
- Bachmann L., Muller E., Cariou M. L., Sperlich D. 1992.** Cloning and characterization of KM 190, a specific satellite DNA family of *Drosophila kitumensis* and *D. microlabis*. *Gene* **120**: 267-269.
- Ball G. E., Shpeley D. 2005.** Taxonomic review of the Tribe Melaenini (Coleoptera: Carabidae), with observations on morphological, ecological and chorological evolution. *Zootaxa* **1099**: 1-120.
- Balke M., Ribera I., Beutel R. G. 2003.** Aspidytidae: On the discovery of a new beetle family: detailed morphological analysis, description of a second species, and key to fossil and extant aedeagan families (Coleoptera), p. 53-66 in: **Jach M. A., Li J. V. (eds.)**, *Water Beetles of China. 3*. Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Österreich and Wiener Coleopterologenverein, Wien.
- Barbero E., Palestini C., Roggero A. 2003.** Revision of the genus *Phalops* Erichson, 1848 (Coleoptera: Scarabaeidae: Onthophagini). *Regione Piemonte. Museo Regional di Scienze Naturali. Monografie* **38**: 378.
- Barker F. K., Cibois A., Schikler P., Feinstein E., Cracraft J. 2004.** Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Science* **101**: 11040-11045.
- Barth F. G. 1991.** *Insects and Flowers: the Biology of a Partnership*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 408 p.
- Bartolozzi L., Werner K. 2004.** *Illustrated catalogue of the Lucanidae from Africa and Madagascar*. Taita Publ. Czech Rep. 191 p.
- Basilewsky P. 1984.** Nouvelle contribution à l'étude des genres *Hystriochopus* Boheman et *Plagiopyga* Boheman (Coleoptera, Carabidae, Lebiinae). *Revue de Zoologie Africaine* **98**: 804-860.
- Basilewsky P. 1985.** Descriptions de trois espèces nouvelles de carabides Platyniens du Mont Cameroun. Résultats scientifiques des expéditions belges au Cameroun, n°14 (Coleoptera, Carabidae). *Revue de Zoologie Africaine* **99**: 293-302.
- Bdullah M. 1964.** New Heteromorous Beetles (Coleoptera) from the Baltic amber of Eastern Prussia and Gum Copal of Zanzibar. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **116**: 329-346.
- Bechev D. 1999.** The zoogeographic classification of the Palaearctic genera of fungus gnats (Diptera: Sciaroidea, excluding Sciaridae). *Studia dipterologica* **6**: 321-326.
- Berenbaum M. R., Zangerl A. R. 1998.** Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**: 13743-13748.
- Bernardi G. 1980.** Contribution à la biogéographie des montagnes africaines: II. Le genre *Issoria* Hübner (Lep. Nymphalidae). *Comptes Rendus de la Société de Biogéographie* [1978] **487**: 189-199.
- Betsch J.-M., Caussanel Cl., Albouy V., Jamet Cl., Waller A. 2000.** Dermaptères de Madagascar. Facteurs écologiques et historiques de leur répartition. *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.) **36**: 185-220.
- Beuning K. R. M., Talbot M. R., Kelts K. 1997.** A revised 30 000-year palaeoclimatic and paleohydrologic history of Lake Albert, east Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology and Palaeoecology* **136**: 259-279.
- Boltenhagen E., Dejax J., Salard-Cheboldaeff M. 1985.** Evolution de la végétation tropicale africaine du Crétacé à l'Actuel d'après les données de la palynologie. *Comité des Travaux Scientifiques et Historiques, Section Science, Paris* **8**: 165-194.
- Bonnefille R. 1983.** Evidence for a cooler and drier climate in the Ethiopian uplands towards 2.5 Myr ago. *Nature* **303**: 487-491.
- Bonnefille R., Chalié F. 2000.** Pollen-inferred precipitation time-series from equatorial mountains, Africa, the last 40 kyr BP. *Global Planet Change* **26**: 25-50.
- Brehm A., Krimbas, C. B. Sourdis, J., Cariou M. L. 1991.** The phylogeny of nine species of the *Drosophila obscura* group inferred by the banding homologies of chromosomal regions. I. Element B. *Genome* **34**: 464-471.
- Brother D. J., Rasnitsyn A. P. 2003.** Diversity of Hymenoptera and other insects in the Late Cretaceous (Turonian) deposits at Orapa, Botswana: a preliminary review. *African Entomology* **11**: 221-226.
- Brühl C. A. 1997.** Flightless insects: a test case for historical relationships of African mountains. *Journal of Biogeography* **24**: 233-250.
- Burgess N. D., Clarke G. P. 2000.** *The Coastal Forests of Eastern Africa*. IUCN: Cambridge and Gland, 443 p.
- Burgess N. D., Clarke G. P., Rodgers W. A. 1998a.** Coastal forests of eastern Africa: status, endemism patterns and their potential causes. *Biological Journal of the Linnean Society* **64**: 337-367.
- Burgess N. D., Fjeldså J., Botterweg R. 1998b.** The faunal importance of the Eastern Arc Mountains. *Journal of the East African Natural History Society* **87**: 37-58.
- Burgess N. D., Nummelin J., Fjeldså K. M., Howell K., Lukumbyza L., Mhando P. Phillipson, Van den Berge E. 2000.** Biodiversity and conservation of the Eastern Arc Mountains of Tanzania and Kenya. *Journal of the East African Natural History Society* (Special Issue) **87**: 1-367.
- Burke K., Wilson J. T. 1972.** Is the African plate stationary? *Nature* **239**: 287-289.
- Butlin R. K., Hewitt G. M. 1985.** A hybrid zone between *Chorthippus parallelus parallelus* and *C. p. erythropus* (Orthoptera: Acrididae): behavioural characters. *Biological Journal of the Linnean Society* **26**: 287-299.
- Cairncross B., Anderson J. M., Anderson H. M. 1995.** Palaeoecology of the Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, South Africa: sedimentological and palaeontological evidence. *South African Journal of Geology* **98**: 452-479.
- Cambefort Y. 1991.** Biogeography and evolution, p. 22-35 in: **Hanski I., Cambefort Y. (eds.)**, *Dung beetle ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Cane M., Molnar P. 2001.** Closing of the Indonesian seaway as a precursor to east African aridification around 3-4 million years ago. *Nature* **411**: 157-162.
- Carcasson R. H. 1964.** A preliminary survey of the zoogeography of the African Butterfly. *East African Wildlife Journal* **2**: 122-157.
- Cariou M.-L., Lachaise D., Tsacas L., Sourdis J., Krimbas C., Ashburner M. 1988.** New African species in the *Drosophila obscura* species group: genetic variation, differentiation and evolution. *Heredity* **61**: 73-84.
- Cariou M.-L., Silvain J.-F., Daubin V., Da Lage J.-L., Lachaise D. 2000.** Divergence between *Drosophila santomea* and allopatric or sympatric populations of *D. yakuba* using paralogous amylase genes and migration scenarios along the Cameroon Volcanic Line. *Molecular Ecology* **10**: 649-660.
- Cavey J. F., Hoebeke E. R., Passoa S., Lingafelter S. W. 1998.** A new exotic threat to North American hardwood forests: an Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) (Coleoptera: Cerambycidae). I. Larval description and diagnosis. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **100**: 373-381.
- Cerling T. E., Harris J. M., Macfadden B. J., Leakey M. G., Quade J., Eisenmann V., Ehleringer J. R. 1997.** Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* **389**: 153-158.
- Chalumeau F., Brochier B. 2001.** Une forme fossile nouvelle de Chausognathinae: *Protognathus spielbergi* (Coleoptera, Lucanidae). *Lambillionia* **101**: 593-595.
- Chassagnard M. T., Tsacas L., Lachaise D. 1998.** A further contribution on the Drosophilidae of Malawi, with first record of *Hypselothyrea* from the African mainland. *Annals of the Natal Museum* **39**: 133-141.
- Chastanet M. (ed.) 1998.** *Plantes et paysages d'Afrique. Une histoire à explorer*. Karthala-CRA, Paris, 587 p.

- Chorowicz J. 2005.** The East African rift system. *Journal of African Earth Sciences* **43**: 379-410.
- Clarke G.P. 1998.** A new regional centre of endemism in Africa, in: **Cutler D.F., Huxley C.R., Lock J.M. (ed.)**. *Aspects of the ecology, taxonomy and chorology of the floras of Africa and Madagascar*. Kew Bulletin Additional Series. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Clayton W.D. 1981.** Evolution and distribution of grasses. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**: 5-14.
- Cobb M., Huet M., Lachaise D., Veuille M. 2000.** Fragmented forests, evolving flies: molecular variation in East and West African populations of *Drosophila teissieri*. *Molecular Ecology* **9**: 1591-1597.
- Coetzee J.A. 1964.** Evidence for a considerable depression of the vegetation belts during the upper Pleistocene on the East African mountains. *Nature* **204**: 564-566.
- Cohen A.S., Soreghan M.J., Scholz C.A. 1993.** Estimating the age of formation of lakes: an example from Lake Tanganyika, East African Rift system. *Geology* **21**: 511-514.
- Colette J.R.F. 1936.** Note sur la présence de fragments de nids fossiles d'insectes dans le pléistocène du Stanley-Pool (Congo belge). *Bulletin de la Société Belge de Géologie* **45**: 309-348.
- Colyn M. 1987.** Les primates des forêts ombrophiles de la cuvette du Zaïre: interprétation zoogéographique des modèles de distribution. *Journal of African Zoology* **101**: 183-196.
- Colyn M. 1991.** L'importance zoogéographique du bassin du fleuve Zaïre pour la spéciation: le cas des primates simiens. *Annales des Sciences Zoologiques, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique* **264**: 1-250.
- Condamin, M. 1973.** Monographie du genre *Bicyclus* (Lepidoptera Satyridae). *Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* **88**: 1-324.
- Cook J.A., Runck A.M., Conroy C.J. 2004.** Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**: 767-777.
- Cook J.M., Rasplus J.-Y. 2003.** Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 241-248.
- Cox C.B., Moore P.D. 1993.** *Biogeography: an ecological and Evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, 440 p.
- Coyne, J.A., Orr, H.A. 2004.** *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, 545 p.
- Coyne J.A., Kim S.Y., Chang A.S., Lachaise D., Elwyn S. 2002.** Sexual isolation between two sibling species with overlapping ranges: *Drosophila santomea* and *Drosophila yakuba*. *Evolution* **56**: 2424-2434.
- Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. 1995.** The origin and early diversification of the angiosperms. *Nature* **374**: 27-33.
- Crepet W.L. 1983.** The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms, p. 29-50 in: **Real L. (ed.)**. *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Crepet W.L. 1995.** Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. *Review of Paleobotany and Palynology* **90**: 339-359.
- Crepet W.L. 2000.** Progress in understanding angiosperm history, success and relationships: Darwin's abominably "perplexing phenomenon". *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **1997**: 12939-12941.
- Crepet W.L., Friis E.M. 1987.** The evolution of insect pollination in angiosperms, p. 181-201 in: **Friis E.M., Chaloner W.G., Crane P.R. (eds.)**. *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crepet W.L., Friis E.M., Nixon K.C. 1991.** Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* **333**: 187-195.
- Crepet W.L., Nixon K.C. 1998.** Fossil Clusiaceae from the late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. *American Journal of Botany* **85**: 1122-1133.
- Cryan J.R., Liebherr J.K., Fetzner J.W. Jr., Whiting M.F. 2001.** Evaluation of relationships within the endemic Hawaiian Platynini (Coleoptera: Carabidae) based on molecular and morphological evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **21**: 72-85.
- Daly H.V., Magnacca K.N. 2003.** *Insects of Hawaii, vol. 17, Hawaiian Hylaeus (Nesoprosopis) bee (Hymenoptera: Apoidea)*. University of Hawaii Press, Honolulu, 234 p.
- Danforth B.N., Sauquet H., Packer L. 1999.** Phylogeny of the bee genus *Halictus* (Hymenoptera: Halictidae) based on parsimony and likelihood analyses of nuclear EF-1a sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**: 605-618.
- Davis A. L.V., Scholtz C. H., Philips T.K. 2002.** Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography* **29**: 1217-1256.
- Davis C.C., Bell C.D., Fritsch P.W., Mathews S. 2002.** Phylogeny of Tertiary tropical floras and Afroasian biogeography. *Evolution* **56**: 2395-2405.
- Deacon J., Lancaster N. 1988.** *Late Quaternary palaeoenvironment of Southern Africa*. Clarendon press, Oxford, 225 p.
- De Bonis L., Bouvrain G., Geraads D., Koufos G.D., Sen S., Tassy P. 1994.** Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie: 11. Biochronologie, paléocécologie et relations paléobiogéographiques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, (4), **16**, (C): 225-240.
- Delporte P., Colyn M. 1999.** Biogéographie et dynamique de la biodiversité: application de la «PAE3» aux forêts planitiaires d'Afrique Centrale. *Biosystema* **17**: 39-43.
- Delvare G., Bon M.C., Hérard F., Cocquempot C., Maspero M., Colombo M. 2004.** Description of *Aprostocetus anoplophorae* n. sp. (Hymenoptera: Eulophidae), a new egg parasitoid of the invasive pest *Anoplophora chinensis* (Förster) (Coleoptera : Cerambycidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **40** : 227-233.
- De Jong R., Congdon T.C.E. 1993.** The montane butterflies of the eastern Afrotropics, p. 133-164 in: **Lovett C.J., Wasser S.K. (eds.)**, *Biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- De Ploey J., Lepersonne J., Stoops, G. 1968.** Sédimentologie et origine des sables de la série des Sables Ogres et de la Série des «Grès Polymorphes» (Système du Kalahari) au Congo Occidental. *Annales des Sciences Géologiques, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren* **61**: 72 p.
- Desfontaine M., Moretto P. 2003.** Révision des *Prosopocoilus* africains du groupe *swanzianus*. Descriptions de nouveaux taxons. *Animma-X, Suppl.1*, 43 p.
- Deuve T. 2001.** Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **37**: 265-298.
- Dirsh V.M. 1965.** *The African genera of Acridoidea*. Cambridge Anti-Locust research Center, University Press. 578 p.
- Dirsh V.M. 1974.** *Genus Schistocerca (Acridomorpha, Insecta)*. W. Junk, The Hague, 238 p.
- Dlussky G.M., Brothers D.J., Rasnitsyn A.P. 2004.** The first late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of Myrmicinae. *Insect Systematic and Evolution* **35**: 1-13.
- Dohlen C. D. von, Kurosu U., Aoki S. 2002.** Phylogenetics and evolution of the eastern Asian-eastern North American disjunct aphid tribe, Hormaphidini (Hemiptera: Aphididae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **23**: 257-267.
- Doitseau G., Nel A. 2007.** Chironomid midges from early Eocene amber of France (Diptera: Chironomidae). *Zootaxa* **1404**: 1-66.
- Dowsett R. 1986.** Origins of the high-altitude avifaunas of tropical Africa, p 557-585 in: **Vuilleumier F., Monasteuio M. (eds.)**, *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, New York.

- Dumont H.J., Vanfleteren J.R., De Jonckheere J.F., Weekers P.H.H. 2005.** Phylogenetic relationships, divergence time estimation, and global biogeographic patterns of calopterygoid damselflies (Odonata, Zygoptera) Inferred from ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology* **54**: 347-362.
- Dupéron-Laudouéneix M., Dupéron J. 1995.** Inventory Mesozoic and Cenozoic woods from equatorial and north equatorial. *Review of Palaeobotany and Palynology* **84**: 439-480.
- Dupont L.M., Jahns S., Marret F., Ning S. 2000.** Vegetation change in equatorial West Africa: time-slices for the last 150 ka. *Palaeogeography Palaeoclimatology and Palaeoecology* **155**: 95-122.
- Eardley C.D., 2006.** The southern Africa species of *Andrena* Fabricius (Apoidea: Andrenidae). *African Plant Protection* **12**: 51-57.
- Eardley C.D., Schwarz M. 1991.** The afro-tropical species of *Nomada* Scopoli (Hymenoptera: Anthophoridae). *Phytophylactica* **23**: 17-27.
- Ehrlich P.R., Raven, P.H. 1964.** Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* **18**: 586-608.
- Elenga H., De Namur C., Vincens A., Roux R., Schwartz D. 2000.** Use of plots to define pollen-vegetation relationships in densely forested ecosystems of Tropical Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* **112**: 79-96.
- El Sabrouy, N. 1984.** Palynological studies on some Tertiary sedimentary rocks from the NW desert of Egypt. Thesis Geology, University Sohag, Assiut.
- Emerson B. C., Oromi P., Hewitt G.M. 1999.** Phylogeography and recent intra-island diversification among Canary Island *Calathus* beetles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **13**: 149-158.
- Endrödy-Younga S. 1978.** Coleoptera, p. 797- 821 in: **M. J. A. Werger (ed.)**, Biogeography and ecology of southern Africa. W. Junk, The Hague.
- Endrödy-Younga S. 1982.** Dispersion and translocation of dune specialist tenebrionids in the Namib area. *Cimbebasia* (A) **5**: 257-271.
- Endrödy-Younga S. 1985.** Coleoptera, p. 188-263. In: **Scholtz, C.H. & Holm (E. eds)**, *Insects of Southern Africa*. Butterworths, Durban.
- Endrödy-Younga S. 1988.** Evidence for the low-altitude origin of the Cape mountain biome derived from the systematic revision of the genus *Colophon* Gray (Coleoptera, Lucanidae). *Annals of the South African Museum* **96**: 359-424.
- Endrödy-Younga S. 1993.** The Southern African genus *Oonotus* Parry with description of a new subgenus and three new species (Coleoptera-Scarabaeoidea). *Annals of the Transvaal Museum* **36**: 31-40.
- Engel M.S. 1999.** The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae: Apis). *Journal of Hymenoptera Research*, **8**: 165-196.
- Engel M.S. 2002.** Phylogeny of the bee tribe Fideliini (Hymenoptera: Megachilidae) with description of a new genus from southern Africa. *African Entomology* **10**: 305-313.
- Engel M.S. 2003.** Zoraptera, p. 1201-1203 in: **Resh V.H., Cardé R.T. (eds.)**, *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, Amsterdam.
- Engel M.S. 2004.** Fideliine phylogeny and classification revisited (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **77**: 82-836.
- Engel M.S., Grimaldi D.A. 2002a.** A winged *Zorotypus* in Miocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae), with discussion on relationships of and within the order. *Acta Geologica Hispanica* **35**: 149-164
- Engel M.S., Grimaldi D.A. 2002b.** The first Mesozoic Zoraptera (Insecta). *Novitates American Museum* **3362**: 20 p.
- Engel M.S., Grimaldi D.A. 2004.** New light shed on the oldest insect. *Nature* **427**: 627-630.
- Engel M.S., Grimaldi D.A. 2005.** Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae). *American Museum Novitates* **3485**: 23 p.
- Evenhuis N.L. 1994.** *Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden. [viii] + 600 p.
- Faegri K., van der Pijl L. 1979.** *The principles of pollination ecology*. 3rd rev. ed. Pergamon Press Ltd., Oxford, England. 244 p.
- Farrell B.D. 1998** "Inordinate Fondness" explained: why are there so many beetles? *Science* **281**: 555-559.
- Farrell B.D. 2001.** Evolutionary assembly of the milkweed fauna: cytochrome oxidase I and the age of *Tetraopes* beetles. *Molecular and Phylogenetic Evolution* **18**: 467-478.
- Farrell B.D., Mitter C. 1990.** Phylogenesis of insect/plant interactions: have *Phyllobrotica* leaf beetles (Chrysomelidae) and the Lamiales diversified in parallel? *Evolution* **44**: 1389-1403.
- Farrell B.D., Mitter C. 1998.** The timing of insect/plant diversification: might *Tetraopes* (Coleoptera: Cerambycidae) and *Asclepias* (Asclepiadaceae) have co-evolved? *Biological Journal of the Linnean Society* **63**: 553-577.
- Faulkes C.G., Verheyen E., Verheyen W., Jarvis J.U.M, Bennett N.C. 2004.** Phylogeographical patterns of genetic divergence and speciation in African mole-rats (Family: Bathyergidae). *Molecular Ecology* **13**: 613-629
- Fjeldså J., Lovett J.C. 1997.** Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centers. *Biodiversity and Conservation* **6**: 325-347.
- Fjeldså J., Ehrlich D.E., Lambin, Prins E. 1997.** Are biodiversity 'hotspots' correlated with current ecoclimatic stability? A pilot study using the NOAA-AVHRR remote sensing data. *Biodiversity and Conservation* **6**: 401-422.
- Fitton J.G., Dunlop H.M. 1985.** The Cameroon line, West Africa, and its bearing on the origin of oceanic and continental alkali basalt. *Earth and Planetary Science Letters* **72**: 23-38.
- Fontdevila A, Carson H.L. 1978.** Spatial distribution and dispersal in a population of *Drosophila*. *The American Naturalist* **112**: 365-380.
- Forgie S.A., Kryger U., Bloomer P., Scholtz C.H. 2006.** Evolutionary relationships among the Scarabaeini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on combined molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**: 662-678.
- Forgie S.A., Philips T.K., Scholtz C.H. 2005.** Evolution of the Scarabaeini (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Systematic Entomology* **30**: 60-96.
- Fortelius M., Eronen J., Jernvall J., Liu L., Pushkina D., Rinne J., Tesakov A., Vislobokova I., Zhang Z., Zhou L. 2002.** Fossil Mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolution and Ecology Research* **4**: 1005-1016.
- Frakes L.A., Francis J.E., Syktus J.I. 1992.** *Climate Modes of the Phanerozoic: The History of the Earth's Climate over the Past 600 Million Years*. Cambridge University Press, Cambridge, 274 pp.
- Friis E.M., Crepet W.L. 1987.** Time of appearance of floral features, p. 145-179. in: **Friis E.M., Chaloner W.G., Crane P.R. (eds.)**, *The Origins of Angiosperms and Their Biological Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2000.** Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the early Cretaceous (Barremian or Aptian) of western Portugal. *International Journal of Plant Sciences* **161**: 169-182.
- Gaimari S.D., Irwin M.E. 2000.** Phylogeny, classification, and biogeography of the cycloteline Therevinae (Insecta: Diptera: Therevidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **129**: 129-240.
- Gajewski K., Lezine A.-M., Vincens A., Delestan A., Sawada M., the African Pollen Database 2002.** Modern climate-vegetation-pollen relations in Africa and adjacent areas. *Quaternary Science Review* **21**: 1161-1631.
- Gall J.-C., Grauvogel-Stamm L., Nel A., Papier F. 1998.** La crise biologique du Permien et la renaissance triassique. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **326**: 1-12.
- Gascoigne, A. 1993.** A bibliography of the fauna of the Islands of São Tomé e Príncipe and the island of Annobon (Gulf of Guinea). *Arquipélago, Life and Marine Sciences*, **11A**: 91-106.

- Gascoigne, A. 1996.** Additions to a Bibliography of the fauna of Sao Tomé e Príncipe and the island of Annobon, Gulf of Guinea, Addendum. *Archipelago, Life and Marine Sciences*, **14A**: 95-103.
- Gasse F. 2006.** Climate and hydrological changes in tropical Africa during the past million years. *Comptes Rendus Palevol* **5**: 35-43.
- Geertsema H., van den Heever J.A. 1996.** A new beetle *Afrocupes furmae* gen. et sp. nov. (Permocepidae) from the Late Palaeozoic Whitehill Formation of South Africa. *South African Journal of Science* **92**: 497-499.
- Gheerbrant E., Rage J.-C. 2006.** Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**: 224-246.
- Gibon F.-M. 2006.** Le genre *Leptocerus* Leach, 1815 à Madagascar (Trichoptera, Leptoceridae). *Revue française d'Entomologie* **28**: 145-153.
- Gibon F.-M., Randriamasimanana D. 2007.** Le genre *Leptocerinia* Mosely 1932 à Madagascar : systématique, habitat et répartition géographique (Trichoptera: Leptoceridae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **43**: 87-94.
- Giles E.T. 1963.** The comparative external morphology and affinities of the Dermaptera. *Transactions of the Royal Entomology Society of London* **115**: 95-164.
- Gilmour E.F. 1956.** Revision of Prioninae of tropical and south Africa. *Longicornia* **3**: 1-252
- Giresse P., Maley J., Brenac P. 1994.** Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (West Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* **107**: 65-78.
- Goldblatt, P. 1993a.** Biological relationships between Africa and South America: an overview, p. 3-14. in: **Goldblatt P. (ed.)**, *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.
- Goldblatt P. (ed.) 1993b.** *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven. 630 p.
- Gomez-Zurita J., Petitpierre E., Juan C. 2000.** Nested cladistic analysis, phylogeography and speciation in the *Timarcha goettingensis* complex (Coleoptera, Chrysomelidae). *Molecular Ecology* **9**: 557-570.
- Graham A. 1999.** *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation*. Oxford University Press, Oxford. 370 p.
- Griffiths C.J. 1993.** The geological evolution of East Africa, p. 9-29 In: **Lovett J.C., Wasser S.K. (eds)**, *Biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grimaldi D.A. 1987.** Amber fossil Drosophilidae (Diptera), with particular reference to the Hispanolan taxa. *American Museum Novitates* **2880**: 1-23.
- Grimaldi D.A. 1990.** A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **197**: 1-139.
- Grimaldi D.A. 1999.** The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**: 373-406
- Grimaldi D.A. 2001.** Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology* **75**: 1152-1160.
- Grimaldi D.A., Engel M.S. 2005.** *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, New-York, 772 p.
- Grove A.T., 1993.** Africa's climate in the Holocene, p. 32-42 in: **T. Shaw, P. Sinclair, B. Andah & A. Okpoko (eds.)**. *The Archaeology of Africa. Food, Metals and Towns*. Routledge, London and New York.
- Grunau H.R., Lehner P., Cleintuar M.R., Allenbach P., Bakker G. 1975.** New radiometric ages and seismic data from Fuerteventura (Canary Islands), Maio (Cape Verde Islands), and São Tomé (Gulf of Guinea), p. 90-118 in: **Borradaile G.J., Reinier Ritsema A., Rondeel H.E., Simon O.J. (eds.)**, *Progress in geodynamics*. Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen North-Holland, Amsterdam, New York.
- Grunow A.M. 1999.** Gondwana events and palaeogeography: a palaeomagnetic review. *Journal of African Earth Science* **28**: 53-69.
- Grunshaw J.P. 1991.** A revision of the grasshopper genus *Heteracris* (Orthoptera: Acrididae: Eypreconemidinae). *Natural Resources Institute Bulletin* **38**: 106 p.
- Gheerbrant E. 1990.** On the early biogeographical history of the African placentals. *Historical Biology* **4**: 107-116.
- Guinet P., Salard-Cheboldaeff M. 1975.** Grains de pollen du tertiaire du cameroon pouvant être rapportés aux Mimosacées. *Boissieria, Genève* **24**: 21-28.
- Guinet P., Salard-Cheboldaeff M., El Sabrouy N., Soliman H., Omran A.M. 1987.** Etude des caractères du pollen des Légumineuses-Mimosoideae des sédiments Tertiaires deunord-ouest de l'Égypte. *Mémoires et Travaux, Ecole Pratique des Hautes Etudes de l'Institut de Montpellier* **17**: 159-171.
- Halffter G. 1974.** Eléments anciens de l'entomofaune néotropical: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae* **10**: 223-262.
- Halffter G. 1987.** Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95-114.
- Hamid A., Slater J. 1978.** The Blissinae of West Africa (Hemiptera: Lygaeidae). *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, sér. A* **40**: 852-892.
- Hamilton A.C. 1982.** *Environmental history of East Africa: a study of the Quaternary*. Academic Press, London. 328 p.
- Hamilton A.C., Taylor D. 1991.** History of climate and forests in tropical Africa during the last 8 Million years. *Climate Change* **19**: 65-78.
- Harrison J. Du G. 2004.** Revision of the endemic southern Africa genus *Rhabdopholis* Burmeister, 1855 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *African Entomology* **12**: 39-54.
- Harrison T., Msuya C.P., Murray A., Jacobs B.F., Baez A.M., Ludwig K.R., Mundil R. 2001.** Paleontological investigations at the Eocene locality of Mahenge in north-central Tanzania, East Africa, p. 39-74 in: **Grunnell G. (ed.)**, *Eocene Biodiversity: Unusual Occurrences and Rarely Sampled Habitats*. Kluwer/Plenum, New York.
- Harry M., Solignac M., Lachaise D. 1996.** Adaptive radiation in the Afrotropical region of the Palaeotropical genus *Lissocephala* (Drosophilidae) on the pantropical genus *Ficus* (Moraceae). *Journal of Biogeography* **23**: 543-552.
- Harry M., Solignac M., Lachaise D. 1998.** Molecular evidence for parallel evolution of adaptive syndromes in African fig breeding *Lissocephala* (Drosophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**: 542-551.
- Hawthorne W.D. 1993.** East African Coastal Forest botany, p. 57-99 in: **Lovett J.C., Wasser S.K. (eds.)**, *Biogeography and Ecology of the Rain Forests of Eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hecq J. 1976a.** Essai de classification du genre *Euphaedra* Hbn. (Lepid. Nymph. Afric.). *Lambillionea* **76** (5-6): 38-48.
- Hecq J. 1976b.** Essai de classification du genre *Euphaedra* Hbn. (Lepid. Nymph. Afric.). (Suite et fin). *Lambillionea* **76** (7-8): 53-63.
- Hecq J. 2000.** *Nymphalidae Part 4. Le genre Bebearia. Nymphalidae, Limenitinae, Euthaliini.* in: **Bauer E., Frankentbach T. (eds.)**, *Butterflies of the World*, **9**. Goecke Evers, Keltern, The Netherlands, 34 p. 32 pl.
- Hecq J. 2002.** *Nymphalidae Part 6. Le genre Euriphene. Nymphalidae, Limenitinae, Euthaliini.* in: **Bauer E., Frankentbach T. (ed.)**, *Butterflies of the World*, **15**. Goecke Evers, Keltern, The Netherlands, 15 p.
- Hegazy A.K., El-Demerdash M.A., Hosni H.A. 1998.** Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments* **38**: 3-13.
- Henning G.A., Henning S.F. 1988.** A review of the genus *Ccapys* Hewitson Lepidoptera Lycaenidae with descriptions of seven new species and two new subspecies. *Durban Museum Novitates* **14**: 102-139.
- Herendeen P.S., Jacobs B.F. 2000.** Fossil legumes from the middle Eocene (46.0 ma) Mahenge flora of Singida, Tanzania. *American Journal of Botany* **87**: 1358-1366.

- Herren H.R., Neuenschwander P. 1991.** Biological control of cassava pest in Africa. *Annual Review of Entomology* **36**: 257-283.
- Hewitt G.M. 1999.** Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* **68**: 87-112.
- Hewitt G.M. 2001.** Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* **10**: 537-549.
- Hoffman R.L. 1993.** Biogeography of East African montane forest millipedes, p. 103-115 in: **Lovett J. C., Wasser S.K. (eds.)**, *Biogeography and Ecology of the Rain Forests of Eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hoffmann, R.S. 1985.** An ecological and zoogeographical analysis of animal migration across the Bering Land Bridge during the Quaternary period, p. 464-481 in: **Kontrimavichus V.L. (ed.)**, *Beringia in the Cenozoic Era*. Gidson Printing Works, New Delhi, India.
- Hollis D. 1971.** A preliminary revision of the genus *Oxya* Audinet-Serville (Orthoptera: Acridoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Suppl.* **26**: 267-343.
- Holloway J.D., Nielsen E.S. 1999.** Biogeography of the Lepidoptera, p. 423-462 in: **Kristensen N.P. (ed.)**, *Handbook of Zoology Vol. IV Arthropoda: Insecta, Part 35 Lepidoptera, moths and Butterflies*, Vol.1: Evolution, systematics and Biogeograph. De Gruyter, Berlin and New York.
- Holm E., Marais E. 1992.** *Fruit Chafers of Southern Africa*. Ekogilde, RSA, 326 p.
- Huang D.-y., Nel A., Zompro O., Waller A. 2008.** Mantophasmatodea now in the Jurassic. *Naturwissenschaften* **95**: 947-952.
- Hull F.M. 1973.** *Bee Flies of the World. The Genera of the family Bombyliidae*. Smithsonian Institution Press. Washington, 687 p.
- lablokkoff-Khnzorian S.M. 1968.** Considérations sur la faune alpine de Coléoptères et sa genèse. *Beitrag zur Entomologie* **18**: 179-211.
- Irish J. 1990.** Namib biogeography, as exemplified mainly by the Lepismatidae (Thysanura: Insecta), p. 61-66 in: **Seely M.K. (ed.)**, *Namib ecology: 25 years of Namib research*. Transvaal Museum Monograph 7, Pretoria.
- IRSNB 2006.** <http://www.sciencesnaturelles.be/science/publications>
- Isern-Vallverdu J., Cuartas P., Pedrocchi C. 1995.** Diet selection of three grasshopper species (Orth-Acrididae) in Spanish Pyrénées. *Journal of Applied Entomology* **119**: 345-350.
- Jacobs B.F., Herendeen P.S. 2004.** Eocene dry climate and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **213**: 115-123.
- Janzen D.H. 1980.** When is it coevolution? *Evolution* **34**: 611-612.
- Jarzembowski E.A. 1989.** Cretaceous insect extinction. *Mesozoic Research* **2**: 25-28.
- Javier J.B., Alvarez Y., Tabares E., Garrido-Pertierra A., Ibanez C., Bautista J.M. 1999.** Phylogeography of African Fruitbats (Megachiroptera). *Molecular and Phylogenetic Evolution* **13**: 596-604.
- Jeannel R. 1940.** Les Calosomes. *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris (N.S.)* **13**: 1-240.
- Jeannel R. 1961.** La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Zoologie* **102**: 42-141.
- Jahns S., Huls M., Sarnthein M. 1998.** Vegetation and climate history of west equatorial Africa: based on a pollen record off Liberia (site GK 16776) covering the last 400,000 years. *Review of Palaeobotany and Palynology* **102**: 277-288.
- Jamet Cl., Waller A., Albouy V., Caussanel Cl. 1999.** Description d'espèces nouvelles de Dermaptères de Madagascar et mise à jour d'une liste des Dermaptères malgaches. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **35**: 71-90.
- Johnson A.K., Rat P., Lang J. 2000.** Le bassin sédimentaire à phosphates du Togo (Maastrichtien-Eocène): stratigraphie, environnements et évolution. *Journal of African Earth Sciences* **30**: 183-200.
- Johnson T.C. et al. 1996.** Late Pleistocene dessication of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* **273**: 1091-1093.
- Judd W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens P.F., Donoghue M.J. 2002.** *Plant Systematics: a phylogenetic approach*, 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, 576 p.
- Kerdelhué C., Le Clainche I., Rasplus J.-Y. 1999.** Molecular phylogeny of the *Ceratosolen* species pollinating *Ficus* of the subgenus *Sycomorinus sensu stricto*: biogeographical history and origins of the species-specific breakdown cases. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **11**, 401-414.
- Kerdelhué C., Rossi J.P., Rasplus J.-Y. 2000.** Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology* **81**: 2832-2849.
- King B.C., Chapman G.R. 1972.** Volcanism of the Kenya rift valley. *Philosophical Transactions of the Royal Society London (A)* **271**: 185-208.
- Kingdon J. 1989.** *Island Africa: The Evolution of Africa's Rare Animals and Plants*. Princeton University Press, Princeton, 287 p.
- Kingdon J. 1997.** *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, San Diego, 488 p.
- Kjellberg F., Jouselin E., Hossaert-McKey M., Rasplus J.-Y. 2005.** Biology, ecology and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae), p. 539-572 in: **Raman A., Schaefer C.W., Withers T.M. (eds.)**, *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-inducing Arthropods*. Sciences Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire.
- Klass K.-D., Picker, M.D., Damgaard, J. Van Noort S., Tojo K. 2003.** The taxonomy, genitalic morphology and phylogenetic relationships of Southern African Mantophasmatodea (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* **61**: 3-67.
- Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N.P., Adis, J. 2002.** Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science* **296**: 1456-1459.
- Kliman RM., Andolfatto P., Coyne J.A., Depaulis F., Kreitman M., Berry A.J., McCarter J., Wakeley J., Hey J. 2000.** The population genetics of the origin and divergence of the *Drosophila simulans* complex species. *Genetics* **156**: 1913-1931.
- Koch, C. 1962.** The Tenebrionidae of Southern Africa. *Annals of the Transvaal Museum* **24**: 61-106.
- Kopp A., Barmina O. 2005.** Evolutionary history of the *Drosophila bipunctinata* species complex. *Genetical Research* **85**: 23-46.
- Krajcik M. 1998.** *Cetoniidae of the World. Catalogue. Part I*. Milan Krajcik, Typos Studios Most, Zlatohlavkovité Světa, 96 + XXXVI p.
- Krajcik M. 1999.** *Cetoniidae of the World. Catalogue Part II*. Milan Krajcik, Typos Studios Most, Zlatohlavkovité Světa, 72 + XXII p.
- Krell F.-T. 2006.** Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Coleopterists Society Monograph* **5**: 120-143.
- Krinsky W.L. 1985.** A *Propalticus* species in Kenyan amber (Coleoptera: Propalticidae). *Coleopterists' Bulletin* **39**: 101-102.
- Kukalová J. 1969.** On the systematic position of the supposed Permian beetles, Tshcardocoleidae [sic], with a description of a new collection from Moravia. *Sbornik Geologických věd: Paleontologie* **11**: 139-161.
- Labandeira C. C. 1994.** A compendium of fossil insect families. *Milwaukee Public Museum Contributions Biology and Geology* **88**: 1-71.
- 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* **99**: 2061-2066.
- Labandeira C. C., Sepkoski J.J. Jr. 1993.** Insect diversity in the fossil record *Science* **261**: 310-315.
- Lacau S., Nel A., Villemant C., Menier J.-J., Orliac M.J., De Ploeg G. 2000.** A fossil Scolebythidae from the Lowermost Eocene Amber of France (Insecta: Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America* **93**: 701-706.

- Lachaise D., Capy P., Cariou M.-L., Joly D., Lemeunier F., David J.R. 2004. Nine relatives from one African ancestor: the population biology of the *Drosophila melanogaster* subgroup species. pp. 315-343 in: Singh S., Uyenoyma M.K. (eds.), *The evolution of population biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lachaise D., Chassagnard M.T. 2001. Seven new montane species of *Drosophila* in the Eastern Arc mountains and Mt Kilimanjaro in Tanzania attesting to past connections between eastern and western African mountains (Diptera: Drosophilidae). *European Journal of Entomology* 98: 351-366.
- Lachaise D., Chassagnard M.T. 2002. Divergence of sex comb phenotypes in *Drosophila fima* group species and radiation on Afrotropical *Ficus* including five new species from East Africa and Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 38: 79-99.
- Lachaise D., Harry M., Solignac M., Lemeunier F., Bénassi V., Cariou M.-L. 2000. Evolutionary novelties in islands: *Drosophila santomea*, a new *melanogaster* sister species from São Tomé Island. *Proceedings of the Royal Society of London* (B) 267: 1487-1495.
- Lachaise D., Tsacas L., Couturier G. 1982. The Drosophilidae associated with tropical African figs. *Evolution* 31: 141-151.
- Lachaise D., Harry M., Solignac M. 1996. Affinités biogéographiques des Drosophilidae de Madagascar et des îles de l'Océan Indien. pp. 467-478. In: Lourenço W.R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- Lachaise D., Silvain J.-F. 2002. De l'aptitude à l'évasion à la capacité d'invasion: l'apport des données biogéographiques, écologiques et génétiques à la compétition de l'histoire évolutive des espèces du sous-groupe *Drosophila melanogaster*. *Biosystema* 20: 57-72.
- Lachaise D., Silvain J.-F. 2004. How two Afrotropical endemics made two cosmopolitan human commensals from Africa: the *Drosophila melanogaster*-*D. simulans* riddle. *Genetica* 120: 17-39.
- Lamotte M., Roy R. 2003. Le peuplement animal du mont Nimba. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris 190: 724 p.
- Lamotte M., Lecordier C. 1980. Richesse et diversité spécifique des peuplements de carabiques (Col.) dans les milieux herbacés du Nimba (Guinée). *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* (A) 42: 340-378.
- Lancaster I.N. 1979. Evidence for a widespread late Pleistocene humid period in the Kalahari. *Nature* 279: 145-146.
- Lecoq J.-L. 2000. Révision des *Diatrechus* Bernhauer de Madagascar et descriptions de nouvelles espèces (Coleoptera : Staphylinidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 36: 317-343.
- Lecordier C. 1972. Les Carabiques de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* (A) 34: 378-455.
- Lecordier C., Pollet A. 1971. Les carabiques (Col.) d'une lisière forêt-galerie/savane à Lamto (Côte d'Ivoire). *Annales de l'Université d'Abidjan, Série E, Ecologie* 4: 251-286.
- Lee D.-C., Halliday A.N., Fitton J.G., Poli G. 1994. Isotopic variations with distance and time in the volcanic islands of the Cameroon line: evidence for a mantle plume origin. *Earth and Planetary Science Letter* 123: 119-138.
- Le Gall P. 1986. *Spécificité trophique des Orthoptères Acridomorpha d'une savane préforestière tropicale (Lamto, Rep. de Côte d'Ivoire)*. Contribution à l'étude de la niche écologique. Thèse de Doctorat, Université Paris XI, 300 p.
- Le Gall P. 1989. Spécialisation trophique chez les Orthoptères Acridoidea. *Bulletin d'Ecologie* 20: 245-261.
- Le Gall, P., Goergen, G., Neuenschwander, P. 2002. Les Insectes et le Sillon Dahoméen : fragmentation et refuges forestiers. *Biosystema* 20: 73-80.
- Le Goff G., Boussès P. & Jacques Brunhes 2007. Révision des *Neomelaniconion* Newstead (Diptera : Culicidae) de Madagascar : espèces présentes et description de cinq nouvelles espèces. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 43: 187-200.
- Lehmann T., Licht M., Elissa N., Maega, B.T.A., Chimumbwa, J.M., Watsenga, F.T., Wondji, C.S., Simard, F., Hawley, W.A. 2003. Population structure of *Anopheles gambiae* in Africa. *Journal of Heredity* 94: 133-147.
- Lemaire C., Minet J. 1999. The Bombycoidea and their relatives, p. 321-353. in: Kristensen N.P. (ed.), *Handbook of Zoology Vol. IV Arthropoda: Insecta, Part 35 Lepidoptera, moths and Butterflies, Vol1: Evolution, systematics and Biogeography*. De Gruyter, Berlin and New York.
- Le Rü B., Ong'amo G.O., Moyal P., Muchugu E., Ngala L., Musyoka B., Abdullah Z., Matama T.K., Lada V.Y., Pallangyo B., Omwega C. O., Schulthess F. Calatayud P.A., Silvain J. F. 2006. Geographic distribution and host plant ranges of East African noctuid stem borers. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 42: 353-361.
- Leys R., Cooper S.J.B., Schwarz M.P. 2000. Molecular Phylogeny of the large Carpenter bees, genus *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae), based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 407-418.
- Lherminier P., Solignac M. 2005. *De l'espèce*. Syllepse, Paris, 694 p.
- Lindroth C.H. 1971. Holarctic elements in the North American fauna. *Proceedings of the 12th International Congress of Entomology, Moscow 1968* 1: 92-100.
- Livingstone D.A. 1982. Quaternary geography of Africa and the refuge theory, p. 523-536 in: Prance G.T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*, Columbia University Press, New York.
- Livingstone D.A. 1993. Evolution of African climate, p. 455-472 in: Goldblatt P. (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.
- Llopert A., Elwyn S., Lachaise D., Coyne J.A. 2002. Genetics of a difference in pigmentation between *Drosophila yakuba* and *D. santomea*. *Evolution* 56: 2262-2277.
- Llopert A., Lachaise D., Coyne J. 2005a. Multilocus analysis of introgression between two sympatric sister species of *Drosophila*: *Drosophila yakuba* and *D. santomea*. *Genetics* 171: 197-210.
- Llopert A., Lachaise D., Coyne J.A. 2005a. An anomalous hybrid zone in *Drosophila*. *Evolution* 59: 2602-2607.
- Lourenço W.R. (ed.) 1996. *Biogéographie de Madagascar. Actes du colloque international Biogéographie de Madagascar*. Paris, 26-28 sept. 1995. Société de Biogéographie/Muséum/Orstom, 588 p.
- Lovejoy N.R., Mullen S.P., Sword G.A., Chapman R.F., Harrison R.G. 2006. Ancient trans-Atlantic flight explains locust biogeography: molecular phylogenetics of *Schistocerca*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, 273: 767-774.
- Lovett J.C., 1993: Climatic history and forests distribution in eastern Africa, p. 33-56. in: Lovett J.C., Wasser S.K. (eds.), *Biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lovett, J.C. 1998. Importance of the Eastern Arc Mountains for vascular plants. *Journal of the East African Natural History Society* 87: 59-74.
- Lovett J.C., Wasser S.K. (eds) 1993. *Biogeography and Ecology of the Rain Forests of Eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, 341 p.
- Lubkin S.H., Engel M.S. 2005. *Permocoleus*, New Genus, the First Permian Beetle (Coleoptera) from North America. *Annals of the Entomological Society of America* 98: 73-76.
- Machado C.AA, Jouselin E., Kjellberg F., Compton S.G. Herre E.A. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig pollinating wasps. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 268: 685-694.
- Maczkowiak F., Da Lage J.-L. 2006. Origin and evolution of the Amyrel gene in the alpha-amylase multigene family of Diptera. *Genetica* 128: 145-158.
- McKenzie D. 1972. Active tectonics of the Mediterranean region, Geophysics. *Journal of the Royal Astrological Society* 30: 109-185.

- McKey D., Davidson D.W.** 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the neotropics: history, biogeography and diversity, p. 568-606 in: **Goldblatt P. (ed.)**. *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.
- Mc Kay I.J., Rayner R.J.** 1986. Cretaceous fossil insects from Orapa, Botswana. *Journal of the Entomology Society of South Africa* **49**: 7-17.
- McLeod A., Evans H.F., Baker R.H.A.** 2002. An analysis of pest risk from an Asian longhornbeetle (*Anoplophora glabripennis*) to hardwood trees in the European community. *Crop Protection* **21**: 635-645.
- McQuarrie N., Stock J.M., Verdel C., Wernicke B.P.** 2003. Cenozoic evolution of Neotethys and implications for the causes of plate motions. *Geophysical Research Letters* **30**: 2036-2039.
- Maglio V.G.** 1978. Patterns of faunal distribution, p. 603-619. In: **Maglio V.G., Cooke H.B.S. (Eds.)**, Evolution of African mammals. Harvard University Press, Cambridge.
- Maisey J.G.** 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* **21**: 281-314
- Maley J.** 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent. *Palaeoecology of Africa* **18**: 307-334.
- Maley J.** 1989. Late Quaternary climatic changes in the African rain forest, the question of forest refuges and the major role of sea surface temperature variations, p. 585-616 in: **Leinen M., Sarnthein, M. (eds)**, *Palaeoclimatology and palaeometeorology: modern and past patterns of global transport*. Kluwer academic Publisher, Dordrecht.
- Maley J.** 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late quaternary. *Climatic Change* **19**: 79-98.
- Maley J.** 1996. The African rainforest: main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary, p. 31-73 in: **Alexander I.J., Swaine M.D., Watling (eds)**, *Essays on the Ecology of the Guinea-Congo Rain Forest*. Proceedings of the Royal Society, **104B**, Edinburgh.
- Maley J., Brenac P.** 1987. Les variations de la végétation et des paléoenvironnements du Sud Cameroun au cours des derniers millénaires. Etude de l'expansion du palmier à huile, p. 85-97 in: **Vicat J.P., Bilong P. (eds)**, *Géosciences au Cameroun*. GEOCAM (1987), Presses Universitaires de Yaoundé.
- Maley J., Caballé G., Sita P.** 1990. Etude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc congolais du massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Etude de la pluie pollinique actuelle, p. 336-352 in: **Lanfranchi R., Schwartz D. (eds)**, *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*. ORSTOM, Paris.
- Maley J., Livingstone D.A., Gresse P., Thouveny N., Brenac P., Kelts K., Kling G.W., Stager C., Haag M., Fournier M., Bandet Y., Williamson D., Zogning A.** 1990. Lithostratigraphy, volcanism, paleomagnetism and palynology of Quaternary lacustrine deposits from Barombi Mbo (West Cameroon): preliminary results, p. 319-335 in: **Le Guenand F., Sigvaldason G.E. (eds)**, *The lake nyos Events and Natural CO2 degassing, II*. Journal of Volcanology and Geothermic Resource **42**. [XXXX localité manquante]
- Marlow J.R., Lange C.B., Gerold W., Rosell-Melé A.** 2000. Upwelling Intensification As Part of the Pliocene-Pleistocene Climate Transition. *Science* **290**: 2288-2291.
- Martens K.** 1997. Speciation in ancient lakes. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 177-182.
- Matile L.** 1990. Recherches sur la systématique et l'évolution des Kero-platidae (Diptera, Mycetophiloidae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Zoologie* **148**: 1-672.
- Mayr E.** 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 811 p.
- Mayr E., O'Hara R.J.** 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* **40**: 55-67.
- Meadow M.E.** 2001. The role of Quaternary environmental change in the evolution of landscapes: case studies from southern Africa. *Catena* **42**: 39-57.
- Meadows M.E., Baxter A.J.** 1999. Late quaternary palaeoenvironments of the southwestern Cape, South Africa: a regional synthesis. *Quaternary International* **57-58**: 193-206.
- Meyers J.B., Rosendahl B.R., Harrison G.A., Ding Z.-D.** 1998. Deep-imaging seismic and gravity results from offshore Cameroon Volcanic Line, and speculation of African hotlines. *Tectonophysics* **284**: 31-63.
- Michel A.P., Ingrassi M.J., Scherhorn B.J., Kern M., Le Goff G., Coetzee M., Elissa N., Fontenille D., Vulule J., Lehmann T., Sagnonn F., Costantini C., Besansky N.J.** 2005. Rangewide population genetic structure of the African malaria vector *Anopheles funestus*. *Molecular Ecology* **14**: 4235-4248.
- Michener C.D.** 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**: 277-347.
- Miller L.D.** 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Memoirs of the American Entomology Society* **24**: 1-174.
- Miller S.E., Rongo L.M.** 2001. Challenges and opportunities in understanding and utilisation of African insect diversity. *Cimbebasia* **17**: 197-218.
- Mitchell A., Mitter C., Regier J.C.** 2006. Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): evidence from two protein-coding nuclear genes. *Systematic Entomology* **31**: 21-46.
- Mittermeier R.A., Myers N., Thomsen J.B., Da Fonseca G.A.B., Olivieri S.** 1998. Biodiversity Hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* **12**: 516-520.
- Monne M.A., Hovore F.T.** 2001. *Checklist of the Cerambycidae of the Western Hemisphere, Pts. 1-3*. Electronic version, Internet files at [www.hovore.com](http://www.hovore.com)
- Monteiro A., Pierce N.E.** 2001. Phylogeny of *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from COI, COII and EF-1a gene sequences. *Molecular and Phylogenetic Evolution* **2**: 264-281.
- Montreuil O.** 1998. Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et Dichotomiini (Coleoptera : Scarabaeidae). Scénario biogéographique. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **34**: 135-148.
- Moyal P.** 2006. History of the systematics of the *Sesamia* sensu lato group of African noctuid stem borers of monocotyledonous plants (Lepidoptera). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **42**: 285-291.
- Moyal P., Le Ru B.** 2006. From population to species: morphological and molecular diversity in east African stem borer species of the genus *Manga* Bowden 1956 (Lepidoptera: Noctuidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **42**: 285-291.
- MRAC 1955a.** *Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission Basilewsky, P. 1953), Première partie*. Publications du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervueren, **36**, 440 p.
- MRAC 1955b.** *Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission Basilewsky, P. 1953), deuxième partie*. Publications du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervueren, **40**, 454 p.
- MRAC. 1956.** *Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission Basilewsky, P. 1953), troisième partie*. Publications du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervueren, **51**: 610 p.
- MRAC. 1957.** *Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission Basilewsky, P. 1953), quatrième partie*. Publications du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervueren, **58**: 323 p.
- Myers N.R.A., Mittermeier C.G., Mittermeier G.A.B., da Fonseca J. Kent.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.

- Najt J., Grandcolas P. 2002.** Zoologia neocaledonica 5: systématique et endémisme en Nouvelle-Calédonie. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* **187**: 282 p.
- Nel A. 1987.** Un nouveau Calopterygidae fossile des laminites oligocène d'Armissan (Aude, France) (Odonata). *Revue Française d'Entomologie* (N.S.) **9**: 147-148.
- Nel A. 1991.** *Analyse d'Entomofaunes cénozoïques. Intérêt de la Paléontologie pour les Sciences de la Terre et de la Vie.* Thèse de Doctorat, Université de Reims-Champagne-Ardenne, 882 p.
- Nel A. 2002.** Les insectes, un succès de l'évolution. *Pour la Science* **293**: 32-39.
- Nel A. 2006.** Oldest records of Bombyliidae: Phthiriinae and Mythicomylidae: Glabellulinae from the Lowermost Eocene amber of France (Diptera: Bombylioidea). *European Journal of Entomology* **103**: 109-114.
- Nel A., Martínez-Delclòs X., Arillo A., Peñalver E. 1999.** The fossil *Apis* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Apidae). *Palaeontology* **42**: 44 p.
- Nel A., Paicheler, J.-C. 1992.** Les Odonata fossiles: Etat actuel des connaissances. Huitième partie: Les Calopterygoidea fossiles [Odonata, Zygoptera]. *Bulletin de la Société Entomologique de France* **97**: 381-396.
- Nel A., Paicheler, J.-C. 1993.** Les Isoptera fossiles (Insecta, Dictyoptera). *Cahiers de Paléontologie*, CNRS (ed.), Paris: 102-179.
- Nel A., Perrault G., Perrichot V., Neraudeau D. 2004.** The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta* **2**: 23-29.
- Nel A., Petrulevičius J.F., Béthoux O. 2005.** Les insectes, témoins privilégiés du Crétacé. *Pour la Science Dossier* **48**: 108-114.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokop J., Steyer S. 2007.** The earliest holometabolous insect: a "crucial" innovation with delayed success (Insecta: Protomeropina: Protomeropidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) **43**: 349-355.
- Nel A., Zarbout M., Barale G., Philippe M. 1998.** *Liassotettigarcta africana* sp. n. (Auchenorrhyncha: Cicadoidea: Tettigarctidae), the first Mesozoic insect from Tunisia. *European Journal of Entomology* **95**: 593-598.
- Neuenschwander P., Markham R. 2001.** Biological control in Africa and its possible effects on biodiversity, p.127-146 in: **Wajnberg E., Scott J.K., Quimby P.C. (ed.)**, *Evaluating indirect ecological effects of Biological control*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Nonveiller G. 1996.** Types de répartition dans la région éthiopienne basée sur l'étude des Mutillides (Hymenoptera, Mutillidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* **101**: 89-112.
- Noyes J.S. & Prinsloo G.L.A. 1998.** Review of the Afrotropical and Malagasy taxa of Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) described by J. Risbec (1949-1959). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) **34**: 71-97.
- Pachur H.J., Hoelzmann P. 2000.** Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimates of the eastern Sahara. *Journal of African Earth Sciences* **30**: 929-939.
- Parsons S. 2006.** *Biology Aotearoa: unique flora, fauna and fungi*. Pearson Education Auckland New Zealand, 126 p.
- Partridge T.C., Demenocal P.B., Lorentz S.A., Parker M.J., Vogel J.C. 1997.** orbital forcing of climate over South Africa: a 200 000 yera rainfall record from the Pretoria Saltpan. *Quaternary Science Review* **16**: 1-9.
- Partridge T.C. Scott L., Hamilton J.E. 1999.** Synthetic reconstructions of southern African environments during the last glacial Maximum (21-18 kyr) and the Holocene Altithermal (8-6 kyr). *Quaternary International* **57-58**: 207-214.
- Paulian M.R. 1965.** Découverte d'une faune entomologique permienne à Madagascar. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **260**: 4028-4030.
- Paulian, R. 1976.** Three fossil dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from the Kenya Miocene. *Journal of the East Africa Natural History Society and National Museum* **31**: 1-4.
- Penrith M.-L. 1979.** Revision of the western southern African Adesmiini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Cimbebasia* (A) **6**: 125-164.
- Pesenko Y.A. & Pauly A. 2005.** Monograph of the bees of the subfamily Nomioiinae (Hymenoptera: Halictidae) of Africa (excluding Madagascar). *Annales de la société Entomologique de France* (N.S.) **41**: 129-236.
- Petit-Maire N. (ed.) 1991.** *Paléoenvironnements Sahara*. Editions du CNRS, Marseille, 233 p.
- Picker M.D., Colville J.F., Van Noort S. 2002.** Mantophasmatodea Now in South Africa. *Science* **297**: 1475.
- Pickford M. 1995.** Fossils land snails of east Africa and their palaeoecological significance. *Journal of African Earth Science* **20**: 167-226.
- Pickford M. 2002.** Early Miocene grassland ecosystem at Bukwa, Mount Elgon, Uganda. *Comptes Rendus de Paléontologie et Evolution* **1**: 213-219.
- Pickford M., Senut B. 1999.** Geology and palaeobiology of the central and southern Namib Desert, southwestern Africa. *Memoir - Geological Survey of Namibia* **18**: 1-155.
- Pócs, T. 1998.** Bryophyte diversity along the Eastern Arc. *Journal of East African Natural History* **87**: 75-84.
- Poinar G.O. Jr. 2004.** *Programinis burmitis* gen. et sp. nov., and *P. laminatus* sp. nov., Early Cretaceous grass-like monocots in Burmese amber. *Australian Systematic Botany* **17**: 497-504.
- Poinar G.O. Jr., Danforth B.N. 2006.** A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. *Science* **314**: 614.
- Ponomarenko A.G. 1992.** Suborder Adephaga, p. 19-142 in: **Arnold'di L.V., Zherikhin V.V., Nikritin L.M., Ponomarenko A.G. (eds.)**, *Mesozoic Coleoptera*. Smithsonian Institution Libraries, Washington, D.C.
- Ponomarenko A.G. 2004.** Beetles (Insecta, Coleoptera) of the late Permian and early Triassic. *Paleontological Journal* **38**: 185-196.
- Poole R.W. 1989.** Noctuidae. *Lepidopterorum Catalogus (New series)*. Fasc. 124. Heppner (ed.) E.J. BRILL Flora & fauna Publications, 1314 p.
- Pope R.D. 1960.** A revision of the species of *Schizonicha* Dejean (Col. Melolonthidae) from southern Africa. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* **9**: 63-218.
- Popham E. 1985.** The mutual affinities of the major earwig taxa (Insecta, Dermaptera). *Zeitschrift Für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **23**: 199-214.
- Popov G.B., Fishpool L.D.C. 1992.** A revision of the grasshopper *Orthochtha* and allies (Orthoptera: Acrididae: Acridinae). *Natural Resources Institute Bulletin* **54**: 153 p.
- Powell J.R. 1997.** *Progress and prospects in Evolutionary Biology*. The *Drosophila* Model. Oxford University Press, Oxford, New York, 562 p.
- Powell J.R.N., DeSalle R. 1995.** *Drosophila* molecular phylogenies and their uses. *Evolutionary Biology* **28**: 87-138.
- Prendini, L. 2001.** *Systematics, evolution and biogeography of the southern African burrowing scorpions*, *Opisthophthalmus C.L Koch (Scorpiones, Scorpionidae)*. Ph. D. Dissertation, University of Cape Town, Cape Town.
- Prigogine A. 1985.** Conservation of the avifauna of the forests of the Albertine Rift, p. 277-295 in: **Diamond A.W., Lovejoy T.E. (eds.)**, *Conservation of tropical forest birds*, Technical Publication 4, ICBP, Cambridge.
- Quérouil S., Verheyen E., Dillen M., Colyn M. 2003.** Pattern of diversification in two African forest shrews: *Sylvioorex johnstoni* and *Sylvioorex ollula* (Soricidae, Insectivora) in relation to paleo-environmental changes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **28**: 24-37.
- Rand D.B., Heath A., Suderman T., Pierce N.E. 2000.** Phylogeny and life history evolution of the genus *Chrysoritis* within the Aphnaeini (Lepidoptera: Lycaenidae), Inferred from mitochondrial cytochrome oxidase I sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 85-96.

- Rasplus J.Y., Harry M., Perrin H., Chassagnard M. T., Lachaise D. 2003.** Les *Ficus* (Moraceae) et l'entomofaune des figues (Hym. Agaonidae, Eurytomidae; Dipt. Drosophilidae; Col. Curculionidae) du mont Nimba en Guinée, p. 107-182 in: **Lamotte M., Roy R. (eds.)**, *Le peuplement animal du Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire, Libéria Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 190, Paris.
- Raven P.H., Axelrod D.I. 1974.** Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**: 539-673.
- Repenning C.A. 1967.** *Palaearctic-Nearctic mammalian dispersal in the late Cenozoic*, p. 288-311 in: **Hopkins D.M. (ed.)**, *The Bering Land Bridge*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Ribera I., Balke M. 2007.** Recognition of a species-poor, geographically restricted but morphologically diverse Cape lineage of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae: Hyphdrini). *Journal of Biogeography* **34**: 1220-1232.
- Ribera I., Beutel R.G., Balke M., Vogler A.P. 2002.** Discovery of Aspidytidae, a new family of aquatic Coleoptera. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **269**: 2351-2356.
- Riek E.F. 1973.** Fossil insects from the Upper Permian of Natal. *Annals of the Natal Museum* **21**: 513-532.
- Riek E.F. 1974a.** An unusual immature insect from the Upper Permian of Natal. *Annals of the Natal Museum* **22**: 271-274.
- Riek E.F. 1974b.** Upper Triassic insects from the Molteno "Formation", South Africa. *Palaentologia Africana* **17**: 19-31.
- Riek E.F. 1976a.** New Upper Permian insects from Natal, South Africa. *Annals of the Natal Museum* **22**: 755-789.
- Riek E.F. 1976b.** Fossil insects from the Middle Ecca (Lower Permian) of Southern Africa. *Palaentologia Africana* **19**: 145-148.
- Riek E.F. 1976c.** A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa. *Annals of the Natal Museum* **22**: 791-820.
- Riou G. 1995.** *Savanes. L'herbe, l'arbre et l'homme en terres tropicales*. Masson/Armand Colin, Série Géographie, Paris, 270 p.
- Ritchie J.M. 1982.** A taxonomic revision of the genus *Gastrimargus* Saussure (Orthoptera: Acrididae). *Bulletin of the British Museum natural History (Entomology)* **44**: 239-329.
- Ritchie M.G., Kidd D.M., Gleason J.M. 2001.** Mitochondrial DNA variation and GIS analysis confirm a secondary origin of geographical variation in the bushcricket *Ephippiger ephippiger* (Orthoptera: Tettogoniidae), and resurrect two subspecies. *Molecular Ecology* **10**: 603-611.
- Robbins R.K., Opler P.A. 1997.** Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity, p. 69-82 in: **Reaka-Kudla M.L., Wilson D.E., Wilson E.O. (eds.)**, *Biodiversity II. Understanding and Protecting our Biology Resources*. Joseph Henry Press, Washington, DC.
- Rodgers W.A., Homewood K.M. 1982.** Species richness and endemism in the Usambara mountains forests, Tanzania. *Biological Journal of the Linnean Society* **18**: 197-242.
- Rohling E.J., Fenton M., Jorissen F.J., Bertrand P., Ganssen G., Caulet J.P. 1998.** Magnitudes of sea-level lowstands of the past 500,000 years. *Nature* **394**: 162-165.
- Rougemont G.M. de. 1976.** Contributions à la connaissance de la faune de l'Ethiopie I: Les Calosomes (Coleoptera, Carabidae). *Revue de Zoologie Africaine* **90**: 241-274.
- Roy M.S. 1997.** Recent diversification in African greenbuls (Pycnonotidae: *Andropadus*) supports a montane speciation model. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **264**: 1337-1344.
- Roy S.M., Silva J.M.C. da, Arctander P., Garcia-Moreno J., Fjeldså J. 1997.** The role of montane regions in the speciation of South American and African birds, p. 325-343 in: **Mindell D.P. (ed.)** *Avian Molecular Evolution and Systematics*. Academic Press, London and New York.
- Russell J.M., Johnson T.C., Kelts K.R., Laerdal T., Talbot M.R. 2003.** An 11,000-year lithostratigraphic and paleohydrologic record from Equatorial Africa: Lake Edward, Uganda-Congo. *Palaogeography Palaeoclimatology and Palaeoecology* **193**: 25-49.
- Russell J.M., Talbot M.R., Haskell B.J. 2003b.** Mid-holocene climate change in Lake Bosumtwi, Ghana. *Quaternary Research* **60**: 133-141.
- Salard-Cheboldaef M. 1981.** Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun. Résultats botaniques. *Review of Palaeobotany and Palynology* **32**: 401-39.
- Salzmann U., Hoelzmann P., Morczinek I. 2002.** Late Quaternary climate and vegetation of the Sudanian Zone of Northeast Nigeria. *Quaternary Research* **58**: 73-83.
- Sands W.A. 1987.** Ichnocoenoses of probable termite origin from Laetoli, p. 409-433 in: **Leakey M.D. et al. (eds.)** *Laetoli; a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford.
- Sanmartin I., Ronquist F. 2004.** Southern Hemisphere Biogeography Inferred by Event-Based Models: Plant versus Animal Patterns. *Systematic Biology* **53**: 216-243.
- Scharff N. 1992.** The linyphiid fauna of eastern Africa (Araneae: Linyphiidae)—distribution patterns, diversity and endemism. *Biological Journal of the Linnean Society of London* **45**: 117-154.
- Schipper J., Burgess N. 2001.** *Ecoregions. Afrotropics. Eastern Arc forests (AT0109)* [http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial/at/at0109\\_full.html](http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial/at/at0109_full.html).
- Schlüter T., Gnielinski F.V. 1986.** The east African copal, its geologic, stratigraphic, palaeontologic significance and comparison with fossil resins of similar age. *Natural Museum of Tanzania occasional paper* **8**: 1-3.
- Schlüter T., Hartung M. 1982.** *Aegyptidium aburasiensis* gen. nov., spec. nov. (Aeschniidae) und *Gondvanogomphus bartheli* gen. nov., spec. nov. (Gomphidae) aus mutmasslicher Unterkreide Südwest-Ägyptens (Anisoptera). *Odonatologica* **11**: 297-307.
- Schlüter T., Kohring R. 2008.** Rarity of Jurassic insects on the Gondwana supercontinent. *Entomologia Generalis* **31**: 243-249.
- Schnell R. 1952.** Végétation et flore de la région montagneuse de Nimba. *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire* **22**: 1-604.
- Scholtz C.H., Chown S.L. 1995.** The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: A phylogenetic approach, p. 354-374 in: **Pakaluk J., Slipinski S.A. (eds.)**, *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Museum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Scholtz C.H., Endrody-Younga S. 1994.** Systematic position of *Colophon* Gray (Coleoptera, Lucanidae) based on larval characters. *African Entomology* **2**: 13-20.
- Schwarz M.P., Tierney S.M., Cooper S.J.B., Bull N.J. 2004.** Molecular phylogenetics of the allodapine bee genus *Braunsapis*: A/T bias and heterogeneous substitution parameters. *Molecular Phylogeny and Evolution* **32**: 110-122.
- Scott A.C., Anderson J.M., Anderson H.M. 2004.** Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa. *Journal of the Geological Society* **161**: 401-410.
- Scott L. 2002.** Grassland development under glacial and interglacial conditions in southern Africa: review of pollen, phytolith and isotope evidence. *Palaogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* **177**: 47-57.
- Scott L., Steenkamp M., Beaumont P. 1995.** Palaeoenvironmental conditions in South Africa at the Pleistocene-Holocene transition. *Quaternary Science Review* **14**: 937-947.
- Séguy E. 1938.** Mission scientifique de l'Omo. Diptera. I. Nematocera et Brachycera. *Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris (N.S.) **8**: 319-380.
- Sembène M., Brizard J.P., Delobel A. 1998.** Allozyme variation among populations of groundnut seed-beetle *Caryedon serratus* (Olivier) (Coleoptera, Bruchidae). *Insect Science and its Application* **18**: 77-86.
- Sembène M., Delobel A. 1996.** Identification morphométrique de populations soudano-sahéliennes de bruche de l'arachide *Caryedon serratus* (Ol.) (Coleoptera, Bruchidae). *Journal of African Zoology* **110**: 357-366.

- Sembène M., Delobel A. 1998.** Genetic differentiation of groundnut seed-beetle in Senegal. *Entomologia Experimentalis & Applicata* **87**: 171-180.
- Sembène M., Delobel A. 2004.** Mythe ou réalité? Le "principe de Hopkins" dans le cas de la bruche de l'arachide *Caryedon serratus* (Coleoptera, Bruchidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* **109**: 61-66.
- Sequeira A.S., Farrell B.D. 2001.** Evolutionary origins of Gondwanan interactions: How old are *Araucaria* beetle herbivores? *Biological Journal of the Linnean Society* **74**: 459-474.
- Sereno P.C., Wilson J.A., Conrad J.L. 2004.** New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society of London, series B Biological Sciences* **271**: 1471-2954.
- Sezonlin M., Dupas S., Le Rü B., Le Gall P., Moyal P., Calatayud P.-A., Giffard I., Faure N., Silvain J.-F. 2006.** Phylogeography and population genetics of the maize stalk borer *Busseola fusca* (Lepidoptera, Noctuidae) in sub-Saharan Africa. *Molecular Ecology* **15**: 407-420.
- Sezonlin M., Dupas S., Le Rü B., Faure N., Le Gall P., Silvain J.-F. 2006.** Phylogeographic pattern and regional evolutionary history of the maize stalk borer *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae) in sub-Saharan Africa. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **42**: 339-351.
- Shaw P.A., Thomas D.S.G. 1996.** The Quaternary Palaeoenvironmental history of the Kalahari, Southern Africa. *Journal of Arid Environment* **32**: 9-22.
- Slater J.A. 1964.** *A catalogue of the Lygaeidae of the world*. University of Connecticut, Storrs, 2 vols. 1668 p.
- Smith A.G., Smith D.G., Funnell B.M. 1994.** *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge University press, Cambridge, 109 p.
- Smith D.A.S., Lushai G., Allen J.A. 2005.** A classification of *Danaus* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based upon data from morphology and DNA. *Zoological Journal of the Linnean Society* **144**: 191-212.
- Sole C.L., Scholtz C.H., Bastos A.D.S. 2005.** Phylogeography of the Namib desert dung beetles Scarabaeus (Pachysoma) MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Biogeography* **32**: 75-84.
- Song H. 2004.** Revision of the *Alutacea* Group of Genus *Schistocerca* (Orthoptera: Acrididae: Cyrtacanthacridinae). *Annals of the Entomological Society of America* **97**: 420-436.
- Stattersfield A.J., Crosby M.J., Long A.J., Wege D.C. 1998.** *Endemic Bird Areas of the World. Priorities for Biodiversity Conservation*. BirdLife Conservation Series 7. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Stone K.D., Cook J.A. 2002.** Molecular evolution of Holarctic martens (genus *Martes*, Mammalia: Carnivora: Mustelidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **24**: 169-179.
- Sudre J., Teocchi P. 2003.** Mise en synonymie de *Phryneta viettei* Villiers 1957, avec *Phryneta verrucosa* (Drury), et bibliographie concernant cette dernière (Coleoptera Cerambycidae). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux* **31**: 9-13.
- Tavakilian G. 2006.** Base de Données Cerambycidae. <https://www.orleans.ird.fr/titan/>.
- Tavakilian G., Teocchi P. 1997.** A propos de *Steirastoma stellio* Pascoe à São Tomé et représentation du genre en Guyane (Cerambycidae). *Coléoptères* **3**: 12 p.
- Tchuenguem Fohouo F.-N., Messi J., Pauly A. 2002.** L'activité de butinage des Apoïdes sauvages (*Hymenoptera Apoidea*) sur les fleurs de maïs à Yaoundé (Cameroun) et réflexion sur la pollinisation des graminées tropicales. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement Gembloux* **6**: 87-98.
- Tchuenguem Fohouo F.-N., Pauly A., Messi J., Brückner D., Ngamo Tinkou L., Basga E. 2004.** Une abeille afrotropicale spécialisée dans la récolte du pollen de Graminées (Poaceae) : *Lipotriches notabilis* (Schletterer 1891) (Hymenoptera Apoidea Halictidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **40**: 131-143.
- Teixeira C. 1975.** Sur une larve d'insecte fossile (Coleoptera) du «Karoo» (Angola). *Boletim da Sociedade Geologica de Portugal* **19**: 131-134.
- Thackray G.D. 1994.** Fossil nest of sweat bees (Halictinae) from a Miocene paleosol, Rusinga Island, western Kenya. *Journal of Paleontology* **68**: 795-800.
- Thomas D.W. 1985.** The early and Middle Miocene land connection of the Afro-Arabian plate and Asia: A major event for hominoid dispersal, p. 42-50 in: **Delson E. (ed.)**, *Ancestors: The hard evidence*. A.R. Liss, New-York..
- Thomas D.S.G., Shaw P.A. 2002.** Late Quaternary environmental change in central and southern Africa: new data, synthesis, issues and prospects. *Quaternary Science Reviews* **21**: 783-797.
- Thorne R.F. 1973.** Floristic relationships between tropical Africa and tropical America, p. 27-47 in: **Meggers B.J., Ayensu E.S., Duckworth W.D. (eds.)**, *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Tiercelin J.J., Mondeguer A. 1991.** The geology of the Tanganyika trough, p. 7-48. in: **Coulter G. (ed.)**, *Lake Tanganyika and its Life*, Oxford University Press, Oxford.
- Townsend P.A., Scachetti-Pereira R., Hargrove W.W. 2004.** Potential geographic distribution of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in North America. *Midland Naturalist* **151**:170-178.
- Tsacas L. 1972.** The «genus» *Euscaptomyza* Seguy (Diptera: Drosophilidae), with the description of two new African species. *University of Texas Publications* **7213**: 346-354.
- Tsacas L. 1980.** Les espèces montagnardes afrotropicales de Drosophilidae (Diptera). I. Le groupe *Drosophila dentissima*. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **16**: 517-540.
- Tsacas L. 1984.** Nouvelles données sur la biogéographie et l'évolution du groupe *Drosophila melanogaster* en Afrique. Description de six nouvelles espèces (Diptera, Drosophilidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **20**: 419-438.
- Tsacas L. 1990.** Drosophilidae de l'Afrique Australe (Diptera). *Annals of the Natal Museum* **31**:103-161.
- Tsacas L. 2000.** *Allopygaea*, nouveau genre afrotropical proche de *Paraleucophenga* Hendel (Diptera: Drosophilidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **36**: 121-136.
- Tsacas L., Cariou M.-L., Lachaise D. 1985.** Le groupe *Drosophila obscura* en Afrique de l'Est. Description de trois espèces nouvelles (Diptera, Drosophilidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **21**: 413-424.
- Vachon M. (ed.) 1953.** Contribution à l'étude du peuplement de Madagascar. *Mémoires de la Société de Biogéographie (N.S.)* **1**: 358p.
- Valerio A.A., Whitfield J.B., Kole M. 2005.** *Parapanteles rooibos* n.sp. (Hymenoptera: Braconidae: Microgasterinae): the first record of the genus from the African continent. *Zootaxa* **855**: 1-8.
- Van Noort S., Rasplus J.-Y. 1997.** Revision of the otiteselline fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae), I: *Otitesella digitata*, species-group of the Afrotropical region, with a key to Afrotropical species of *Otitesella* Westwood. *African Entomology* **5**: 125-147.
- Verschuren D. 1997.** Taxonomy and ecology of fossil Chironomidae (Insecta, Diptera) from Rift Valley lakes in central Kenya. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* **107**: 467-512.
- Viette P. 2001.** Contribution à l'étude de la faune des Insectes et des Araignées des îles du Golfe de Guinée (Principe, Sao Tomé, Annobon). Liste de quelques publications. *Lentomologiste* **57**: 249-251.
- Villiers A. 1957.** Mission du Muséum dans les îles du Golfe de Guinée. Entomologie III Coleoptera Cerambycidae. *Bulletin de la Société Entomologique de France* **62**: 147-149.
- Visser J.N.J. 1992.** Deposition of the Early to Late Permian Whitehill Formation during a sea-level highstand in a juvenile foreland basin. *South African Journal of Geology* **95**:181-193.
- Ward J.D., Corbett I. 1990.** Towards an age for the Namib, p. 17-26 in: **Seely M.K. (ed.)**, *Namib ecology: 25 years of Namib research*. Transvaal Museum Monograph 7, Pretoria.

- Ward P.S., Downie D.A. 2005. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): phylogeny and evolution of big-eyed arboreal ants. *Systematic Entomology* **30**: 310-335.
- Watson A. 1965. A revision of the Ethiopian Drepanidae (Lepidoptera). *Bulletin British Museum (Natural History) Entomology Supplement* **3**: 177p.
- Watson A. 1967. A revision of the extra-Ethiopian Oretinae (Lepidoptera: Drepanidae). *Bulletin British Museum (Natural History) Entomology* **19**: 149-221.
- Webb S.D., Opdyke N.D. 1995. Global climatic influence on Cenozoic land mammal faunas, p. 184-208 in: Kennett J., Stanley S. (eds.), *Effects of Past Global Change on Life*. National Academy of Sciences, Studies in Geophysics, National Academy Press, Washington, D.C.
- Werner K. 2000a. *The Tigger Beetles of Africa. Vol. 1*. Taita Publ., Hradec Králové, 191 p.
- Werner K. 2000b. *The Tigger Beetles of Africa. Vol. 2*. Taita Publ., Hradec Králové, 207 p.
- Whalley P. 1988. Insect evolution during the extinction of the Dinosauria. *Entomologia Generalis* **13**: 119-124.
- Wilmé L., Goodman S.M., Ganzhorn J.U. 2006. Biogeographic Evolution of Madagascar's Microendemic Biota. *Science* **312**: 1063-1065.
- Whitehead V.B., Eardley C.D. 2003. African Fideliini: genus *Fidelia* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae: Fidelinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **76**: 250-276.
- Wiewiora A., Lacka B., Giresse P. 1996. Characterization and origin of 1:1 phyllosilicates within peloids of the Recent, Holocene and Miocene deposits of the Congo Basin. *Clays and Clay Minerals* **44**: 587-598.
- Wing S.L., Tiffney B.H. 1987. The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory. *Review of Paleobotany and Palynology* **50**: 179-210.
- Wolfe J.A. 1978. A Paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* **66**: 694-703.
- Won Y.-J., Sivasundar A., Wang Y., Hey J. 2005. On the origin of Lake Malawi cichlid species: a population genetic analysis of divergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**: 6581-6586.
- Wootton R.J. 1981. Paleozoic insects. *Annual Review of Entomology* **26**: 319-344.
- Wright E.P. 1978. Geological studies in the northern Kalahari. *Geographical Journal* **144**: 235-49.
- WWF 2001. [http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial\\_at.html#moistbroad](http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial_at.html#moistbroad)
- Yeates D.K. 1994. The cladistics and classification of the Bombyliidae (Diptera: Asiloidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **219**: 191 p.
- Zaitzev V.F. 1991. The phylogeny and system of dipterous insects of the superfamily Bombylioidea (Diptera). *Entomological Review* **71**: 94-114.
- Zinderen Bakker E.M. van 1975. The origin and palaeoenvironment of the Namib desert biome. *Journal of Biogeography* **2**: 65-73
- Zompro O. 2001. The *Phasmatodea* and *Raptophasma* n. gen. Orthoptera incertae sedis, in Baltic amber (Insecta: Orthoptera). *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts Hamburg* **85**: 229-261.
- Zompro O., Adis J., Weitschat W. 2002. A review of the order Mantophasmatodea (Insecta). *Zoologischer Anzeiger* **241**: 269-279.

## Annexe

### Liste et index des taxons cités

*Acherontia* Lepidoptera: Ditrysiinae: Bombycoidea: Sphingidae 37  
 Acrididae Orthoptera: Acridoidea 24  
 Acridinae Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 66  
 Acridoidea Orthoptera: Caelifera 17, 31  
 Agaonidae Hymenoptera: Apocrita: Chalcidoidea 36  
*Amauris* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 38  
*Andrena* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea 49  
*Anopheles funestus* Diptera: Culicomorpha: Culicidae 60  
*Anopheles gambiae* Diptera: Culicomorpha: Culicidae 60  
*Anoplophora glabripennis* Coleoptera: Polyphaga: Cermabycidae 25  
*Apis* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Apidae 34  
*Apis mellifera* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Apidae 34  
*Aspidytes* Coleoptera: Adephaga: Aspidytidae 20  
 Aspidytidae Coleoptera: Adephaga 20  
*Bebearia* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 38, 45  
*Bicyclus* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 35, 48  
 Bombyliidae Diptera: Brachycera: Bombyliidae 26  
*Braunsapis* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Apidae 35  
*Busseola fusca* Lepidoptera: Ditrysiinae: Noctuoidea: Noctuidae 55  
*Callidrepana* Lepidoptera: Ditrysiinae: Drepanoidea: Drepanidae 37  
 Calopterygidae Odonata: Zygoptera 33  
 Canthoniini Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae 19  
*Capys* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Lycaenidae 57  
*Capys bamendanus* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Lycaenidae 58  
*Capys disjunctus* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Lycaenidae 58  
 Carabidae Coleoptera: Adephaga 24  
*Carabomorphus* Coleoptera: Adephaga: Carabidae 49  
*Carabops* Coleoptera: Adephaga: Carabidae 49, 50  
*Carabops oberthueri* Coleoptera: Adephaga: Carabidae 50  
*Caryedon serratus* Coleoptera: Polyphaga: Bruchidae 61, 62  
 Cecidosidae Lepidoptera: Incurvarioidea 19  
 Cerambycidae Coleoptera: Polyphaga: Chrysomeloidea 25  
 Cetoniidae Coleoptera: Scarabaeoidea 47  
 Cetoniinae Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 19  
*Charaxes* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 35, 37  
 Charilidae Orthoptera: Acridoidea 27, 28  
 Chiasognathiinae Coleoptera: Scarabaeoidea: Lucanidae 19, 20  
*Chrysoritis* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Lycaenidae 15  
*Clastocnemis distinctus* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 47  
*C. quadrimaculatus oremansi* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 47  
*C. quadrimaculatus principis* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 47  
*Clastocnemis quadripunctatus* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 47  
*Clastocnemis* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 47  
*Colophon* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Lucanidae 39  
*Compocephalus* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 54  
*Cratohaera* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 42  
*Crenoceridion* Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
*Cylindera* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 42  
*Cymothoe* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 38  
*Cymothoe* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 38  
*Cyrestis* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 37  
*Danaus* Lepidoptera: Ditrysiinae: Papilionoidea: Nymphalidae 15, 37  
*Desicasta* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 23  
*Dettopsomyia* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Dichaetophora* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
 Dichotomiini Scarabaeinae Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae 19  
 Drepanidae Lepidoptera: Ditrysiinae: Drepanoidea 37  
 Drepaninae Lepidoptera: Ditrysiinae: Drepanoidea: Drepanidae 37  
*Dromica* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 39, 42  
*Drosophila* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18, 59, 60, 61  
*Drosophila (Sophophora)* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Drosophila ananassae* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 64  
*Drosophila baucipyga* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 64  
*Drosophila carioue* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 59  
*Drosophila dentissima* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 54, 59  
*Drosophila eupyga* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 54  
*Drosophila kitumensis* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 59  
*Drosophila kribbasi* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 59, 60  
*Drosophila lachaisei* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 63  
*Drosophila megapyga* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 54

- Drosophila melanogaster* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 34, 63  
*Drosophila microlabris* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 59, 60  
*Drosophila montium* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 54  
*Drosophila obscura* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 59  
 Drosophilidae Diptera: Brachycera 18, 36, 38, 58, 63  
 Drosophilinae Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
 Dytiscidae Coleoptera: Adephaga 20  
 Epichrysomallinae Hymenoptera: Apocrita: Torymidae 36  
*Euphaedra* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 38, 45  
*Euryarthron* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 42  
*Euryphene* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 45  
 Eurytomidae Hymenoptera: Apocrita 36  
*Euscaptomyza* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 54  
*Fideliá* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Megachilidae 27  
 Fideliini Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Megachilidae 23, 27, 28  
*Fideliopsis braunsiana* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Megachilidae 27  
*Fideliopsis ulrikei* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Megachilidae 27  
*Gastrimargus* Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 35  
 Geotrupidae Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea 39  
 Gomphocerinae Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 66  
 Gymnetini Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 23  
*Gymnetis* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 23  
*Gymnetosoma* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 23  
 Gyrinidae Coleoptera: Adephaga 20  
 Halictidae Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: 24  
*Halictus* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Halictidae 24  
*Hemimera* Dermaptera: Hemimerina 37  
 Hemimerina Dermaptera 37  
*Heteropterna* Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
 Heterotropinae Diptera: Brachycera: Bombyliidae 26  
*Hikanoptilon* Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
*Hipparidium* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 42  
*Hypselythreia* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18, 36  
*Hystriochopus* Coleoptera: Adephaga: Carabidae 54  
*Ichnestoma* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
*Ichnostomiella* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
*Issoria* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 49  
*Jeannelopsis* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 38  
*Junonia* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 35  
*Kallima* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 37  
 Keroplatidae Diptera: Mycetophiloidea 19, 22  
 Keroplatini Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
*Keroplatus* Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
 Lasiocampidae Lepidoptera: Ditrysia: Lasiocampoidea 27  
 Lathiceridae Orthoptera: Acridoidea 39  
 Lepismatidae Thysanura 40  
*Leucophenga (Leucophenga)* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Leucophenga* Diptera: Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
 Liadytidae Coleoptera: Adephaga 20  
*Lissocephala* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18, 36  
 Lithidiinae Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 39  
 Lucanidae Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 19  
 Lygaeidae Hemiptera: Heteroptera: Pentatomorpha: Lygaeoidea 36  
 Macrotermitinae Isoptera: Termitidae 33  
*Malldon downesii* Coleoptera: Polyphaga: Cermabycidae 25  
*Malldon* Coleoptera: Polyphaga: Cermabycidae 25  
*Manga* Lepidoptera: Ditrysia: Noctuoidea: Noctuidae 15, 35  
*Manticora* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 39, 42  
 Mantophasmatodea 20  
 Mastotermitidae Isoptera 19  
 Melaenini Coleoptera: Adephaga: Carabidae 24  
 Melolonthinae Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea 35, 42  
*Meridioclitia* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
*Microdrosophila* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
 Micropterigidae Lepidoptera: Zeugloptera 19  
 Mycetophiloidea Diptera 19  
*Mycodrosophila* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Myricidris* Hymenoptera: Aculeata: Formicoidea: Formicidae 24  
*Myriochile* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 42  
 Mythicomyiidae Diptera: Brachycera: Bombyliidae 26  
*Namibiotrupes* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Geotrupidae 39  
*Neoceroplatus* Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
*Neofidelia* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Megachilidae 27  
*Neotanygastrella* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Neptis* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 35, 37  
 Noctuidae Lepidoptera: Ditrysia: Noctuoidea 31, 35, 66  
*Nomada* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea 49  
 Nymphalidae Lepidoptera: Ditrysia 35, 45, 49  
*Odontorrhina* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
*Oonotus* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Lucanidae 39  
*Orinodromus* Coleoptera: Adephaga: Carabidae 49  
 Otitesellinae Hymenoptera: Apocrita: Pteromalidae 36  
*Oxya* Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 35  
*Pamphagodes* Orthoptera: Acridoidea: Charilidae 27  
*Papilio demodocus* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Papilionidae 15  
*Papilio* Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Papilionidae 15, 37  
*Paraleucophenga* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Phenacoccus maniboti* Hemiptera: Sternorrhyncha: Pseudococcidae 21  
*Phrynetta verrucosa* Coleoptera: Polyphaga: Cerambycidae 22  
 Phthiriinae Diptera: Brachycera: Bombyliidae 26  
*Phylloxiphia* Lepidoptera: Ditrysia: Bombycoidea: Sphingidae 40  
*Placoceratias* Diptera: Mycetophiloidea: Keroplatidae 23  
 Platypyginae Diptera: Brachycera: Bombyliidae 26  
 Pneumoridae orthoptera: Caelifera: Acridoidea 42  
*Promegalonychus* Coleoptera: Adephaga: Carabidae 54  
*Prosopocoilus swanzianus* Coleoptera: Scarabaeoidea: Lucanidae 46  
*Prostephanus truncatus* Coleoptera: Polyphaga: Bostrichidae 21  
*Protoclita* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
*Prototrupes* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Geotrupidae 39  
 Pseudomyrmecinae Hymenoptera: Aculeata: Formicoidea: Formicidae 24  
*Pseudomyrmex* Hymenoptera: Aculeata: Formicoidea: Formicidae 24  
 Pteromalidae Hymenoptera: Apocrita 36  
*Rhabdophilis* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea 42  
*Ropaloteres* Coleoptera: Adephaga: Cicindelidae 42  
*Sabatinka* Lepidoptera: Zeugloptera Micropterigidae 19  
*Sapho* Odonata: Zygoptera: Calopterygidae 33  
 Satyriinae Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 66  
 Satyriinae Lepidoptera: Ditrysia: Papilionoidea: Nymphalidae 31  
*Scaptomyza* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Scaptomyza* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 54  
*Scaptomyza (Scaptomyza)* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
 Scarabaeinae Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Scarabaeidae 19, 32  
 Scarabaeoidea Coleoptera: Polyphaga 17  
 Scarabaeus Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae 40, 60  
*Scarabaeus (Neopachysoma)* Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae 60  
*Scarabaeus (Pachysoma)* Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae 40, 62  
*Schistocerca* Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 24, 25  
*Schistocerca (Halmenus)* Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 25  
*Schistocerca gregaria* Orthoptera: Acridoidea: Acrididae 24, 25  
*Schizonicha* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea 42  
*Schizonichini* Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Melolonthidae 35  
 Schizorrhini Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea: Cetoniidae 19  
 Sciaroidea Diptera: Bibionomorpha 17  
 Scolebythidae Hymenoptera: Chrysoidea 19  
*Sesamia* Lepidoptera: Ditrysia: Noctuoidea: Noctuidae 35  
*Spodoptera* Lepidoptera: Ditrysia: Noctuoidea: Noctuidae 37  
*Stegana* Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
 Steganinae Diptera: Brachycera: Drosophilidae 18  
*Stethodesma* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 23  
 Sycocinae Hymenoptera: Apocrita: Pteromalidae 36  
 Sycophaginae Hymenoptera: Apocrita: Torymidae 36  
 Sycoryctinae Hymenoptera: Apocrita: Pteromalidae 36  
*Temnora* Lepidoptera: Ditrysia: Bombycoidea: Sphingidae 40  
*Tetraponera* Hymenoptera: Aculeata: Formicoidea: Formicidae 24  
 Torymidae Hymenoptera: Apocrita 36  
*Trichostetha* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
 Trifines Lepidoptera: Ditrysia: Noctuoidea: Noctuidae 32  
 Usiinae Diptera: Brachycera: Bombyliidae 26  
*Xiphoscelis* Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae 39  
*Xylocopa* Hymenoptera: Aculeata: Apoidea: Apidae 24  
 Zoraptères 17, 63  
*Zorotypus* Zoraptères 17, 63  
 Zygoptères Odonata: Zygoptera 33